INSTITUTO AGRONÔMICO
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRICULTURA TROPICAL E SUBTROPICAL

VARIAÇÃO DA FOTOSSÍNTESE NO DOSSEL DE VARIEDADES DE CANA-DE-AÇÚCAR

PAULO EDUARDO RIBEIRO MARCHIORI

Orientador: Rafael Vasconcelos Ribeiro

Dissertação submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre** em Agricultura Tropical e Subtropical, Área de Concentração em Tecnologia da Produção Agrícola

Campinas, SP
Abril 2010

‘

Ficha elaborada pela bibliotecária do Núcleo de Informação e Documentação do Instituto Agronômico

M316v Marchiori, Paulo Eduardo Ribeiro
Variação da fotossíntese no dossel de variedades de cana-de-açúcar. / Paulo Eduardo Ribeiro Marchiori. Campinas, 2009. 70 fls

Orientador: Rafael Vasconcelos Ribeiro
Dissertação (Mestrado em Tecnologia da Produção Agrícola) – Instituto Agronômico

1. Fitomassa em cana-de-açúcar 2. fotossíntese da cana-de-açúcar
2. disponibilidade de luz 4. trocas gasosas I. Ribeiro, Rafael Vasconcelos II. Título

CDD 633.61

SECRETARIA DE AGRICULTURA E ABASTECIMENTO
AGÊNCIA PAULISTA DE TECNOLOGIA
DOS AGRONEGÓCIOS
INSTITUTO AGRONÔMICO
Pós-Graduação
Av. Barão de Itapura 1481 Caixa Postal 28
13001-970 Campinas, SP - Brasil
(019) 3231-5422 ramal 194
pgiac@iac.sp.gov.br

INSTITUTO AGRONÔMICO

Curso de Pós-Graduação

Agricultura Tropical e Subtropical

Certificado de Aprovação

Titulo: **Variação da fotossíntese no dossel de variedades de cana-de-açúcar**

Aluno: **Paulo Eduardo Ribeiro Marchiori**

Área de Concentração: **Tecnologia da Produção Agrícola**

Processo SAA nº: **12170/08**

Orientador: **Dr. Rafael Vasconcelos Ribeiro**

Aprovado pela Banca Examinadora:

Dr.Rafael Vasconcelos Ribeiro - IAC

Dr. Ricardo Ferraz de Oliveira - ESALQ

Dr. Marcelo de Almeida Silva - APTA

Campinas, 9 de abril de 2010

Visto:

Adriana Parada Dias da Silveira
Coordenadora
Pós-Graduação Instituto Agronômico

Aos meus pais, Paulo e Maria Elisa,

pela dedicação e amor,

DEDICO

OFEREÇO

À minhas irmãs Bruna e Berta

e à minha avó Carmelinda

AGRADECIMENTOS

- Ao Dr. Rafael Vasconcelos Ribeiro pela orientação, amizade, ensinamentos e conselhos.

- Ao Dr. Eduardo Caruso Machado, pelas conversas, sugestões, oportunidades e pela amizade.

- Aos pesquisadores Drs. Marcos Guimarães de Andrade Landell, Maximiliano Salles Scarpari e Julio César Garcia do Centro APTA de Cana.

- À Bárbhara, por estar sempre ao meu lado mesmo nos momentos mais difíceis.

- Aos amigos Leandro da Silva e Ricardo S. Machado pela indispensável ajuda durante as avaliações de campo.

- À estagiária Cíntia P. Maciel, pela ajuda com as análises de laboratório.

- Aos colegas da fisiologia (Leandro, Carlos Marcos, Ricardo, Ana Carolina, José Rodrigues, Daniela, Verônica, Danielle, Karina, Cristina, Evellyn, Cíntia), pela ótima convivência.

- Ao técnico de apoio Severino Nogueira.

- À todos os amigos da PG/IAC.

- Aos professores da PG-IAC, pelos ensinamentos transmitidos.

- Ao Programa de Pós-Graduação e ao Instituto Agronômico pela oportunidade.

- À Lígia e Vangri, funcionárias da biblioteca central do IAC.

- Aos amigos da república Kurva-d-Rio.

- Ao CNPq, pelo suporte financeiro.

- À todos aqueles que de uma forma direta ou indireta contribuíram para a realização deste trabalho.

SUMÁRIO

LISTA DE ABREVIAÇÕES ..... **vi**
LISTA DE TABELAS ..... **ix**
LISTA DE FIGURAS ..... **xi**
RESUMO ..... **xiii**
ABSTRACT ..... **xiv**
1 INTRODUÇÃO **1**
2 REVISÃO DE LITERATURA **2**
2.1 A Cana-de-açúcar 2
2.2 Fotossíntese 4
3 MATERIAL E MÉTODOS **15**
3.1 Material Vegetal 15
3.2 Condições Experimentais 15
3.3 Avaliações Fisiológicas 17
3.3.1 Resposta da fotossíntese ao aumento da radiação fotossinteticamente ativa 18
3.3.2 Resposta da fotossíntese ao aumento da concentração intercelular de CO_2 19
3.3.3 Variação diurna das trocas gasosas 20
3.3.4 Conteúdo de pigmentos fotossintéticos 21
3.3.5 Conteúdo de carboidratos foliares 22
3.4 Avaliações Biométricas 23
3.5 Delineamento Estatístico e Análise dos Dados 23
4 RESULTADOS **24**
4.1 Condições Ambientais 24
4.2 Respostas da Fotossíntese ao Aumento da Radiação Fotossinteticamente Ativa e da Concentração Intercelular de CO_2 25
4.3 Ângulo de Inserção Foliar e Incidência de Radiação Fotossinteticamente Ativa no Dossel Vegetativo 29
4.4 Variação Diurna das Trocas Gasosas e Área Foliar 31
4.4 Conteúdo de Carboidratos Foliares 35
4.5 Conteúdo de Pigmentos Fotossintéticos 36
4.6 Aspectos Biométricos 37
5 DISCUSSÃO **39**
5.1 Variação Genotípica e Espacial da Capacidade Fotossintética 39
5.2 Variação da Fotossíntese Efetiva e Aspectos Biométricos 42
6 CONCLUSÕES **47**
7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS **49**

LISTA DE ABREVIAÇÕES

AFi	Área foliar do estrato inferior (m^2)
AFs	Área foliar do estrato superior (m^2)
AIF	Ângulo de inserção foliar (°)
AFt	Área foliar total da touceira (m^2)
AMI	Amido [mg (g MS)$^{-1}$]
AR	Açúcares redutores [mg (g MS)$^{-1}$]
AS	Açúcares solúveis [mg (g MS)$^{-1}$]
AT	Altura total (cm)
ATP	Adenosina trifosfato
AU	Altura útil (cm)
C	Carotenóides (μg cm^{-2})
CE_{Ci}	Eficiência de carboxilação na curva de resposta da fotossíntese ao aumento da concentração intercelular de CO_2 (μmol m^{-2} s^{-1} Pa^{-1})
CE_i	Eficiência instantânea de carboxilação na variação diurna das trocas gasosas (μmol m^{-2} s^{-1} Pa^{-1})
CE_Q	Eficiência de carboxilação na curva de resposta da fotossíntese ao aumento da radiação fotossinteticamente ativa (μmol m^{-2} s^{-1} Pa^{-1})
CEN	Comprimento médio de entrenós (cm)
C_i	Concentração intercelular de CO_2 (Pa)
Clor.$_a$	Clorofila *a* (μg cm^{-2})
Clor.$_b$	Clorofila *b* (μg cm^{-2})
CTNE	Carboidrato total não-estrutural [mg (g MS)$^{-1}$]
DAC	Dias após o corte
DC	Diâmetro do colmo (cm)
DPV_L	Diferença de pressão de vapor entre a folha e o ar (kPa)
E	Transpiração (mmol m^{-2} s^{-1})
EUA	Eficiência do uso da água (μmol mmol^{-1})
EUN	Eficiência do uso do nitrogênio [mg CO_2 (mg N h)$^{-1}$]
FS	Folhas secas
FV	Folhas verdes

FVC	Folhas verdes por colmo
gs	Condutância estomática (mol m^{-2} s^{-1})
gs_{MCi}	Condutância estomática máxima da curva de resposta da fotossíntese ao aumento da concentração intercelular de CO_2 (mol m^{-2} s^{-1})
gs_{MQ}	Condutância estomática máxima da curva de resposta da fotossíntese ao aumento da radiação fotossinteticamente ativa (mol m^{-2} s^{-1})
IAF	Índice de área foliar
J_{max}	Regeneração de RuBP dependente do transporte de elétrons (μmol m^{-2} s^{-1})
MS	Matéria seca (g)
MSC	Matéria seca do colmo (g)
MSF	Matéria seca das folhas (g)
$NADP^+$	Nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato
NADPH	Nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato reduzida
NN	Número de nós
OAA	Ácido oxalacético
PEP	Fosfoenolpiruvato
PEPCase	Fosfoenolpiruvato carboxilase
P_N	Assimilação de CO_2 (μmol m^{-2} s^{-1})
P_{NCi}	Assimilação de CO_2 máxima da curva de resposta da fotossíntese ao aumento da concentração intercelular de CO_2 (μmol m^{-2} s^{-1})
P_{Ni}	Assimilação de CO_2 integrada ao longo do dia (mmol dia^{-1})
P_{NQ}	Assimilação de CO_2 máxima da curva de resposta da fotossíntese ao aumento da radiação fotossinteticamente ativa (μmol m^{-2} s^{-1})
Q	Radiação fotossinteticamente ativa (μmol m^{-2} s^{-1})
FSI	Fotossistema I
FSII	Fotossistema II
R_d	Respiração na ausência de luz (μmol m^{-2} s^{-1})
RuBP	Ribulose-1,5-bisfosfato
Rubisco	Ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase
S	Sacarose [mg $(g\ MS)^{-1}$]
S/AS	Razão sacarose:açúcares solúveis
S_L	Limitação estomática da fotossíntese (%)
T_{ar}	Temperatura do ar (°C)

T_{foliar}	Temperatura média foliar (ºC)
V_{cmax}	Velocidade de carboxilação da rubisco (μmol m^{-2} s^{-1})
V_{pmax}	Velocidade de carboxilação da PEPCase (μmol m^{-2} s^{-1})
ε_F	Eficiência fotossintética
Γ_{Ci}	Ponto de compensação de CO_2 das curvas de resposta da fotossíntese aumento da concentração intercelular de CO_2 (μmol m^{-2} s^{-1})
Γ_Q	Ponto de compensação de luz das curvas de resposta da fotossíntese aumento da radiação fotossinteticamente ativa (μmol m^{-2} s^{-1})
Φ	Eficiência quântica aparente (μmol μmol^{-1})
Φ_{CO_2}	Eficiência quântica da fixação de CO_2 (μmol μmol^{-1})

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Conteúdo de nitrogênio (g kg^{-1}) em folhas de dois estratos do dossel de três variedades de cana-de-açúcar..... 19

Tabela 2. Assimilação máxima de CO_2 (P_{NQ}), ponto de compensação de luz (Γ_Q), respiração (*Rd*), eficiência quântica aparente (Φ), condutância estomática máxima (gs_{MQ}) e eficiência de carboxilação (CE_Q) nos estratos superior e inferior de três variedades de cana-açúcar. 26

Tabela 3. Eficiência do uso do nitrogênio de três variedades de cana-de-açúcar em dois estratos do dossel vegetativo. 27

Tabela 4. Assimilação máxima de CO_2 (P_{NCi}), eficiência de carboxilação (CE_{Ci}), limitação estomática da fotossíntese (S_L) e condutância estomática máxima (gs_{MCi}) em folhas de dois estratos de três variedades de cana-de-açúcar. 29

Tabela 5. Ângulo de inserção foliar no estrato superior e no estrato inferior em três variedades de cana-de-açúcar..... 30

Tabela 6. Área foliar do estrato superior (AFs), do estrato inferior (AFi) e total (AFt) de touceiras de três variedades de cana-de-açúcar. 34

Tabela 7. Assimilação de CO_2 integrada durante o período diurno em dois estratos do dossel vegetativo e total (superior + inferior) da touceira de três variedades de cana-de-açúcar..... 34

Tabela 8. Eficiência diurna do uso da água de três variedades de cana-de-açúcar em dois estratos do dossel vegetativo. 35

Tabela 9. Conteúdo de amido (AMI), sacarose (S), açúcares solúveis (AS), razão sacarose:açúcares solúveis (S/AS), açúcares redutores (AR) e conteúdo total de carboidratos não-estruturais (CTNE), em folhas de dois estratos do dossel vegetativo em três variedades de cana-de-açúcar. 35

Tabela 10. Conteúdo de clorofila *a* (Clor.$_a$), clorofila *b* (Clor.$_b$) e carotenóides (C) foliar em dois estratos do dossel vegetativo em três variedades de cana-de-açúcar. 37

Tabela 11. Número de folhas verdes por colmo (FVC), folhas verdes (FV), folhas secas (FS) e de perfilhos presentes por touceira em três variedades de cana-de-açúcar. 37

Tabela 12. Altura total (AT) e útil (AU) do colmo, comprimento médio dos entrenós (CEN), diâmetro de colmo (DC) e número de nós (NN) em três variedades de cana-de-açúcar..... 38

Tabela 13. Acúmulo de matéria seca (MS) de folha e de colmo em três estratos do dossel vegetativo de touceiras de três variedades de cana-de-açúcar. 39

Tabela 14. Acúmulo de matéria seca (MS) total de colmo e folha em touceiras de três variedades de cana-de-açúcar. 39

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. A rota fotossintética C_4 NADP-ME em cana-de-açúcar. 3PGA = 3-fosfoglicerato; NADP-ME = NADP-enzima málica; OAA = oxaloacetato; PEP = fosfoenolpiruvato; PEPCase = fosfoenolpiruvato carboxilase; PPdK = piruvato ortofosfato diquinase; RuBP = ribulose-1,5-bisfosfato; triose-P = triose fosfato. (adaptado de McCORMICK et al., 2008a). 7

Figura 2. Visão de duas linhas de plantio das plantas utilizadas no experimento. (a) IACSP93-2060; (b) IACSP95-3028; (c) IACSP95-5000. Centro APTA Cana/IAC, Ribeirão Preto/SP. Fonte: R.V. Ribeiro. Data: 12/03/2009. 16

Figura 3. Esquema da separação dos estratos. Foram consideradas somente folhas verdes totalmente expandidas, no colmo de maior diâmetro da touceira. Toda a fitomassa presente dentro do espaço delimitado pelas linhas imaginárias era componente do estrato. FV = folha verde; FS = folha seca. No esquema, as folhas 2 e 5 seriam as utilizadas nas avaliações. 17

Figura 4. Temperatura máxima, média e mínima do ar e precipitação pluviométrica diária durante o período experimental (março a abril/2009). Fonte: Ciiagro/IAC (http://www.ciiagro.sp.gov.br/ciiagroonline/Quadros/QChuva Periodo.asp). O símbolo ¬ indica os dias em que foram realizadas as medidas de biometria. O símbolo * indica os dias em que foram feitas as curvas de resposta da fotossíntese ao aumento de *Q* e de *Ci*. A seta indica o dia em que foi realizada a medida de variação diurna das trocas gasosas. 24

Figura 5. Resposta da assimilação de CO_2 (P_N) ao aumento da radiação fotossinteticamente ativa (*Q*) em três variedades de cana-de-açúcar, em folhas do estrato superior (a) e inferior (b). As medidas foram realizadas em folhas com temperatura média de 32,1 ± 0,1 °C e sob concentração de CO_2 do ar de 38 Pa. Cada símbolo representa a média (n=3) ± erro padrão. 25

Figura 6. Resposta da eficiência quântica da fixação de CO_2 (Φ_{CO_2}) ao aumento de *Q* em três variedades de cana-de-açúcar, em folhas dos estratos superior (a) e inferior (b). Cada símbolo representa a média (n=3) ± erro padrão. 27

Figura 7. Resposta da assimilação de CO_2 (P_N) ao aumento da concentração intercelular de CO_2 (*Ci*) em três variedades de cana-de-açúcar, em folhas no estrato superior (a) e inferior (b). Cada símbolo representa a média de três repetições ± erro padrão. Temperatura média das folhas foi de 32,1 ± 0,1 °C e $Q = 2000$ μmol m^{-2} s^{-1}. 28

Figura 8. Radiação fotossinteticamente ativa (*Q*) incidente na lâmina foliar nos estratos superior (a) e inferior (b) do dossel vegetativo em três variedades de cana-de-açúcar. Mensuração considerando a inclinação natural das folhas. 30

Figura 9. Variação diurna da assimilação de CO_2 (P_N) e da condutância estomática (*gs*) em três variedades de cana-de-açúcar, em folhas no estrato superior (a, b, c) e inferior (d, e, f). Cada símbolo representa a média (n=3) ± erro padrão. IACSP93-2060 (a,d); IACSP95-3028 (b,e); IACSP95-5000 (c,f). 31

Figura 10. Eficiência instantânea de carboxilação (CE_i) em três variedades de cana-de-açúcar, em folhas no estrato superior (a) e inferior (b), ao longo do período diurno. Cada símbolo representa a média (n=3) ± erro padrão. 32

Figura 11. Variação diurna da transpiração (*E*) em três variedades de cana-de-açúcar, em folhas no estrato superior (a-c) e no estrato inferior (d-f). Cada símbolo representa a média (n=3) ± erro padrão. IACSP93-2060 (a, d); IACSP95-3028 (b, e); IACSP95-5000 (c,f). 33

Variação da fotossíntese no dossel de variedades de cana-de-açúcar

RESUMO

O acúmulo de fitomassa pelas plantas é resultado de processos fisiológicos que ocorrem no dossel vegetativo das plantas, em especial a fotossíntese. A arquitetura da copa exerce influência na disponibilidade de radiação solar para os tecidos fotossintetizantes. O objetivo dessa dissertação foi testar a hipótese de que o acúmulo de fitomassa em cana-de-açúcar é maior em variedades que apresentam maior atividade fotossintética em nível de dossel vegetativo, sendo esse desempenho relacionado à maior incidência de radiação fotossinteticamente ativa (*Q*) nas camadas inferiores do dossel. Foram realizadas medidas de fotossíntese potencial (curvas de resposta da fotossíntese ao aumento de *Q* e da concentração intercelular de CO_2) e medidas de fotossíntese efetiva (variação diurna das trocas gasosas), em dois estratos do dossel vegetativo de três variedades de cana-de-açúcar. As medidas de fotossíntese efetiva foram realizadas respeitando a disponibilidade de *Q* para as folhas, em função da inclinação natural das mesmas. Houve variação genotípica em relação à capacidade fotossintética no estrato superior do dossel vegetativo. Em relação à variedade IACSP93-2060, a maior capacidade fotossintética dos genótipos IACSP95-3028 e IACSP95-5000 foi relacionada à maior atividade bioquímica da fotossíntese. Embora tenha havido variação do potencial fotossintético, as condições ambientais limitaram a fotossíntese da cana-de-açúcar, com as três variedades apresentando valores semelhantes de fixação diurna de CO_2 no estrato superior. O estrato inferior do dossel teve importante papel na fotossíntese das plantas de cana-de-açúcar e pequenas variações na morfologia do estrato superior causaram alterações significativas na disponibilidade de *Q* nas porções inferiores do dossel vegetativo da variedade IACSP95-3028. Quanto maior a incidência de radiação solar no estrato inferior, maior a fotossíntese nessa camada e melhor o desenvolvimento vegetativo das plantas, dados pelo maior perfilhamento, maior área e maior acúmulo de fitomassa foliar e de colmo nesta variedade. A variedade com maior acúmulo de fitomassa na parte aérea, i.e., IACSP95-3028, foi a que apresentou maior capacidade fotossintética no estrato superior do dossel vegetativo e maior fotossíntese diurna no estrato inferior, devido à maior incidência de energia radiante neste estrato.

Palavras-chave: *Saccharum* spp., arquitetura, disponibilidade de luz, trocas gasosas.

Variation in canopy photosynthesis of sugarcane varieties

ABSTRACT

Phytomass production is a result of physiological processes occurring at plant canopy level, mainly the photosynthesis. In addition, canopy architecture affects the availability of solar radiation to photosynthetizing tissues. The aim of this study was to test the hypothesis that phytomass production in sugarcane is higher in varieties with higher canopy photosynthetic activity, being this performance related to a higher incidence of photosynthetically active radiation (*Q*) on inferior canopy layers. Measurements of potential photosynthesis (response curves of photosynthesis to increasing *Q* and intercellular CO_2 concentration) as well as effective photosynthesis (diurnal variation of leaf gas exchange) were taken in two canopy layers of three sugarcane varieties. Measurements of effective photosynthesis were done maintaining the natural leaf inclination. There was found genotypic variation in photosynthetic capacity of the superior canopy layer. In relation to the IACSP93-2060, the highest photosynthetic capacity of genotypes IACSP95-3028 and IACSP95-5000 was caused by increased biochemical activity of photosynthesis. Although variations in potential photosynthesis have been found, environmental conditions restricted sugarcane photosynthesis, with genotypes showing similar values of diurnal CO_2 uptake at the superior canopy layer. On the other hand, the inferior canopy layer had an important role on photosynthesis of sugarcane plants and slight changes in the morphology of superior canopy layer caused significant variation at *Q* availability on inferior canopy layer of IACSP95-3028. High incidence of *Q* on inferior canopy layer caused increased photosynthesis and improved plant vegetative development, given by increases in tillering, leaf area and accumulation of leaf and stalk phytomass in this variety. The sugarcane variety with higher canopy phytomass production, i.e., IACSP95-3028, had higher photosynthetic capacity in the superior canopy layer and higher diurnal photosynthesis in the inferior canopy layer due to the higher *Q* availability.

Key-words: *Saccharum* spp., architecture, light availability, gas exchange.

1 INTRODUÇÃO

O cultivo da cana-de-açúcar ocupa área de cerca de 8,6 milhões de hectares no Brasil (IBGE, 2009) e é uma das atividades agrícolas com grande destaque no cenário internacional. O Brasil é o principal produtor de etanol e açúcar a partir dessa matéria-prima e essa posição no mercado global é baseada na alta eficiência produtiva do setor sucroalcooleiro nacional, em especial o paulista que responde por mais de 60% da produção de cana-de-açúcar, de etanol e de açúcar do país (UNICA, 2009). Além das condições ambientais propícias, o setor canavieiro é favorecido pela disponibilidade de variedades de cana-de-açúcar adaptadas as diferentes condições de cultivo no país, que são capazes de manter o fornecimento de matéria-prima para a indústria durante praticamente todo o ano, e também pela alta tecnologia e infra-estrutura da indústria sucroalcooleira. A partir de 2003 a demanda nacional por álcool combustível começou a aumentar em função do lançamento de automóveis equipados com motores *flex fuel* (UNICA, 2009). Externamente, a demanda por esse combustível também aumentou devido à assinatura do "Protocolo de Kyoto" (ONU, 1997), pressionando ainda mais o setor canavieiro no sentido de aumentar as eficiências no processo produtivo, tanto no campo quanto na indústria.

O índice de maior importância na cadeia produtiva da cana-de-açúcar é o conteúdo de sacarose no colmo, que difere de acordo com a variedade cultivada e com as condições de cultivo. Ao longo dos tempos, os programas de melhoramento genético da cana-de-açúcar visaram o aumento do rendimento de sacarose via incrementos na produção de colmos por hectare, havendo pequena modificação da concentração de açúcar nos colmos. As variedades antigas praticamente não diferem em relação às novas quanto à concentração de sacarose, portanto os ganhos que foram obtidos nos cruzamentos que geram as variedades modernas são ganhos em produtividade de fitomassa (colmos industrializáveis) por área (JACKSON, 2005).

Do ponto de vista fisiológico, o acúmulo de sacarose no colmo é um processo relacionado ao metabolismo de carboidratos nos tecidos vegetais (fonte e dreno), sendo regulado pela síntese (fotossíntese), consumo (respiração) e partição de fotoassimilados. A fotossíntese é o processo responsável por sintetizar carboidratos para o metabolismo e/ou acúmulo, porém há significativa variação na assimilação de CO_2 entre as diferentes variedades de cana-de-açúcar. Além dos processos fisiológicos citados, o acúmulo de sacarose também pode ser afetado indiretamente pela arquitetura das plantas. A estrutura da copa,

considerando a distribuição e o tamanho das folhas, causa variação na interceptação de energia luminosa ao longo do eixo axial da planta, promovendo alteração na disponibilidade de energia no dossel vegetativo. Esse aspecto tem relação direta com a eficiência fotossintética total da planta. Por razão da baixa eficiência de conversão de energia radiante incidente em carboidratos, há busca intensa por plantas que tenham um melhor aproveitamento na captação e utilização dessa energia. TEJERA et al. (2007) afirmam que o conhecimento das características morfológicas e fisiológicas relacionadas com a produtividade da planta é muito valioso não só para fisiologistas, mas como também para profissionais que trabalham com biotecnologia ou melhoramento clássico de plantas.

O objetivo dessa dissertação foi testar a hipótese de que o acúmulo de fitomassa é maior em variedades de cana-de-açúcar que apresentam maior atividade fotossintética no dossel, sendo essa performance relacionada à maior incidência de radiação fotossinteticamente ativa nas camadas inferiores do dossel vegetativo. Essa hipótese foi testada em condições de campo com três variedades de cana-de-açúcar.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 A Cana-de-açúcar

A cana-de-açúcar (*Saccharum* spp.) é uma *poaceae* perene cultivada em climas tropical e sub-tropical. Há diversas espécies do gênero *Saccharum*, mas as variedades usadas em plantios comerciais são todas híbridos interespecíficos produzidos pelos cruzamentos realizados pelos programas de melhoramento genético. Entre as espécies, *Saccharum officinarum* apresenta alta concentração de sacarose e *Saccharum spontaneum* apresenta resistência a doenças e pragas e tolerância a diferentes tipos de estresses, além de vigor e capacidade de rebrota da soqueira. Os programas de melhoramento genético estão sempre em busca de materiais mais resistentes a estresses bióticos e abióticos e que apresentem alta produtividade (CESNIK & MIOCQUE, 2004; NÓBREGA & DORNELAS, 2006).

A cana-de-açúcar desenvolve-se em forma de touceira, ocorrendo a formação de perfilhos. A parte aérea da planta é composta por colmos (material de maior interesse econômico), que são segmentados em nós e entrenós, onde está localizada a inserção foliar. A intensidade de perfilhamento é importante para a produtividade do cultivo e a estrutura da touceira pode ser composto por colmos eretos, semi-eretos e decumbentes, características que são determinadas por aspectos genéticos (SCARPARI & de BEAUCLAIR, 2008).

Características do ambiente também podem exercer alguma influência na arquitetura das touceiras, como por exemplo, a incidência de ventos fortes que podem promover o acamamento das plantas, com perda significativa na área foliar exposta a luz. Além dos aspectos ambientais, há outros eventos fisiológicos que ocorrem no colmo capazes de reduzir a concentração de sacarose.

As folhas da cana-de-açúcar são completas, i.e., são compostas por bainha, colar e lâmina foliar, apresentando inserção alternada no colmo. A lâmina foliar é alongada e relativamente plana, com comprimento que varia entre 0,5 e 1,5 m e largura variando de 2,5 a 10,0 cm, após estar totalmente expandida (SCARPARI & de BEAUCLAIR, 2008). Essas características morfológicas variam de acordo com a variedade. A lâmina foliar pode ser ereta até o topo (lanceolada) ou curvada próximo ao topo ou em sua altura média. Também pode ser ereta e rígida ou flácida e arqueada (CESNIK & MIOCQUE, 2004). A interação das características morfológicas dos colmos com as das folhas são determinantes na distribuição de radiação fotossinteticamente ativa ao longo do dossel vegetativo.

As características de morfologia e distribuição/arquitetura das folhas e dos colmos são de grande importância na interceptação, extinção e aproveitamento de radiação fotossinteticamente ativa (*Q*) incidente no dossel da planta. Tais características são essenciais para a eficiência fotossintética da planta (SINGELS et al., 2005a; LONG et al., 2006). Porém, aspectos morfológicos do dossel são pouco explorados pelos programas de melhoramento genético de cana-de-açúcar, considerando as informações publicadas nos manuais/boletins de lançamento de variedades.

Em manuais da Rede Interuniversitária para o Desenvolvimento do Setor Sucroalcooleiro - RIDESA (HOFFMAN et al., 2008), a única referência quanto à arquitetura da touceira aparece no item descritivo "aspectos gerais", como por exemplo da variedade RB925211: "Desenvolvimento médio, hábito de crescimento semidecumbente, de fácil despalha, diâmetro de colmo médio, de cor verde amarelado e roxo amarelado quanto exposto ao sol, com pouca cera" ou da variedade RB925269: "Desenvolvimento médio, hábito de crescimento ereto, de fácil despalha, diâmetro de colmo médio, e de cor amarelo esverdeado, com mediana cera e gema arredondada.". Nos boletins do Programa Cana IAC (LANDELL et al., 2007) essas características morfológicas também são brevemente comentada. Na descrição das variedades utilizadas nesse estudo, no item "descrição morfológica" há referências sobre três itens. Para a variedade IACSP95-3028, no item "touceira" há a descrição do hábito de crescimento decumbente e no item "copa foliar" há referencia a densidade da copa foliar: intermediária e com folhagem de volume ralo (...)". Para a variedade IACSP93-2060 o hábito

de crescimento é levemente decumbente e a copa foliar apresenta volume regular. Na descrição da variedade IACSP95-5000, a touceira apresenta hábito de crescimento ereto e no item "copa foliar" a folhagem apresenta volume denso. As outras informações são de caráter taxonômico.

Portanto, detalhes sobre eficiência de conversão de radiação em fitomassa, eficiência do uso de nutrientes e da água são pouco comentados, embora sejam aspectos de grande importância para o setor sucroalcooleiro na busca de variedades para cultivo.

2.2 Fotossíntese

A fotossíntese é o processo biológico pelo qual organismos autotróficos captam e convertem energia radiante em energia química. Após a síntese, os carboidratos são armazenados ou oxidados na respiração visando à produção de energia e fornecimento de intermediários secundários para as demais vias do metabolismo vegetal e para a formação estrutural dos tecidos (TAIZ & ZEIGER, 2006; RAVEN, 2007).

A fotossíntese ocorre em organelas especializadas, os cloroplastos, presentes nas células do mesofilo foliar. Localizadas no interior dos cloroplastos, as membranas dos tilacóides contêm os pigmentos fotossintéticos (clorofilas e pigmentos acessórios). A radiação fotossinteticamente ativa (λ = 400 a 700 nm) é captada por clorofilas que se organizam em complexos denominados pigmentos antena, responsáveis por captar, canalizar e transferir a energia para complexos clorofila-proteína, os centros de reação, havendo transferência de elétrons do fotossistema II (FSII) para o fotossistema I (FSI) (CASTRO et al., 2005; TAIZ & ZEIGER, 2006).

Os fotossistemas interagem entre si por meio da cadeia de transporte de elétrons, que envolve a transferência da energia por proteínas especializadas, o *pool* de plastoquinonas, o citocromo b_6f e a plastocianina. Há uma série de reações químicas a partir da foto-oxidação da água, com consequente liberação de prótons no lúmen, elétrons e evolução de O_2. Com a acidificação do lúmen, há formação de gradiente de potencial eletroquímico nas membranas. A variação na concentração de prótons ativa uma proteína ATP-sintase presente na membrana do tilacóide, produzindo no estroma um composto altamente energético, a ATP (adenosina tri-fosfato). No FSI, ocorre a redução do $NADP^+$ (nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato) a NADPH (nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato reduzida) também no estroma. Esses dois compostos (ATP e NADPH) são, então, utilizados nas fases de *redução* e de *regeneração* do Ciclo de Calvin-Benson, que é responsável pela redução do dióxido de carbono

atmosférico, culminando na síntese de carboidratos (LARCHER, 2000; CASTRO et al., 2005; TAIZ & ZEIGER, 2006).

O ciclo de Calvin-Benson possui três fases distintas na qual ocorrem reações específicas que se resumem de maneira simplificada na fase *carboxilação*, na qual ocorre fixação de CO_2 à ribulose-1,5-bisfosfato (RuBP), formando duas moléculas de 3-fosfoglicerato. Essa reação é catalizada pela enzima ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (rubisco). Na fase seguinte, a *redução*, ocorre o consumo de ATP e NADPH e a redução do 3-fosfoglicerato, formando gliceraldeído-3-fosfato. Então acontece a última fase do ciclo de Calvin-Benson, a *regeneração* da RuBP. A *redução* é a fase na qual ocorre o desvio de compostos para a síntese de carboidratos, como sacarose no citosol ou amido no cloroplasto (TAIZ & ZEIGER, 2006; RAVEN, 2007).

O metabolismo fotossintético C_4 é caracterizado por uma série de adaptações anatômicas e bioquímicas capazes de concentrar CO_2 ao redor do sítio de carboxilação da rubisco (VON CAEMMERER & FURBANK, 2003). Essa elevada concentração de CO_2 ao redor do sítio de carboxilação da rubisco permite às plantas C_4 terem maior eficiência do uso da água, e do nitrogênio e, portanto maior potencial produtivo (LONG, 1999). Plantas que apresentam fotorrespiração reduzida por mecanismos de concentração de CO_2 no sítio de carboxilação da rubisco também apresentam aumento na eficiência do uso da água e do uso de nutrientes (VON CAEMMERER & FURBANK, 2003; SAGE, 2004).

As adaptações anatômicas nas folhas formam um compartimento interno onde a rubisco é localizada e o CO_2 é concentrado (DENGLER & NELSON, 1999), sendo fixado em ácidos de quatro carbonos. Geralmente nas plantas C_4 essa modificação anatômica é a chamada de anatomia “Kranz”, em que as células do mesofilo e da bainha vascular apresentam cloroplastos e atuam em conjunto no processo de assimilação de CO_2. As células do mesofilo se organizam ao redor das células da bainha do feixe vascular, em forma de “coroa” (kranz, em alemão). Nenhuma célula do mesofilo está localizada a mais do que duas ou três células da bainha vascular e são todas conectadas via plasmodesmata (TAIZ & ZEIGER, 2006). Além das alterações anatômicas, ocorrem também alterações de natureza bioquímica, já que o metabolismo C_4 utiliza a enzima fosfoenolpiruvato carboxilase (PECase) para formar ácido oxalacético (OAA), e outras enzimas para concentrar o CO_2 nos sítios de carboxilação (LEEGOOD, 2002).

PIMENTEL (1998) apresenta três características fundamentais que a planta deve ter para ser classificada como C_4. Plantas que apresentam algumas das características são chamadas de metabolismo intermediário C_3-C_4. As características fundamentais que a

classificação C_4 exige são: (i) ponto de compensação de CO_2 (a concentração de CO_2 na qual a fotossíntese é igual a respiração) próximo ou igual a zero; (ii) presença de anatomia Kranz, pois é necessário que haja diferenciação espacial dos ciclos C_4 e C_3; (iii) discriminação isotópica do ^{13}C. A fixação primária do CO_2 pela PEPCase está associada a uma baixa discriminação isotópica do ^{13}C sobre o ^{12}C. Porém, a principal característica de uma planta de metabolismo C_4 é o baixo ponto de compensação de CO_2, pois foram descobertas espécies que apresentam metabolismo C_4 em uma única célula, como a *Borszczowia aralocaspica* e a *Bienertia cycloptera* (VOZNESENSKAYA et al., 2001; FREITAG & STICHLER, 2002). Essas espécies não apresentam divisão espacial (mesofilo e células da bainha), porém apresentam metabolismo C_4 operando com muita eficiência em células individuais que realizam os ciclos C_4 e C_3 em função de diferenças na viscosidade da região periférica do citosol em relação ao seu interior (SAGE, 2002a).

O passo inicial do metabolismo C_4 é a formação de ácidos de quatro carbonos nas células do mesofilo. Esses compostos são transportados para as células da bainha onde são descarboxilados havendo liberação de CO_2 junto do sítio de carboxilação da rubisco (VON CAEMMERER, 2000). Dá-se início ao Ciclo de Calvin-Benson e há a liberação de ácidos de três carbonos, que são fosforilados para a regeneração de fosfoenolpiruvato (PEP) (SAGE, 2004). A formação de OAA pela PEPCase é comum a todos os tipos de metabolismo C_4, porém a descarboxilação do ácido de quatro carbonos formado varia de acordo com a enzima envolvida. Há no mínimo três enzimas distintas (NADP-enzima málica = NADP-ME; NAD-enzima málica = NAD-ME e a PEP-carboxiquinase = PCK) envolvidas na descarboxilação nas células do mesofilo (EDWARDS et al., 2001). A descarboxilação do ácido é localizada em organelas distintas, para cada uma das três enzimas atuantes. O tipo NADP-ME promove a descarboxilação no cloroplasto, enquanto que a NAD-ME ocorre na mitocôndria e a PCK ocorre predominantemente no citosol (VON CAEMMERER & FURBANK, 2003).

No caso da cana-de-açúcar, o tipo de enzima atuante é a NADP-ME (Figura 1) (IGLESIAS & ANDREO, 1989; FATHI & SCHNARRENBERGER, 1990). Se a NADP-ME é usada, o OAA é convertido em malato, sendo difundido para o interior da célula da bainha. O piruvato é formado durante a reação de descarboxilação, retornando para fora da célula da bainha para ser fosforilado de volta à PEP (SAGE, 2004). A importância de se conhecer o tipo de enzima atuante é saber quais compostos podem inibir ou promover a ação dessa enzima, o que afeta diretamente o processo fotossintético. A NADP-ME é inibida pela presença de diversos ácidos orgânicos, incluindo aminoácidos, enquanto o succinato e o citrato aumentam a atividade dessa enzima (IGLESIAS & ANDREO, 1989).

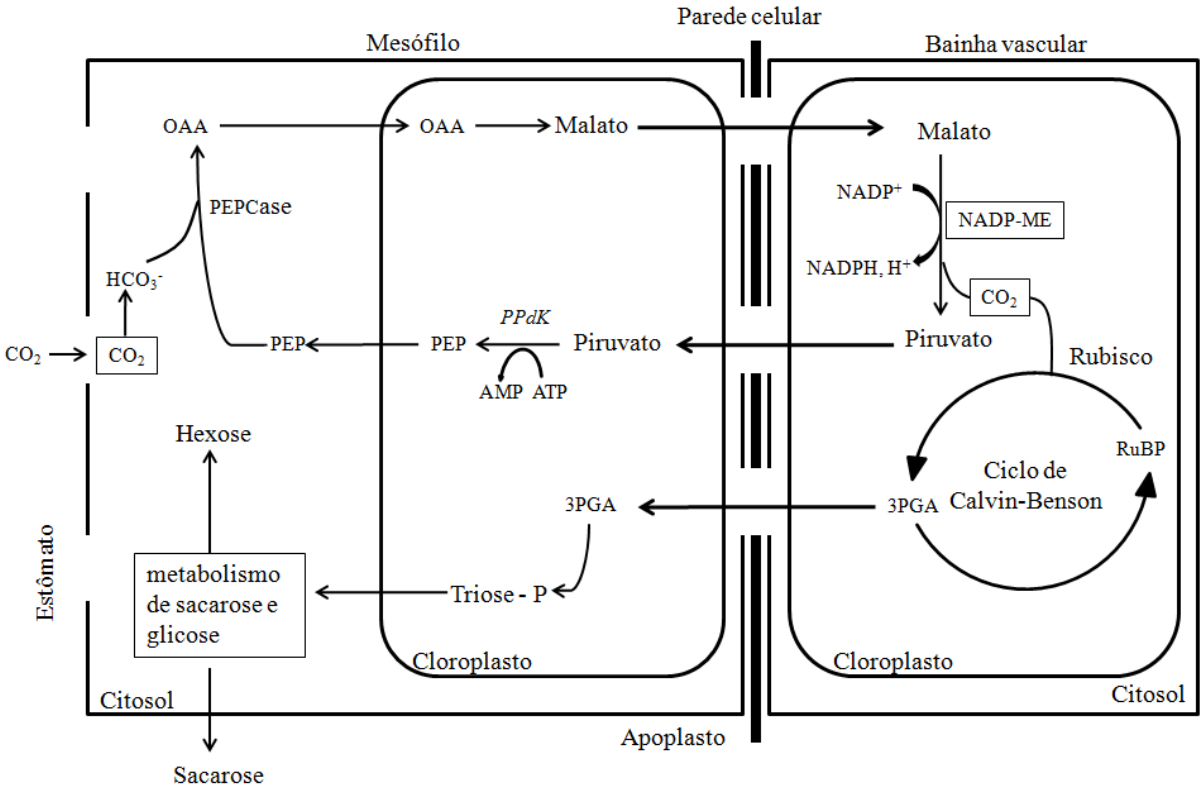

Figura 1. A rota fotossintética C_4 NADP-ME em cana-de-açúcar. 3PGA = 3-fosfoglicerato; NADP-ME = NADP-enzima málica; OAA = oxaloacetato; PEP = fosfoenolpiruvato; PEPCase = fosfoenolpiruvato carboxilase; PPdK = piruvato ortofosfato diquinase; RuBP = ribulose-1,5-bisfosfato; triose-P = triose fosfato. (adaptado de McCORMICK et al., 2008a).

A cana-de-açúcar apresenta-se como um sistema de grande eficiência no que diz respeito à síntese, translocação e armazenamento de açúcar (VEIGA, 2000). Em cana-de-açúcar, altos valores de fotossíntese são alcançados graças ao metabolismo fotossintético do tipo C_4 (NADP-ME), com ausência de consumo do CO_2 assimilado via fotorrespiração e com ponto de compensação de CO_2 próximo de zero. As plantas podem atingir a produção de 40 g matéria seca m^{-2} (MOORE & MARETZKI, 1996) durante um dia. No entanto, ocorre grande variação na quantidade de CO_2 assimilado entre as variedades de cana-de-açúcar (IRVINE, 1967). MACHADO et al. (2009) encontraram valores variando de 15 a 35 µmol m^{-2} s^{-1}, assim como DaMATTA et al. (2001) e VU et al. (2006) encontraram assimilações que variam de 20 a 30 µmol m^{-2} s^{-1}. Há, ainda, relatos de plantas de cana-de-açúcar que assimilam até 63 µmol m^{-2} s^{-1}, sendo a maior parte do carbono assimilado pelas folhas translocado sob forma de carboidratos, para posterior armazenamento nos colmos (MOORE & MARETZKI, 1996).

Embora apenas 6% da radiação solar total incidente na Terra seja convertida em fitomassa por plantas C_4 (ZHU et al., 2008), a atividade fotossintética tem íntima relação com o crescimento vegetal e a produtividade das espécies cultivadas, pois fornece substratos necessários para posterior oxidação (LAWLOR, 1995; LONG et al., 2006). Todavia SMITH (2004) comenta que pode não ser encontrada correlação entre fotossíntese e crescimento ou acúmulo de matéria seca. Essa falta de correlação ocorre devido ao fato de nos trabalhos não ser considerada a fotossíntese da planta toda, o que inclui folhas novas e senescentes e o balanço existente entre assimilação e respiração (LONG et al., 2006). Geralmente considera-se apenas a fotossíntese de uma pequena área de uma determinada folha (ELMORE, 1980).

Com o intuito de se obter aumentos na produção de fitomassa há diversos estudos em nível molecular sobre transformação de plantas C_3 em C_4 (SAGE, 2002b; WESTHOFF & GOWIK, 2004) e trabalhos de engenharia genética para supressão da fotorrespiração (SOMERVILLE & OGREN, 1981; KHAN, 2007). Apesar de consumir carbono previamente assimilado, a fotorrespiração é um processo fundamental para a dissipação do excesso de energia, afim de evitar danos às células, estando associada a síntese de metabólitos secundários e ao metabolismo de nitrogênio.

O aumento na eficiência de conversão de radiação em carboidratos pode ser conseguido em nível macro, isso é, não promovendo aumentos na capacidade individual dos fotossistemas que já operam com grande eficiência, mas sim, proporcionando a melhor distribuição da radiação fotossinteticamente ativa na cultura. Essa melhor distribuição pode ser conseguida em plantas de arquitetura eretófila, isto é, que apresentem folhas com menor paralelismo em relação ao nível do solo. Plantas com esse tipo de arquitetura permitem maior penetração e melhor distribuição de radiação ao longo do eixo axial das plantas. POOLEY et al. (1992) concluíram que diferenças na assimilação de CO_2 total da copa estão mais relacionadas com diferenças morfológicas do que com a fotossíntese de uma única folha.

Plantas com folhas eretas no topo do dossel vegetativo permitem melhor distribuição de energia luminosa entre a folhagem e assim maior eficiência de uso da radiação. Plantas com essa arquitetura chegam a aumentar a fotossíntese em 40% nos horários próximos ao meio-dia (LONG et al., 2006), quando os efeitos do auto-sombreamento são mais evidentes. A orientação das folhas influencia a quantidade e a qualidade da luz absorvida, tanto por variar a reflexão dos raios solares, quanto por alterar a área transversal disponível para a interceptação da radiação (MURCHIE et al., 1999). O ângulo de inserção da folha (AIF) no colmo e a forma foliar promovem variação no auto-sombreamento na planta, sendo que, folhas lanceoladas e com menor AIF permitem menor auto-sombreamento. Já as com maior

AIF, que apresentam maior tendência de paralelismo das folhas com o horizonte (planófilas), aumentam o auto-sombreamento, reduzindo a distribuição de *Q* no dossel vegetativo.

Uma das grandes vantagens do metabolismo C_4 em relação ao C_3 é a maior temperatura ótima para a fotossíntese e crescimento (KIM et al., 2007), condição frequente nos ambientes onde se cultiva cana-de-açúcar e outras plantas C_4. Plantas de milho (*Zea mays* L.), gramínea C_4 do tipo NADP-ME, apresentam temperatura ótima para fotossíntese e para o crescimento de 32 °C. Sob temperaturas abaixo de 18 °C ocorre limitação da atividade de rubisco na maioria das espécies C_4, reduzindo a fotossíntese (SAGE, 2002b; KUBIEN et al., 2003). No caso da cana-de-açúcar, a temperatura-basal varia de 16 a 18 °C (DONALDSON et al., 2003; ZHOU et al., 2003; INMAN-BAMBER, 1994). Sob altas temperaturas o ponto de compensação de CO_2 aumenta devido ao aumento na respiração (LEAKEY et al., 2006). As maiores taxas de carboxilação da rubisco (V_{cmax}) e da PEPCase (V_{pmax}) e da regeneração de RuBP dependente do transporte de elétrons (J_{max}) ocorre nas faixa de temperatura de 30 a 35 °C (MASSAD et al., 2007).

A eficiência instantânea de carboxilação (CE_i) indica a capacidade de fixação de CO_2 pelo *pool* de enzimas (rubisco e PEPCase), com plantas de cana-de-açúcar apresentando CE_i da ordem de 1,04 e 1,84 μmol m^{-2} s^{-1} Pa^{-1} (MACHADO et al., 2009). MASSAD et al. (2007) encontraram, em milho a 30 °C, V_{cmax} de 0,85 mol m^{-2} s^{-1}. Em plantas de cana-de-açúcar não sombreadas, McCORMICK et al. (2006; 2008a) observaram valores de V_{cmax} variando de 129 μmol m^{-2} s^{-1} a 159 μmol m^{-2} s^{-1}. Também em milho e em *Miscanthus x giganteus*, WANG et al. (2008) encontraram valores de V_{cmax} de 17,7 e 17, 2 μmol m^{-2} s^{-1}, respectivamente, a 25 °C. As características metabólicas da *Miscanthus x giganteus* são semelhantes às de cana-de-açúcar, ambas com metabolismo C_4 NADP-ME.

Portanto, pode-se notar que a não há padronização nas formas de expressar valores de V_{cmax}, V_{pmax} ou de CE_i em plantas de metabolismo C_4, sendo, então, difícil a comparação dos valores disponíveis na literatura. Há também poucas informações disponíveis a respeito da parametrização do J_{max} em plantas C_4. Em milho, MASSAD et al. (2007), observaram J_{max} de 225 μmol m^{-2} s^{-1}.

Plantas maduras de cana-de-açúcar apresentam grande acúmulo de sacarose no colmo, alcançando concentrações de 650 mM nos tecidos de armazenamento (WELBAUM & MEINZER, 1990). Em relação ao rendimento de sacarose, o aumento no acúmulo desse açúcar no colmo da cana-de-açúcar não pode ser diretamente associado à maior atividade fotossintética por unidade de área, pois espécies com acúmulo diferencial de sacarose (*S. spontaneum* apresenta ~2% da matéria fresca e *S. officinarum* ~25% da matéria fresca de

sacarose) apresentam fotossíntese incompatível com a quantidade de sacarose nos colmos (*S. spontaneum* tem fotossíntese duas vezes maior que *S. officinarum*) (BULL & GLASZIOU, 1963; IRVINE, 1975; MOORE & MARETZKI, 1996). Essa falta de correlação entre fotossíntese e acúmulo de sacarose e/ou de fitomassa ocorre devido a complexidade do processo fotossintético, influenciado por diversos fatores internos (metabólicos) e externos (ambiente) (HORTON, 2000). Em geral, o processo fotossintético deve maximizar o uso da radiação disponível, minimizar os danos causados pelo excesso de luz e otimizar o uso de carbono, nitrogênio e água (PAUL & FOYER, 2001).

Os fatores que proporcionam variações do acúmulo de sacarose no colmo não são totalmente elucidados, sendo ora relacionados à fonte ora ao dreno. Sabe-se, porém, que a partição de açúcares para os tecidos, células e organelas celulares é determinado por pontos de controle na rota de transporte dos carboidratos (RAE et al., 2005). Foi sugerido que o acúmulo de sacarose pela cana-de-açúcar é regulado em nível de dreno, sendo a síntese de sacarose considerada como uma importante força de dreno, estimulando o processo fotossintético (WATT et al., 2005). Como não se explica as diferenças no acúmulo de sacarose com a fotossíntese, talvez ela possa ser explicada por diferenças que ocorram nos colmos ou entre os sistemas de transporte entre a fonte de fotoassimilados e os drenos de reserva (MOORE, 2005). Em relação ao aspecto fonte-dreno, sabe-se que até a folha alcançar 90% de sua área total a mesma continua sendo um dreno de fotoassimilados (MOORE & MARETZKI, 1996).

A eficiência fotossintética (ε_F) pode ser considerada como a quantidade de sacarose produzida por dada quantidade de radiação fotossinteticamente ativa absorvida (SINGELS et al., 2005a). Esse índice de conversão de energia solar em cana-de-açúcar varia entre 2,7 e 8,2 g CH_2O MJ^{-1}, dependendo da temperatura (LIU & BULL, 2001; PARK et al., 2005). O maior acúmulo de sacarose em cana-de-açúcar pode ser alcançado pelo aumento nos índices de conversão de energia solar e/ou pelo aumento na partição de fotoassimilados para os colmos (SINGELS et al., 2005b; LONG et al., 2006). Já a produção de fitomassa é determinada por processos integrados na dimensão do dossel vegetativo (INMAN-BAMBER et al., 2008), primariamente pela interceptação de energia solar e assim pelo índice de área foliar, arquitetura e duração da área foliar (LAWLOR, 1995; LONG et al., 2006).

A produtividade econômica (PE) é função da produtividade biológica (PB) e do índice de colheita (IC), sendo: PE = PB*IC. O índice de colheita é a razão de fotoassimilados que são destinados aos órgãos de interesse econômico que serão colhidos (sacarose armazenada no colmo) em relação ao total de matéria seca produzida. A produtividade biológica é o

quanto a cultura se desenvolve durante a época de crescimento e pode ser definida como a diferença entre a fotossíntese total da copa da planta e a respiração da copa, i.e., a fotossíntese líquida. A fotossíntese da copa é composta de três parâmetros: índice de área foliar (IAF), eficiência de interceptação de luz e fotossíntese por unidade de área foliar (ISHI, 1998).

Altos valores de IAF (m^2 de folha/m^2 de solo) podem levar a uma redução na eficiência de interceptação da luz, porque menos radiação é interceptada pelas folhas mais velhas localizadas na parte de baixo do dossel, levando-as a senescer precocemente (TEJERA et al., 2007). A otimização da absorção de energia luminosa no dossel da cana-de-açúcar ocorre quando os colmos apresentam área foliar ótima, ou seja, índice de área foliar variando entre 3,7 e 7,0 (MACHADO et al., 1982; MOORE & MARETZKI, 1996; TEJERA et al., 2007). O IAF ideal deve ser mantido porque o sombreamento nas entrelinhas, na fase de máximo perfilhamento, determina a aceleração do amarelecimento e da morte das folhas do estrato inferior do dossel (INMAN-BAMBER,1994). Na cana-de-açúcar, o IAF varia de acordo com o estádio fenológico da cultura, aumentando a partir da brotação, atingindo o máximo na fase de máximo perfilhamento. Anterior à fase de maturação, ocorre redução do número de perfilhos com redução e estabilização de IAF (INMAM-BAMBER, 1994). Alto IAF das plantas e a disposição espacial (planófila) das folhas favorecem a extinção da radiação solar entre as folhas do topo e da base da planta, fazendo com que a porção do dossel vegetativo fotossinteticamente ativo da cana-de-açúcar concentre-se na metade ou terço superior do colmo (RIBEIRO, 2008). Porém em plantas com arquitetura eretófila, talvez o IAF possa ser maior sem haver auto-sombreamento limitante para as folhas inferiores do dossel vegetativo. A quantidade ideal de colmos por hectare varia de 50.000 a 75.000, sendo essa característica influenciada por interações entre o ambiente, variedade e idade da planta (MOORE & MARETZKI, 1996).

Com o IAF ótimo da cultura definido em pesquisas anteriores e com a alta fotossíntese por área foliar, deve-se priorizar o aumento da eficiência de interceptação de luz pela copa para promover aumento da produtividade econômica e/ou aumento na ε_F. Essa melhoria pode ser atingida com a manipulação da arquitetura foliar a fim de promover maior distribuição de radiação fotossinteticamente ativa no interior do dossel vegetativo (LONG et al., 2006). Uma característica que contribui para as diferenças encontradas entre as espécies quando se avalia crescimento ou a eficiência do uso da radiação é a orientação das folhas. A utilização ótima de *Q* na fotossíntese geralmente ocorre quando a radiação é distribuída uniformemente pela copa, não ocorrendo saturação por luz no estrato superior da copa e nem falta de radiação nos estratos inferiores do dossel vegetativo (LONG & HÄLLGREN, 1993).

Ao considerar a morfologia do dossel vegetativo, podemos pensar em arquitetura da copa – termo que se refere à quantidade e organização da fitomassa da parte aérea, considerando o tamanho, formato e orientação dos órgãos da planta, tais como as folhas e os colmos (NOBEL et al., 1993). De fato, a modificação da estrutura da copa afeta a produção de cultivos agrícolas (NOBEL et al., 1993; LONG et al., 2006). No caso da cana-de-açúcar, poderíamos pensar em variedades com maior proporção de folhas mais eretas (eretófilas) ou com maior proporção de folhas em posição horizontal (planófilas), sendo tais disposições determinantes da disponibilidade de energia solar nas diferentes camadas do dossel e, portanto da fotossíntese (NOBEL et al., 1993). A inclinação das folhas foi identificada como um fator chave na determinação tanto da utilização de energia como na suscetibilidade a fotoinibição (MURCHIE et al., 1999). ZHU et al. (2008) afirmam que o principal fator responsável pela baixa eficiência de conversão de radiação em fitomassa é a baixa capacidade das copas em utilizar a *Q* incidente sobre as folhas e que a eficiência na utilização da radiação pode ser reduzida pelo excesso de energia, que desencadeia mecanismos de fotoproteção.

Embora, teoricamente, a área foliar verde determine a produção de fotoassimilados, variedades de cana-de-açúcar com mesmo índice de área foliar apresentaram diferentes produções de fitomassa e acúmulo de sacarose. Essas diferenças foram relacionadas à arquitetura do dossel, sendo a variedade com melhor desempenho, aquela em que havia maior incidência de radiação nas folhas localizadas na parte inferior do dossel vegetativo (TEJERA et al., 2007). Plantas de arquitetura planófila apresentam grande interceptação de radiação nas folhas do topo do dossel, mas praticamente não apresentam interceptação de radiação com as folhas do estrato inferior. Portanto, não há contribuição de todo o dossel vegetativo na síntese de carboidratos, com as plantas apresentando menor eficiência fotossintética. Outro problema de utilização de radiação incidente pelas plantas de arquitetura planófila é a fotoinibição que pode ocorrer nas folhas do topo do dossel vegetativo, pois ocorre a interceptação de grandes quantidades de energia por essas folhas (LONG et al., 2006). Plantas de arquitetura erectófila apresentam menor interceptação de radiação nas folhas do topo do dossel vegetativo, porém permitem a incidência de luminosidade no interior do dossel, luminosidade essa que é interceptada pelas folhas do estrato inferior, sendo utilizadas para a fotossíntese. Assim, o dossel vegetativo desses indivíduos contribui como um todo para a fotossíntese global da planta (TEJERA et al., 2007). Isso resulta em uma conversão mais eficiente da luz e maiores produtividades (RHODES, 1973).

Uma análise histórica da evolução da fotossíntese em arrozeiros e poáceas, como a cana-de-açúcar, revelou que a fotossíntese pode ser sistematicamente afetada em programas

de melhoramento, podendo apresentar redução ou mesmo permanecer inalterada conforme o alvo do melhoramento genético, se o índice de colheita ou a produção de fitomassa for aumentado (HUBBART et al., 2007). LONG et al. (2006) afirmam que o potencial da atividade fotossintética em melhorar a produtividade agrícola pode ser avaliado apenas quando os demais fatores da produção, tais como área foliar e arquitetura do dossel, são mantidos constantes. Variedades com estrutura do dossel que permita a incidência de energia solar nas folhas da parte baixa do dossel apresentam maior fotossíntese global (NOBEL et al., 1993; LAWLOR, 1995; LONG et al., 2006), sendo esse aspecto fundamental para aumentar a produtividade agrícola (ISHII, 1998; LONG et al., 2006). As variedades de arroz chamadas de 'New Plant Type' (NPT) são caracterizadas por folhas eretas, que permitem maior penetração de luz nas folhas mais baixas, otimizando a fotossíntese da copa (HORTON, 2000).

A penetração de radiação solar no dossel da cana-de-açúcar além de permitir a atividade metabólica das folhas inferiores, mantendo-as fotossinteticamente ativas por mais tempo, também aumenta o perfilhamento das plantas e assim a produção final de colmos (BONNETT et al., 2005). Há relato de que a senescência foliar é acelerada nas camadas mais baixas do dossel vegetativo, onde a radiação fotossinteticamente ativa e a razão luz vermelha/vermelha extrema são baixas (BALLARÉ & CASAL, 2000; TEJERA et al., 2007).

A redução de ε_F com o avanço do ciclo de cultivo pode ser ocasionada pela redução da atividade fotossintética em folhas maduras que apresentam menor concentração de nitrogênio devido à senescência da planta (ALLISON et al., 1997; PARK et al., 2005). De fato, a atividade fotossintética máxima e a fotossíntese integrada ao longo do período diurno em lâminas foliares, sem sinais visíveis de senescência, em plantas na fase final da maturação, foram significativamente reduzidas quando comparadas a medidas realizadas em cana-de-açúcar na fase de crescimento (MACHADO et al., 2008; RAMOS et al., 2008).

Considerando que o acúmulo de fitomassa vegetal é dependente do balanço entre fotossíntese e respiração (LAWLOR, 1995), TEJERA et al. (2007) relacionaram maiores rendimentos de fitomassa total a um balanço positivo entre fotossíntese e respiração na planta como um todo, sendo essa condição associada a valores elevados de ε_F do dossel de cana-de-açúcar.

Embora a fotossíntese seja um fator determinante no balanço de carbono das plantas, as variedades com maior potencial produtivo, provenientes de programas de melhoramento genético têm apresentado melhorias relacionadas à utilização de fotoassimilados pelos drenos, índice de colheita e duração do período de crescimento – sem aumento da fotossíntese por unidade de área foliar (LAWLOR, 1995). A falta de correlação entre a fotossíntese por

unidade de área foliar e o crescimento ou produtividade dos cultivos também é ocasionada por fatores que limitam a produção, como a capacidade dos drenos (LAWLOR, 1995; LONG et al., 2006). Logo, os fatores responsáveis pelos ganhos em produtividade agrícola devem ser considerados em nível de planta, atentando-se para as interações entre a morfologia e a fisiologia da cana-de-açúcar.

O acúmulo de sacarose no colmo pode ser afetado pela capacidade de armazenamento (morfologia/anatomia dos colmos) e pelo metabolismo e transporte de açúcar tanto na fonte como no dreno (fisiologia/anatomia das folhas e colmos e morfologia da planta). Há evidências que sugerem características da fonte e do dreno como determinantes para que haja maior acúmulo de sacarose no colmo da planta (BULL & GLASZIOU, 1963; IRVINE, 1975; MOORE & MARETZKI, 1996; NÓBREGA & DORNELAS, 2006). Quanto ao transporte, sabe-se que a translocação de assimilados não limita o acúmulo nos órgãos dreno, exceto sob condições extremas (WARDLAW, 1990; LAWLOR, 1995).

A capacidade do dreno – dimensão e quantidade de entrenós – também regula o rendimento de sacarose em cana-de-açúcar, atuando na regulação da fotossíntese das plantas. Drenos com maior capacidade e ativos por mais tempo têm o potencial de estimular a atividade fotossintética em cana-de-açúcar por meio de mudanças na atividade de enzimas e na expressão de genes (McCORMICK et al., 2006; 2008a), aumentando a eficiência de utilização da energia solar. Sabe-se que o inverso também é verdadeiro, drenos menos ativos que promovem o acúmulo de açúcares nas fontes modificam a atividade de enzimas e a expressão de genes relacionados ao processo fotossintético, reprimindo a fotossíntese (PAUL & PELLNY, 2003). Logo, constata-se que a morfologia do dreno afeta a fisiologia da fonte, sendo a capacidade do dreno uma característica a ser melhorada (ISHII, 1998) quando considerado o aspecto produtivo da cana-de-açúcar.

Outras características morfológicas também podem estar relacionadas ao acúmulo de sacarose no colmo, tais como o número, altura e diâmetro de entrenós – características que determinam o tamanho do "reservatório" de açúcar. O açúcar é armazenado no entrenó, onde há tecido parenquimático de reserva. Nos nós não há acúmulo de sacarose, por ser uma estrutura constituída de poucas células parequimáticas e de muitas estruturas vasculares, que formam o *continnum* solo-planta-atmosfera.

Plantas que necessitam de menos recursos para produzirem são mais eficientes, devendo ter a preferência nos cultivos. Segundo HORTON (2000), a eficiência do uso de nitrogênio (EUN) é uma prioridade para o aumento na produção agrícola, visto seu alto custo (alta demanda de energia) para a síntese desse fertilizante (SCHUMANN et al., 1998). A

EUN indica a quantidade desse nutriente que é exigida para a assimilação de CO_2. O nitrogênio é componente de aminoácidos e proteínas, sendo de grande importância para o metabolismo da planta. Em milho, aproximadamente 8,5% do total de proteína nos tecidos foliares está sob forma de rubisco e 2,8% sob forma de PEPCase. O total de proteína solúvel nesses tecidos é de 33% (MAKINO et al., 2003), então o nitrogênio acaba sendo "armazenado" nas folhas, e pode ser metabolizado e/ou re-mobilizado para outros tecidos que necessitem desse nutriente.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Material Vegetal

Foram utilizadas três variedades de cana-de-açúcar (*Saccharum* spp.), cultivadas na Coleção de Genótipos do Centro APTA Cana do Instituto Agronômico em Ribeirão Preto, São Paulo. As variedades fazem parte da 16ª Geração (1959-2007) do Programa Cana-IAC: IACSP93-2060, IACSP95-3028 e IACSP95-5000. As três variedades apresentam alto valor de sacarose aparente no caldo (POL), sendo: IACSP95-3028 hiperprecoce, IACSP93-2060 precoce e a IACSP95-5000 tardia quanto ao período de maturação (LANDELL et al., 2007).

3.2 Condições Experimentais

As plantas, soqueiras de primeiro ano, foram cultivadas sob condições de campo, tendo sido realizado o primeiro corte destas em 10/10/2008. Realizou-se adubação no plantio e de cobertura, conforme as recomendações para cultivo da cana-de-açúcar (RAIJ & CANTARELLA, 1997), além dos tratamentos fitossanitários necessários para manter a lavoura livre de plantas infestantes e pragas. A Coleção de Genótipos é composta por linhas de 5 m, espaçadas de 1,50 m (Figura 2). Há quatro linhas de cada variedade, com densidade de três touceiras por metro linear.

As avaliações fisiológicas, biométricas e de disponibilidade de energia foram feitas nas duas linhas centrais, desconsiderando as duas laterais (bordadura) e sem utilizar as touceiras da bordadura (inicial e final da linha). Avaliou-se duas folhas por planta, que foram escolhidas em função da posição no dossel ativo das plantas: contou-se o número de folhas verdes totalmente expandidas e a folha mediana foi utilizada como referência para dividir o

dossel em dois estratos, sendo chamado de “estrato superior” a metade superior e “estrato inferior” a metade inferior. Em caso de número par de folhas verdes, o limite entre os estratos foi definindo pela metade da altura do entrenó que separava as duas folhas medianas.

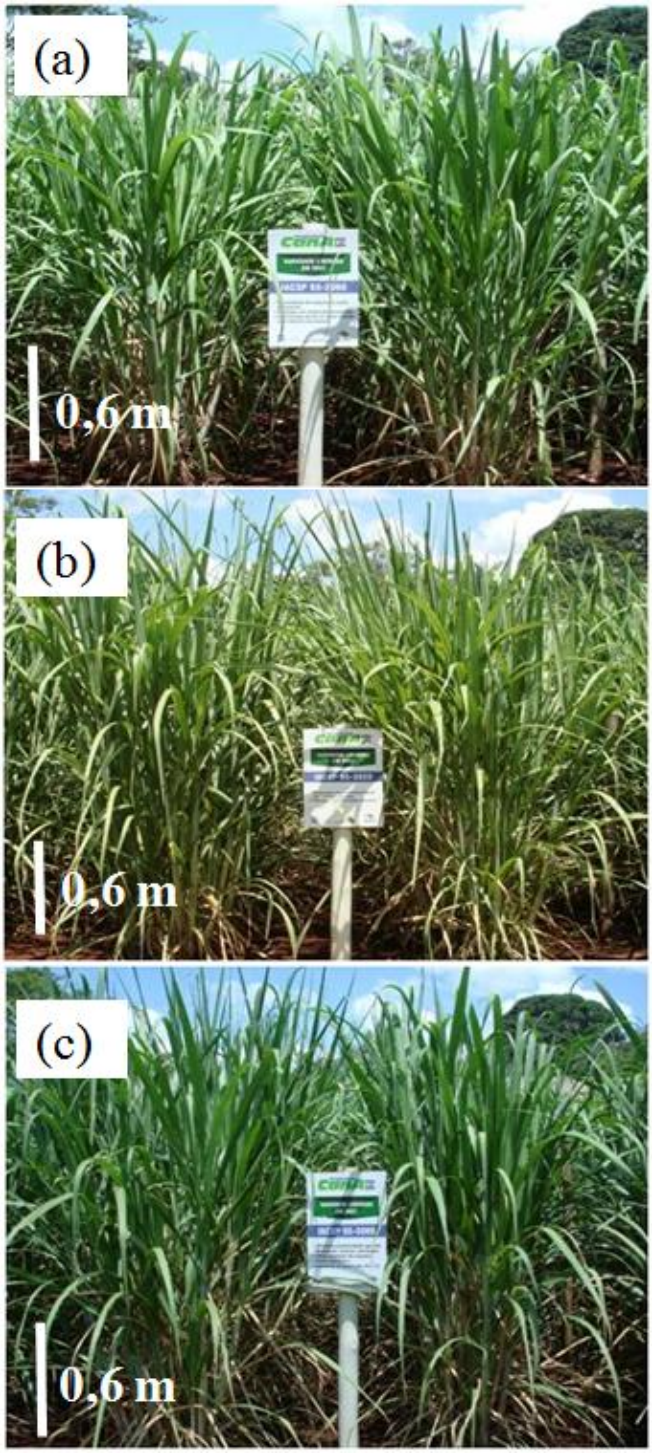

Figura 2. Visão de duas linhas de plantio das plantas utilizadas no experimento. (a) IACSP93-2060; (b) IACSP95-3028; (c) IACSP95-5000. Centro APTA Cana/IAC, Ribeirão Preto/SP. Fonte: R.V. Ribeiro. Data: 12/03/2009.

Em determinadas avaliações foi considerado o "estrato basal", que consiste da fitomassa presente abaixo da inserção da folha verde mais baixa. As folhas usadas para as medidas estavam na posição média de cada estrato. Todo o material vegetal presente no espaço delimitado pela divisória imaginária era considerado componente do estrato em questão (Figura 3). Foram consideradas folhas verdes, as folhas com menos de 50% da área senescente. As avaliações foram realizadas sempre nas mesmas folhas, do colmo de maior diâmetro da touceira, cujo diâmetro foi medido com paquímetro digital modelo 100.176BL (Digimess, Brasil) a altura de 1,0 m do solo. Em nenhuma touceira houve presença de colmos oportunistas, os chamados "colmo brotão".

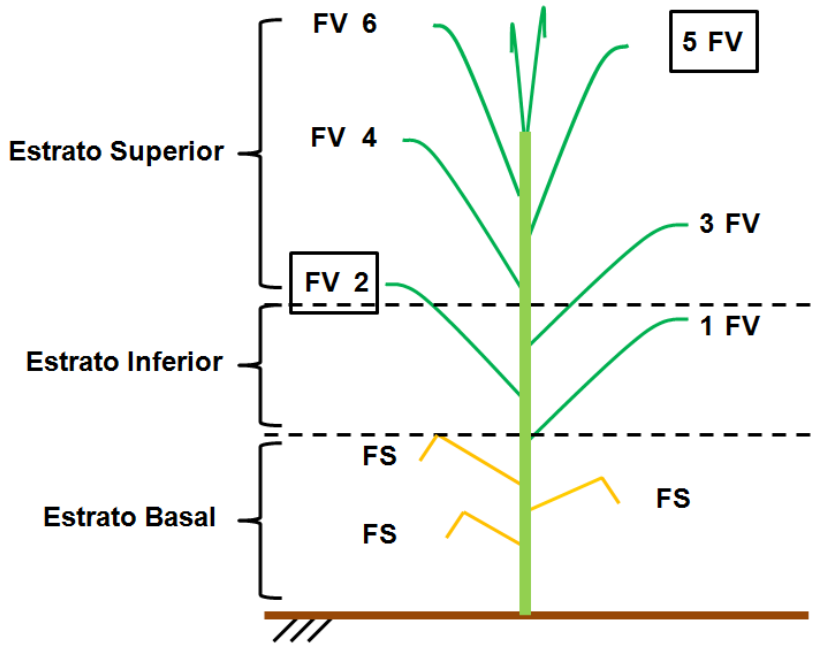

Figura 3. Esquema da separação dos estratos. Foram consideradas somente folhas verdes totalmente expandidas, no colmo de maior diâmetro da touceira. Toda a fitomassa presente dentro do espaço delimitado pelas linhas imaginárias era componente do estrato. FV = folha verde; FS = folha seca. No esquema, as folhas 2 e 5 seriam as utilizadas nas avaliações.

3.3 Avaliações Fisiológicas

As avaliações fisiológicas foram realizadas no período de 25/03 a 20/04/2009.

3.3.1 Resposta da fotossíntese ao aumento da radiação fotossinteticamente ativa

As trocas gasosas foram avaliadas com um analisador de gases por infravermelho modelo Li-6400 (Licor, EUA), equipado com fonte de luz RedBlue (6400-02B, Licor, EUA). A curva de resposta da assimilação de CO_2 (P_N) à variação da radiação fotossinteticamente ativa (Q) foi confeccionada utilizando o Li-6400, com fornecimento constante de CO_2 no ar (38 Pa). A temperatura média das folhas foi de 32,1 ± 0,1 °C durante as avaliações. Folhas totalmente expandidas no colmo de maior diâmetro da touceira foram utilizadas para a avaliação das curvas P_N/Q. A folha passou por uma breve aclimatação antes do início da confecção da curva, sendo deixada sob Q de 1000 μmol m^{-2} s^{-1} por 5 minutos e depois submetida a Q de 2000 μmol m^{-2} s^{-1} por mais 5 minutos. Após esse tempo, com a estabilidade da medida iniciou-se a curva de resposta. As intensidades de Q utilizadas, nessa ordem, foram: 2300, 1900, 1500, 1100, 700, 400, 300, 200, 150, 100, 50, 0 e 0 μmol m^{-2} s^{-1}. Com os dois últimos pontos obteve-se a respiração no escuro (R_d, μmol m^{-2} s^{-1}). Utilizou-se três repetições de curva P_N/Q para cada estrato da planta.

Os valores de P_N obtidos em função de Q foram ajustados à equação:

$$P_N = P_{NQ} [1-e^{-k(Q - \Gamma)}] \quad (1)$$

onde P_{NQ} é a assimilação máxima de CO_2, Γ é o ponto de compensação de luz, Q é a radiação fotossinteticamente ativa e k é coeficiente de ajuste. A eficiência quântica aparente (Φ) foi estimada pela equação (IQBAL et al., 1997):

$$\Phi = (kP_{NQ})\, e^{(k\Gamma)} \quad (2)$$

A eficiência de carboxilação da fotossíntese em resposta ao aumento de Q (CE_Q) foi calculada pela razão P_{NQ}/Ci.

Foram realizadas quantificações de N nas folhas do estrato superior e inferior das três variedades (Tabela 1) segundo método de Kjeldahl. A eficiência do uso do nitrogênio (EUN, [mg CO_2 (mg N h)$^{-1}$] foi calculada considerando P_{NQ} obtido em Q de 2300 μmol m^{-2} s^{-1}, a massa foliar específica (MFE) e o conteúdo de nitrogênio foliar (HIREL et al., 2007).

Nas folhas utilizadas para as avaliações foi determinada a massa foliar específica (MFE, g cm^{-2}), calculada a partir da excisão de 20 discos foliares de 0,78 cm², em ambos

estratos, que foram secos em estufa de circulação forçada (MA032, Marconi, Brasil) de ar a 60 °C, até massa constante.

Tabela 1. Conteúdo de nitrogênio (g kg^{-1}) em folhas de dois estratos do dossel de três variedades de cana-de-açúcar.

Estrato	IACSP93-2060	IACSP95-3028	IACSP95-5000
Superior	20,0±1,2	17,2±3,3	15,8±1,7
Inferior	16,3±0,9	15,8±0,8	16,4±2,4

Fonte: Laboratório de Análise de Solo e Planta/IAC. Os valores referem-se às médias (n=3) ± erro padrão.

Foi calculada a eficiência quântica da fixação de CO_2 (Φ_{CO_2}, μmol μmol^{-1}) a partir da curva P_N/Q, em cada intensidade luminosa (EDWARDS & BAKER, 1993):

$$\Phi_{CO_2} = (P_N + R_d)/0{,}85*Q \quad (3)$$

Sendo, P_N a assimilação liquida de CO_2, R_d a respiração no escuro, Q a intensidade da radiação fotossinteticamente ativa e 0,85 o aproveitamento de Q incidente.

3.3.2 Resposta da fotossíntese ao aumento da concentração intercelular de CO_2

As curvas de resposta da fotossíntese (P_N) ao aumento intercelular de CO_2 (*Ci*) foram feitas com o Li-6400, em folhas totalmente expandidas, no colmo de maior diâmetro da touceira. A folha foi submetida à aclimatação parcial antes do início da curva, sendo deixada sob Q de 1000 μmol m^{-2} s^{-1} durante 5 minutos, sendo então exposta a radiação de 2000 μmol m^{-2} s^{-1} por mais 5 minutos. Após esse período deu-se início à confecção da curva, sendo Q mantido constante (2000 μmol m^{-2} s^{-1}), enquanto foram impostas as variações de CO_2 do ar. As variações de *Ci* foram conseguidas alterando a concentração de CO_2 (38, 30, 20, 10, 7,5, 5,0, 38, 60, 90, 110, 150, 170, 200 Pa) do ar de entrada da câmara de medida do equipamento (LONG & BERNACCHI, 2003).

As medidas foram realizadas seguindo os mesmos critérios de estabilidade utilizados nas medidas de P_N/Q. Antes de cada medida colocava-se o equipamento em modo *match*, para igualar a concentração de CO_2 da câmara da amostra com a câmara de referência. A variação do CO_2 foi feita de forma gradual, de 38 para 5 Pa para estimular a abertura estomática,

retornando a concentração para 38 Pa e aumentando até atingir a concentração máxima de 200 Pa. Foram realizadas três repetições (curvas P_N/Ci) para cada estrato do dossel das plantas.

Foi realizado ajuste das curvas com o programa Origin 6.0 (OriginLab Corp., Northampton, EUA) utilizando o método do quadrado mínimo. A partir das curvas P_N/Ci é possível estimar a eficiência de carboxilação (CE_{Ci}) conforme McCORMICK et al. (2006):

$$P_N = a\,(1\text{-}e^{-b*Ci}) - c \qquad (4)$$

onde P_N é a assimilação instantânea de CO_2, *a* é a assimilação máxima de CO_2 (P_{NCi}), *b* e *c* são coeficientes de ajuste da curva e *Ci* é a concentração intercelular de CO_2.

A eficiência de carboxilação (CE_{Ci}) foi estimada pelo ajuste de regressão linear considerando a inclinação inicial da curva de resposta ($0 < Ci < 20$ Pa) (McCORMICK et al., 2006).

A partir da curva P_N/Ci, também foi possível calcular a limitação estomática da fotossíntese (S_L, %) através da equação (LONG & BERNACCHI, 2003):

$$S_L = (P_N\text{''} - P_N\text{'})/\ P_N\text{''} \qquad (5)$$

onde, P_N' é o valor da assimilação de CO_2 quando a concentração de CO_2 do ar (*Ca*) foi de 38 Pa e P_N'' é o valor da assimilação quando $Ci = Ca$.

3.3.3 Variação diurna das trocas gasosas

As variáveis avaliadas foram assimilação de CO_2 (P_N, μmol m^{-2} s^{-1}), transpiração (*E*, mmol m^{-2} s^{-1}), condutância estomática (*gs*, mol m^{-2} s^{-1}) e concentração intercelular de CO_2 (*Ci*, Pa). O equipamento também monitorou a temperatura foliar (T_{foliar}, °C) e condições ambientais, como temperatura do ar (T_{ar}, °C) e a diferença de pressão de vapor entre folha e ar (DPV_L, kPa). Foram calculadas a eficiência do uso da água ($EUA = P_N/E$, μmol $mmol^{-1}$) e a eficiência instantânea de carboxilação ($CE_i = P_N/Ci$, μmol m^{-2} s^{-1} Pa^{-1}).

A concentração de CO_2 foi mantida constante (38 Pa) através de suprimento de CO_2. A radiação fotossinteticamente ativa que atingia as folhas avaliadas, respeitada a inclinação natural das folhas e dos colmos e o sombreamento causado pelas touceiras adjacentes e pela copa da própria planta, foi quantificada com quantômetro Li-191 (Licor, EUA). Essa intensidade de *Q* era fornecida à lâmina foliar através da fonte de luz do Li-6400. As medidas

foram feitas com condições naturais de temperatura e umidade do ar e registradas quando o coeficiente de variação (CV) total estava próximo a 0,5% e os dados alcançaram estabilidade temporal.

As avaliações foram feitas ao longo do período diurno (variação diurna da fotossíntese), com intervalo de duas horas (9:00, 11:00, 13:00, 15:00 e 17:00 horas) sempre nas mesmas folhas, previamente selecionadas e marcadas com fitilhos. O intervalo entre a primeira e a última medida de cada horário variou entre 30 e 35 minutos. O dia apresentava pouca nebulosidade, com aumento desta no final da tarde. Foram realizadas três repetições, com um total de 18 avaliações por horário de medida.

Após essas avaliações, as folhas foram coletadas e dispostas em caixa térmica contendo CO_2 sólido para a posterior determinação dos conteúdos de pigmentos fotossintéticos, carboidratos e nutrientes.

3.3.4 Conteúdo de pigmentos fotossintéticos

As determinações de clorofila *a* e *b* e carotenóides foram feitas em discos foliares de 0,78 cm² excisados das mesmas folhas utilizadas na avaliação da variação diurna da fotossíntese. As frações foliares foram maceradas em almofariz em 2 mL de solução de acetona 80% (v/v). O almofariz foi mantido resfriado e em ambiente escurecido, para minimizar perdas por fotodegradação dos pigmentos. A solução foi passada para microtubos e o volume, então, corrigido para 2 mL. Após centrifugação por 5 minutos a 5000 rpm (centrífuga *GS*15R, Beckman, EUA), a absorbância do sobrenadante foi determinada em espectrofotômetro modelo B 342II (Micronal, Brasil) a 470, 646 e 663 nm. Os cálculos da concentração dos pigmentos foram realizados conforme LICHTENTHALER & WELLBURN (1983):

$$Clor._a = 12{,}21 * A_{663} - 2{,}81 * A_{646} \quad (6)$$

$$Clor._b = 20{,}13 * A_{646} - 5{,}03 * A_{663} \quad (7)$$

$$C = (1000 * A_{470} - 3{,}27 * Clor._a - 104 * Clor._b)/229 \quad (8)$$

onde, $Clor._a$ é o conteúdo de clorofila *a*, $Clor._b$, o conteúdo do clorofila *b*, C o conteúdo de carotenóides. A_{663}, A_{646} e A_{470} representam as absorbâncias nos comprimentos de onda 663, 646 e 470 nm, respectivamente.

3.3.5 Conteúdo de carboidratos foliares

A quantificação de carboidratos foi realizada nas folhas coletadas após as avaliações de variação diurna da fotossíntese, às 18:00 h. As amostras foram secas em estufa de circulação forçada a 60 °C até massa constante. Após secas, foram finamente moídas em almofariz e armazenadas em frascos âmbar hermeticamente fechados até a quantificação.

Nas determinações do conteúdo de carboidratos (mg g^{-1}) foram considerados os conteúdos de açúcares solúveis (AS), sacarose (S), amido (AMI), conteúdo total de carboidratos não-estruturais (CTNE = AS + AMI), açúcares redutores (AR = AS - S) e a razão sacarose:açúcares solúveis (S/AS).

A extração dos carboidratos foliares foi realizada utilizando solução de metanol, clorofórmio e água (MCW) na proporção de 15:5:3 v/v (BIELESK & TURNER, 1966). Em um tubo de rosca, foi adicionado aproximadamente 75 mg de matéria seca finamente moída, juntamente com 3 mL de MCW. Após 48 horas sob refrigeração, foi feita nova adição de 1,2 mL de água e 1,8 mL de clorofórmio e a solução submetida a mais 24 horas em refrigeração. Após essa etapa, coletou-se o sobrenadante que foi concentrado a 55 °C em banho-maria (MA184, Marconi, Brasil). O volume do extrato obtido foi mensurado e as amostras utilizadas para a determinação de AS e S, que foram quantificados pelo método fenol-sulfúrico (DUBOIS et al., 1956). Esse método consiste em adicionar a 5 μL do extrato, 495 μL de água destilada, 500 μL de solução de fenol (5%) e 2 mL de ácido sulfúrico (H_2SO_4) concentrado. Após o resfriamento da solução, foi realizada a leitura da absorbância a 490 nm, em espectrofotômetro modelo B342II (Micronal, Brasil), em duplicata. Esses valores foram transformados em conteúdo de AS com o auxílio de reta-padrão obtida com concentrações variadas de glicose (0, 20, 40, 60, 80 e 100 μg).

A sacarose foi quantificada através do método proposto por VAN HANDEL (1968). Em tubo de ensaio foi feita a adição de 5 μL do extrato, 495 μL de água destilada e 500 μL de solução de hidróxido de potássio (KOH) a 30%. Fecharam-se os tubos com papel alumínio e por 10 minutos foram submetidos a aquecimento em banho-maria a 75 °C. Após a concentração do extrato, foram adicionados 500 μL de solução de fenol (5%) e 2 mL de ácido sulfúrico (H_2SO_4) concentrado. Após o resfriamento, foi realizada a leitura da absorbância a 490 nm, em espectrofotômetro, em duplicata. Esses valores foram transformados em conteúdo de sacarose a partir de reta-padrão obtida com leituras de soluções contendo 0, 5, 10, 20, 30, 40 e 50 μg de sacarose.

O método enzimático proposto por AMARAL et al. (2007) foi utilizado para a determinação de amido (AMI). Foram utilizadas amostras de 10 mg depositadas em microtubos de 2 mL. O extrato foi obtido após quatro extrações com 500 μL de etanol 80% (v/v) e incubação em banho-maria a 80 °C durante 20 minutos. O precipitado foi colocado para secar durante 24 horas a temperatura ambiente. Ao precipitado adicionou-se soluções contendo α-amilase e amiloglucosidase e solução de ácido perclórico (0,8 M). A quantificação de amido foi realizada utilizando 50 μL do extrato adicionado a 750 μL de glicose PAP Liquiform (Labtest Diagnóstica S.A.), e incubado por 15 minutos a 30 °C. A absorbância foi avaliada com um leitor de microplacas modelo EL307C (Bio-Tek Instruments, Vermont, EUA) a 490 nm, em triplicatas. Esses valores foram transformados em conteúdo de amido a partir da reta-padrão obtida com leituras de soluções contendo 0, 5, 10, 15, 20, 25 e 30 μg de glicose.

3.4 Avaliações Biométricas

As avaliações biométricas foram realizadas no período de 23/03 a 25/03/2009. Na mesma data das avaliações de partição de fitomassa foram realizadas as avaliações biométricas: quantidade de perfilhos da touceira, altura útil (AU) e total do colmo (AT), número de nós (NN), número de folhas verdes (FV) e secas (FS) presentes no colmo de maior diâmetro da touceira. O ângulo de inserção foliar (AIF) foi medido com transferidor comum e o comprimento e a máxima largura das folhas foram medidos com régua comum.

A partição de matéria seca das plantas foi analisada, sendo fracionadas em folha e colmo dos três estratos, em três touceiras. Esse material foi coletado e seco em estufa de circulação forçada (60 °C) até massa constante.

3.5 Delineamento Estatístico e Análise dos Dados

O delineamento experimental utilizado foi em bloco casualizados em arranjo fatorial 3x2, em que as causas de variação foram o material vegetal (IACSP93-2060, IACSP95-3028 e IACSP95-5000) e a posição da folha no dossel (estrato superior e estrato inferior). Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e quando detectada diferença significativa, as médias (n=3) foram comparadas utilizando-se o teste de Scott-Knott a 10% de probabilidade.

4 RESULTADOS

4.1 Condições Ambientais

A temperatura média do ar durante o período do experimento foi de 23,7 ± 1,2 °C, atingindo máxima de 31,1 e mínima de 15,3 °C (Figura 4). Nos períodos anteriores as realizações das avaliações de trocas gasosas (medidas de fotossíntese potencial e da variação diurna da assimilação de CO_2) houve precipitação, sugerindo boa disponibilidade hídrica para as plantas.

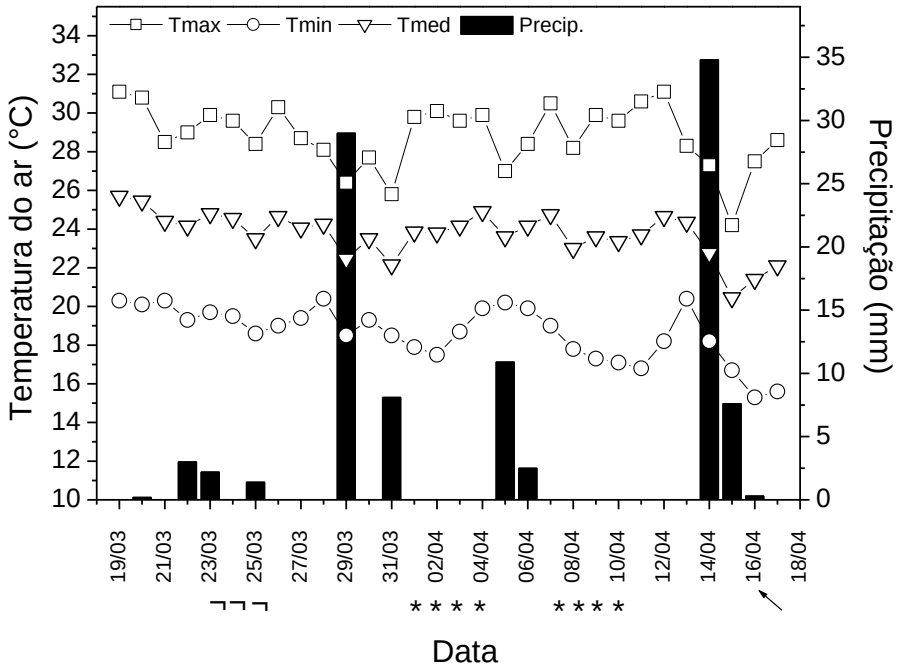

Figura 4. Temperatura máxima, média e mínima do ar e precipitação pluviométrica diária durante o período experimental (março a abril/2009). Fonte: Ciiagro/IAC (http://www.ciiagro.sp.gov.br/ciiagroonline/Quadros/QChuvaPeriodo.asp). O símbolo ¬ indica os dias em que foram realizadas as medidas de biometria. O símbolo * indica os dias em que foram feitas as curvas de resposta da fotossíntese ao aumento de *Q* e de *Ci*. A seta indica o dia em que foi realizada a medida de variação diurna das trocas gasosas.

4.2 Respostas da Fotossíntese ao Aumento da Radiação Fotossinteticamente Ativa e da Concentração Intercelular de CO_2

A variedade IACSP95-3028 apresentou maior potencial fotossintético no estrato superior em comparação às variedades IACSP93-2060 e IACSP95-5000 (Figura 5a). Este estrato também apresenta maior potencial fotossintético que o estrato inferior. Na variedade IACSP93-2060 não há diferença significativa na fotossíntese máxima entre as folhas do estrato superior e inferior. Já na variedade IACSP95-5000 a fotossíntese máxima do estrato inferior foi maior que a do estrato superior ($p<0,1$). No estrato inferior (Figura 5b), a variedade IACSP93-2060 apresenta potencial fotossintético menor que o das outras duas variedades.

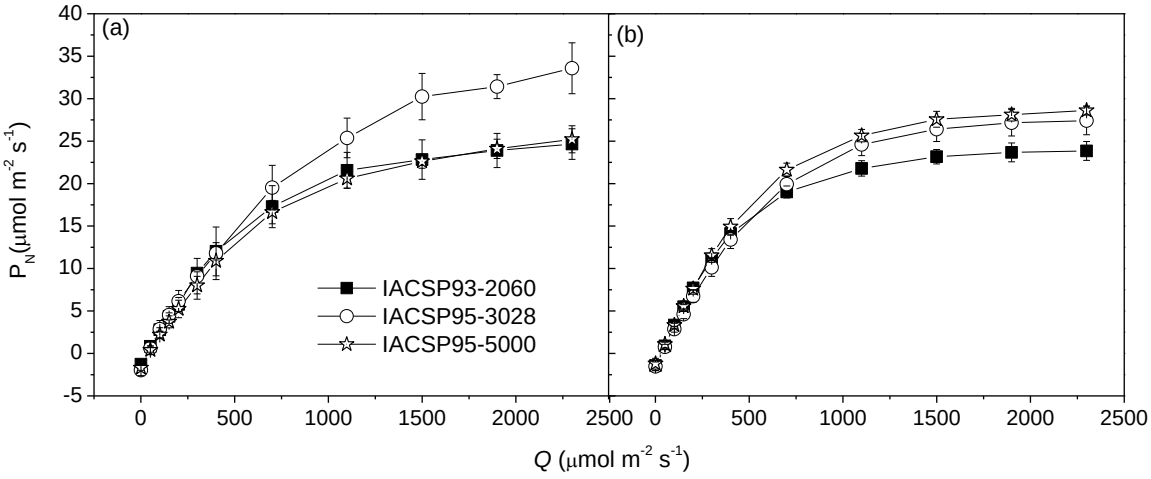

Figura 5. Resposta da assimilação de CO_2 (P_N) ao aumento da radiação fotossinteticamente ativa (Q) em três variedades de cana-de-açúcar, em folhas do estrato superior (a) e inferior (b). As medidas foram realizadas em folhas com temperatura média de 32,1 ± 0,1 °C e sob concentração de CO_2 do ar de 38 Pa. Cada símbolo representa a média (n=3) ± erro padrão.

A assimilação máxima de CO_2 (P_{NQ}) alcançada pela variedade IACSP95-3028, no estrato superior (Tabela 2) de 35,55 μmol m^{-2} s^{-1} foi maior ($p<0,1$) que a assimilação máxima das outras duas variedades. Já no estrato inferior a variedade IACSP93-2060 apresentou menor P_{NQ}. Não houve diferença estatística entre os materiais e entre os estratos para o ponto de compensação luminoso (Γ_Q), que foi em média de 35 ± 5 μmol m^{-2} s^{-1}. Para a eficiência quântica aparente (Φ) também não houve diferença significativa entre os materiais, porém nas

variedades IACSP95-5000 e IACSP93-2060 o estrato inferior apresentou maior Φ em relação ao estrato superior.

A respiração no escuro (R_d) das três variedades variou de 1,21 a 1,97 μmol m^{-2} s^{-1} e não houve diferenças quando comparados os estratos. Também não houve diferença significativa na eficiência instantânea de carboxilação (CE_i), assim como na condutância estomática máxima (gs_{MQ}) em função das variedades e dos estratos (Tabela 2).

Tabela 2. Assimilação máxima de CO_2 (P_{NQ}), ponto de compensação de luz (Γ_Q), respiração (*Rd*), eficiência quântica aparente (Φ), condutância estomática máxima (gs_{MQ}) e eficiência de carboxilação (CE_Q) nos estratos superior e inferior de três variedades de cana-açúcar.

Variedade	Estrato	P_{NQ}	Γ_Q	*Rd*	Φ	gs_{MQ}	CE_Q
			(μmol m^{-2} s^{-1})		(μmol $μmol^{-1}$)	(mol m^{-2} s^{-1})	(μmol m^{-2} s^{-1} Pa^{-1})
IACSP93-2060	Sup.	25,2 bA	$32,3^{ns}$	$-1,3^{ns}$	0,046 aB	0,21 aA	$2,4^{ns}$
IACSP95-3028		35,6 aA	33,5	-2,0	0,048 aA	0,32 aA	3,5
IACSP95-5000		25,8 bB	43,7	-1,7	0,042 aB	0,28 aA	2,1
IACSP93-2060	Inf.	24,0 bA	30,8	-1,4	0,060 aA	0,22 aA	1,9
IACSP95-3028		28,6 aB	38,6	-1,5	0,054 aA	0,24 aB	2,3
IACSP95-5000		29,2 aA	31,4	-1,2	0,059 aA	0,23 aA	2,5

Letras maiúsculas distintas nas colunas indicam diferenças estatísticas ($p<0,1$) entre os estratos na mesma variedade e letras minúsculas distintas representam diferenças estatísticas entre as variedades no mesmo estrato. As médias (n=3) foram comparadas pelo teste Scott-Knott. Dados derivados de curvas P_N/Q.

A eficiência quântica da fixação do CO_2 (Φ_{CO_2}) da variedade IACSP95-3028 foi maior no estrato superior em comparação às outras duas variedades. No estrato inferior não ocorreram diferenças de Φ_{CO_2} entre os materiais avaliados (Figura 6).

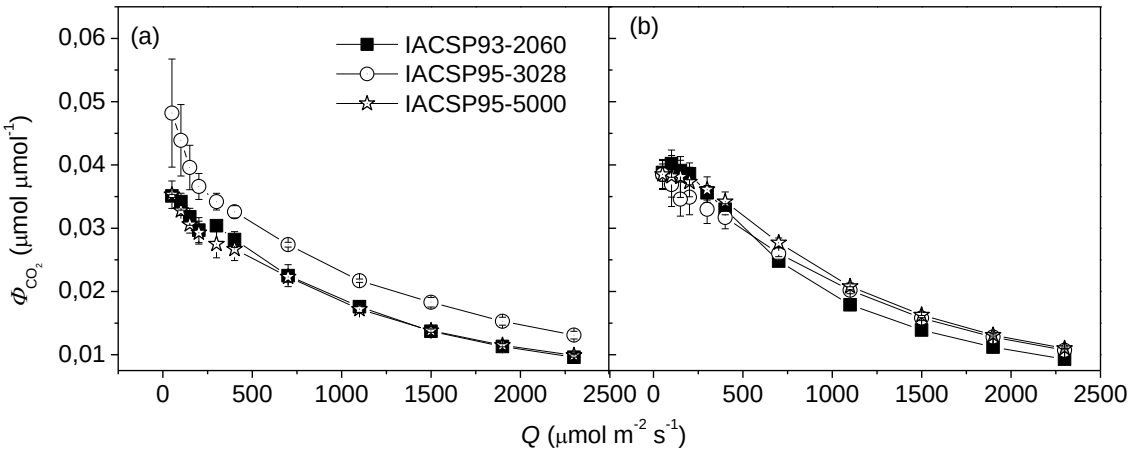

Figura 6. Resposta da eficiência quântica da fixação de CO_2 (Φ_{CO_2}) ao aumento de Q em três variedades de cana-de-açúcar, em folhas dos estratos superior (a) e inferior (b). Cada símbolo representa a média (n=3) ± erro padrão.

No estrato superior, a variedade IACSP95-3028 apresentou maior ($p<0,1$) eficiência do uso do nitrogênio (EUN) enquanto a variedade IACSP93-2060 apresentou a eficiência mais baixa, seguida da variedade IACSP95-5000. No estrato inferior não houve diferenças significativas ($p>0,1$) de EUN entre os três materiais estudados. A EUN do estrato superior na variedade IACSP95-3028 foi maior que a do estrato inferior (Tabela 3).

Tabela 3. Eficiência do uso do nitrogênio de três variedades de cana-de-açúcar em dois estratos do dossel vegetativo.

Variedade	**Estrato**	**EUN** [mg CO_2 (mg N h)$^{-1}$]
IACSP93-2060	Superior	3,15 cA
IACSP95-3028		5,90 aA
IACSP95-5000		4,66 bA
IACSP93-2060	Inferior	4,18 aA
IACSP95-3028		4,77 aB
IACSP95-5000		4,77 aA

Letras maiúsculas distintas indicam diferenças estatísticas ($p<0,1$) entre os estratos, na mesma variedade; letras minúsculas distintas indicam diferenças estatísticas entre as variedades, no mesmo estrato. As médias (n=3) foram comparadas pelo teste Scott-Knott.

Na curva de resposta da fotossíntese ao aumento de CO_2, as variedades IACSP95-3028 e IACSP95-5000 apresentaram assimilação máxima de CO_2 (P_{NCi}) maior que a variedade IACSP93-2060 no estrato superior (Figura 7a, Tabela 4). Não houve diferença significativa no ponto de compensação de CO_2 (Γ_{Ci}) entre as variedades, que se manteve próximo de zero (0,32±0,26 Pa) devido aos mecanismos de concentração de CO_2 nos sítios de carboxilação. A variedade IACSP93-2060 apresentou menor ($p<0,1$) eficiência de carboxilação (CE_{Ci}) em relação às variedades IACSP95-5000 e IACSP95-3028, assim como menor limitação estomática da fotossíntese (S_L). As três variedades não apresentaram diferenças na condutância estomática máxima (gs_{MCi}) independente da camada do dossel (Tabela 4). Já no estrato inferior, não houve diferenças significativas ($p>0,1$) para essas variáveis.

As variedades IACSP95-3028 e IACSP95-5000 apresentaram maior capacidade fotossintética nas folhas do estrato superior se comparadas às folhas do estrato inferior (Figura 7a, Tabela 4). Comparados os estratos, apenas IACSP95-3028 apresentou menor gs_{MCi} no estrato inferior.

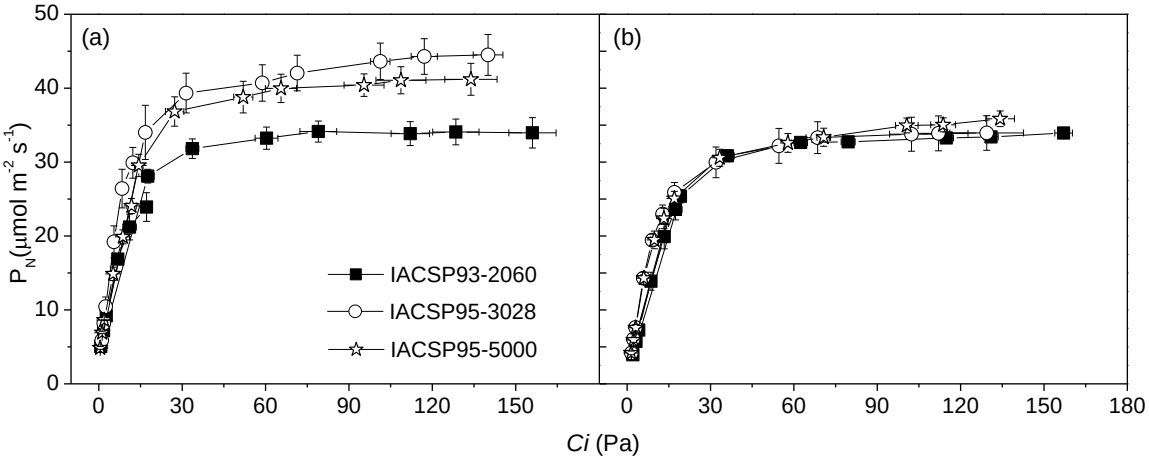

Figura 7. Resposta da assimilação de CO_2 (P_N) ao aumento da concentração intercelular de CO_2 (*Ci*) em três variedades de cana-de-açúcar, em folhas no estrato superior (a) e inferior (b). Cada símbolo representa a média de três repetições ± erro padrão. Temperatura média das folhas foi de 32,1 ± 0,1 °C e Q = 2000 μmol m^{-2} s^{-1}.

Tabela 4. Assimilação máxima de CO_2 (P_{NCi}), eficiência de carboxilação (CE_{Ci}), limitação estomática da fotossíntese (S_L) e condutância estomática máxima (gs_{MCi}) em folhas de dois estratos de três variedades de cana-de-açúcar.

Variedade	Estrato	P_{NCi} ($\mu mol\ m^{-2} s^{-1}$)	CE_{Ci} ($\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}\ Pa^{-1}$)	S_L (%)	gs_{MCi} ($mol\ m^{-2}\ s^{-1}$)
IACSP93-2060	Superior	35,51 bA	1,14 bA	12,63 bA	0,380 aA
IACSP95-3028		43,29 aA	1,81 aA	19,94 aA	0,337 aA
IACSP95-5000		41,78 aA	1,75 aA	22,58 aA	0,287 aA
IACSP93-2060	Inferior	34,58 aA	1,28 aA	18,03 aA	0,307 aA
IACSP95-3028		34,22 aB	1,55 aA	19,15 aA	0,253 aB
IACSP95-5000		34,77 aB	1,38 aA	22,77 aA	0,257 aA

Letras maiúsculas distintas indicam diferenças estatísticas ($p<0,1$) entre os estratos, na mesma variedade; letras minúsculas distintas representam diferenças estatísticas entre as variedades no mesmo estrato. As médias (n=3) foram comparadas pelo teste Scott-Knott. Dados derivados da curva P_N/Ci.

4.3 Ângulo de Inserção Foliar e Incidência de Radiação Fotossinteticamente Ativa no Dossel Vegetativo

O ângulo de inserção foliar (AIF) representa o ângulo formado na junção da bainha-lâmina foliar com o colmo. O AIF da variedade IACSP95-3028 apresentou-se 5 graus menor em ambos os estratos, em comparação às variedades IACSP93-2060 e IACSP95-5000 ($p<0,3$). Não houve diferença significativa de AIF quando comparado o estrato superior com o inferior nas variedades estudadas (Tabela 5).

Tabela 5. Ângulo de inserção foliar no estrato superior e no estrato inferior em três variedades de cana-de-açúcar.

Variedade	Estrato	AIF (°)
IACSP93-2060	Superior	30,0 aA
IACSP95-3028		26,7 bA
IACSP95-5000		31,7 aA
IACSP93-2060	Inferior	30,0 aA
IACSP95-3028		25,0 bA
IACSP95-5000		30,0 aA

Letras maiúsculas distintas indicam diferenças estatísticas ($p<0,3$) entre os estratos, na mesma variedade; letras minúsculas distintas representam diferenças estatísticas entre as variedades no mesmo estrato. As médias (n=3) foram comparadas pelo teste Scott-Knott.

Em relação à incidência da radiação fotossinteticamente ativa (*Q*) no dossel, a principal diferença foi encontrada as 13:00 h, horário em que os raios solares apresentam incidência aproximadamente perpendicular sobre o dossel das plantas. Houve diferença na disponibilidade de *Q* entre os materiais no estrato superior (Figura 8a), porém essas diferenças não causaram alterações significativas em P_N (Figura 9a-c). Já no estrato inferior (Figura 8b), a disponibilidade de *Q* foi maior na variedade IACSP95-3028, com as diferenças entre as variedades sendo mais pronunciadas as 13:00 horas ($p<0,1$).

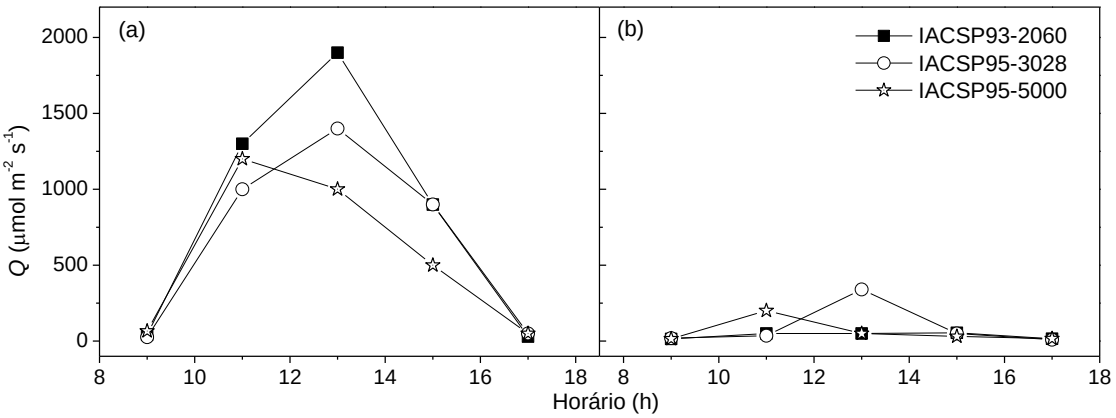

Figura 8. Radiação fotossinteticamente ativa (*Q*) incidente na lâmina foliar nos estratos superior (a) e inferior (b) do dossel vegetativo em três variedades de cana-de-açúcar. Mensuração considerando a inclinação natural das folhas.

4.4 Variação Diurna das Trocas Gasosas e Área Foliar

Durante os horários de medida a temperatura média do ar foi de 31,4 ± 0,1 °C e déficit de pressão de vapor entre folha e ar (DPV_L) de 2,15 ± 0,09 kPa.

A fotossíntese medida ao longo do período diurno foi semelhante ($p<0,1$) no estrato superior das três variedades (Figura 9a-c), mesmo tendo havido diferenças de *Q* incidente (Figura 8a).

Nos estratos inferiores (Figura 9d-f) das variedades estudadas, a *Q* incidente é expressivamente menor que nos estratos superiores (Figura 8b). Na variedade IACSP93-2060, *Q* mantém-se constante ao longo do período diurno e próximo do ponto de compensação luminosa. Na variedade IACSP95-5000, as 11 horas ocorre um pequeno aumento de *Q*, sendo a maior intensidade de radiação medida no estrato inferior desta variedade (Figura 8b). Na variedade IACSP95-3028 (Figura 8b), há um considerável aumento de radiação incidente as 13:00 horas, seguido de um grande aumento em P_N (Figura 9e). A fotossíntese nesse horário é maior ($p<0,1$) se comparada a das variedades IACSP93-2060 e IACSP95-5000 (Figura 9d-f).

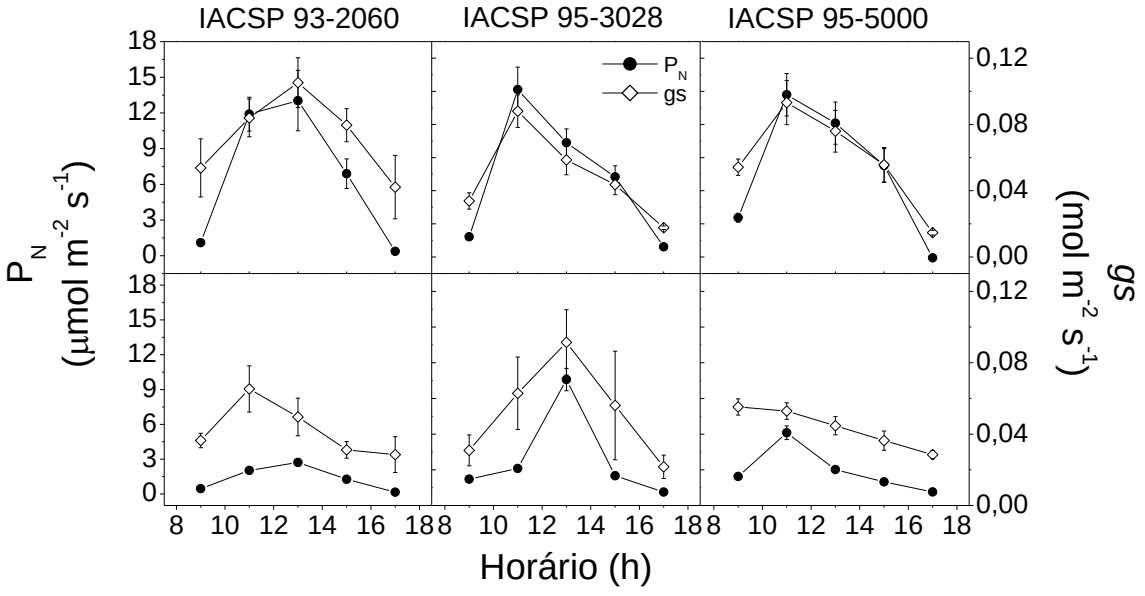

Figura 9. Variação diurna da assimilação de CO_2 (P_N) e da condutância estomática (*gs*) em três variedades de cana-de-açúcar, em folhas no estrato superior (a, b, c) e inferior (d, e, f). Cada símbolo representa a média (n=3) ± erro padrão. IACSP93-2060 (a,d); IACSP95-3028 (b,e); IACSP95-5000 (c,f).

Em geral, a condutância estomática (*gs*) variou ao longo do dia acompanhando as variações da radiação incidente (Figura 9). No estrato superior a *gs* na variedade IACSP93-2060 (Figura 9a) aumentou com o aumento de *Q*, tendo um pico as 13 horas e reduzindo, no final da tarde ao valor próximo do encontrado no início do dia. A variedade IACSP95-3028 apresenta o mesmo padrão da variedade IACSP93-2060 para a abertura dos estômatos (Figura 9b), tendo o pico de *gs* as 11 horas e resposta similar a de P_N. Esse mesmo padrão foi notado também com a variedade IACSP95-5000 (Figura 9c).

No estrato inferior a *gs* da variedade IACSP93-2060 (Figura 9d) atingiu seu máximo valor as 11 horas, sendo esse valor similar ($p<0,10$) ao do estrato superior. Na variedade IACSP95-5000, *gs* no início do dia é alta, decaindo com o passar do período diurno. A eficiência instantânea de carboxilação (CE_i) aumentou até as 11 horas no estrato superior, decaindo após esse horário (Figura 10) e seguindo a variação da intensidade de radiação (Figura 8). Não ocorreram diferenças significativas de CE_i entre as variedades, sugerindo que a atividade bioquímica da fotossíntese foi similar. Já no estrato inferior (Figura 10b), CE_i foi bem relacionado às variações da incidência de radiação nas folhas. No momento em que há maior incidência de radiação no estrato inferior (13 horas) a variedade IACSP95-3028 exibiu maior ($p<0,1$) CE_i.

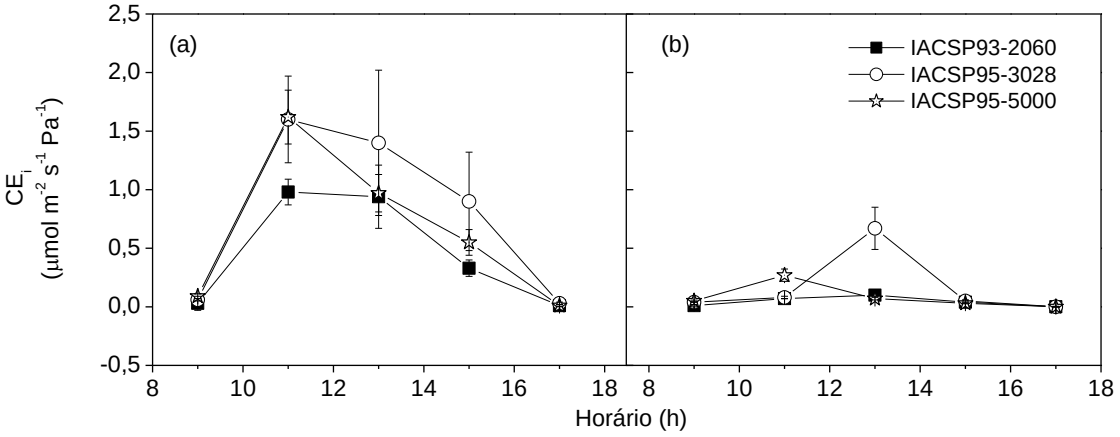

Figura 10. Eficiência instantânea de carboxilação (CE_i) em três variedades de cana-de-açúcar, em folhas no estrato superior (a) e inferior (b), ao longo do período diurno. Cada símbolo representa a média (n=3) ± erro padrão.

Independente do estrato do dossel, a transpiração (*E*) das variedades estudadas acompanhou o movimento de abertura e fechamento estomático (Figuras 9 e 11). No estrato superior a variedade IACSP93-2060 teve máxima *E* as 13 horas (Figura 11a) e nas variedades

IACSP95-3028 (Figura 11b) e IACSP95-5000 (Figura 11c) o pico de *E* ocorreu as 11 horas. Já no estrato inferior, a máxima *E* ocorreu as 11 horas nas variedades IACSP93-2060 e IACSP95-5000 e na IACSP95-3028 as 13 horas. Os valores de *E* na variedade IACSP95-3028 do estrato inferior foram semelhantes aos valores do estrato superior.

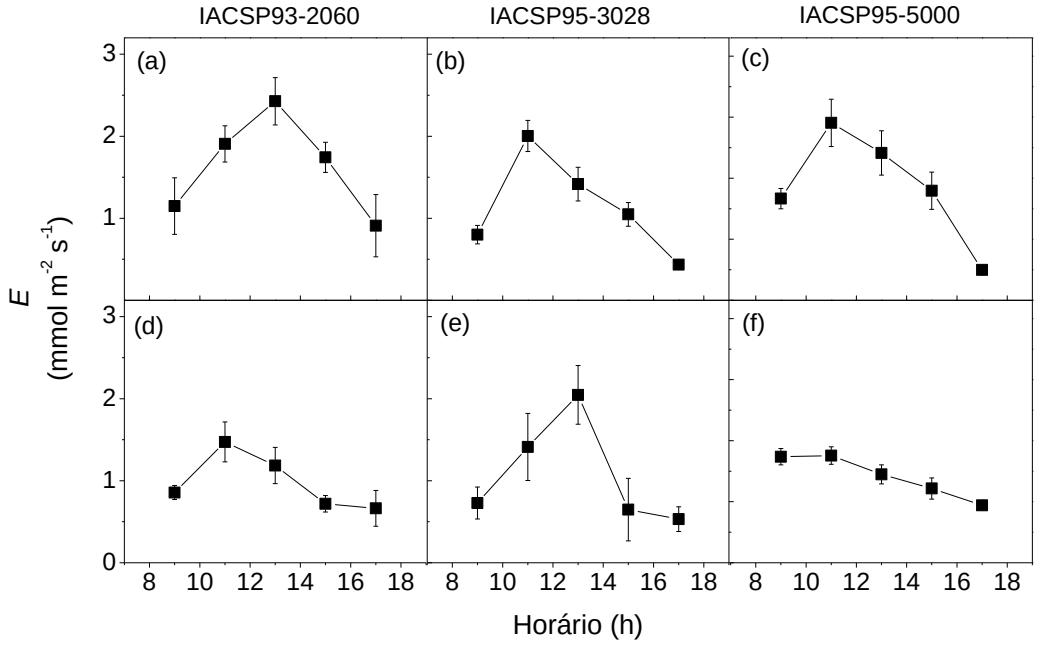

Figura 11. Variação diurna da transpiração (*E*) em três variedades de cana-de-açúcar, em folhas no estrato superior (a-c) e no estrato inferior (d-f). Cada símbolo representa a média (n=3) ± erro padrão. IACSP93-2060 (a, d); IACSP95-3028 (b, e); IACSP95-5000 (c,f).

Quando comparadas as variedades, a área foliar total da variedade IACSP95-3028 foi maior ($p<0,1$) devido às diferenças encontradas na área foliar do estrato inferior. Já no estrato superior, onde não ocorreram diferenças significativas na incidência de radiação solar, a área foliar foi similar entre os materiais (Tabela 6).

Tabela 6. Área foliar do estrato superior (AFs), do estrato inferior (AFi) e total (AFt) de touceiras de três variedades de cana-de-açúcar.

Variedade	AFs	AFi	AFt
		(m^2)	
IACSP93-2060	3,49 a	1,65 b	5,14 b
IACSP95-3028	4,19 a	3,16 a	7,35 a
IACSP95-5000	4,77 a	1,43 b	6,20 b

Letras distintas nas colunas indicam diferenças estatísticas (p<0,1) entre os materiais. As médias (n=3) foram comparadas pelo teste Scott-Knott. Avaliações realizadas aos 154 dias após o corte.

No estrato superior não ocorreram diferenças significativas (p<0,1) na assimilação de CO_2 integrada (P_{Ni}) ao longo do período diurno. Já no estrato inferior, devido à maior área foliar e à maior incidência de *Q* neste estrato, a variedade IACSP95-3028 apresentou maior P_{Ni} (Tabela 7). Em relação ao P_{Ni} total, não se observou variações significativas (p<0,1) entre os materiais.

Tabela 7. Assimilação de CO_2 integrada durante o período diurno em dois estratos do dossel vegetativo e total (superior + inferior) da touceira de três variedades de cana-de-açúcar.

Variedade	Estrato	$\mathbf{P_{Ni}}$ ($mmol\ dia^{-1}$)
IACSP93-2060		840,55 a
IACSP95-3028	Superior	968,56 a
IACSP95-5000		1153,93 a
IACSP93-2060		74,16 b
IACSP95-3028	Inferior	327,01 a
IACSP95-5000		90,84 b
IACSP93-2060		914,71 a
IACSP95-3028	Total	1295,57 a
IACSP95-5000		1244,77 a

Letras distintas nas colunas indicam diferenças estatísticas (p<0,1) entre os materiais. As médias (n=3) foram comparadas pelo teste Scott-Knott.

Ocorreu variação (p<0,1) na eficiência diurna do uso da água (EUA) quando comparadas as três variedades estudadas. A variedade IACSP95-3028 apresentou maior EUA tanto no estrato superior, quanto no estrato inferior. Nas três variedades, o estrato superior foi mais eficiente quanto ao uso da água que o estrato inferior (Tabela 8).

Tabela 8. Eficiência diurna do uso da água de três variedades de cana-de-açúcar em dois estratos do dossel vegetativo.

Variedade	Estrato	EUA ($\mu mol\ mmol^{-1}$)
IACSP93-2060	Superior	4,60 bA
IACSP95-3028		6,14 aA
IACSP95-5000		5,55 aA
IACSP93-2060	Inferior	1,57 bB
IACSP95-3028		3,03 aB
IACSP95-5000		2,08 bB

Letras maiúsculas distintas indicam diferença estatística ($p<0,1$) entre os estratos, na mesma variedade; letras minúsculas distintas representam diferenças estatísticas entre as variedades no mesmo estrato. As médias (n=3) foram comparadas pelo teste Scott-Knott.

4.4 Conteúdo de Carboidratos Foliares

No estrato superior, o conteúdo de amido foliar da variedade IACSP93-2060 foi maior que o da variedade IACSP95-3028, que por sua vez, foi maior que o conteúdo de amido da IACSP95-5000 (Tabela 9). Já no estrato inferior, as diferenças entre materiais não ocorreram. O conteúdo de amido no estrato superior foi maior ($p<0,1$) que no inferior na variedade IACSP93-2060, enquanto que nos outros dois materiais não ocorreu essa diferença.

Tabela 9. Conteúdo de amido (AMI), sacarose (S), açúcares solúveis (AS), razão sacarose:açúcares solúveis (S/AS), açúcares redutores (AR) e conteúdo total de carboidratos não-estruturais (CTNE), em folhas de dois estratos do dossel vegetativo em três variedades de cana-de-açúcar.

Variedade	Estrato	AMI	S	AS	S/AS	AR	CTNE
		($mg\ g^{-1}$)					
IACSP93-2060	Sup.	14,2 aA	21,0 aA	56,6 aA	0,37 aA	35,6 bA	70,7 aA
IACSP95-3028		6,9 bA	16,6 bA	60,9 aA	0,27 bA	44,4 aA	67,8 aA
IACSP95-5000		4,7 cA	12,2 bA	41,0 bA	0,30 bA	28,8 bA	45,7 bA
IACSP93-2060	Inf.	6,5 aB	21,4 aA	64,2 aA	0,33 aA	42,9 aA	70,6 aA
IACSP95-3028		7,4 aA	20,6 aA	64,1 aA	0,33 aA	43,4 aA	71,5 aA
IACSP95-5000		5,4 aA	13,0 bA	39,8 bA	0,33 aA	26,8 bA	45,2 bA

Letras maiúsculas distintas na coluna indicam diferenças estatísticas ($p<0,1$) entre os estratos, na mesma variedade; letras minúsculas distintas na coluna representam diferenças estatísticas entre as variedades no mesmo estrato. As médias (n=3) foram comparadas pelo teste Scott-Knott. Amostras das folhas do estrato superior e inferior coletadas as 18:00 h, no mesmo dia das avaliações das medidas de variação diurna das trocas gasosas.

O conteúdo de sacarose não diferiu entre os estratos superior e inferior nas variedades estudadas, porém no estrato superior, a variedade IACSP93-2060 apresentou maior conteúdo ($p<0,1$) em relação às outras duas variedades. No estrato inferior, a variedade IACSP95-5000 apresentou conteúdo de sacarose menor ($p<0,1$) que em IACSP95-3028 e IACSP93-2060 (Tabela 9).

Tanto no estrato superior quanto no estrato inferior, o conteúdo de AS totais da variedade IACSP95-5000 foi o menor ($p<0,1$) entre as variedades estudadas. Não ocorreram diferenças entre os conteúdos de AS entre os estratos das três variedades (Tabela 9).

A razão S/AS indica a porcentagem do total de açúcares solúveis que é composto por sacarose. No estrato superior, a sacarose representa 37% do total de açúcares solúveis da variedade IACSP93-2060. Essa proporção foi maior ($p<0,1$) que nas variedades IACSP95-5000 e IACSP95-3028. No estrato inferior, as três variedades apresentaram 33% de sacarose no total de açúcares solúveis. Não houve variação da relação S/AS entre os estratos, independente do material.

Diferenças significativas não foram encontradas no conteúdo de AR entre os estratos nas três variedades. No estrato superior, a variedade IACSP95-3028 exibiu o maior ($p<0,1$) conteúdo, enquanto que no estrato inferior a variedade IACSP95-5000 apresentou o menor conteúdo de AR. Não houve diferenças entre o conteúdo total de carboidratos não-estruturais (CTNE) entre os estratos nas três variedades, porém a variedade IACSP95-5000 apresentou menor ($p<0,1$) CTNE em relação às outras duas variedades (Tabela 9).

4.5 Conteúdo de Pigmentos Fotossintéticos

No estrato superior não ocorreram diferenças significativas quanto ao conteúdo de clorofila *a* entre os materiais. A variedade IACSP95-3028 apresentou maior conteúdo ($p<0,1$) de clorofila *b* enquanto que a variedade IACSP93-2060 exibiu o maior conteúdo de carotenóides. No estrato inferior, a variedade IACSP93-2060 apresentou o menor conteúdo de clorofila *a*, assim como o menor conteúdo de clorofila *b* e carotenóides ($p<0,1$).

Tabela 10. Conteúdo de clorofila *a* (Clor.$_a$), clorofila *b* (Clor.$_b$) e carotenóides (C) foliar em dois estratos do dossel vegetativo em três variedades de cana-de-açúcar.

Variedade	Estrato	Clor.$_a$	Clor.$_b$	C
		($\mu g\ cm^{-2}$)		
IACSP93-2060	Superior	13,45 Aa	8,58 bA	4,69 aA
IACSP95-3028		15,33 aA	11,08 aA	4,09 bA
IACSP95-5000		15,05 aA	9,59 bA	3,97 bA
IACSP93-2060	Inferior	9,82 bB	6,42 bB	3,68 bB
IACSP95-3028		14,40 aA	9,49 aB	4,35 aA
IACSP95-5000		14,77 aA	9,71 aA	4,19 aA

Letras minúsculas distintas nas colunas indicam diferenças estatísticas (p<0,1) entre os materiais, em um mesmo estrato. Letras maiúsculas distintas na coluna indicam diferença estatística (p<0,1) entre os estratos na mesma variedade. As médias (n=6) foram comparadas pelo teste Scott-Knott.

4.6 Aspectos Biométricos

A variedade IACSP95-3028 apresentou maior perfilhamento e maior manutenção de folhas verdes na touceira em comparação às outras duas variedades (Tabela 11). A quantidade de folhas secas presentes nas touceiras não diferiu (Tabela 11) entre as variedades.

Tabela 11. Número de folhas verdes por colmo (FVC), folhas verdes (FV), folhas secas (FS) e de perfilhos presentes por touceira em três variedades de cana-de-açúcar.

Variedade	FVC	FV	FS	Perfilhos
		(un.)		
IACSP93-2060	6,3 a	55,3 b	31,0 a	8,7 b
IACSP95-3028	7,7 a	107,7 a	51,7 a	14,0 a
IACSP95-5000	6,6 a	48,7 b	36,7 a	7,4 b

Letras distintas na coluna referem-se a diferenças estatísticas (p<0,1) entre os materiais. As médias (n=3) foram comparadas pelo teste Scott-Knott. Foram consideradas folhas verdes, folhas com mais de 50% da área verde e folhas secas, folhas com menos de 50% da área verde.

A altura total das plantas, que é a altura medida do nível do solo até a posição mais alta das folhas, foi similar (p<0,1) nas três variedades. Houve diferenças significativas entre todas as variedades quando foi comparada a altura útil das plantas, que refere-se à altura do nível do solo até o ponto de quebra natural. Este ponto localiza-se no contato entre o colmo e a região do meristema apical. A variedade IACSP95-3028 apresentou a maior altura útil de

colmo (Tabela 12). A altura útil é importante por ser a altura real do colmo da planta, local onde é armazenada a sacarose. Não houve diferença significativa no diâmetro do colmo entre as variedades estudadas. Porém a variedade IACSP95-3028 apresentou entrenós mais compridos em comparação às outras duas variedades, devido ao menor número de nós que esta variedade apresenta (Tabela 12).

Tabela 12. Altura total (AT) e útil (AU) do colmo, comprimento médio dos entrenós (CEN), diâmetro de colmo (DC) e número de nós (NN) em três variedades de cana-de-açúcar.

Variedade	AT	AU	CEN	DC	NN
	(cm)				(un.)
IACSP93-2060	332,0 a	156,7 c	16,3 c	2,90 a	9,7 a
IACSP95-3028	332,7 a	205,7 a	22,9 a	2,98 a	9,0 b
IACSP95-5000	331,7 a	188,7 b	18,9 b	3,11 a	10,0 a

Letras distintas nas colunas indicam diferença estatística ($p<0,1$) entre os materiais. As médias (n=3) foram comparadas pelo teste Scott-Knott. Medidas realizadas no colmo de maior diâmetro da touceira.

Como há mais folhas verdes nas touceiras da variedade IACSP95-3028, a área foliar verde total (Tabela 6) é maior ($p<0,1$) em relação à IACSP93-2060 e IACSP95-5000.

Não houve diferença estatística na matéria seca de folha e de colmo no estrato superior (Tabela 13). A variedade IACSP95-3028 apresentou maior ($p<0,1$) acúmulo de matéria seca de folhas e de colmos no estrato inferior, assim como no estrato basal (Tabela 13). No caso de cana-de-açúcar, a maior massa de colmo no estrato inferior é de grande importância, pois nessa fração é onde está a maior concentração de sacarose armazenada pela planta. A variedade IACSP95-3028 apresenta maior ($p<0,1$) matéria seca total de folha e de colmo (Tabela 14), quando comparada às variedades IACSP93-2060 e IACSP95-5000.

Tabela 13. Acúmulo de matéria seca (MS) de folha e de colmo em três estratos do dossel vegetativo de touceiras de três variedades de cana-de-açúcar.

Variedade	Estrato	MS folha	MS colmo
		(g)	
IACSP93-2060	Superior	218,9 a	169,6 a
IACSP95-3028		259,1 a	77,1 a
IACSP95-5000		269,3 a	94,2 a
IACSP93-2060	Inferior	94,2 b	422,0 b
IACSP95-3028		193,6 a	661,5 a
IACSP95-5000		81,5 b	292,7 b
IACSP93-2060	Basal	90,1 b	417,0 b
IACSP95-3028		180,8 a	925,5 a
IACSP95-5000		98,8 b	573,8 b

Letras distintas nas colunas, em cada estrato, indicam diferenças estatísticas ($p<0,1$) entre os materiais. As médias (n=3) foram comparadas pelo teste Scott-Knott. Avaliações realizadas aos 154 dias após o corte.

Houve maior ($p<0,1$) acúmulo de matéria seca total de folhas e de colmo na variedade IACSP95-3028, em comparação à IACSP93-2060 e IACSP95-5000 (Tabela 14).

Tabela 14. Acúmulo de matéria seca (MS) total de colmo e folha em touceiras de três variedades de cana-de-açúcar.

Variedade	Folha	Colmo	Total
		(g)	
IACSP93-2060	403,1 b	1008,6 b	1411,7 b
IACSP95-3028	635,8 a	1664,1 a	2300,0 a
IACSP95-5000	449,6 b	960,6 b	1410,1 b

Letras distintas nas colunas, indicam diferenças estatísticas ($p<0,1$) entre os materiais. As médias (n=3) foram comparadas pelo teste Scott-Knott.

5 DISCUSSÃO

5.1 Variação Genotípica e Espacial da Capacidade Fotossintética

Nesse estudo, as respostas da fotossíntese ao aumento da radiação fotossinteticamente ativa (Q) e ao aumento intercelular de CO_2 são independentes da posição natural da folha no dossel e, portanto das condições naturais de radiação as quais estão submetidas durante a realização das medidas.

No estrato superior, o P_{NQ} da variedade IACSP95-3028 foi maior ($p<0,1$) em relação às outras duas variedades, indicando que nesse estrato, o potencial fotossintético é maior (Figura 5, Tabela 3). Já no estrato inferior, P_{NQ} das variedades IACSP95-5000 e IACSP95-3028 é semelhante e maior se comparados à variedade IACSP93-2060. Essa diferença poderia ter sido provocada pelo menor conteúdo de pigmentos fotossintéticos no estrato inferior da variedade IACSP93-2060 (Tabela 10), no entanto, Φ (Tabela 2), Φ_{CO_2} (Figura 6) e o conteúdo de nitrogênio foliar (Tabela 1) foram semelhantes entre os materiais, indicando que não há sinais de senescência nessas folhas e que a menor fotossíntese é motivada por características do material vegetal.

A razão no conteúdo de clorofila *a*:*b* (1,52 ± 0,07) não foi diferente ($p>0,1$) entre as variedades ou estratos estudados. Valores ligeiramente superiores foram observados em cana-de-açúcar por GONÇALVES et al. (2004), ao redor de 2. A menor relação clorofila *a*:*b* observada no presente estudo foi conseqüência do maior conteúdo de clorofila *b* e não por redução no conteúdo de clorofila *a*.

No estrato superior, as variedades não apresentaram tendência de estabilização na assimilação de CO_2 devido ao aumento de *Q* (Figura 5a). Já no estrato inferior, as três variedades apresentaram claros indícios de saturação da fotossíntese pela luz (Figura 5b). No entanto, devido à menor exposição à radiação, as folhas desse estrato apresentaram maior Φ (Tabela 2) e maior Φ_{CO_2} sob baixas intensidades de radiação (Figura 6b), principalmente nas variedades IACSP95-5000 e IACSP93-2060. Essas são características de folhas sombreadas, com IACSP95-5000 e IACSP93-2060 apresentando melhor utilização da luz sob baixa radiação, se comparadas com as folhas do estrato inferior da variedade IACSP95-3028. Nas variedades IACSP93-2060 e IACSP95-5000, as folhas do estrato inferior apresentaram maior eficiência quântica em comparação às folhas do estrato superior. Portanto há evidências de que as folhas do estrato inferior são submetidas a menos disponibilidade de energia nos materiais IACSP95-5000 e IACSP93-2060.

A ausência de estabilização (patamar) da assimilação de CO_2 sob alto *Q* (Figura 5) indica que não houve saturação da fotossíntese pela luz, apenas que houve direcionamento de elétrons para outros drenos, que não a fixação de CO_2.

A respiração, que é a oxidação de compostos orgânicos produzidos a partir da fotossíntese, é o processo biológico responsável pela liberação de energia na forma de ATP, de metabólitos intermediários necessários ao metabolismo vegetal, além de estar envolvida no metabolismo de lipídeos (TAIZ & ZEIGER, 2006). Nas três variedades não houve diferenças

significativas em relação a respiração no escuro, assim como também não houve diferenças entre os estratos superior e inferior na mesma variedade. Logo, se *Rd* é semelhante, pode-se sugerir que o consumo de açúcares na fonte (folha) é semelhante entre os materiais e entre estratos.

Embora a respiração tenha relação com o crescimento, não foi observada relação entre *Rd* e o acúmulo de matéria seca (Tabela 13). Essa falta de correlação pode ter ocorrido porque as medidas de *Rd*, foram feitas em uma pequena fração (6 cm^2) de uma única folha, e o crescimento é resultado de processos integrados na planta toda ao longo do período avaliado (MOORE & MARETZKI, 1996; SMITH, 2004).

A variedade IACSP93-2060 apresentou no estrato superior, o maior conteúdo de N foliar, porém a maior disponibilidade deste nutriente não afetou o conteúdo de clorofila (Tabela 10), tampouco CE_Q (Tabela 2). Espera-se que o tecido que apresente maior conteúdo de N tenha maior conteúdo de clorofila e de rubisco, aumentando CE_Q (ALLISON et al., 1997) Essa variedade apresentou o menor P_{NQ} (Figura 5) e também a menor eficiência do uso de nitrogênio (EUN). Já a variedade IACSP95-3028 apresentou maior EUN no estrato superior (Tabela 3), indicando que para a mesma quantidade de nitrogênio foliar, essa variedade é capaz de fixar mais CO_2 se comparada a IACSP93-2060. Logo, pode-se sugerir que a IACSP95-3028 tem mais N em forma de rubisco e/ou PEPCase se comparadas as outras variedades.

A variedade IACSP93-2060 apresenta baixa EUN no estrato superior, visto que NOSE & NAKAMA (1990) consideraram plantas de cana-de-açúcar com baixa EUN quando apresentaram valores na faixa de 2,5 a 3,7 mg CO_2 mg^{-1} N h^{-1}.

As curvas de resposta da fotossíntese ao aumento da concentração intercelular de CO_2 indicam que no estrato superior a capacidade fotossintética na ausência de limitação estomática das variedades IACSP95-3028 e IACSP95-5000 é maior que da variedade IACSP93-2060 (Figura 7a). Além da maior assimilação máxima de CO_2 (P_{NCi}) os materiais IACSP95-3028 e IACSP95-5000 têm maior eficiência de carboxilação (CE_{Ci}). O melhor desempenho fotossintético é motivado pela maior regeneração de RuBP dependente do transporte de elétrons e pela maior carboxilação de açúcares pela enzima rubisco e PEPCase. Os valores máximos de P_{NCi} observados (35,5; 43,3, 41,8 μmol m^{-2} s^{-1}, para IACSP93-2060, IACSP95-3028 e IACSP95-5000, respectivamente) nas folhas do estrato superior são maiores que os valores encontrados por McCORMICK et al. (2006; 2008a) para folhas de cana-de-açúcar não sombreadas.

Em relação à limitação estomática, os materiais não apresentaram diferença quanto ao gs_{MCi} (Tabela 4). A limitação estomática da fotossíntese (S_L) na variedade IACSP93-2060 foi menor do que nas outras duas variedades, em função dos estômatos manterem-se mais abertos. McCORMICK et al. (2006; 2008b) trabalhando com folhas sombreadas de cana-de-açúcar encontraram valores menores de gs_{MCi}, da ordem de 0,15 mol m^{-2} s^{-1}, levando à menor P_{NCi} e limitação estomática ligeiramente superior, em torno de 25%.

No estrato inferior, as variedades IACSP95-5000 e IACSP95-3028 apresentaram menor P_{NCi} em relação ao estrato superior (Tabela 4). Porém, essa redução não foi acompanhada de redução significativa da CE_{Ci}, indicando o decréscimo da fotossíntese nesse estrato é devido à redução na taxa de regeneração da RuBP e não devido a problemas ocorridos na carboxilação pelas enzimas PEPCase e rubisco.

Em ambos os estratos das três variedades estudadas, a maior abertura estomática possibilitou os altos valores de P_{NCi}, que juntamente com a temperatura do ar (32,1 ± 0,1 °C) na faixa da temperatura ideal (28 – 34 °C) para o processo fotossintético em plantas C_4 (KIM et al., 2007), possibilitaram a alta eficiência aparente de carboxilação. A CE_{Ci} indica possíveis limitações bioquímicas que ocorrem no aparato fotossintético durante a fase bioquímica da fotossíntese, relacionados à velocidade de fixação de HCO_3^- pela PEPCase nas células do mesofilo e aos ácidos carbônicos que serão descarboxilados, liberando CO_2 no cloroplasto para a fixação pela rubisco. As variedades IACSP95-3028 e IACSP95-5000 apresentaram maior capacidade fotossintética em comparação à variedade IACSP93-2060, de acordo com as curvas de resposta ao aumento da radiação e da concentração de CO_2 (Figuras 5 e 7). Logo, apresentaram maior assimilação de CO_2 em condições otimizadas.

5.2 Variação da Fotossíntese Efetiva e Aspectos Biométricos

Apesar das diferenças pouco significativas do ponto de vista estatístico ($0,1<p<0,3$), o efeito biológico de pequenas variações no ângulo de inserção foliar parece ter sido pronunciado. Com as folhas do estrato superior mais eretas, há a melhor distribuição de radiação fotossinteticamente ativa (*Q*) ao longo do eixo axial da variedade IACSP95-3028, possibilitando maior aproveitamento de *Q* pelo dossel vegetativo da planta. O AIF da variedade IACSP95-3028 é 5 graus menor em comparação com o AIF das outras duas variedades estudadas, tanto nas folhas do estrato superior quanto nas folhas do estrato inferior (Tabela 5). Logo, podemos considerar que a variedade IACSP95-3028 apresenta uma

disposição de folhagem mais ereta que possibilita maior disponibilidade de energia radiante para as camadas inferiores do dossel (Figura 8).

No estrato superior (Figura 9a-c) a assimilação de CO_2 (P_N) foi semelhante ($p>0,1$) entre as três variedades, mesmo com *Q* incidente na variedade IACSP93-2060 sendo maior que nas outras duas variedades. Às 13 horas, a radiação incidente atingiu aproximadamente 1800 μmol m^{-2} s^{-1} na variedade IACSP93-2060, enquanto que nas variedades IACSP95-5000 e IACSP95-3028 foi de aproximadamente 1000 e 1500 μmol m^{-2} s^{-1}, respectivamente. Apesar disso, não houve diferenças na assimilação de CO_2 (P_N).

No estrato superior, *gs* apresenta padrão similar ao de P_N, indicando regulação da fotossíntese pela disponibilidade de CO_2 no espaço intercelular no mesofilo. No estrato inferior, a regulação estomática parece ser menor nas variedades IACSP93-2060 e IACSP95-5000 provavelmente pela baixa incidência de *Q* nesse estrato. Devido ao menor AIF da variedade IACSP95-3028, há maior incidência de *Q* no interior do dossel vegetativo dessa variedade (Figura 8b), permitindo maior P_N pelas folhas do estrato inferior, principalmente ao redor das 13 horas (Figura 9e).

No estrato inferior, evidencia-se a resposta de P_N ao aumento de *Q* quando esta não é saturante, como verificado em IACSP95-5000 as 11 horas e IACSP95-3028 as 13 horas, horários em que há aumento de *Q* (Figuras 9e, f). Os valores máximos de P_N das folhas do estrato superior e do inferior não estão próximos à capacidade fotossintética. De fato, a fotossíntese efetiva é influenciada por respostas da aclimatação às condições as quais estão submetidos os tecidos (HORTON, 2000).

No estrato superior, a assimilação de CO_2 integrada ao longo do dia (P_{Ni}) é similar entre os materiais, assim como a área foliar ($p>0,1$). A variedade IACSP95-3028 apresentou, devido ao maior perfilhamento e ao maior número de folhas verdes, a maior área foliar no estrato inferior e no total da touceira. No estrato inferior é que as diferenças proporcionadas pelo menor AIF são mais evidentes (Tabela 6) e as folhas deste estrato recebem maior quantidade de *Q*. Como consequência, IACSP95-3028 apresenta maior fotossíntese nesse estrato.

Na variedade IACSP95-3028 (Figura 9b, e) não há diferenças ($p>0,1$) entre os valores de *gs* nos estratos superior e inferior, pois esse último recebe quantidade satisfatória de energia radiante no meio do dia. Apesar de favorecer a fotossíntese, maior *gs* possibilita maior *E* e aumenta o consumo de água na IACSP95-3028. No entanto, devido à maior assimilação de CO_2 que ocorreu nesta variedade, há maior EUA em ambos os estratos em relação as outras variedades (Tabela 8). *E* apresentou a mesma variação de P_N e de *gs*, visto que o vapor

d'água é liberado para a atmosfera, principalmente, via estômatos. Em plantas não submetidas a estresse hídrico, os estômatos mantêm-se mais abertos possibilitando a entrada de CO_2 no mesofilo, as expensas de vapor d'água via transpiração. Nesse contexto, as plantas que apresentam maior EUA têm, a priori, melhor desempenho sob condições limitantes de água. As diferenças encontradas a favor da variedade IACSP95-3028 ocorreram devido a menor *gs* e menor *E* no estrato superior. Ainda assim, IACSP95-3028 teve maior P_N no estrato superior (Figura 9b).

MACHADO et al. (2009) observaram *gs* em torno de 0,1 mol m^{-2} s^{-1} em cana-de-açúcar, valores similares aos encontrados no estrato superior e no estrato inferior da variedade IACSP95-3028. Percebe-se que quando há disponibilidade energética suficiente para a fotossíntese, na ausência de estresses bióticos ou abióticos, os estômatos mantém-se mais abertos para favorecer as trocas gasosas da planta com o ambiente, minimizando os efeitos de limitações difusivas na fotossíntese. Esse mesmo resultado foi descrito por GRANTZ et al. (1987) em cana-de-açúcar.

Houve maior abertura estomática até as 11 horas, em ambos os estratos nas três variedades (Figura 9a-c). Na variedade IACSP93-2060, *gs* no estrato superior continua aumentando até as 13 horas, favorecendo P_N. Após esse horário, ocorre o fechamento gradual dos estômatos e a redução em P_N. LEAKEY et al. (2006) também observaram em milho que a *gs* é maior nos horários entre as 10:00 e 13:00 horas, assim como a máxima assimilação de CO_2.

No estrato inferior da variedade IACSP93-2060 (Figura 9d), a *gs* atingiu seu máximo valor as 11 horas, sendo similares a *gs* do estrato superior (Figura 9). Nesse horário, P_N foi menor no estrato inferior do que no estrato superior, evidenciando que a limitação da fotossíntese ocorreu em função da baixa disponibilidade de *Q*, e não em função da limitação estomática.

As variedades IACSP93-2060 e IACSP95-5000 apresentaram menor *gs*, portanto menor P_N e menor *E*, no estrato inferior se comparadas a IACSP95-3028. Esse padrão de trocas gasosas foi relacionado à menor incidência de *Q* (Figura 8), porém mesmo com menor *E*, essas duas variedades apresentaram, nesse estrato, menor EUA (Tabela 8) quando comparadas com o mesmo estrato da variedade IACSP95-3028.

Os carboidratos sintetizados a partir da fotossíntese são exportados para drenos de reserva ou consumidos na atividade respiratória. Parte dos carboidratos exportados é utilizada para fornecimento de energia para o crescimento da parte aérea (MOORE & MARETZKI, 1996) e/ou para o sistema radicular. Na variedade IACSP95-5000 há menor ($p<0,1$) conteúdo

de açúcares redutores, que são intermediários da síntese de carboidratos a partir do processo fotossintético. A redução no conteúdo de AR pode ser causada por aumento no consumo de carboidratos, sem redução da fotossíntese. Porém, o consumo de carboidratos ocorre durante o processo respiratório e as variedades não exibiram diferenças ($p>0,1$) na respiração, que variou de 1,21 a 1,97 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$.

A translocação de carboidratos pelas plantas de cana-de-açúcar é rápida e os órgãos de concentração de fotoassimilados são o colmo e o sistema radicular (MOORE & MARETZKI, 1996). Portanto, a variedade IACSP95-5000 poderia apresentar maior taxa de translocação de fotoassimilados, pois apresenta fotossíntese similar as outras duas variedades e o menor conteúdo foliar de carboidratos, como a sacarose e açúcares solúveis totais. O baixo conteúdo de amido foliar e de CTNE na variedade IACSP95-5000 (Tabela 9) sugerem maior demanda, isso é, dreno mais forte. Porém, o menor conteúdo de amido não tem relação com o acúmulo de matéria seca durante o período avaliado (Tabelas 8 e 14). Nossos dados sugerem que pode ter havido maior crescimento do sistema radicular ou maior acúmulo de sacarose nos colmos, o que justificaria o menor conteúdo de carboidratos nas folhas da variedade IACSP95-5000.

Levando em consideração a P_{Ni} total da touceira, não ocorrem diferenças significativas ($p>0,1$) entre os três materiais. Todavia, a maior parte do CO_2 foi assimilado no estrato superior de IACSP95-5000 (92,7%) e IACSP93-2060 (91,9%), enquanto que na variedade IACSP95-3028 o estrato superior contribui com 74,8%. Nas variedades que apresentam maior AIF (Tabela 5), a fotossíntese ocorre predominantemente no estrato superior devido à maior captação de *Q* nessa parte do dossel. Já na variedade IACSP95-3028, que apresenta menor AIF, há melhor distribuição de luz no interior do dossel, permitindo maior contribuição do estrato inferior na P_{Ni} da planta.

Apesar de não ter havido diferenças significativa da P_{Ni} total entre as variedades, deve-se ressaltar que a variedade IACSP95-3028 assimilou mais CO_2 por dia em comparação às variedades IACSP95-5000 (+ 4%) e IACSP93-2060 (+42%) (Tabela 7). Ao final de um ciclo de cultivo, essas diferenças são acumuladas e revertidas nas diferenças de acúmulo de fitomassa (Tabela 14).

Além das diferenças em relação ao potencial fotossintético (Figuras 5 e 7), a resposta fotossintética sob condições naturais também revela grandes diferenças entre as variedades e entre estratos. As condições ambientais diurnas durante as medidas de variação diurna das trocas gasosas não foram limitantes para a cana-de-açúcar. A temperatura média do ar foi de 31,4 °C e o déficit de pressão de vapor (DPV_L) também não foi limitante para o bom desempenho fotossintético de cana-de-açúcar, pois a demanda atmosférica não impôs

acentuada redução na condutância estomática. Porém, pode ter havido limitação da fotossíntese por *Q*. De acordo com as curvas de resposta ao aumento de *Q* (Figura 5), as variedades IACSP95-3028 e IACSP95-5000 não apresentaram indícios de saturação da fotossíntese por luz e a *Q* máxima que atingiu as folhas dessas variedades nas medidas da variação diurna das trocas gasosas foi inferior a 1500 μmol m^{-2} s^{-1} no estrato superior (Figura 5). Já no estrato inferior, houve limitação da fotossíntese pela baixa disponibilidade de *Q* nos três materiais.

Mesmo com condições ambientais não limitantes, os valores de P_N no estrato superior foram relativamente baixos para cana-de-açúcar. Essa baixa fotossíntese pode ser explicada pela temperatura nos dias que antecederam as avaliações (Figura 4). Houve acentuada redução na temperatura do ar, chegando a 15 °C na madrugada anterior às avaliações. Essa temperatura é inferior à temperatura base, que está entre 16 e 18 °C (INMAN-BAMBER, 1994). Portanto, P_N pode não ter atingindo valores elevados devido à baixa temperatura noturna do ar. O efeito do DPV_L na fotossíntese pode ser desconsiderado, haja vista que variou de 2,15 ± 0,09 kPa e GRANTZ et al. (1987) reporta baixa sensibilidade de *gs* em cana-de-açúcar com DPV_L aumentando de 0,75 a 2,5 kPa.

A altura total das plantas e o diâmetro do colmo foram semelhantes para os três materiais estudados, entretanto a variedade IACSP95-3028 apresentou maior altura útil dos colmos (Tabela 12). Nessa variedade, o colmo representa 61,8% da altura total da planta, enquanto que nas variedades IACSP93-2060 e IACSP95-5000 representa 48,4 e 56,9%, respectivamente. O comprimento dos entrenós da variedade IACSP95-3028 foi o maior quando comparado às demais variedades.

Na cana-de-açúcar, os locais de armazenamento de sacarose são os entrenós que compõem o colmo. Quando com o mesmo diâmetro, plantas que apresentam entrenós mais longos têm, potencialmente, maior volume de tecido de reserva (BULL & GLASZIOU, 1963), pois praticamente não há acúmulo de sacarose nos nós (tecido altamente fibroso e mais denso que os entrenós). A maior altura útil do colmo e os entrenós mais longos da IACSP95-3028 sugerem maior potencial de armazenamento de sacarose em comparação com as outras duas variedades estudadas.

Ainda em relação à estrutura da planta, a maior incidência de *Q* no estrato inferior (Figura 8) pode ser responsável pelo maior perfilhamento em IACSP95-3028 (Tabela 11). BEZUIDENHOUT et al. (2003) afirmam que ocorre senescência de perfilhos devido à competição por luz e foi demonstrado que baixa intensidade de luz inibe o desenvolvimento de perfilhos secundários em cana-de-açúcar (MARTIN & ECKART, 1933 citado por

BONNETT et al., 2005). A maior disponibilidade de *Q* também deve ser a responsável pela maior quantidade de folhas verdes presentes na variedade IACSP95-3028 (Tabela 11). Essa variedade apresentou maior número de perfilhos por touceira e a maior área foliar total, que estão relacionados ao maior acúmulo de fitomassa de folha e de colmos (Tabela 14). No momento da colheita, toda essa fitomassa da parte aérea pode ser utilizada para a co-geração de energia elétrica por parte das usinas produtoras de açúcar e álcool, melhorando o rendimento dessa atividade agrícola. Todavia, torna-se importante considerar que a fitomassa acumulada refere-se ao período de 154 dias após o corte.

Em termos de produção de fitomassa sob condições de campo, a variedade IACSP95-5000 não foi capaz de utilizar sua alta capacidade fotossintética em benefício do acúmulo de fitomassa na parte aérea (no período de crescimento avaliado). Já a variedade IACSP95-3028 que também apresenta alta capacidade fotossintética, foi capaz de acumular maior quantidade de matéria seca (Tabela 14). Essa diferença que ocorre a favor da variedade IACSP95-3028 foi ocasionada pela maior penetração de *Q* no dossel (estrato inferior), que é possível devido ao menor AIF (Tabela 5).

A variedade IACSP95-3028 é classificada como hiperprecoce (LANDELL et al., 2007), isto é, atinge o ponto de maturação para a colheita em menor tempo de cultivo. A hiperprecocidade apresentada por esta variedade pode estar relacionada com a maior capacidade de acúmulo de fitomassa durante as fases iniciais do ciclo de cultivo, em relação às variedades IACSP93-2060 e IACSP95-5000.

6 CONCLUSÕES

Há variação genotípica em relação à capacidade fotossintética sendo essa característica expressa no estrato superior do dossel vegetativo. A maior capacidade fotossintética das variedades IACSP95-3028 e IACSP95-5000, quando comparados com a variedade IACSP93-2060, está relacionada à maior atividade bioquímica da fotossíntese. Embora haja variação do potencial fotossintético, as condições ambientais limitam a fotossíntese da cana-de-açúcar, com as variedades apresentando valores semelhantes de fixação diurna de CO_2 no estrato superior.

O estrato inferior do dossel tem importante papel na fotossíntese total das plantas de cana-de-açúcar e variações na morfologia do estrato superior causam alterações significativas na disponibilidade de energia radiante nas porções inferiores do dossel vegetativo da variedade IACSP95-3028. Quanto maior a incidência de radiação solar no estrato inferior,

maior é a fotossíntese nessa camada e melhor é o desenvolvimento vegetativo das plantas, dado pelo maior perfilhamento, maior área foliar e maior acúmulo de fitomassa foliar e de colmo.

Em relação à hipótese desta dissertação, conclui-se que a variedade com maior acúmulo de fitomassa na parte aérea no período avaliado, i.e. IACSP95-3028, é a que apresenta maior capacidade fotossintética no estrato superior do dossel vegetativo e maior fotossíntese diurna no estrato inferior devido à maior incidência de energia radiante.

7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALLISON, J.C.S.; WILLIAMS, H.T.; PAMMENTER, N.W. Effect of specific leaf nitrogen content on photosynthesis of sugarcane. **Annals of Applied Biology**, v.131, p.339-350, 1997.

AMARAL, L.I.V.; COSTA, P.M.F.; AIDAR, M.P.M.; GASPAR, M.; BUCKERIDGE, M.S. Novo método enzimático rápido e sensível de extração e dosagem de amido em materiais vegetais. **Hoehnea**, v.34, p.425-431, 2007.

BALLARÉ, C.L.; CASAL, J.J. Light signals perceived by crop and weed plants. **Field Crops Research**, v.67, p.149-160, 2000.

BEZUIDENHOUT, C.N.; O'LEARY, G.J.; SINGELS, A.; BAJICB, V.B. A process-based model to simulate changes in tiller density and light interception of sugarcane crops. **Agricultural Systems**, v.76, p.589–599, 2003.

BIELESK, R.L.; TURNER, A. Separation and estimation of amino-acids in crude plant extracts by thin-layer electrophoresis and chromatography. **Analytical Biochemistry**, v.17, p.278-293, 1966.

BONNETT, G.D.; SALTER, B.; BERDING, N.; HURNEY, A.P. Environmental stimuli promoting sucker initiation in sugarcane. **Field Crops Research**, v.92, p.219-230, 2005.

BULL, T.A.; GLASZIOU, K.T. The evolutionary significance of sugar accumulation in *Saccharum*. **Australian Journal of Biological Science**, v.16, p.737-742, 1963.

CASTRO, P.R.C.; KLUGE, R.A.; PERES, L.E.P. **Manual de fisiologia vegetal: teoria e prática**. Piracicaba: Agronômica Ceres, 2005, 650p.

CESNIK, R.; MIOCQUE, J. **Melhoramento da cana-de-açúcar**. Brasília: Embrapa, 2004. 307p.

DaMATTA, F.M.; LOOS, R.A.; RODRIGUES, R.; BARROS, R.S. Actual and potential photosynthetic rates of tropical crop species. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v.13, p.24-32, 2001.

DENGLER, N.G.; NELSON, T. Leaf structure and development in C_4 plants. In: SAGE, R.F.; MONSON, R.K. (Eds.) **C_4 plant biology**. San Diego: Academic Press, 1999. p. 133-172.

DONALDSON, R.A.; REDSHAW, K.A.; SINGELS, A. In search of parameters to model cultivar-specific canopy development. **Proceedings of the South African Sugar Technology Association**, v.77, p. 605-609, 2003.

DUBOIS, M.; GILLES, K.A.; HAMILTON, J.K.; REBERS, P.A.; SMITH, F. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. **Analytical Chemistry**, v.28, p. 350-356, 1956.

EDWARDS, G.E.; BAKER, N.R. Can CO_2 assimilation in maize leaves be predicted accurately from chlorophyll fluorescence analysis? **Photosynthesis Research**, v.37, p.89-102, 1993.

EDWARDS, G.E.; FRANCESCHI, V.R.; KU, M.S.B.; VOZNESENKAYA, E.V.; PYANKOV, V.I.; ANDREO, C.S. Compartmentation of photosynthesis in cells and tissues of C_4 plants. **Journal of Experimental Botany**, v.52, p. 577-590, 2001.

ELMORE, C.D. The paradox of no correlation between leaf photosynthetic rates end crop yields. In: HESKETH, J.D.; JONES, J.W. (Eds.) **Predicting photosynthesis for ecosystem models**. Florida: CRC Press, 1980. p.155-167.

FATHI, M.; SCHNARRENBERGER, C. Purification by immunoadsorpotion and immuchemical properties of NADP-dependent malic enzymes from leaves of C_3, C_4 and crassulacean acid metabolism plants. **Plant Physiology**, v.92, p.710-717, 1990.

FREITAG, H.; STICHLER, W. *Bienertia cycloptera* Bunge ex Boiss., Chenopodiaceae, another C_4 plant without Kranz tissues. **Plant Biology**, v.4, p.121-132, 2002.

GONÇALVES, M.C.; VEGA, J.; OLIVEIRA, J.G.; GOMES, M.M.A. Sugarcane yellow leaf virus infection leads to alterations in photosynthetic efficiency and carbohydrate accumulation in sugarcane leaves. **Fitopatologia Brasileira**, v.30, p.10-16, 2005.

GRANTZ, D.A.; MOORE, P.H.; ZEIGER, E. Stomatal responses to light and humidity in sugarcane: prediction of daily time course and identification of potential selection criteria. **Plant, Cell and Environment**, v.10, p.197-204, 1987.

HIREL, B.; Le GOUIS, J.; NEY, B.; GALLAIS, A. The challenge of improving nitrogen use efficiency in crop plants: towards a more central role for genetic variability and quantitative genetics within integrated approaches. **Journal of Experimental Botany**, v.58, p.2369-2387, 2007.

HOFFMAN, H.P.; BASSINELLO, A.S.; Dos SANTOS, E.G.D.; VIEIRA, M.A.S. **Variedades RB de cana-de-açúcar**. Araras: CCA/UFSCar, 2008. 30p.

HORTON, P. Prospects for crop improvement through the genetic manipulation of photosynthesis: morphological and biochemical aspects of light capture. **Journal of Experimental Botany**, v.51, p.475-485, 2000.

HUBBART, S.; PENG, S.; HORTON, P.; CHEN, Y.; MURCHIE, E.H. Trends in leaf photosynthesis in historical rice varieties developed in the Philippines since 1966. **Journal of Experimental Botany**, v.58, p.3429-3438, 2007.

IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Levantamento Sistemático da Produção Agrícola**. http://www.ibge.gov.br/home/estatistica/indicadores/agropecuaria/lspa/lspa_2009 07 4.shtm (02 setembro 2009).

IGLESIAS, A.A.; ANDREO, C.S. Purification of NADP-malic enzyme and phosphoenolpyruvate carboxylase from sugar cane leaves. **Plant and Cell Physiology**, v.30, p.399-405, 1989.

INMAN-BAMBER, N.G. Temperature and seasonal effects on canopy development and light interception of sugarcane. **Field Crops Research**, v.36, p.41-51, 1994.

INMAN-BAMBER, N.G.; BONNETT, G.D.; SPILLMAN, M.F.; HEWITT, M.L.; JACKSON, J.A.F. Increasing sucrose accumulation in sugarcane by manipulating leaf extension and photosynthesis with irrigation. **Australian Journal of Agricultural Research**, v.59, p.13-26, 2008.

IQBAL, R.M.; RAO, AUR-R.; RASUL, E.; WAHID, A. Mathematical models and response functions in photosynthesis: an exponencial model. In: PESSARAKI, M. **Handbook of photosynthesis**. New York: Marcel Dekker Inc., 1997. p.803-810.

IRVINE, J.E. Photosynthesis in sugarcane varieties under field conditions. **Crop Science**, v.7, p.297-300, 1967.

IRVINE, J.E. Relations of photosynthetic rates and leaf and canopy characters to sugarcane yield. **Crop Science**, v.15, p.671-676, 1975.

ISHII, R. Leaf/canopy photosynthesis and crop productivity. In: RAGHAVENDRA, A.S. **Photosynthesis: a comprehensive treatise**. Cambridge: Cambridge University Press, 1998. p.215-225.

KHAN, M.S. Engineering photorespiration in chloroplasts: a novel strategy for increasing biomass production. **Trends in Biotechnology**, v.25, p.437-440, 2007.

KIM, S.H.; GITZ, D.C.; SICHER, R.C.; BAKER, J.T.; TIMLIN, D.J.; REDDY, V.R. Temperature dependence of growth, development and photosynthesis in maize under elevated CO_2. **Environmental and Experimental Botany**, v.61, p.224–236, 2007.

KUBIEN, D.S.; VON CAEMMERER, S.; FURBANK, R.T.; SAGE, R.F. C_4 photosynthesis at low temperature. A study using transgenic plants with reduced amounts of Rubisco. **Plant Physiology**, v.3, p.1577–1585, 2003.

JACKSON, P.A. Breeding for improved sugar content in sugarcane. **Field Crops Research**, v.92, p.277-290, 2005.

LANDELL, M.G.A.; CAMPANA, M.P.; FIGUEIREDO, P.; XAVIER, M.A.; VASCONCELOS, A.C.M.; BIDOIA, M.A.P.; SILVA, D.N.; dos ANJOS, I.A.; PRADO, H.; PINTO, L.R.; SOUZA, S.C.D.; SCARPARI, M.S.; ROSA JUNIOR, V.E.; DINARDO-MIRANDA, L.L.; AZANIA, C.A.M.; PERECIN, D.; ROSSETO, R.; SILVA, M.A.; MARTINS, A.L.M.; GALLO, P.B.; KANTHACK, R.A.D.; CAVICHIOLI, J.C.; VEIGA FILHO, A.A.; MENDONÇA, J.R.; DIAS, F.L.F.; GARCIA, J.C. **Variedades de cana-de-açúcar para o centro-sul do Brasil: 16° liberação do programa cana IAC (1959-2007)**. Campinas: Instituto Agronômico, 2007. 37p.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: Rima Artes & Textos, 2000. 531p.

LAWLOR, D.W. Photosynthesis, productivity and environment. **Journal of Experimental Botany**, v.46, p.1449-1461, 1995.

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 CO_2 concentration in the absence of drought. **Plant Physiology**, v.140, p.779-790, 2006.

LEEGOOD, R.C. C_4 photosynthesis: principles of CO_2 concentration and prospects for its introduction into C_3 plants. **Journal of Experimental Botany**, v.53, p.581-590, 2002.

LICHTENTHALER, H.K.; WELLBURN, A.R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents. **Biochemical Society Transactions**, v.11, p.591-592, 1983.

LIU, D.L.; BULL, T.A. Simulation of biomass and sugar accumulation in sugarcane using a process-based model. **Ecological Modelling,** v.144, p.181-211, 2001.

LONG, S.P.; HÄLLGREN, J.E. Measurement of CO_2 assimilation by plants in the field and the laboratory. In: HALL, D.O.; SCURLOCK, J.M.O.; BOLHÀR-NORDENKAMPF, H.R.; LEEGOOD, R.C.; LONG, S.P. **Photosynthesis and production in a changing environment**. London: Chapman & Hall, 1993. p.129-167.

LONG, S.P.; BERNACCHI, C.J. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. **Journal of Experimental Botany**, v.54, p.2393-2401, 2003.

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

MACHADO, E.C.; PEREIRA, A.R.; FAHL, J.I.; ARRUDA, H.V.; CIONE, J. Índices biométricos de duas variedades de cana-de-açúcar. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.17, p.1323-1320, 1982.

MACHADO, R.S.; RAMOS, R.A.; MACHADO, D.F.S.P.; RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C. Fotossíntese e conteúdo foliar de carboidratos em cana-de-açúcar. IN: SIMPÓSIO BRASILEIRO SOBRE ECOFISIOLOGIA, MATURAÇÃO E MATURADORES EM CANA DE AÇÚCAR. Botucatu. **Resumos...** Botucatu: Universidade Estadual Paulista, 2008.

MACHADO, R.S.; RIBEIRO, R.V.; MARCHIORI, P.E.R.; MACHADO, D.F.S.P.; MACHADO, E.C.; LANDELL, M.G.A. Respostas biométricas e fisiológicas ao déficit hídrico em cana-de-açúcar em diferentes fases fenológicas. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.44, p.1575-1582, 2009.

MAKINO, A.; SAKUMA, H.; SUDO, E.; MAE, T. Differences between maize and rice in n-use efficiency for photosynthesis and protein allocation. **Plant and Cell Physiology**, v.44, p.952-956, 2003.

MASSAD, R.S.; TUZET, A.; BETHENOD, O. The effect of temperature on C_4-type leaf photosynthesis parameters. **Plant, Cell and Environment**, v.30, p.1191-1204, 2007.

McCORMICK, A.J.; CRAMER, M.D.; WATT, D.A. Sink strength regulates photosynthesis in sugarcane. **New Phytologist**, v.171, p.759-770, 2006.

McCORMICK, A.J.; CRAMER, M.D.; WATT, D.A. Regulation of photosynthesis by sugars in sugarcane leaves. **Journal of Plant Physiology**, v.165, p.1817-1829, 2008a.

McCORMICK, A.J.; CRAMER, M.D.; WATT, D.A. Changes in photosynthetic rates and gene expression of leaves during a source-sink perturbation in sugarcane. **Annals of Botany**, v.101, p.89-102, 2008b.

MOORE, P.H. Integration of sucrose accumulation processes across hierarchical scales: towards developing an understanding of the gene-to-crop continuum. **Field Crops Research**, v.92, p.119-135, 2005.

MOORE, P.H.; MARETZKI, A. Sugarcane. In: ZAMSKI, E.; SCHAFFER, A.A. (Eds.) **Photoassimilate distribution in plants and crops**. New York: Marcel Dekker, 1996. p.643-669.

MURCHIE, E.H.; CHEN, Y.; HUBBART, S.; PENG, S.; HORTON, P. Interactions between senescence and leaf orientation determine *in situ* patterns of photosynthesis and photoinhibition in field-grown rice. **Plant Physiology**, v.119, p.553–563, 1999.

NOBEL, P.S.; FORSETH, I.N.; LONG, S.P. Canopy structure and light interception. IN: HALL, D.O.; SCURLOCK, J.M.O.; BOLHÀR-NORDENKAMPF, H.R.; LEEGOOD, R.C.; LONG, S.P. (Eds.) **Photosynthesis and production in a changing environment**. London: Chapman & Hall, 1993. p.79-90.

NOSE, A.; NAKAMA, M. Effects of leaf nitrogen content on leaf photosynthetic characteristics of sugarcane (*Saccharum* spp). **Japan Journal of Crop Science**, v.59, p.641-648, 1990.

NÓBREGA, J.C.M.; DORNELAS, M.C. Biotecnologia e melhoramento da cana-de-açúcar. IN: SEGATO, S.V.; PINTO, A.S.; JENDIROBA, E.; NÓBREGA, J.C.M. **Atualização em produção de cana-de-açúcar.** Piracicaba: Prol, 2006. p.39-56.

ONU - Organização das Nações Unidas. **Convenções.** http://www.onu-brasil.org.br/doc_quioto.php (18 setembro 2009).

PARK, S.E.; ROBERTSON, M.; INMAN-BAMBER, N.G. Decline in the growth of a sugarcane crop with age under input conditions. **Field Crops Research**, v.92, p.305-320, 2005.

PAUL, M. J.; FOYER, C.H. Sink regulation of photosynthesis. **Journal of Experimental Botany**, v.52, p.1883-1400, 2001.

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

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

POOLEY H.W.; NORMAM, J.M.; ARKEBAUER, T.J.; WALTER-SHEA, E.A.; GREEGOR JR, D.H.; BRAMER, B. Leaf gas exchange of *Andropogon gerardii* Vitman, *Panicum virgatum* L., and *Sorghastrum nutans* (L.) Nash in a tallgrass prairie. **Journal of Geophysical Research**, v.97, p.37-44, 1992.

RAE, A.L.; GROF, C.P.L.; CASU, R.E.; BONNETT, G.D. Sucrose accumulation in the sugarcane stem: pathways and control points for transport and compartmentation. **Field Crops Research**, v.92, p.159-168, 2005.

RAIJ, B. van.; CANTARELLA, H. Outras Culturas Industriais. IN: RAIJ, B. van.; CANTARELLA, H.; QUAGGIO, J.A.; FURLANI, A.M.C. (Eds). **Recomendações de adubação e calagem para o estado de São Paulo**. Campinas: Instituto Agronômico. 1997. p. 235.

RAMOS, R.A.; MACHADO, R.S.; RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C. Influência das variáveis ambientais nas trocas gasosas foliares de cana-de-açúcar durante o ciclo de cultivo. IN: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA PARA O PROGRESSO DA CIÊNCIA. **Resumos...** Campinas: SBPC, 2008.

RAVEN, P. H. **Biologia vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara-Koogan, 2007. 830p.

RHODES, I. Relationship between canopy structure and productivity in herbage grasses and its implications for plant breedings. **Herbage Abstracts**, v.43, p.129-133, 1973.

RIBEIRO, R.V. Uma reflexão sobre as interações entre morfologia, fotossíntese e rendimento de sacarose em plantas de cana-de-açúcar IN: **Simpósio Brasileiro sobre Ecofisiologia, Maturação e Maturadores em Cana-de-açúcar**, Botucatu/SP, 2008.

SAGE, R.F. The evolution of C_4 photosynthesis. **New Phytologist**, v.161, p.341-370, 2004.

SAGE, R.F. C_4 photosynthesis in terrestrial plants does not require Kranz anatomy. **Trends in Plant Science**, v.7, p.283-285, 2002a.

SAGE, R.F. Variation in the k_{cat} of Rubisco in C_3 and C_4 plants and some implications for photosynthetic performance at high and low temperature. **Journal of Experimental Botany**, v.53, p.609-620, 2002b.

SCARPARI, M.S., De BEAUCLAIR, E.G.F. Anatomia e botânica. In: DINARDO-MIRANDA, L. L.; VASCONCELOS, A.C.M.; LANDELL, M.G.A. **Cana-de-açúcar.** Campinas: Instituto Agronômico, 2008. p.47-56.

SCHUMANN, A.W.; MEYER, J.H.; NAIR, S. Evidence for different nitrogen use efficiencies of selected sugarcane varieties. **Proceedings of the South African Sugar Technology Association**, v.72, p.77-80, 1998.

SINGELS, A.; SMIT, M.A.; REDSHAW, K.A.; DONALDSON, R.A. The effect of crop start date, crop class and cultivar on sugarcane canopy development and radiation interception. **Field Crops Research**, v.92, p.249-260, 2005a.

SINGELS, A.; DONALDSON, R.A.; SMIT, M.A. Improving biomass production and partitioning in sugarcane: theory and practice. **Field Crops Research**, v.92, p.291-303, 2005b.

SMITH, B. N. Photosynthesis, respiration and growth. In: PESSARAKLI, M. **Handbook of photosynthesis**. London: Taylor & Francis, p. 671-677, 2004.

SOMERVILLE, C.R.; OGREN, W.L. Photorespiration-deficient mutants of *ArabidoFSIs thaliana* lacking mitochondrial serine transhydroxymethylase activity. **Plant Physiology**, v.67, p.666-671, 1981.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. Porto Alegre: Artmed, 2006. 719p.

TEJERA, N.A.; RODÉS, R.; ORTEGA, E.; CAMPOS, R.; LLUCH, C. Comparative analysis of physiological characteristics and yield components in sugarcane cultivars. **Field Crops Research**, v.102, p.64-72, 2007.

UNICA – UNIÃO DA INDÚSTRIA DE CANA-DE-AÇÚCAR. **Dados e cotações**, http://www.unica.com.br/dadosCotacao/estatistica/ (02 setembro 2009).

VAN HANDEL, E. Direct microdetermination of sucrose. **Analytical Biochemistry**, v.22, p.280-283, 1968.

VEIGA, C.F.M. **Estudo comparativo do desenvolvimento e do acúmulo de açúcar *in vitro* e *ex vitro* de cultivares de cana-de-açúcar (*Saccharum* spp.)**. 2000. 89fls. Tese (doutorado). UENF.

VON CAEMMERER, S. **Biochemical models of leaf photosynthesis**. Collingwood: CSIRO Publishing, 2000. 165p.

VON CAEMMERER, S.; FURBANK, R.T. The C_4 pathway: an efficient CO_2 pump. **Photosynthesis Research**, v.77, p.191-207, 2003.

VOZNESENSKAYA, E.V.; FRANCESCHI, V.R.; KIIRATS, O.; FREITAG, H.; EDWARDS, G.E. Kranz anatomy is not essential for terrestrial C_4 plant photosynthesis. **Nature**, v.414, p.543-546, 2001.

VU, J.C.V.; ALLEN Jr, L.H.; GESCH, R.W. Up-regulation of photosynthesis and sucrose metabolism enzymes in young expanding leaves of sugarcane under elevated growth CO_2. **Plant Science**, v.171, p.123-131, 2006.

WANG, D.; NAIDU, S.L.; PORTIS Jr, A.R.; MOOSE, S.P.; LONG. S.P. Can the cold tolerance of C_4 photosynthesis in *Miscanthus x giganteus* relative to *Zea mays* be explained by differences in activities and thermal properties of Rubisco? **Journal of Experimental Botany**, v.59, p.1779-1787, 2008.

WARDLAW, I.F. The control of carbon partitioning in plants. **New Phytologist**, v.116, p.341-381, 1990.

WATT, D.A.; McCORMICK, A.J.; GOVENDEN, C.; CARSON, D.L.; CRAMER, M.D.; HUCKETT, B.I.; BOTHA, F.C. Increasing the utility of genomics in unravelling sucrose accumulation. **Field Crops Research**, v.92, p.149-158, 2005.

WELBAUM, G.E.; MEINZER, F.C. Compartmentation of solutesand water in developing sugarcane stalk tissue. **Plant Physiology**, v.93, p.1147-1153, 1990.

WESTHOFF, P.; GOWIK, U. Evolution of C_4 phosphoenolpyruvate carboxylase genes and proteins: a case study with the genus *Flaveria*. **Annals of Botany**, v.93, p.13-23, 2004.

ZHOU, M.M.; SINGELS, A.; SAVAGE, M.J. Physiological parameters for modelling differences in canopy development between sugarcane cultivars. **Proceedings of the South African Sugar Technology Association**, v.77, p.610-621, 2003.

ZHU, X.G.; LONG, S.P.; ORT, D.R. What is the maximum efficiency with which photosynthesis can convert solar energy into biomass? **Current Opinion in Biotechnology**, v.19, p.153-159, 2008.