

O METABOLISMO DE CARBOIDRATOS EM CANA-DE-AÇÚCAR

Rafael Vasconcelos RIBEIRO
Cristina Rodrigues Gabriel SALES
Paulo Eduardo Ribeiro MARCHIORI
José Rodrigues MAGALHÃES FILHO
Daniela Fávero São Pedro MACHADO
Neidiquele Maria SILVEIRA
Eduardo Caruso MACHADO



**Governo do Estado de São Paulo
Secretaria de Agricultura e Abastecimento
Agência Paulista de Tecnologia dos Agronegócios
Instituto Agrônômico**

Governador do Estado de São Paulo
João Doria

Secretário de Agricultura e Abastecimento
Gustavo Junqueira

Secretária-executiva de Agricultura e Abastecimento
Gabriela Chiste

Coordenador da Agência Paulista de Tecnologia dos Agronegócios
Antonio Batista Filho

Diretor Técnico de Departamento do Instituto Agrônômico
Marcos Antonio Machado

ISSN 1809-7693

O METABOLISMO DE CARBOIDRATOS EM CANA-DE-AÇÚCAR

Rafael Vasconcelos **RIBEIRO**

Cristina Rodrigues Gabriel **SALES**

Paulo Eduardo Ribeiro **MARCHIORI**

José Rodrigues **MAGALHÃES FILHO**

Daniela Fávero São Pedro **MACHADO**

Neidiquele Maria **SILVEIRA**

Eduardo Caruso **MACHADO**

M587 O metabolismo de carboidratos em cana-de-açúcar. / Rafael Vasconcelos Ribeiro; Cristina Rodrigues Gabriel Sales; Paulo Eduardo Ribeiro Marchiori; et al. Campinas: Instituto Agronômico, 2020. 83 p. (Documentos IAC, 117) on-line

ISSN 1809-7693

1. Cana-de-açúcar. 2. Metabolismo de carboidratos - Cana-de-açúcar. I. Ribeiro, Rafael Vasconcelos. II. Sales, Cristina Rodrigues Gabriel. III. Marchiori, Paulo Eduardo Ribeiro. IV. Magalhães Filho, José Rodrigues. V. Machado, Daniela Fávero São Pedro. VI Silveira, Neidiquele Maria. VII. Machado, Eduardo Caruso. VIII. Série. IX. Título.

CDD: 633.61

O Conteúdo do Texto é de Inteira Responsabilidade dos Autores.

Comitê Editorial do Instituto Agronômico

Marcio Koiti Chiba

Daniela de Argollo Marques

Lúcia Helena Signori Melo de Castro

Maria Elisa Ayres Guidetti Zagatto Paterniani

Sérgio Parreiras Pereira

Equipe participante desta publicação

Coordenação da Editoração: Silvana Aparecida Barbosa

Maria Regina de Oliveira Camargo

Editoração Eletrônica e Capa: Quebra-Cabeça

qcartesgraficas@terra.com.br / (19) 99729-2463

A reprodução não autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação do Copyright © (Lei nº 9.610).

Instituto Agronômico

Centro de Comunicação e Transferência do Conhecimento

Caixa Postal 28

13012-970 Campinas (SP) - Brasil

www.iac.agricultura.sp.gov.br

SUMÁRIO

	página
RESUMO	1
ABSTRACT	2
LISTA DE ABREVIATURAS	4
1. INTRODUÇÃO	7
2. METABOLISMO DE CARBOIDRATOS NA FOLHA	8
2.1. O metabolismo fotossintético C ₄ na cana-de-açúcar	8
2.2. Biossíntese de sacarose e amido	11
2.3. Efeito do ambiente no metabolismo da folha	16
3. TRANSPORTE DE SACAROSE	24
4. METABOLISMO DE CARBOIDRATOS NOS COLMOS	29
4.1. Invertases ácidas	32
4.2. Invertase neutra	35
4.3. Sacarose sintase	37
4.4. Sacarose-6-fosfato sintase	39
4.5. Efeitos do ambiente no metabolismo do colmo	41
5. RELAÇÃO FONTE-DRENO	45

5.1. Crescimento e distribuição da fitomassa	45
5.2. Relação fonte-dreno em cana-de-açúcar durante o crescimento e a maturação	47
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS	55
AGRADECIMENTOS	56
REFERÊNCIAS	56

O metabolismo de carboidratos em cana-de-açúcar

Rafael Vasconcelos **RIBEIRO** ^(1,*)

Cristina Rodrigues Gabriel **SALES** ⁽²⁾

Paulo Eduardo Ribeiro **MARCHIORI** ⁽³⁾

José Rodrigues **MAGALHÃES FILHO** ⁽⁴⁾

Daniela Fávero São Pedro **MACHADO** ⁽⁵⁾

Neidiquele Maria **SILVEIRA** ^(1,5)

Eduardo Caruso **MACHADO** ^(5,*)

RESUMO

Além do papel estratégico na matriz energética brasileira, o cultivo da cana-de-açúcar também é importante para a produção de açúcar e assim é um dos pilares da agricultura brasileira. Entre a interceptação da energia luminosa pelo dossel das plantas de cana-de-açúcar e a produção de etanol, açúcar e energia nas usinas, reações de síntese e degradação ocorrem nas folhas e nos colmos, apresentando variações tanto em escala espacial como temporal. Tais reações são o foco deste trabalho, cujo objetivo é integrar o conhecimento existente sobre o metabolismo de carbono em plantas de cana-de-açúcar,

⁽¹⁾ Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Vegetal, Laboratório de Fisiologia de Plantas Cultivadas (LCroP), Campinas (SP).

⁽²⁾ University of Cambridge, Department of Plant Sciences, Cambridge, UK.

⁽³⁾ Universidade Federal de Lavras (UFLA), Departamento de Biologia, Lavras (MG).

⁽⁴⁾ Stoller do Brasil Ltda, Núcleo Tecnológico Stoller, Cosmópolis (SP).

⁽⁵⁾ Instituto Agrônomo (IAC), Centro de Pesquisa e Desenvolvimento de Ecofisiologia e Biofísica, Laboratório de Fisiologia Vegetal 'Coaracy M. Franco', Campinas (SP).

*Autores-correspondentes: rvr@unicamp.br; caruso@iac.sp.gov.br.

ênfatizando a produç o de sacarose nos  rg os fonte (folhas), o transporte deste a  car entre a fonte e o dreno (colmo) e o conseq ente ac mulo de sacarose nos colmos, um ponto-chave para o rendimento desta importante cultura bioenerg tica. Por fim, a influ ncia do ambiente nesses processos fisiol gicos e a regula o fonte-dreno ser o abordadas. Uma vez que as vias de bioss ntese e degrada o de carboidratos em cana-de-a  car s o tratadas de forma detalhada e atualizada, esperamos que esta publica o seja uma relevante fonte de informa o para os estudantes e os profissionais interessados nos produtos presentes em nosso dia a dia. Por fim, a elabora o de estrat gias e pr ticas culturais efetivas para o manejo dos campos de cana-de-a  car   poss vel apenas com o conhecimento dos processos que determinam o rendimento de sacarose nos colmos.

Palavras-chave: fotoss ntese, maturaa o, rela o fonte-dreno.

ABSTRACT

Carbohydrate metabolism in sugarcane

In addition to the strategic role in the Brazilian energy matrix, the cultivation of sugarcane is also important for the production of sugar and thus is one of the pillars of Brazilian agriculture. Between the interception of light energy by the sugarcane canopy and the production of ethanol, sugar and energy in industrial plants, reactions of synthesis and degradation occur in sugarcane leaves and stalks, with variations in both spatial and temporal scales. Such reactions are the focus of this work, which has as aim to integrate the current knowledge about the metabolism of carbon in sugarcane, emphasizing the sucrose synthesis in source organs (leaves), the transport of this sugar between source and sink (stalk) and the consequent accumulation of sucrose in stalks, key points for the field performance of this important bioenergetic crop. Finally, the influence of the environment on those physiological processes

and the source-sink regulation will be addressed. Since the pathways of biosynthesis and degradation of carbohydrates in sugarcane are treated in a detailed and updated way, we hope that this publication will be a relevant source of information for students and professionals interested in the extraordinary and magical process in which solar energy and CO₂ are transformed into products present on daily basis in our lives. At the end, the development of effective strategies and practices for the management of sugarcane fields is possible only with the knowledge of the processes that determine the sucrose yield in the stalks.

Key words: photosynthesis, maturation, source-sink relationships.

LISTA DE ABREVIATURAS

ADP	adenosina difosfato
ADP-G	adenosina difosfato glicose
ADP-GP	adenosina difosfato glicose pirofosforilase
ALA	alanina
AS	amido sintase
ASP	aspartato
ATP	adenosina trifosfato
BFV	bainha do feixe vascular
BM	bainha do mestoma
CB	célula buliforme
CH ₂ O	carboidrato
CRFP	ciclo redutivo da pentose fosfato
CT	célula translúcida
CC	complexo célula companheira-floema
E	estômato
EAB	epiderme da superfície abaxial
EAD	epiderme da superfície adaxial
Es	esclerênquima
EUN	eficiência fotossintética do uso do nitrogênio
F6P	frutose-6-fosfato
F1,6BP	frutose-1,6-bisfosfato
F1,6BPase	frutose-1,6-bisfosfatase
F2,6BP	frutose-2,6-bisfosfato
FVG	feixe vascular grande
FVM	feixe vascular médio

FVP	feixe vascular pequeno
G1P	glicose-1-fosfato
G6P	glicose-6-fosfato
IA	invertase ácida
IAV	invertase ácida do vacúolo
IC	índice de colheita
IN	invertase neutra
M	célula do mesofilo
MAL	malato
NAD	nicotinamida adenina dinucleotídeo
NADPH	nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato reduzido
NADP	nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato
NAD-ME	enzima málica dependente de NAD
NADP-MD	malato desidrogenase dependente de NADP
NADP-ME	enzima málica dependente de NADP
OAA	oxalacetato
PEP	fosfoenolpiruvato
PEPC	fosfoenolpiruvato carboxilase
PEPCK	fosfoenolpiruvato carboxiquinase
3-PGA	3-fosfoglicerato
Pi	fosfato inorgânico
PIR	piruvato
PPi	pirofosfato
PPDK	piruvato ortofosfato diquinase
Rubisco	ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase
RuBP	ribulose-1,5-bisfosfato

SPP	sacarose-6-fosfato fosfatase
SPS	sacarose-6-fosfato sintase
SuSy	sacarose sintase
S6P	sacarose-6-fosfato
triose-P	triose fosfato
UDP	uridina difosfato
UDP-G	uridina difosfato glicose
UDP-GP	uridina difosfato glicose pirofosforilase

1. INTRODUÇÃO

O rendimento de sacarose é um dos fatores que determinam a viabilidade econômica do cultivo da cana-de-açúcar (*Saccharum* spp.), sendo um processo intrinsicamente associado ao metabolismo de carboidratos nas folhas e nos colmos. Assim, a atividade fotossintética e a capacidade da planta em transportar os fotoassimilados para as células do parênquima de reserva no colmo tem papel determinante no rendimento de sacarose na cana-de-açúcar. O descarregamento do floema e o armazenamento da sacarose no vacúolo das células parenquimáticas devem ser eficientes para manter o gradiente de concentração de sacarose e, assim a importação desse açúcar. Essa dinâmica associada à alta eficiência do metabolismo fotossintético C₄ permitem que a cana-de-açúcar acumule grandes quantidades de sacarose nos colmos.

Devido ao hábito semiperene das plantas, o cultivo da cana-de-açúcar está sujeito a grandes variações das condições ambientais, que quando limitantes afetam de forma significativa o desenvolvimento das plantas e o acúmulo de sacarose. Como exemplo, baixas temperaturas e déficit hídrico afetam o metabolismo de carboidratos da cana-de-açúcar de forma dependente da fase fenológica e do genótipo, podendo prejudicar as plantas na fase de crescimento inicial e no máximo perfilhamento ou beneficiar o acúmulo de sacarose nos colmos na fase de maturação. Além da regulação induzida pelo ambiente no metabolismo das folhas e colmos, há também a modulação endógena promovida por alterações na relação fonte-dreno.

Nesse contexto, este trabalho tem como objetivo abordar o metabolismo de carboidratos nas fontes (folhas) e nos drenos (colmos) de plantas de cana-de-açúcar, citando as principais reações de síntese e de degradação de sacarose e como o ambiente as afeta. O transporte de fotoassimilados desde o carregamento do floema na fonte até o descarregamento no dreno será tratado, assim como a regulação endógena da produção de fotoassimilados induzida por variações nos teores de

carboidratos tanto nas folhas como nos colmos. Sob essa perspectiva, o metabolismo de carboidratos será considerado desde as reações de incorporação de CO₂ atmosférico pela fotossíntese até o armazenamento de sacarose no vacúolo das células parenquimáticas do colmo.

2. METABOLISMO DE CARBOIDRATOS NA FOLHA

2.1 O metabolismo fotossintético C₄ na cana-de-açúcar

A cana-de-açúcar, uma monocotiledônea de metabolismo fotossintético C₄, apresenta dois tipos celulares distintos contendo cloroplastos nas lâminas foliares (Figura 1): as células do mesofilo e as da bainha do feixe vascular (BFV), onde os cloroplastos são orientados de forma centrífuga (HATCH et al., 1975). Os feixes vasculares são cercados pela BFV clorenquimatosas, formando a anatomia Kranz (COLBERT e EVERT, 1982). Internamente à BFV está presente a bainha do mestoma, que possui acentuada deposição de suberina na lamela (ROBINSON-BEERS e EVERT, 1991). Longitudinalmente, há feixes vasculares grandes, médios e pequenos intercalados nas lâminas foliares (Figura 1), característica comum às gramíneas. Os feixes de vasos longitudinais são conectados por pequenos vasos transversais (COLBERT e EVERT, 1982). Os plasmodesmos estão presentes entre as células clorenquimatosas da BFV e do mesofilo e as células não clorenquimatosas do mesofilo, sendo uma evidência do fluxo simplástico de metabólitos entre estes compartimentos (ROBINSON-BEERS e EVERT, 1991).

A assimilação de CO₂ na cana-de-açúcar pode atingir valores maiores que 60 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹ (MOORE e MARETZKI, 1996; SALES, 2015). Apesar da grande capacidade fotossintética da cana-de-açúcar, não há relação direta aparente entre a alta fotossíntese por unidade de área e o acúmulo de sacarose nos colmos. Essa afirmativa é sustentada pela comparação de duas espécies de *Saccharum*: *S. spontaneum*, que apesar

de apresentar fotossíntese até duas vezes maior que *S. officinarum*, tem menor acúmulo de sacarose, isto é, 2% vs. 25% sacarose/massa fresca (IRVINE, 1975; MOORE e MARETZKI, 1996). Esses resultados indicam a competição pelo carbono assimilado entre o crescimento vegetativo e o acúmulo de sacarose.

O mecanismo de concentração de CO₂ da fotossíntese C₄ é uma especialização derivada de ancestrais que apresentavam mecanismo C₃ (SAGE, 2004). A via C₄ pode ser classificada em função do ácido de quatro carbonos formado no início do processo fotossintético, nas células do mesofilo e em função da principal enzima de descarboxilação que atua nas células da BFV. As enzimas málicas dependentes de NADP (NADP-ME) e de NAD (NAD-ME) e a fosfoenolpiruvato carboxiquinase (PEPCK) atuam na BFV descarboxilando o ácido de quatro carbonos produzido nas células do mesofilo. A cana-de-açúcar tem sido classificada como C₄ do tipo NADP-ME (HATCH et al., 1975; HATCH, 1987), sendo o oxalacetato (OAA) produzido na carboxilação do fosfoenolpiruvato (PEP) via PEP carboxilase (PEPC) no citosol das células do mesofilo, transportado para o cloroplasto e reduzido a malato via NADP-malato desidrogenase (NADP-MD) (HATCH et al., 1975; KANAI e EDWARDS, 1999). O malato é então transferido para a BFV via plasmodesmo e descarboxilado no cloroplasto da BFV, próximo ao sítio de carboxilação da ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), onde ocorre o ciclo C₃ (Figura 1). Porém, estudos recentes mostram que a cana-de-açúcar apresenta flexibilidade entre os diferentes mecanismos de descarboxilação, isto é, três formas de descarboxilação ocorreriam concomitantemente. O ácido C₄ oxalacetato seria descarboxilado via PEPCK e o malato via NADP-ME no cloroplasto da BFV, e via NAD-ME na mitocôndria (Figura 1). Aspartato também pode ser reconvertido a oxalacetato e reduzido a malato para descarboxilação via enzima NADP-ME (CALSA e FIGUEIRA, 2007; FURBANK, 2011; SALES et al., 2018; CACEFO et al., 2019) (Figura 1).

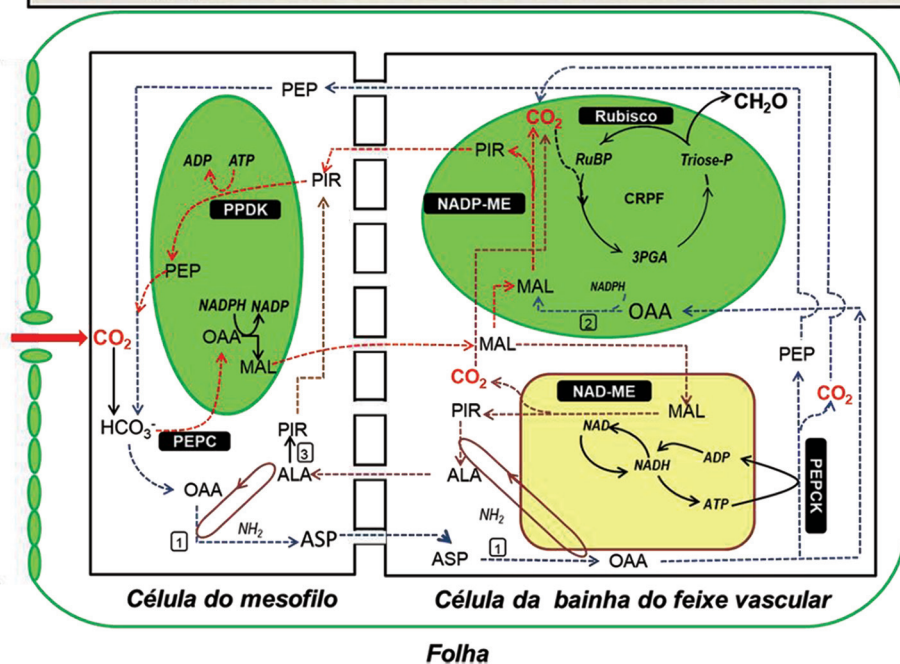
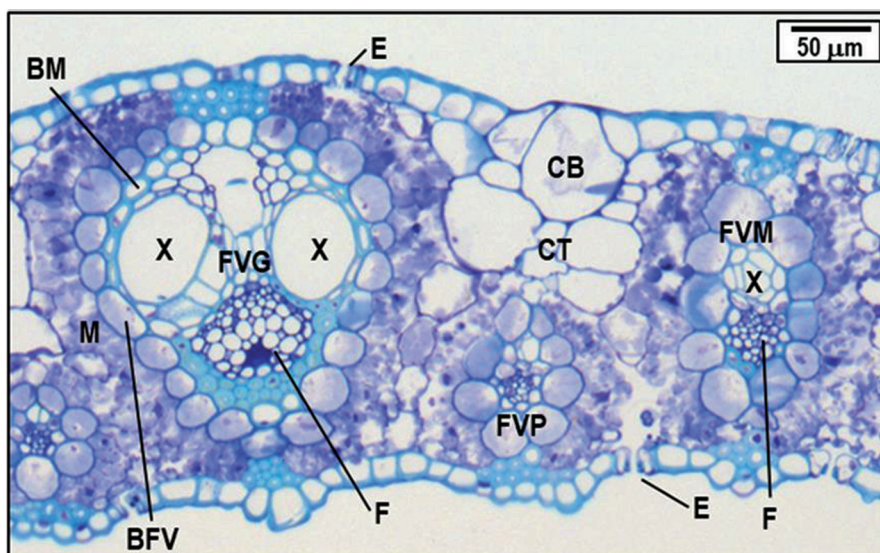


Figura 1. Secção transversal da lâmina foliar de cana-de-açúcar e representação esquemática da localização do ciclo C_4 nas células do mesofilo (M) e do ciclo C_3 nas células da bainha do feixe vascular (BFV). Modelo proposto para representar as reações das descarboxilações na bainha vascular em cana-de-açúcar. Cloroplastos estão representados em verde e a mitocôndria em amarelo. As reações que acarretam na descarboxilação via NADP-ME estão representadas por setas vermelhas; via NAD-ME por setas marrons e via PEPCK, azuis. Organela em verde representa cloroplasto e amarela mitocôndria. Os números (1), (2) e (3) representam as enzimas aspartato aminotransferase, NADPH-malato desidrogenase, e alanina aminotransferase, respectivamente. Os significados das abreviações são apresentados na LISTA DE ABREVIATURAS. Adaptado de Furbank (2011), Sales et al. (2018) e Cacefo et al. (2019). Foto: C.R.G. Sales e A.H. Hayashi (2014).

No estroma dos cloroplastos das células da BFV os compostos ATP e NADPH são utilizados na redução do CO₂ a 3-fosfoglicerato (3-PGA) (HARTT et al., 1963). O piruvato (PIR), outro produto resultante da descarboxilação do malato, retorna para a célula do mesofilo para a regeneração de PEP, acceptor inicial de CO₂, por ação da enzima piruvato ortofosfato diquinase (PPDK), com gasto de ATP (DENGLER e NELSON, 1999) (Figuras 1 e 2). A descarboxilação ao redor da Rubisco aumenta a razão CO₂:O₂ permitindo que esta enzima opere próximo à sua máxima eficiência de carboxilação (von CAEMMERER e FURBANK, 2003), reduzindo a fotorrespiração (HATCH, 1987; GHANNOUM et al., 2011; SAGE et al., 2014) mesmo em condições ambientais pouco adequadas para a assimilação de CO₂ (CARMO-SILVA et al., 2008).

A dinâmica de trocas gasosas e o acúmulo de carboidratos não estruturais são afetados pelas condições ambientais e pelo estágio de desenvolvimento da planta de cana-de-açúcar. Entender esses processos pode levar a estratégias para o aumento da produtividade da cana-de-açúcar. Vários estudos reportam a importância da disponibilidade de luz, do déficit de pressão de vapor do ar, do déficit hídrico no solo e do acúmulo de carboidratos na fotossíntese e no crescimento das plantas (MACHADO et al., 2009, 2013; MAGALHÃES FILHO, 2014; SOUZA et al., 2018).

2.2 Biossíntese de sacarose e amido

A partir da triose-fosfato (triose-P) formada no cloroplasto da BFV são sintetizados amido na mesma organela (MOORE e MARETZKI, 1996; LUNN e FURBANK, 1997, 1999; GROF e CAMPBELL, 2001) e sacarose, apenas no citosol das células do mesofilo (LUNN e FURBANK, 1999), uma vez que não se encontra a enzima sacarose-6-fosfato sintase (SPS) nas células da BFV (FURBANK et al., 1985).

A sacarose é o produto final da fotossíntese nas plantas e a principal forma na qual o carbono assimilado nas folhas é transportado para os drenos (Figura 2). Na sacarose os carbonos do grupo carbonil presentes na frutose e na glicose são unidos por uma ligação glicosídica estável, protegendo este grupo extremamente reativo da oxidação. Por este motivo, a sacarose é um açúcar não redutor (DENNIS e BLAKELEY, 2000). Em cana-de-açúcar, a sacarose é uma molécula envolvida no crescimento, desenvolvimento, armazenamento, transdução de sinais e aclimatação a estresses ambientais (HARTT et al., 1963; SALERNO e CURATTI, 2003).

A síntese de sacarose nas plantas C_4 é essencialmente a mesma das plantas C_3 . Porém, como há a divisão do metabolismo entre as células da BFV e do mesofilo e a síntese de sacarose ocorre apenas no citosol das células do mesofilo, o 3-PGA produzido pela fixação de CO_2 nos cloroplastos das células da BFV é enviado para o cloroplasto da célula do mesofilo via plasmodesmo e então essa triose-P é convertida à frutose-1,6-bisfosfato (F1,6BP) por ação da frutose-1,6-bisfosfato aldolase. A F1,6BP é hidrolisada de forma irreversível pela enzima citosólica frutose-1,6-bisfosfatase (F1,6BPase), formando frutose-6-fosfato (F6P) e fosfato inorgânico (P_i). Por sua vez, a F6P é convertida a glicose-6-fosfato (G6P) e então a glicose-1-fosfato (G1P), originando finalmente a uridina difosfato glicose (UDP-G) via UDP-glicose pirofosforilase (UDP-GP) (LUNN e FURBANK, 1999). A bomba de prótons pirofosfatase localizada no tonoplasto provavelmente é a principal responsável pela hidrólise de pirofosfato (PP_i) produzido durante a síntese de sacarose (REA e POOLE, 1993). A sacarose é então sintetizada por uma série de reações, com a SPS catalisando a síntese de sacarose-6-fosfato (S6P) a partir de UDP-G e F6P, liberando UDP. Por fim, a sacarose-6-fosfato fosfatase (SPP) hidrolisa S6P de forma irreversível, formando sacarose e liberando P_i .

A liberação de P_i a partir das reações via F1,6BPase e SPP no citosol, que retorna ao cloroplasto por um transportador antiporte triose-P/ P_i , é essencial para dar continuidade ao suprimento de triose-P para o citosol (LUNN e FURBANK, 1999). Como a reação da SPS é irreversível, o processo

de formação de sacarose é eficiente mesmo em condições de baixa concentração de substrato (HUBER e HUBER, 1996; SALERNO e CURATTI, 2003). Uma vez que a sacarose é produzida nas células do mesófilo, o balanço de triose-P entre a BFV e o mesófilo é importante para que ocorra a regeneração da ribulose-1,5-bisfosfato (RuBP) na BFV (LUNN e FURBANK, 1999). Assim, os principais pontos de controle da síntese de sacarose incluem as reações que envolvem a F1,6BPase e SPS (HUBER e HUBER, 1996; GROF e CAMPBELL, 2001).

A síntese de sacarose também pode ser mediada pela ação reversível da enzima sacarose sintase (SuSy), a partir de UDP-G e frutose, formando sacarose e UDP. Tanto SPS quanto SuSy encontram-se solubilizadas no citosol e catalisam livremente as reações, no entanto a principal via de síntese de sacarose envolve a ação da SPS. Köhler et al. (1988) sugerem que em folhas de cana-de-açúcar há SPS suficiente para suportar a síntese de sacarose, enquanto a atividade da SuSy contribui com menos de 10% da síntese total de sacarose. A SPS é uma proteína de baixa abundância (< 0,1% da proteína solúvel foliar) e é relativamente instável (HUBER e HUBER, 1996). Esta enzima é considerada como o passo limitante da biossíntese da sacarose e se correlaciona com a exportação deste açúcar (STITT et al., 1988; HUBER e HUBER, 1996). Além disso, a SPS exerce controle maior da síntese de sacarose quando há altas taxas fotossintéticas (HUBER e HUBER, 1996).

Estudos em diferentes variedades de cana-de-açúcar indicam que a atividade da SPS foliar está correlacionada com o conteúdo de sacarose foliar. Porém, esta correlação não é válida para a concentração de sacarose no colmo, já que o acúmulo de açúcar no vacúolo das células parenquimáticas do colmo é limitado pelo transporte do açúcar e outras reações (GROF et al., 1998; GROF e CAMPBELL, 2001). Os mecanismos de controle da SPS envolvem a expressão gênica, o controle alostérico por G6P (ativador) e P_i (inibidor) e ainda pela fosforilação reversível da porção seril da enzima (HUBER e HUBER, 1996; VERMA et al., 2011).

Nas folhas, associa-se altas atividades da SuSy, da invertase neutra (IN) e da invertase vacuolar ácida (IVA) ao catabolismo de sacarose para provimento de substrato para a respiração e a manutenção de células não fotossintetizantes (WALKER e POLLOCK, 1993; KINGSTON-SMITH et al., 1999). As possíveis razões para a alta atividade dessas enzimas podem ser atribuídas à localização em células específicas, que necessitam de alto catabolismo de sacarose (ex. tricomas) e à regulação do metabolismo nas células fotossintetizantes, que poderia controlar a partição de carbono nos cloroplastos e a assimilação de CO₂ (KINGSTON-SMITH et al., 1999).

Kalwade e Devarumath (2014) encontraram correlação positiva entre o teor de sacarose nos colmos e a atividade de SuSy e SPS em folhas maduras de cana-de-açúcar entre 240 e 360 dias após o plantio. O padrão das atividades de IAV e IN foi o oposto, decaindo com o aumento do teor de sacarose. No entanto, as atividades de IAV e IN foram maiores em plantas com baixa produtividade em relação às mais produtivas, podendo ser um dos motivos do menor rendimento de sacarose.

O amido é um carboidrato de reserva temporário nas folhas, que não é transportável (LUNN e FURBANK, 1999; GROF e CAMPBELL, 2001). A síntese deste polímero se acentua nos cloroplastos da BFV (Figura 2) quando a taxa de exportação de sacarose é menor que a taxa fotossintética. Ele é sintetizado a partir de F1,6BPase seguido por uma sequência de seis reações. O intermediário G1P é convertido à ADP-glicose (ADP-G) via ADP-glicose pirofosforilase (ADP-GP). A última reação para completar a síntese de amido ocorre via amido sintase, em que a porção glicose da ADP-G é transferida para a extremidade não redutora da molécula de glicose (carbono 4) da cadeia de amido crescente (SMITH, 2012). A ADP-GP é a principal enzima reguladora da síntese de amido, sendo ativada por 3-PGA e inibida por P_i.

A degradação do amido foliar pode ocorrer após a depleção de outros carboidratos foliares ou mesmo começar antes do anoitecer e se estender até

o amanhecer, já que neste momento a síntese de sacarose ainda é baixa e a degradação do amido ajuda a manter o pool de carboidratos solúveis, necessários para a manutenção do metabolismo (ZEEMAN et al., 2004). Assim, os processos de remobilização e exportação durante a noite regulam o teor de amido nas folhas ao início do dia (HENDRIX e GRANGE, 1991). A degradação do amido foliar provavelmente ocorre da mesma forma como nos outros órgãos que armazenam este carboidrato, uma vez que sua composição e estrutura são similares. As duas enzimas hidrolíticas β -amilase e isoamilase são as principais responsáveis por este processo. O principal produto da degradação do grânulo de amido é a maltose, que é exportada para o citosol, onde será convertida a hexose-fosfato (SMITH, 2012).

As reações de síntese de amido e de sacarose são competitivas e P_i e triose-P são os principais reguladores das enzimas dessas rotas biossintéticas. A variação no transporte antiporte de triose-P/ P_i entre o cloroplasto e o citosol promove a síntese ou a inibição da formação desses dois carboidratos (DENNIS e BLAKELEY, 2000). Durante o curso de um dia há variação na disponibilidade de luz e, conseqüentemente, na produção fotossintética. Sob alta radiação, o excesso de fotoassimilados é armazenado como amido no cloroplasto (PAUL e PELLNY, 2003) e/ou como sacarose nos vacúolos. Quando armazenada, a sacarose pode ser degradada por duas classes diferentes de enzimas: as invertases presentes no vacúolo (IAV) e no citoplasma (IN) com a formação de glicose e frutose de forma irreversível; e pela SuSy de forma reversível (WINTER e HUBER, 2000). Conforme ocorre a diminuição da disponibilidade de luz e da fotossíntese pode ocorrer degradação do amido e a exportação de fotoassimilados durante o dia (SMITH e STITT, 2007). As variações diurnas no conteúdo de carboidratos em plantas de cana-de-açúcar no campo foram estudadas por Du et al. (2000) e foi observado que aproximadamente 82% do carbono fixado na fotossíntese durante o dia é exportado, enquanto 17% do carbono é acumulado nas folhas na forma de amido, sendo exportado durante a noite.

Em geral, a atividade das enzimas do metabolismo de carboidratos e o teor de triose-P apresentam grande flutuação durante o dia, enquanto os teores de hexose-P são mais estáveis devido à fotossíntese durante o período diurno e à hidrólise das reservas de carboidratos. No período noturno, a hexose-P proveniente da degradação do amido é utilizada na síntese de sacarose que será exportada para os diversos órgãos da planta. A síntese de sacarose noturna coincide com o rápido decréscimo do teor de amido e com o aumento da atividade das enzimas envolvidas em sua síntese, como SPS, F1,6BPase e UDP-GP. Assim, a síntese de amido durante o dia possibilita a manutenção da exportação de fotoassimilados durante a noite (SMITH e STITT, 2007).

2.3 Efeito do ambiente no metabolismo da folha

A produção de sacarose em cana-de-açúcar está relacionada com a produção de fitomassa, sendo ambos os processos incrementados pela maximização da interceptação de energia solar e pela alta eficiência na conversão de energia em fitomassa. A interceptação de radiação está associada com a dimensão do aparato fotossintético, isto é, com o índice de área foliar (SINGELS et al., 2005a; MAGALHÃES FILHO, 2014). A arquitetura do dossel também afeta a disponibilidade da radiação solar para os tecidos fotossintetizantes, com efeito significativo do tamanho e distribuição das folhas e do ângulo de inserção das mesmas ao longo do perfil do dossel (TEJERA et al., 2007; MARCHIORI et al., 2010). Em geral, a otimização do uso da radiação incidente ocorre quando a luz é distribuída mais uniformemente por todo o dossel, evitando o excesso de luz no estrato superior e a falta desse recurso no estrato inferior (NOBEL et al., 1993). Em cana-de-açúcar, o estrato inferior tem um importante papel na fotossíntese total da planta, sendo que pequenas variações na morfologia do dossel levam a grandes alterações na disponibilidade de luz para as folhas que se encontram mais próximas à superfície do solo (MARCHIORI et al., 2010). Além disso, o autossombreamento em variedades

de cana-de-açúcar pode levar a limitações bioquímicas da fotossíntese, com redução da capacidade máxima de carboxilação da Rubisco e decréscimos nos teores de nitrogênio e de clorofilas (MARCHIORI et al., 2014; SALES et al., 2018).

A fotossíntese em cana-de-açúcar em condições de sombreamento pode ser mais eficiente energeticamente a partir do uso de mais de uma rota de descarboxilação, com aumento da atividade da PEPC, uma vez que teoricamente PEPC utiliza menos fótons por CO₂ fixado (Figura 1). Esta aclimatação é importante para o balanço energético entre o mesófilo e a BFV. Além do balanço energético, a flexibilidade entre as diferentes rotas de descarboxilação pode ser importante para o fluxo de metabólitos entre os dois compartimentos em situações em que o processo fotossintético é comprometido (Figura 1; SALES et al., 2018).

Além da disponibilidade de energia solar, variações no suprimento de água afetam o crescimento e o desenvolvimento das plantas. A seca leva a uma grande perda de produtividade na cana-de-açúcar, com até 64% de redução na produção de biomassa vegetal (INMAN-BAMBER, 2004). O número de folhas verdes, a área foliar e o perfilhamento são fortemente afetados (ROBERTSON et al., 1999; MACHADO et al., 2009) e o enrolamento foliar é uma resposta comum para diminuir a área foliar exposta (INMAN-BAMBER e SMITH, 2005; ZHANG et al., 2015) uma vez que reduz a transpiração e o excesso de energia interceptada. A limitação da fotossíntese devido ao déficit hídrico na cana-de-açúcar é genótipo-dependente (RIBEIRO et al., 2013; SALES et al., 2013; 2015; MARCHIORI et al., 2017; ENDRES et al., 2019), com algumas variedades apresentando menor sensibilidade da atividade de enzimas do metabolismo fotossintético, do nitrogênio e de carboidratos e mantendo um bom desempenho sob condição de déficit hídrico (INMAN-BAMBER e DE JAGER, 1986). A limitação fotossintética pode ser tanto de origem bioquímica, incluindo redução nas velocidades de carboxilação da PEPC e da Rubisco (MACHADO et al., 2009; 2013) quanto

estomática (DU et al., 1996; MACHADO et al., 2009; 2013; RIBEIRO et al., 2013; SALES et al., 2013). A atividade fotoquímica também é afetada e há redução na proporção de energia direcionada para as reações fotoquímicas sob déficit hídrico (SALES et al., 2013; 2015; MARCHIORI, 2014). Apesar da seca afetar o metabolismo fotossintético de diversas formas, a menor atividade da PPDK é o principal fator limitante da fotossíntese sob estresse hídrico severo (DU et al., 1996; 1998). As enzimas do metabolismo de carboidratos também são afetadas pelo déficit hídrico e Du et al. (1998) constataram reduções na atividade de enzimas de síntese de sacarose e de amido em cana-de-açúcar, incluindo a SPS e a F1,6BPase. Assim como observado em plantas de cana-de-açúcar crescidas sob sombreamento, a seca leva ao aumento da atividade da descarboxilase PEPCCK em variedades tolerantes à seca (CACEFO et al., 2019), reforçando a presença de flexibilidade no mecanismo de descarboxilação em *Saccharum* spp.

Como o déficit hídrico leva a uma redução da atividade fotossintética, o excesso de radiação solar precisa ser dissipado para não haver danos ao aparato fotoquímico e consequente formação de espécies reativas de oxigênio (FOYER e NOCTOR, 2005). Estudos indicam que variedades de cana-de-açúcar com menor sensibilidade fotossintética ao déficit hídrico apresentam maior capacidade do metabolismo antioxidante, com maiores atividades das enzimas superóxido dismutase e ascorbato peroxidase quando comparadas a variedades mais sensíveis à seca (CIA et al., 2012; SALES et al., 2013; BOARETTO et al., 2014). Tal condição favorece a recuperação da fotossíntese após a reidratação (SALES et al., 2013; BOARETTO et al., 2014; MARCHIORI, 2014).

Diferente do efeito negativo da seca na fase inicial de crescimento da cana-de-açúcar (MACHADO et al., 2009), o déficit hídrico moderado na fase de maturação aumenta o fluxo de sacarose para o colmo (INMAN-BAMBER, 2004; INMAN-BAMBER et al., 2008). No entanto, vale ressaltar que a manutenção do suprimento de carbono durante a seca na fase de maturação

da cana-de-açúcar é desejável e regulada tanto pela área fotossintetizante como pela fotossíntese por unidade de área (ROBERTO et al., 2015). Em estudo com deficiência hídrica induzida na fase de maturação de genótipos de cana-de-açúcar com respostas contrastantes à seca, foi observado que o genótipo tolerante à seca manteve a atividade fotossintética por um período mais longo sob déficit hídrico e a sua recuperação foi mais rápida após a reidratação. Esta melhor performance foi associada à maior dissipação de energia por processos não fotoquímicos e aumento na atividade da superóxido dismutase, minimizando os danos oxidativos nos tecidos foliares (SALES et al., 2015).

A variação das respostas à seca encontradas em variedades de cana-de-açúcar é coordenada pela interação entre o sistema radicular e a parte aérea (SMITH et al., 2005). Plantas de cana-de-açúcar com maior sensibilidade à seca apresentam menor capacidade de regulação do transporte de água e menor condutância hidráulica do sistema radicular em condições de déficit hídrico (MARCHIORI, 2014). Silva et al. (2015) reportaram maior inibição fotossintética e das relações hídricas em plantas de cana-de-açúcar sensíveis à seca quando o sistema radicular foi exposto a H_2O_2 exógeno, já que este composto inibe a atividade das aquaporinas, proteínas de membrana especializadas no transporte de água (JAVOT e MAUREL, 2002). Apesar de poucos estudos explorarem as respostas do sistema radicular da cana-de-açúcar, a manutenção do fluxo de água para a parte aérea e uma menor sensibilidade do aparato fotossintético ao déficit hídrico podem ser os fatores responsáveis por manter a assimilação de CO_2 e, conseqüentemente, o suprimento de sacarose para os drenos em variedades de cana-de-açúcar tolerantes à seca.

Como comentado anteriormente, a fase de desenvolvimento em que as plantas de cana-de-açúcar são expostas à seca afeta de maneira diferente o crescimento e o desenvolvimento das plantas, sendo crítico

em estágios iniciais de estabelecimento da cultura. Esta resposta é genótipo-dependente e relacionada ao grau de estresse em que a planta é exposta (MARCHIORI et al., 2017). Marcos et al. (2018) encontraram melhor performance sob seca quando os propágulos de cana-de-açúcar foram obtidos de plantas adultas previamente expostas ao déficit hídrico, sugerindo uma nova perspectiva no sistema de produção de cana-de-açúcar no qual a capacidade de aclimatação das plantas pode ser explorada para aumentar a tolerância ao déficit hídrico. A aplicação de doadores de óxido nítrico (NO) ou mesmo a indução de sua síntese também seriam alternativas para aumentar a tolerância à seca em cana-de-açúcar (SILVEIRA et al., 2016, 2019; PISSOLATO, 2019; PISSOLATO et al., 2020). Genótipos tolerantes ao déficit hídrico apresentam maior concentração de NO quando comparados a genótipos sensíveis e a presença deste composto está associado à manutenção do status hídrico nas folhas (SILVEIRA et al., 2017b). No entanto, mais estudos são necessários para a compreensão de como o NO pode contribuir para amenizar o efeito da seca em condições de campo. Silveira et al. (2017a) notaram que a pulverização foliar com S-nitrosoglutationa (GSNO), um doador de NO, melhora a captação de CO₂ sob déficit hídrico pelo aumento na atividade de Rubisco em plantas de cana-de-açúcar. Essa melhora na assimilação de CO₂ foi associada, em parte, com um maior crescimento radicular, aliado a um maior teor relativo de água e maior condutância estomática sob déficit hídrico. Alternativamente, o desempenho melhorado de plantas sob seca e supridas com doador de NO pode ser devido à redução dos danos oxidativos (SILVEIRA et al., 2017a).

A cana-de-açúcar, como bem estabelecido para plantas C₄, tem maiores taxas fotossintéticas sob temperaturas mais elevadas (BERRY e BJÖRKMAN, 1980). Porém as plantas são expostas a variações nas condições ambientais durante o ciclo de cultivo, incluindo baixa temperatura do ar e baixa

disponibilidade hídrica. Frequentemente condições adversas ocorrem de forma simultânea, isto é, a combinação de baixa temperatura e deficiência hídrica, situação comum no inverno do sudeste brasileiro (ROLIM et al., 2007). A baixa temperatura é um importante fator ambiental, havendo inibição do crescimento vegetativo das plantas de cana-de-açúcar em temperaturas inferiores a 15 °C (EBRAHIM et al., 1998a,b). Essas condições ambientais influenciam a fisiologia das plantas e o metabolismo de carboidratos, tanto na fonte quanto no dreno.

O metabolismo de carboidratos responde de maneira diferente à baixa temperatura e à deficiência hídrica, dependendo da espécie e da exposição ao estresse (DU e NOSE, 2002). Em cana-de-açúcar, a ocorrência do frio noturno amplifica os efeitos negativos da seca na fotossíntese, com as plantas apresentando redução na assimilação de CO₂, na abertura estomática, nas atividades da Rubisco e da PEPC e no transporte de elétrons nos tilacoides (MACHADO et al., 2013). O déficit hídrico isolado ou associado à baixa temperatura radicular leva a reduções similares nas trocas gasosas e na atividade fotoquímica (SALES et al., 2013). A redução da fotossíntese leva à menor produção de sacarose e amido e essa resposta ocorre de forma semelhante em plantas submetidas aos estresses por frio e seca isolados ou associados. No entanto, a inibição do acúmulo de carboidratos no sistema radicular torna-se mais acentuada quando a baixa disponibilidade hídrica é combinada com a baixa temperatura do substrato, levando a uma grande redução do crescimento das raízes das plantas submetidas a ambos estresses simultaneamente (SALES et al., 2012).

Temperaturas abaixo de 22 °C levam a reduções na capacidade da Rubisco (SAGE et al., 2014), limitando também a regeneração da RuBP pela menor capacidade de regenerar P_i pela síntese de sacarose e amido (SAGE e KUBIEN, 2007). Du e Nose (2002) expuseram ao frio plantas jovens de cana-de-açúcar consideradas tolerantes à baixa temperatura e detectaram

acúmulo de açúcares solúveis (glicose, frutose e sacarose) e manutenção da atividade da SPS nas folhas, respostas ausentes em cultivares sensíveis à baixa temperatura. Machado (2013) também observou aumento da concentração de sacarose foliar resultante do aumento das atividades da SuSy e da SPS em folhas de cana-de-açúcar expostas simultaneamente ao frio e à deficiência hídrica. Associadas ao aumento dessas enzimas foram observadas reduções nas atividades das invertases (IAV e IN) durante o período de frio e seca, que resultaram em aumento na concentração de açúcares solúveis devido ao aumento de sacarose nas folhas. No entanto, a aplicação de nitrogênio foliar em plantas de cana-de-açúcar submetidas a temperaturas subótimas pode ser uma estratégia para diminuir o efeito negativo deste estresse na fotossíntese, aumentando a carboxilação da PEPC e da Rubisco, o teor de clorofila e a área foliar em relação às plantas não suplementadas com nitrogênio foliar (CERQUEIRA et al., 2019).

Diferente dos efeitos de temperaturas subótimas, temperaturas acima da ideal para a cana-de-açúcar limitam a fotossíntese por reduções na atividade fotoquímica (SAGE e KUBIEN, 2007). Apesar de aparentemente a atividade da Rubisco ser mantida sob elevadas temperaturas, a Rubisco ativase é considerada instável ao calor (CRAFTS-BRANDNER e SALVUCCI, 2002). A regeneração de PEP também pode ser um fator limitante para a assimilação de CO₂ em plantas crescidas em ambientes com temperatura acima de 35 °C (SAGE et al., 2014).

Estudos com plantas de cana-de-açúcar crescidas em atmosfera com elevada concentração de CO₂ (720 μmol mol⁻¹) indicam que a atividade fotossintética responde positivamente ao aumento de CO₂. A atividade das enzimas Rubisco, PEPC, NADP-MD, PPDK e SPS também são estimuladas sob alta concentração de CO₂, levando ao aumento na concentração de sacarose foliar e maior produção de massa fresca (VU et al., 2006; SOUZA et al., 2008). Simulações realizadas por Marin et al. (2014) sugerem aumento

da produção de biomassa de cana-de-açúcar em função do aumento da concentração de CO₂ atmosférico em cenários climáticos futuros.

Em cana-de-açúcar, a fotossíntese está diretamente associada ao teor de nitrogênio foliar. A eficiência fotossintética do uso do nitrogênio (EUN) na cana-de-açúcar é aproximadamente 50% maior que em plantas C₃, como arroz e trigo, no entanto é menor do que a observada em milho. A menor EUN em relação ao milho pode estar relacionada com a diferença na espessura foliar: plantas de milho têm folhas mais finas, com maior volume interno, enquanto grande parte das folhas das plantas de cana-de-açúcar é composta por células não fotossintetizantes e há maior proporção de fibras (COLBERT e EVERT, 1982; SAGE et al., 2014). Outra provável causa seria a menor razão da atividade de PEPC:Rubisco na cana-de-açúcar quando comparada a plantas de milho, o que leva a um maior vazamento de CO₂ das células da BFV para o mesofilo (SALIENDRA et al., 1996; MEINZER e ZHU, 1998). Postula-se, então, que o aumento da EUN para valores próximos aos encontrados em plantas de milho poderia levar a ganhos na assimilação de CO₂ da cana-de-açúcar (SAGE et al., 2014).

Um ponto importante relacionado à redução da atividade fotossintética em cana-de-açúcar é a diminuição do teor de nitrogênio foliar em estágios fenológicos avançados (MAGALHÃES FILHO, 2014; SAGE et al., 2014). Plantas entre 10 e 20 semanas já apresentam redução da assimilação de CO₂ associada à redução do teor de nitrogênio foliar (ALLISON et al., 1997). Considerando que o nitrogênio é um nutriente fundamental para a performance de plantas de cana-de-açúcar, a aplicação de nitrogênio foliar pode contribuir para a atividade fotossintética desta cultura através do aumento do conteúdo de clorofilas e maior abundância e atividade de PEPC e Rubisco. Porém, esta resposta é genótipo-dependente e deve variar ao longo da extensão da folha, sendo necessários mais estudos para o entendimento de como a aplicação de nitrogênio pode contribuir para o aumento da fotossíntese e da produção de biomassa (BASSI et al., 2018; CERQUEIRA et al., 2019).

3. TRANSPORTE DE SACAROSE

Segundo a teoria de Münch, os fotoassimilados são transportados por fluxo de massa entre a fonte e o dreno (Figura 2), sendo esse processo regulado pela condutância hidráulica do floema, diferença de pressão hidrostática entre a fonte e o dreno, área transversal dos elementos de tubo crivado e a concentração de fotoassimilados transportados. Dentre esses componentes, a concentração de fotoassimilados exerce importante modulação na translocação e assim o carregamento e o descarregamento do floema afetam o padrão de transporte de sacarose nas plantas (LALONDE et al., 2003; SLEWINSKI e BRAUM, 2010; GROF et al., 2014). Os primeiros estudos sobre o transporte de fotoassimilados em cana-de-açúcar foram realizados nos anos 60, quando então foi proposto que a sacarose é o principal carboidrato translocado, em velocidades que variaram entre 4 e 6 cm por minuto (HATCH e GLASZIOU, 1963). Nesses estudos, também foi verificado que as moléculas de sacarose eram hidrolisadas e novamente sintetizadas durante o transporte para as células de armazenamento no parênquima do colmo (Figuras 2 e 3). Antes da evocação floral, o sentido do movimento da sacarose tende a ser basípeto, uma vez que as folhas fotossinteticamente ativas (fonte) da cana-de-açúcar estão no terço superior do colmo (GROF et al., 2014). Todavia, a sacarose presente no colmo pode ser remobilizada em determinadas situações para atender a demanda energética da planta e assim o sentido do movimento entre o colmo e o novo dreno pode ser tanto acrópeto como basípeto (Figura 3).

O passo inicial no transporte de sacarose é o carregamento do floema, que pode ocorrer através de dois mecanismos que dependem da abundância de plasmodesmos conectando as células companheiras e os elementos de tubo crivado, de transportadores de sacarose e de como os fotoassimilados são concentrados nos feixes vasculares em relação às células do mesófilo. O carregamento simplástico é passivo, sendo governado pela diferença de

concentração de sacarose entre células ligadas por plasmodesmos (Figura 2). Além da presença de plasmodesmo, o transporte passivo é afetado pelo padrão de venação das folhas e pela força dos drenos. Portanto, o carregamento simplástico é o transporte da sacarose por difusão através dos plasmodesmos (GROF et al., 2014), sendo afetado pela frequência dessas conexões entre as células e pela condutância desses canais. O outro mecanismo conhecido é o carregamento apoplástico nas células associado ao transporte ativo (Figura 2). O carregamento apoplástico requer transportadores do tipo simporte sacarose/H⁺ (Figura 2), sendo encontradas também proteínas facilitadoras que catalisam o transporte bidirecional de sacarose independente do pH e com gasto de energia (KÜHN e GROF, 2010; PATRICK et al., 2013).

Em monocotiledôneas, os transportadores de sacarose foram localizados nos elementos de tubo crivado e nas células companheiras. Em plantas de cana-de-açúcar, os transportadores antiporte sacarose/H⁺ presentes no tonoplasto tem importante papel no armazenamento desse açúcar no vacúolo das células do colmo (KÜHN e GROF, 2010; PATRICK et al., 2013). A rota apoplástica não foi completamente elucidada, mas acredita-se que a passagem da sacarose para o apoplasto ocorra nas células do parênquima vascular (LALONDE et al., 2003). No carregamento apoplástico, a entrada da sacarose nas células do floema é facilitada por transportadores de membrana (Figura 2), sendo o transporte simporte sacarose/H⁺ associado ao gasto de ATP para a geração do gradiente de prótons (GROF e CAMPBELL, 2001). Dessa forma, o controle do fluxo na rota apoplástica é condicionado pela quantidade de transportadores simporte sacarose/H⁺ presentes nas membranas (LALONDE et al., 2003). De acordo com a sequência de nucleotídeos e a afinidade por sacarose, os transportadores de sacarose podem ser classificados em cinco grupos e alguns estão presentes apenas em monocotiledôneas (SLEWINSKI e BRAUN et al., 2009; KÜHN e GROF, 2010).

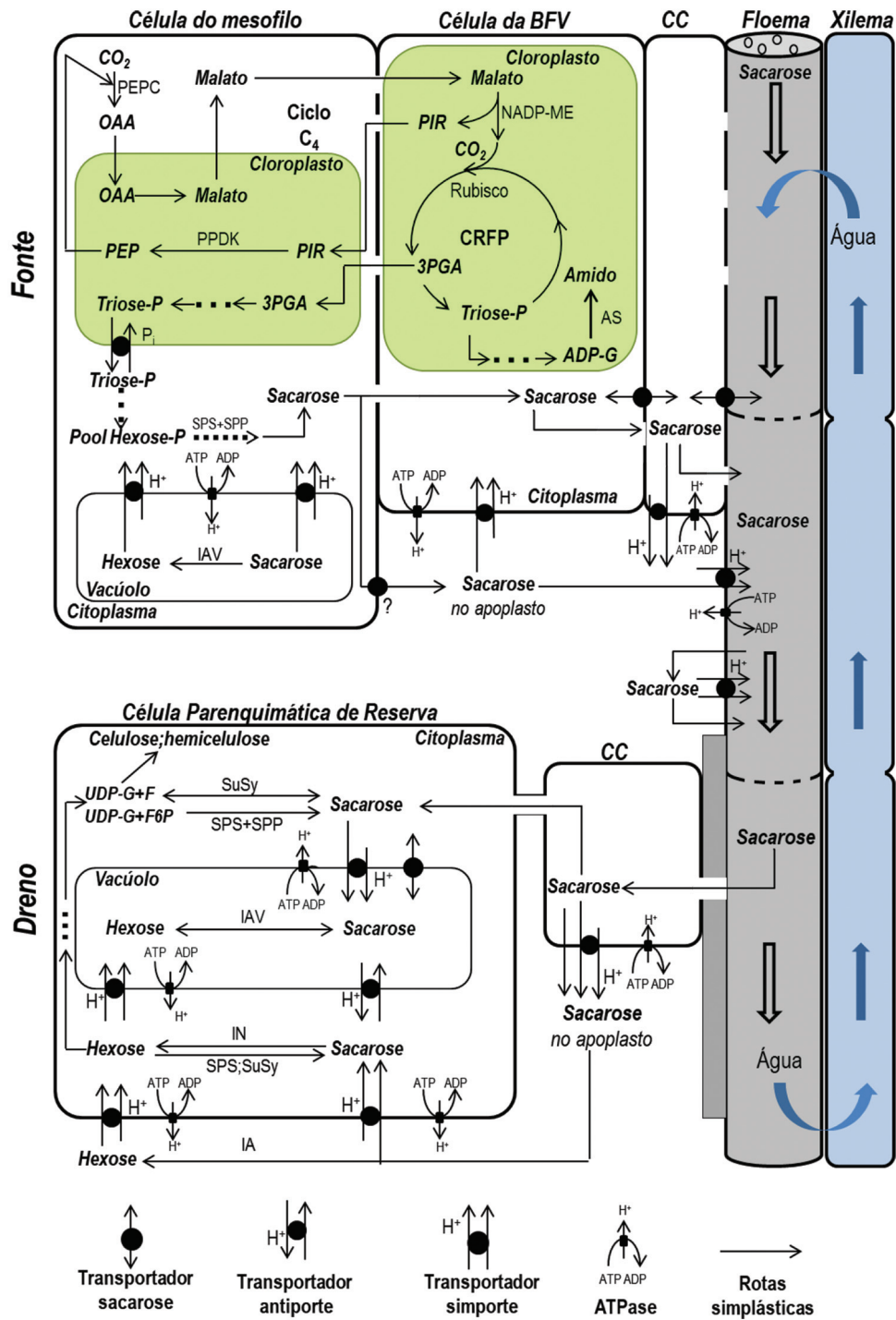


Figura 2. Fixação fotossintética do carbono envolvendo as células do mesofilo (ciclo C₄) e da bainha vascular (ciclo C₃); transporte de fotoassimilados no floema e acúmulo de sacarose no vacúolo nas células parenquimáticas de reserva do colmo. Esquema apresenta as possíveis rotas da sacarose da fonte (folhas) até o dreno principal da cana-de-açúcar. ■■■ indica várias reações. Os significados das abreviações são apresentados na LISTA DE ABREVIATURAS. Adaptado de Hellmann et al. (2000), Rae et al. (2005) e Watt et al. (2014).

Em situações em que o suprimento de sacarose pela fonte é superior à capacidade de carregamento do floema há aumento do teor foliar de sacarose e consequente redução na atividade da SPS e aumento do intermediário F2,6P. O metabolismo de carbono nas folhas é então reduzido tanto pela menor síntese de sacarose como também pela retroinibição da fotossíntese causada pela sacarose não exportada (STITT et al., 1987; LOBO et al., 2015; RIBEIRO et al., 2017). Assim, deve existir uma regulação coordenada entre a atividade fotossintética e o carregamento do floema para o acúmulo de sacarose nos drenos (PATRICK et al., 2013). O aumento da concentração de sacarose no floema devido à redução da força de dreno também seria capaz de inibir os transportadores de sacarose, causando o aumento do teor de sacarose nas células do mesofilo e a inibição da fotossíntese (LEMOINE et al., 2013).

Após o carregamento do floema na fonte, a sacarose é transportada pelos elementos de tubo crivado e chega aos drenos, representados pelos colmos da cana-de-açúcar e por órgãos em crescimento (Figuras 2 e 3). Nessa etapa, a sacarose translocada deixa os vasos condutores e é direcionada às células do parênquima de armazenamento dos entrenós. Assim como no carregamento, o descarregamento pela via simplástica é possível graças à presença de plasmodesmos, que ligam os elementos de tubo crivado do floema às células parenquimáticas dos entrenós através das células companheiras. A variação de pressão hidrostática determina o transporte de sacarose por fluxo de massa nessa etapa (GROF et al., 2014) e o descarregamento simplástico é preferencial em entrenós maduros (Figura 2), onde uma barreira ao transporte apoplástico é formada pelo acúmulo de suberina ao redor das células dos elementos do tubo crivado (Figuras 2 e 3) (JACOBSEN et al., 1992; RAE et al., 2005).

O movimento de açúcares está intimamente associado ao potencial osmótico das células, em especial nas que acumulam grandes quantidades de sacarose. As células ao longo da rota simplástica devem apresentar diferenças de pressão hidrostática para que o descarregamento da sacarose

ocorra. A manutenção do turgor celular no parênquima de armazenamento é modulada pelo potencial osmótico intracelular e do apoplasto (PATRICK et al., 2013; GROF et al., 2014). Nessa regulação, tanto os transportadores presentes no tonoplasto como o transporte simporte sacarose/H⁺ da membrana plasmática das células tem importante papel (Figura 2). Esse último permite a entrada no simplasto da sacarose previamente direcionada para o apoplasto, equilibrando o potencial osmótico entre os compartimentos (LEMOINE et al., 2013; PATRICK et al., 2013). A barreira física suberizada permite o controle do potencial osmótico do apoplasto de forma independente nas células da bainha vascular e nas células de armazenamento no parênquima no colmo, além de reduzir o transporte apoplástico reverso de sacarose para o floema (RAE et al., 2005; PATRICK et al., 2013).

Embora o descarregamento seja predominantemente pela via simplástica (KOCH, 2004), a via apoplástica ocorre no trecho da rota de descarregamento pós-elemento de tubo crivado em algumas circunstâncias em que há alta concentração de osmólitos nos drenos (RAE et al., 2005), como no caso dos entrenós da cana-de-açúcar (Figuras 2 e 3). A passagem do fotoassimilado, na forma de hexose ou sacarose, para o apoplasto ocorre por intermédio de transportadores de membrana associados ao gasto de energia ou pelo simples movimento passivo desse açúcar (LALONDE et al., 2003). Com a manutenção do gradiente de concentração de sacarose entre o citoplasma da célula do parênquima e as células companheiras ocorre aumento da atividade de invertase neutra, convertendo sacarose em hexose. Com isso, a entrada passiva de sacarose via plasmodesma é favorecida, no chamado ciclo fútil entre IN e SPS (Figuras 2 e 3). No descarregamento apoplástico, as invertases ácidas de parede celular quebram a sacarose, originando hexoses que são transportadas para as células de armazenamento do colmo. A sacarose é então novamente sintetizada e armazenada no vacúolo (GROF e CAMPBELL, 2001). Acredita-se que as atividades das invertases ácidas (solúveis e insolúveis) e da SuSy tem papel determinante na manutenção do gradiente de concentração

de sacarose e assim afetam o transporte desse açúcar na planta (STURM e TANG, 1999; LALONDE et al., 2003; RAE et al., 2005; CHANDRA et al., 2012; LEMOINE et al., 2013).

Considerando as limitações ambientais e o transporte de sacarose nas plantas, o déficit hídrico pode mudar o perfil de carboidratos foliares (LEMOINE et al., 2013) e reduzir o transporte de sacarose pela menor produção de fotoassimilados naquelas espécies que acumulam pouco amido foliar. Por outro lado, a hidrólise do amido armazenado poderia suportar a síntese de sacarose durante algum tempo e assim fornecer energia para a manutenção do metabolismo em órgãos distantes da fonte. Nos drenos, a hidrólise da sacarose armazenada nos colmos da cana-de-açúcar pela ação de invertases forneceria o substrato para a produção de energia via respiração (Figura 3) e assim manteria a homeostase celular numa situação de déficit hídrico severo em que a produção de fotoassimilados cessa. Em condição de baixa temperatura, a translocação de fotoassimilados entre a fonte e o dreno pode ser limitada pela deposição de calose no floema (LEMOINE et al., 2013). No entanto, essa situação ainda não foi reportada em cana-de-açúcar.

4. METABOLISMO DE CARBOIDRATOS NOS COLMOS

O colmo da cana-de-açúcar é composto por nós e entrenós, que diferem em idade e grau de desenvolvimento, sendo o acúmulo de sacarose um processo complexo e dinâmico que ocorre sob ação simultânea de enzimas que sintetizam e hidrolisam a sacarose (BOTHÁ e BLACK, 2000; GUTIÉRREZ-MICELI et al., 2005; BATTÁ et al., 2007; PAN et al., 2009). O acúmulo ocorre gradualmente dos entrenós mais maduros para os mais jovens, isto é, no sentido acrópeto (ALEXANDER, 1973). Os entrenós imaturos apresentam teores elevados de açúcares redutores, baixo teor de sacarose e estão mais próximos de folhas

verdes e fotossinteticamente ativas. Ao final do desenvolvimento do colmo, o crescimento do entrenó cessa, as folhas entram em senescência, ocorre redução do teor de açúcares redutores, aumento da quantidade de sacarose e redução do conteúdo de água nos entrenós (GLASZIOU et al., 1965; BONNETT et al., 2006; GROF et al., 2007; LINGLE et al., 2009) (Figura 3). Após aproximadamente dezoito meses (cana-planta) ou doze meses (cana-soca), o desenvolvimento dos entrenós nos colmos é completado e a planta se encontra na fase fenológica de maturação. Nessa fase, a razão entre sacarose e açúcares totais (pureza do caldo) atinge valores superiores a 95% (GLASZIOU et al., 1965; MOORE, 1995; VORSTER e BOTHA, 1999; BONNETT et al., 2006).

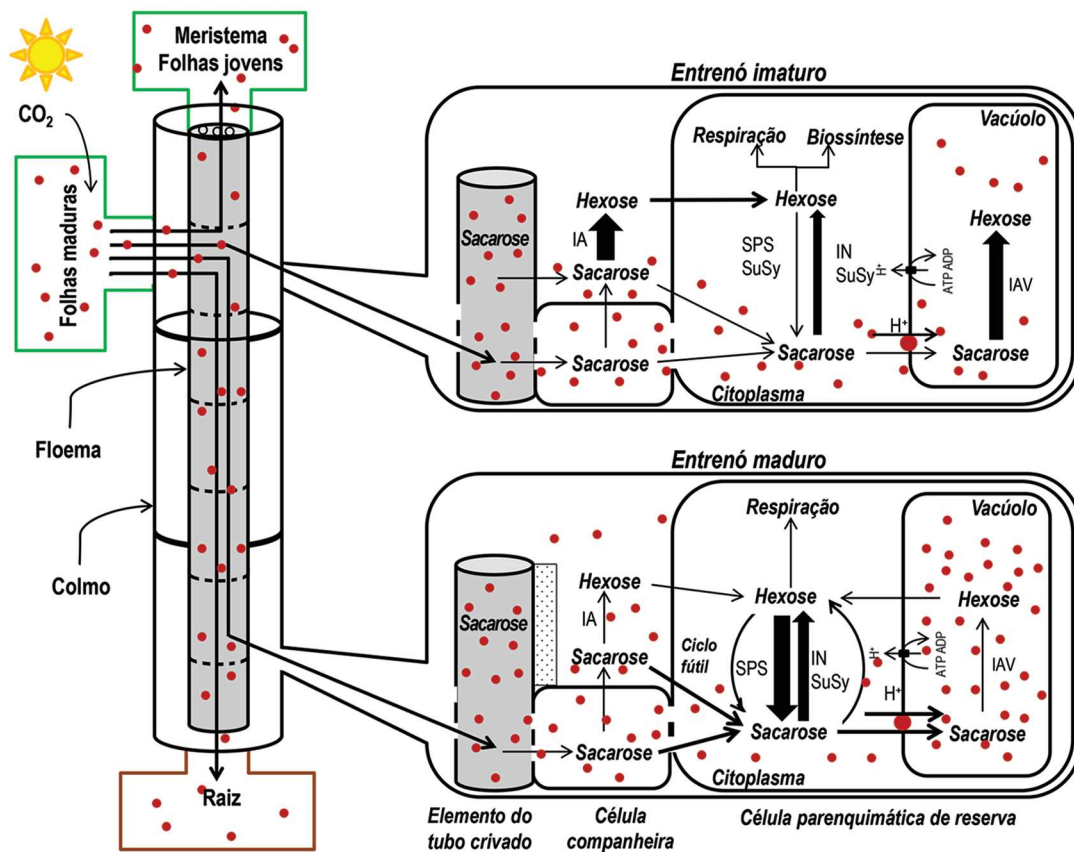


Figura 3. Representação esquemática da síntese de sacarose nas folhas maduras (fonte) e da translocação via floema para os diferentes drenos (folhas jovens, meristemas, raízes e entrenós), com detalhamento das diferenças do metabolismo de sacarose nos entrenós imaturos e maduros. Enzimas: IA = invertase ácida; IN = invertase neutra; SPS = sacarose-6-fostato sintase; SuSy = sacarose sintase. A maior espessura das setas indica maior atividade enzimática; ● representa sacarose.

O vacúolo central ocupa mais de 90% do volume das células do parênquima e quase a totalidade da sacarose fica armazenada neste compartimento. A compartimentalização da sacarose permite manter baixa sua concentração no citosol, favorecendo o influxo de sacarose, por via apoplástica ou simplástica, nas células do parênquima, a favor de um gradiente de concentração (RAE et al., 2005) (Figura 3). O acúmulo de sacarose no vacúolo é facilitado por proteínas transportadoras de sacarose e ATP-ases presentes no tonoplasto (Figuras 2 e 3), que consomem energia para realizar o transporte contra o gradiente de concentração (THOM e KOMOR, 1985). Além do armazenamento no vacúolo, em torno de 20% da sacarose é armazenada nos espaços intercelulares quando o entrenó atinge a maturidade (LINGLE, 1999) (Figura 3).

Fisiologicamente, o aumento no teor de sacarose nos colmos da cana-de-açúcar ocorre quando a atividade das enzimas que hidrolisam a sacarose é superada pela atividade das enzimas de síntese de sacarose (GOLDNER et al., 1991). Em condições adequadas de crescimento, essa fase ocorre tanto em resposta à redução na demanda de carbono para o crescimento dos colmos, quando a planta atinge sua maturidade, quanto a fatores ambientais, como a restrição hídrica e a redução na temperatura do ar (EBRAHIM et al., 1998a,b; VORSTER e BOTHA, 1998; GROF et al., 2007; CARDOZO e SENTELHAS, 2013).

Como nas folhas, a síntese da sacarose nos colmos ocorre pela ação de duas enzimas, a SPS e a SuSy (ZHU et al., 1997; GROF et al., 2007) (Figura 3). A idade da planta e a fase fenológica interferem na predominância e na atividade de cada enzima nos tecidos (BOTHA e BLACK, 2000; GUTIÉRREZ-MICELI et al., 2002). A atividade das enzimas de síntese da sacarose varia de forma temporal e espacial nos colmos, sendo inicialmente maior nos entrenós mais velhos ou basais (Figura 3). Assim, o aumento nos teores de sacarose no colmo de cana-de-açúcar não é linear ao longo do desenvolvimento, uma vez que aumenta rapidamente com a maturação do entrenó (BOTHA e BLACK, 2000).

A hidrólise da sacarose ocorre pela ação das enzimas invertases e pela SuSy (SACHER et al., 1963; ZHU et al., 1997; VORSTER e BOTHA, 1999). Existem pelo menos três isoformas de invertases presentes nos tecidos: invertase ácida (IA), presente nos espaços intercelulares e ligada às paredes celulares; invertase ácida do vacúolo (IAV) presente no vacúolo celular (solúvel); e invertase neutra (IN) presente no citosol (SACHER et al., 1963; GAYLER e GLASZIOU, 1972; DENNIS e BLAKELEY, 2000; CHANDRA et al., 2012) (Figuras 2 e 3). A SuSy tem dupla função, de síntese e de hidrólise da sacarose (DENNIS e BLAKELEY, 2000), e a forma de atuação dessa enzima depende do estágio fenológico da planta, dos teores de açúcares nos tecidos e da demanda energética do metabolismo da planta (HUBER e AKAZAWA, 1986; SCHÄFER et al., 2004).

4.1 Invertases ácidas

A atividade das isoformas IA e IAV tem pH ótimo entre 4 e 6, dependendo do estágio de maturação (SACHER et al., 1963; VORSTER e BOTHA, 1999; BATTA et al., 2007). A atividade da IA extracelular está associada ao transporte da sacarose do apoplasto para o interior celular (Figura 3). A sacarose transportada pela via apoplástica nos tecidos do colmo é hidrolisada pela IA, gerando como produto final da reação a glicose e a frutose, hexoses que são transportadas através da membrana em direção ao interior das células (SACHER et al., 1963; GAYLER e GLASZIOU, 1972; LALONDE et al., 1999; DENNIS e BLAKELEY, 2000). Dentro das células, a glicose e a frutose podem ser utilizadas nas diversas rotas metabólicas nas formas livre ou fosforilada (hexoses fosfato), ou armazenadas na forma de sacarose após sua síntese (SACHER et al., 1963; GOLDNER et al. 1991). Além disso, a IA parece controlar o fluxo de sacarose dos vasos condutores para as células do parênquima em desenvolvimento (HATCH e GLASZIOU, 1963; ZHU et al., 1997), estando de acordo com o proposto por Ma et al.

(2000), que atribuíram à essa isoforma a função de manter o gradiente de sacarose entre os sítios de carregamento e descarregamento do floema.

A isoforma IAV tem a mesma função de hidrólise da sacarose dentro do vacúolo, mas sua atividade está associada ao fornecimento de hexoses para as diversas rotas metabólicas, incluindo a respiração e o fornecimento de carbono para o crescimento da planta (DENNIS e BLAKELEY, 2000). A abundância da enzima IAV e sua atividade são maiores quanto mais jovens são os tecidos do colmo (BATTA et al., 2007) (Figura 3). Durante a maturação dos colmos há redução gradativa da quantidade e da atividade da IAV até valores próximos a zero (ZHU et al., 1997; BATTA et al., 2007). A maior atividade da IAV nos tecidos jovens está associada ao crescimento dos entrenós, onde há elevada demanda por carbono para o crescimento estrutural (HATCH e GLASZIOU, 1963; SACHER et al., 1963).

Durante a formação e o crescimento dos entrenós quase toda a sacarose presente no vacúolo celular é hidrolisada para disponibilizar esqueletos de carbono para o crescimento, justificando a elevada atividade da IAV e o baixo acúmulo da sacarose nesta fase (ZHU et al., 1997). O oposto ocorre nos entrenós em maturação, ou seja, a diminuição na demanda por carbono estrutural somada ao acúmulo de hexoses nas células reduz a atividade da IAV, possivelmente pelo efeito inibitório do excesso de glicose (VORSTER e BOTHA, 1998), favorecendo a síntese e o acúmulo da sacarose (Figura 3). Vários trabalhos mostram a relação inversa entre a atividade da IAV e os teores de sacarose em tecidos jovens e em maturação de cana-de-açúcar (HATCH e GLASZIOU, 1963; SACHER et al., 1963; GOLDNER et al., 1991).

As variedades comerciais atuais de cana-de-açúcar são oriundas principalmente do cruzamento entre as espécies *S. officinarum* e *S. spontaneum* e a baixa atividade da IAV nos entrenós maduros parece ser uma característica genética herdada de *S. officinarum*, uma vez que esta espécie apresenta alta capacidade de armazenamento de sacarose nos

colmos (HATCH e GLASZIOU, 1963). Por outro lado, alta atividade da IAV em entrenós maduros foi reportada em espécies do gênero *Saccharum* com alto teor de fibras e baixo teor de sacarose nos colmos. Curiosamente, Chen et al. (2019) observaram que a aplicação exógena de etileno, um regulador vegetal utilizado como maturador em cana-de-açúcar, aumentou consideravelmente a expressão de genes associados à atividade das invertases e promoveu aumento de 20% no teor de sacarose em uma variedade de cana-de-açúcar que possui baixa capacidade de acúmulo de sacarose no colmo. A aplicação exógena de etileno aumentou a força de dreno nos colmos ao aumentar a expressão dos genes das invertases ácidas. Independente do manejo com maturador, as variedades comerciais de cana-de-açúcar com precocidade de maturação apresentam aumento nos teores de sacarose nos colmos associado à redução precoce na atividade da IAV (BATTA et al., 2007). Em variedades com maturação tardia, a atividade da IAV permanece elevada por um período mais longo, atrasando o acúmulo de sacarose nos colmos (ZHU et al., 1997; BATTA et al., 2007).

Em geral, a atividade da IAV nos entrenós decresce no sentido do ápice para a base dos colmos, de forma inversa ao acúmulo da sacarose (HATCH e GLASZIOU, 1963; ZHU et al., 1997; GROF et al., 2007). A IAV nos colmos parece atuar como uma das enzimas-chave no controle do metabolismo e do acúmulo de sacarose (ZHU et al., 1997; GUTIÉRREZ-MICELI et al., 2002). Correlação entre o teor de sacarose no colmo e a razão entre as atividades das enzimas SPS e IAV foi reportada por Zhu et al. (1997), Gutiérrez-Miceli et al. (2002) e Lingle e Tew (2008). Nesses trabalhos, o aumento no teor de sacarose nos colmos ocorreu quando a taxa de síntese da sacarose superou a de hidrólise, em resposta à drástica redução na atividade da IAV (Figura 3). A baixa atividade de invertase encontrada nos entrenós maduros pode ser atribuída à isoforma presente na superfície externa da parede celular, cuja função está associada à

recuperação da sacarose do apoplasto e ao controle do fluxo de sacarose entre os vasos condutores e as células parenquimáticas (HATCH e GLASZIOU, 1963; ZHU et al., 1997; VORSTER e BOTHA, 1999).

4.2 Invertase neutra

A enzima invertase neutra (IN) está presente no citosol tanto nos tecidos fotossintetizantes quanto nos de armazenamento e sua maior atividade ocorre entre pH 7,0 e 7,2 (SACHER et al., 1963; ZHU et al., 1997; VORSTER e BOTHA, 1998). Tal como as outras invertases, a IN atua na hidrólise da sacarose dando origem a glicose e frutose. As principais diferenças funcionais existentes entre IA, IAV e IN nos tecidos do colmo ocorrem em função da localização nas células, do pH e da fase fenológica em que elas são mais ativas (SACHER et al., 1963; ZHU et al., 1997; VORSTER e BOTHA, 1998; DENNIS e BLAKELEY, 2000).

Em geral, a atividade da IN nos colmos aumenta no sentido do ápice para a base durante a formação e o crescimento dos entrenós (HATCH e GLASZIOU, 1963; ZHU et al., 1997; EBRAHIM et al., 1998b). Na maturação, a redução no crescimento do ápice dos colmos é acompanhada de aumento na concentração de sacarose (EBRAHIM et al., 1998b; GROF et al., 2007) e da atividade da IN, uma vez que esta enzima está envolvida com o ciclo fútil da sacarose (Figura 3). Nesse período, a atividade da IN nos entrenós recém-formados atinge valores equivalentes aos encontrados nos entrenós maduros (EBRAHIM et al., 1998b; GROF et al., 2007; PAN et al., 2009). Embora haja uma aparente relação de dependência da IN com o conteúdo de sacarose nos colmos (HATCH e GLASZIOU, 1963; BATTA et al., 2007) há trabalhos que não reportam tal correlação (GAYLER e GLASZIOU, 1972; ZHU et al., 1997; EBRAHIM et al., 1998b). Lingle e Tew (2008) encontraram correlação negativa entre o teor médio de sacarose e a atividade da IN em posições distintas dos

colmos de cana-de-açúcar. Entretanto as diferenças nos teores de sacarose entre as variedades estudadas não foram determinadas pela baixa atividade da IN.

Estes resultados têm dificultado o entendimento da função da IN no metabolismo de sacarose nos colmos. Além disso, variedades de cana-de-açúcar com teores semelhantes de sacarose nos colmos podem apresentar diferentes atividades da IN (PAN et al., 2009). Um dos primeiros trabalhos relacionando o acúmulo de açúcares totais nos colmos com as invertases sugeriu que a IN teria a função de regular o influxo de açúcares dos tecidos vasculares para os de armazenamento durante a maturação dos colmos (HATCH e GLASZIOU, 1963). Porém, trabalhos mais recentes têm associado a IN ao chamado ciclo fútil, envolvido na contínua síntese e hidrólise da sacarose que ocorre nos entrenós (VORSTER e BOTHA, 1998; BATTÀ et al., 2007) e ao controle da concentração de hexoses no citosol (VORSTER e BOTHA, 1998). O ciclo fútil nos entrenós maduros parece ter a função de manter o gradiente de sacarose entre as células parenquimáticas e as do floema, favorecendo o influxo de sacarose nas células de armazenamento (VORSTER e BOTHA, 1998; BATTÀ et al., 2007). Além disso, a redução na expressão do gene da IN em células em suspensão de cana transgênica reduziu a ciclagem de sacarose (ciclo fútil) com redução nos teores de hexoses, indicando declínio na partição de carbono para as vias respiratórias (ROSSOUW et al., 2007).

A regulação fisiológica da atividade da IN ocorre por fatores endógenos e ambientais, principalmente a temperatura do ar (VORSTER e BOTHA, 1998; DENNIS e BLAKELEY, 2000). Em estudo de cinética enzimática, Vorster e Botha (1998) encontraram variação na energia de ativação da IN em função da temperatura e verificaram diminuição da velocidade de reação da enzima acima de 30 °C. A atividade *in vivo* da IN é inibida endogenamente pelos produtos finais da reação, a glicose e a frutose (VORSTER e BOTHA, 1998; DENNIS e BLAKELEY, 2000). O efeito da frutose como inibidor da

IN sugere um mecanismo fino de regulação do metabolismo de carboidratos, uma vez que as hexoses afetam a expressão gênica das enzimas desse metabolismo (VORSTER e BOTHA, 1998).

4.3 Sacarose sintase

A sacarose sintase (SuSy) é uma enzima presente no citosol dos tecidos fotossintetizantes e não fotossintetizantes e atua tanto na síntese como na hidrólise de sacarose (ZHU et al., 1997; DENNIS e BLAKELEY, 2000; VERMA et al., 2010). *In vivo*, a SuSy parece atuar predominantemente na reação de hidrólise da sacarose (GOLDNER et al., 1991), mas trabalhos recentes têm mostrado que a forma de atuação da enzima nos colmos de cana-de-açúcar varia temporal e espacialmente (SCHÄFER et al., 2004; VERMA et al., 2010). Schäfer et al. (2004) observaram aumento de 12 vezes na relação entre a atividade de hidrólise e a de síntese da sacarose pela SuSy nos entrenós da base do colmo, comparativamente aos entrenós do ápice das plantas de cana-de-açúcar. Esses autores sugeriram que a atividade da SuSy no sentido da hidrólise nos entrenós em maturação favorece o influxo de sacarose nas células parenquimáticas, uma vez que o gradiente de sacarose entre o floema e as células de armazenamento é mantido (SCHÄFER et al., 2004). Essa função atribuída à SuSy nos entrenós em maturação foi também atribuída à IN (VORSTER e BOTHA, 1998; BATTA et al., 2007), entretanto a hidrólise da sacarose pela SuSy é energeticamente mais eficiente do que a realizada pela IN por usar fósforo inorgânico (PPi) em vez de ATP na fosforilação das hexoses formadas (HUBER e AKAZAWA, 1986).

Por outro lado, intensa atividade de hidrólise da sacarose pela SuSy deve ocorrer nos entrenós recém-formados ou imaturos, onde há fornecimento de hexoses para a glicólise e também de precursores (UDP-G) da síntese de celulose (KOCH, 2004; SCHÄFER et al., 2004; VERMA et al., 2010) (Figuras 2 e 3). Com base na eficiência energética, pode-se considerar que a hidrólise

da sacarose via SuSy seria mais interessante em condições de baixa disponibilidade de carbono. Além disso, a hidrólise da sacarose pela SuSy preservaria energia metabólica por disponibilizar o precursor da síntese de parede celular (UDP-G) como produto de sua reação (HUBER e AKAZAWA, 1986). Durante a formação dos colmos, a ocorrência simultânea de entrenós em formação (ápice) e em maturação (base) requer demanda diferenciada de carbono e energia e a SuSy parece controlar essas demandas nos tecidos mais jovens (HUBER e AKAZAWA, 1986).

A atuação da SuSy no sentido da síntese de sacarose ocorre quando a redução na taxa de expansão (crescimento) dos entrenós é seguida pelo aumento do teor de açúcares totais e de sacarose. Nessa fase a atividade intensa da SuSy nos entrenós recém-formados está relacionada à síntese de sacarose (EBRAHIM et al., 1998b), quando a atividade da enzima SPS está relativamente baixa (VERMA et al., 2010). Em entrenós mais maduros (Figura 3), a redução na atividade da SuSy ocorre concomitantemente ao aumento da expressão gênica e da atividade da SPS e também aumento da atividade da IN (BOTHÁ e BLACK, 2000; EBRAHIM et al., 1998b; VERMA et al., 2010), com aumento nos teores de sacarose e redução nos teores de hexoses (GOLDNER et al., 1991; VERMA et al., 2010). A análise do metabolismo de carboidratos com glicose marcada revelou que a síntese de sacarose nos tecidos maduros ocorre exclusivamente pela ação da SPS (BOTHÁ e BLACK, 2000).

Diferenças na expressão gênica e na atividade da SuSy entre variedades com diferentes capacidades de acúmulo de sacarose nos colmos foram evidenciadas por Verma et al. (2010). Assim, as variações na atividade da SuSy citadas podem ser atribuídas à fase fenológica, à atividade de diferentes isoformas, que parece ser uma característica genótipo-dependente (GUTIÉRREZ-MICELI et al., 2002), às variações ambientais (LINGLE e TEW, 2008) e aos teores de açúcares nos tecidos (BARRATT et al., 2001).

4.4 Sacarose-6-fosfato sintase

A sacarose-6-fosfato sintase (SPS) atua na síntese de sacarose a partir de hexoses e está presente no citosol das células de tecidos fotossintetizantes e não fotossintetizantes (ZHU et al., 1997; DENNIS e BLAKELEY, 2000; VERMA et al., 2010). Para a síntese de sacarose, a SPS utiliza como substratos a UDP-G e F6P, gerando como produto final da reação a sacarose-6-fosfato (S6P) e UDP. A S6P na presença de água é rapidamente hidrolisada pela sacarose fosfato fosfatase (SPP) numa reação irreversível, formando sacarose e liberando P_i (DENNIS e BLAKELEY, 2000). Durante a formação dos colmos, o baixo teor de sacarose nos entrenós está associado à elevada taxa de hidrólise da sacarose devido à demanda energética e de carbono para o crescimento (HATCH e GLASZIOU, 1963; ZHU et al., 1997; SCHÄFER et al., 2004; VERMA et al., 2010), à baixa expressão gênica (VERMA et al., 2010) e à baixa atividade da SPS (BOTHÁ e BLACK, 2002; GUTIÉRREZ-MICELI et al., 2002; PAN et al., 2009; VERMA et al., 2010).

A partir da redução na taxa de crescimento dos entrenós inicia-se o processo de maturação, com o aumento no teor de sacarose e a redução dos teores de hexoses (ZHU et al., 1997; EBRAHIM et al., 1998b; GROF et al., 2007; PAN et al., 2009). O aumento no teor de sacarose dos colmos está associado, em parte, ao aumento da atividade da SPS (GOLDNER et al., 1991; GUTIÉRREZ-MICELI et al., 2002; VERMA et al., 2010) (Figura 3). Verma et al. (2010), comparando variedades de alto e baixo teor de sacarose nos colmos, verificaram aumento na transcrição e na atividade da SPS no sentido basípeto dos colmos em todas as variedades estudadas. As diferenças no teor de sacarose existentes entre variedades de cana-de-açúcar também foram ocasionadas, em parte, pela expressão diferencial de genes associados à SPS (VERMA et al., 2010). Apesar de diversos trabalhos mostrarem a correlação positiva entre a atividade da SPS e os teores de

sacarose em colmos de cana-de-açúcar (BOTHÁ e BLACK, 2002; GUTIÉRREZ-MICELI et al., 2002; GROF et al., 2007; PAN et al., 2009), outros estudos sugerem que o acúmulo de sacarose nos colmos não é controlado diretamente pela SPS (ZHU et al., 1997; EBRAHIM et al., 1998b; LINGLE e TEW, 2008). Por exemplo, Zhu et al. (1997) não encontraram diferenças na atividade da SPS entre variedades com alto e baixo teor de sacarose nos colmos. Verma et al. (2010), por outro lado, encontraram baixo teor de sacarose associado à baixa atividade da SPS nos entrenós imaturos. Outros trabalhos atribuem as diferenças nos teores de sacarose dos colmos entre variedades à diferença entre as atividades de SPS e IA (ZHU et al., 1997; LINGLE e TEW, 2008).

Em geral, a síntese de sacarose nos entrenós maduros e em maturação parece ocorrer predominantemente pela SPS (BOTHÁ e BLACK, 2000; GROF et al., 2006), sendo as discordâncias observadas na literatura atribuídas à diferença varietal (GUTIÉRREZ-MICELI et al., 2002; GROF et al., 2007; LINGLE e TEW, 2008; VERMA et al., 2010), à fase fenológica (BOTHÁ e BLACK, 2000; VERMA et al., 2010), à velocidade de reação da enzima (BOTHÁ e BLACK, 2000) e às diversas isoformas de SPS existentes (GROF et al., 2006; VERMA et al., 2010).

Estudos *in vitro* revelaram que G6P é um ativador alostérico da SPS em tecidos fotossintetizantes de monocotiledôneas e que a SPS pode ser inibida pela presença de P_i (GOLDNER et al., 1991). O aumento de P_i mantém baixa a atividade da SPP, cuja função é desfosforilar a SPS e torná-la ativa (DENNIS e BLAKELEY, 2000). Por outro lado, a redução na concentração de G6P favorece a atividade da SPS-quinase, enzima responsável por ligar o P_i no resíduo de serina presente na porção terminal da SPS, tornando-a inativa. Assim, a atividade *in vivo* da SPS é favorecida com a relação G6P: P_i relativamente alta (DENNIS e BLAKELEY, 2000).

4.5 Efeitos do ambiente no metabolismo do colmo

A maturação da cana-de-açúcar é um processo que ocorre naturalmente quando o crescimento das plantas é reduzido por condições ambientais limitantes, sendo o carbono direcionado para o armazenamento nos colmos em forma de sacarose. Os principais fatores ambientais responsáveis por induzir a maturação da cana-de-açúcar são a temperatura, a disponibilidade de água e o estado nutricional da planta, que reduzem o potencial de crescimento (MORGAN et al., 2007; van HEERDEN et al., 2014).

A temperatura é um dos principais fatores ambientais que influenciam a maturação da cana-de-açúcar. No entanto, estudos que revelam detalhadamente as respostas fisiológicas frente à variação da temperatura nos colmos e o acúmulo de sacarose são escassos em cana-de-açúcar. Temperaturas abaixo de 20 °C são suficientes para reduzir o crescimento vegetativo e induzir o processo de maturação dos colmos em variedades brasileiras de cana-de-açúcar (SCARPARI e BEAUCLAIR, 2004). Bonnett et al. (2006) relataram que plantas cultivadas em temperaturas mais altas (25 a 39 °C) apresentaram maior número de entrenós, sem alterar o comprimento dos colmos (altura da planta). Todavia, os entrenós das plantas submetidas à maior temperatura apresentaram maior concentração de açúcares redutores, maior teor de fibras e menor teor de sacarose do que aquelas cultivadas no regime térmico mais ameno (22 a 33 °C), indicando alteração na partição de carboidratos em função da temperatura.

A maturação é favorecida em dias com alta temperatura e alta radiação solar, que favorecem a atividade da fotossíntese e a síntese de carboidratos, seguidas por noites frias, que minimizam a respiração e favorecem o acúmulo de sacarose (UEHARA et al., 2009). A temperatura considerada ótima para o crescimento da cana-de-açúcar está em torno de 30 °C e quando expostas a temperaturas menores que 15 °C ocorre inibição do crescimento vegetativo (GLASZIOU et al., 1965; EBRAHIM et al., 1998a,b). Quando plantas de

cana-de-açúcar foram expostas a temperatura de crescimento entre 13 e 16 °C, foi observada redução na atividade de IA e aumento no teor de sacarose no colmo, em comparação com as plantas que foram cultivadas entre 27 e 29 °C (ALEXANDER e SAMUELS, 1968, citado por LINGLE, 2004). A redução da IA com conseqüente aumento de sacarose está associada, possivelmente, à redução no crescimento dos entrenós e direcionamento dos fotoassimilados para o acúmulo na forma de sacarose nos colmos (ZHU et al., 1997).

Em estudo comparando o efeito da temperatura no crescimento e na maturação da cana-de-açúcar, o teor de sacarose nos colmos de plantas com dez meses de idade cultivadas a 15 e 27 °C foi maior em comparação às plantas cultivadas a 45 °C. A baixa concentração de sacarose nas plantas cultivadas em alta temperatura foi atribuída à alta respiração celular. Nas plantas crescidas a 15 °C a atividade das enzimas IA, IN, SuSy e SPS foi significativamente menor em relação às plantas cultivadas a 27 °C, mas o teor de sacarose foi similar (EBRAHIM et al., 1998b). Como o crescimento e o acúmulo de fitomassa das plantas cultivadas a 27 °C foi maior, houve maior produtividade de sacarose por planta (EBRAHIM et al., 1998b).

O balanço entre as atividades da SPS e IA parece determinar os teores de sacarose nos colmos (ZHU et al., 1997). Em variedades de cana-de-açúcar com capacidade diferencial de acúmulo de sacarose no colmo, a atividade da SPS aumentou sob baixa temperatura enquanto a atividade da IA foi reduzida. Como conseqüência, ocorreu aumento na concentração de sacarose associado à redução na concentração de açúcares redutores (TERAUCHI et al., 1999, 2000). Quando essas mesmas variedades foram expostas ao calor (32 °C) durante a fase de maturação houve redução na atividade da SPS, com conseqüente redução no acúmulo de sacarose, pois a planta continuou o crescimento vegetativo (TERAUCHI et al., 2000).

A ocorrência de estresse hídrico moderado na fase final do ciclo da cana-de-açúcar é desejável para reduzir o crescimento vegetativo e estimular

o acúmulo de sacarose nos colmos (MOORE e MARETZKI, 1996). Juntamente com a baixa temperatura, o déficit hídrico é um dos principais fatores ambientais responsáveis pela maturação da cana-de-açúcar. No centro-sul do Brasil, esses dois fatores ocorrem de forma simultânea durante o inverno e a importância relativa de cada um no processo de maturação varia de acordo com a área de cultivo. No estado de São Paulo, onde há baixa precipitação pluviométrica entre abril e setembro, o déficit hídrico torna-se o principal fator indutor da maturação da cana-de-açúcar, uma vez que o período de baixas temperaturas é relativamente curto, havendo uma correlação positiva entre o déficit hídrico e o acúmulo de sacarose nos colmos em variedades de cana-de-açúcar (CARDOZO et al., 2015). Em contrapartida, em regiões produtoras de cana-de-açúcar do estado do Paraná, onde não há incidência de déficit hídrico, as temperaturas baixas podem perdurar por mais de dois meses, tornando-se o principal fator indutor da maturação (CARDOZO et al., 2015).

A interrupção do fornecimento de água no final do ciclo de cultivo da cana-de-açúcar causou aumento (~10%) no conteúdo de sacarose no colmo (INMAN-BAMBER, 2004). No entanto, o manejo da água (*drying-off*) para induzir o acúmulo de sacarose nos colmos antes da colheita só é possível em regiões onde o cultivo de cana-de-açúcar é irrigado. No Brasil, pequena parte da produção dessa cultura é irrigada (GOLDEMBERG et al., 2008), sendo essa prática de manejo pouco utilizada. O déficit hídrico na fase de maturação também pode levar a perdas de produção de biomassa e de rendimento de sacarose nos colmos, dependendo da intensidade e duração (ROBERTO et al., 2015).

Em relação aos aspectos fitotécnicos, sabe-se que o conteúdo de sacarose nos colmos de cana-de-açúcar varia com a época de colheita, apresentando valores máximos que dependem da variedade e das condições de cultivo. De maneira geral, o conteúdo de sacarose é maior no inverno, quando o dreno preferencial passa a ser o acúmulo de sacarose nos entrenós

devido à redução do crescimento, dada pela redução na disponibilidade hídrica e das temperaturas (INMAN-BAMBER et al., 2002; SINGELS et al., 2005b).

Como a produtividade de cana-de-açúcar é regulada pelo acúmulo de biomassa e de sacarose nos colmos, maior produtividade do cultivo poderia ser obtida com o aumento de um desses fatores. A produção de biomassa pode ser aumentada com a maximização da interceptação de luz e a maior eficiência do uso da radiação na fotossíntese, sendo a duração do fotoperíodo um fator importante. Como citado anteriormente, a produção de folhas (fonte) é dinâmica e muito influenciada por condições ambientais, como a radiação solar e temperatura. Portanto, o período do plantio apresenta grande influência na produtividade final da cana-de-açúcar (SINGELS et al., 2005a), uma vez que as condições ambientais afetam significativamente o desenvolvimento das plantas. A maior influência da data de plantio é na produção de biomassa e não na concentração de sacarose nos colmos, sendo a concentração de sacarose nos colmos de cana-de-açúcar similar quando seu plantio foi realizado em intervalos mensais, entre maio e novembro. Por outro lado, a produção de biomassa variou em torno de 80%, sendo maior nos plantios realizados entre maio e junho (CARDOZO e SENTELHAS, 2013). De fato, a fase fenológica de máximo crescimento deve ocorrer no período em que as condições ambientais são mais propícias, com altas temperaturas e alta disponibilidade de radiação solar.

A concentração de sacarose nos colmos em uma mesma variedade varia ao longo do ano, geralmente atingindo o pico de produção de sacarose entre os meses de maio a agosto, durante o inverno. A concentração é mais baixa no início da safra, uma vez que as plantas ainda não atingiram o potencial produtivo, tanto de crescimento quanto de maturação. Após o final da safra, no início da primavera e com o reinício do período chuvoso, há redução da concentração de sacarose nos colmos das plantas de cana-de-açúcar estimulada pelas condições ambientais, que favorecem a retomada de crescimento. A

sacarose armazenada é então translocada para os sítios ativos de crescimento e degradada a açúcares redutores para o fornecimento de esqueletos de carbono e energia (GROF e CAMPBELL, 2001).

5. RELAÇÃO FONTE-DRENO

5.1 Crescimento e distribuição da fitomassa

O padrão de acúmulo de fitomassa em cana-de-açúcar pode ser dividido em três estádios: o estágio inicial de crescimento lento; o estágio de crescimento rápido, no qual ao redor de 80% da fitomassa é acumulada, quando o crescimento dos colmos e o índice de área foliar atingem o ápice e proporcionam a intercepção máxima de radiação solar; e o estágio final, quando o crescimento novamente é lento e ao redor de 10% da fitomassa total é produzida. Neste último estágio, ocorre a maturação com significativo aumento da concentração de sacarose nos colmos (MACHADO et al., 1982; FERNANDES e BENDA, 1985; MUCHOW et al., 1996; ROBERTSON et al., 1996; MAGALHÃES FILHO, 2014). A duração de cada estágio depende da variedade, das condições ambientais e do período de cultivo.

Os colmos apresentam um padrão de crescimento semelhante ao da planta inteira, com os mesmos estádios de crescimento, isto é, inicialmente lento, seguido por um período de crescimento intenso e finalmente redução do crescimento, com um aumento significativo no armazenamento de sacarose (MACHADO et al., 1982; RAE et al., 2006; MAGALHÃES FILHO, 2014). O colmo da cana-de-açúcar é formado por uma série de entrenós separados por nós, contendo as gemas, que são conectados a folhas verdes e fotossinteticamente ativas, formando um fitômero. Nos entrenós é onde ocorre o acúmulo de sacarose, enquanto os entrenós mais próximos do topo são os mais jovens, os da base são mais desenvolvidos e maduros. O crescimento

dos colmos é resultado do aumento do número, do comprimento e do diâmetro dos entrenós (RAE et al., 2006; TEJERA et al., 2007; MAGALHÃES FILHO, 2014), sendo a expansão dos entrenós causada pela expansão celular (RAE et al., 2006). Portanto, plantas com entrenós maiores apresentam, potencialmente, maior capacidade de armazenamento de sacarose. Paralelamente ao crescimento dos entrenós há o acúmulo de sacarose e os entrenós jovens apresentam alto conteúdo relativo de água, alto teor de açúcares redutores e alta taxa de crescimento, portanto, baixo teor de sacarose (RAE et al., 2006).

Uma vez que o crescimento dos entrenós é completado, o teor de sacarose aumenta gradativamente e o teor de umidade diminui de modo acrópeto. Os entrenós mais próximos da base da planta têm maior concentração de sacarose do que os mais novos, recentemente produzidos (Figura 3), formando assim um gradiente decrescente de concentração de sacarose da base para o topo do colmo (FERNANDES e BENDA, 1985; RAE et al., 2006). No período de maturação, a concentração de sacarose aumenta progressivamente em todos os entrenós e isso diminui o gradiente de concentração entre os entrenós do topo e os da base (FERNANDES e BENDA, 1985; MUCHOW et al., 1996; MOORE e MARETZKI, 1996; MAGALHÃES FILHO, 2014).

O crescimento das raízes, colmos, folhas novas e o desenvolvimento das flores dependem da importação de sacarose produzida pelas folhas fotossinteticamente ativas (fonte), sendo, portanto, considerados órgãos consumidores ou dreno (Figura 3). As plantas têm certa capacidade de fixação fotossintética de carbono (taxa de fotossíntese x área foliar total) e há vários drenos que competem pelos fotoassimilados disponíveis, ocorrendo naturalmente uma prioridade entre eles, que varia temporalmente. Colmos, raízes e folhas jovens são os drenos prioritários durante os dois primeiros estádios de desenvolvimento (estádios inicial e de crescimento rápido), ao passo que os colmos são os principais drenos no estágio de maturação devido ao acúmulo de sacarose.

Na região Sudeste do Brasil, a maturação tem início no mês de abril/maio e atinge o seu pico em setembro/outubro, com variações em função da precocidade das diversas variedades de cana-de-açúcar. O processo de acúmulo de sacarose coincide com o período do ano em que há restrição do crescimento devido às limitações ambientais, ou seja, queda gradativa da temperatura e diminuição das precipitações (outono e inverno). Mesmo com a redução do crescimento, a fotossíntese continua ocorrendo em menor intensidade e os fotoassimilados produzidos neste período são prioritariamente acumulados nos vacúolos do parênquima dos colmos, na forma de sacarose (ALEXANDER, 1973; MAGALHÃES FILHO, 2014). Neste momento também é observada a redução na concentração de nitrogênio total nas lâminas foliares (van HEERDEN et al., 2010; MAGALHÃES FILHO, 2014).

A distribuição dos fotoassimilados entre os drenos é um fator chave na produtividade da planta e define o índice de colheita (IC). O IC é dado pela razão entre a fitomassa da parte economicamente importante, colmo no caso da cana-de-açúcar, e a fitomassa total da planta (ou da parte aérea). Durante o crescimento da cana-de-açúcar a distribuição da fitomassa para o colmo é progressivamente maior, atingindo na maturação um IC entre 0,8 e 0,9 (MACHADO et al., 1982; ROBERTSON et al., 1996; INMAN-BAMBER et al., 2002; MAGALHÃES FILHO, 2014). Em cana-de-açúcar, o IC também pode ser definido pela razão entre a concentração de sacarose e a fitomassa seca do colmo, observando-se valores entre 0,35 e 0,40 (MAGALHÃES FILHO, 2014).

5.2 Relação fonte-dreno em cana-de-açúcar durante o crescimento e a maturação

Um dos principais objetivos dos programas de melhoramento genético e das práticas de manejo cultural da cana-de-açúcar é o aumento da produtividade de sacarose. De fato, nas últimas décadas, o aumento da

produção de sacarose tem ocorrido devido ao aumento da produção de colmos e não ao aumento da concentração de sacarose nos colmos (MUCHOW et al., 1966; ROBERTSON et al., 1996; JACKSON, 2005; WU e BIRCH, 2007; MAGALHÃES FILHO, 2014). Do ponto de vista fisiológico, o acúmulo de sacarose é o resultado de processos complexos relacionados ao metabolismo de carboidratos nos tecidos fonte e dreno, sendo regulado pela síntese (fotossíntese) e consumo de fotoassimilados (manutenção, crescimento estrutural, respiração e armazenamento), idade da planta, translocação e partição de carboidratos, e condições ambientais durante a maturação (ALEXANDER, 1973; MOORE, 2005; RAE et al., 2005; McCORMICK et al., 2009). Teoricamente, os colmos da cana-de-açúcar têm capacidade de acumular até 30% de sacarose em termos de fitomassa fresca (BULL e GLASZIOU, 1963; GROF e CAMPBELL, 2001), ou seja, valores bem acima dos observados nas variedades comerciais atuais (JACKSON, 2005). Neste contexto, torna-se importante o conhecimento dos principais aspectos que limitam o incremento da concentração de sacarose nos colmos (GROF e CAMPBELL, 2001).

Toda fitomassa acumulada na planta depende da fotossíntese, sendo o excesso de fotoassimilados produzidos durante o dia exportado e/ou armazenado transitoriamente nos cloroplastos das células da BFV em forma de amido. O amido pode ser posteriormente degradado (DU et al., 2000), principalmente à noite, sendo o carbono redistribuído na forma de sacarose. A sacarose importada pelos drenos provê carbono (matéria) e energia para a manutenção (respiração), crescimento (divisão e expansão celular) e diferenciação celular. O suprimento de sacarose pode exceder a necessidade de substrato para o crescimento e respiração, sendo então a sacarose armazenada. Esse fenômeno ocorre no período de maturação em que o crescimento diminui proporcionalmente mais do que a fotossíntese, devido às restrições ambientais (ALEXANDER, 1973; LALONDE et al., 2003; RAE et al., 2005).

Os colmos da cana-de-açúcar são drenos fortes capazes de atrair preferencialmente os fotoassimilados das folhas (WELBAUM, 2014). Nos estádios iniciais e de intenso crescimento dos entrenós imaturos há baixa taxa de acúmulo de sacarose e o crescimento e respiração, principalmente dos colmos, são os principais fatores que determinam a demanda por fotoassimilados (FERNANDES e BENDA, 1985; RAE et al., 2006) (Figura 3). Com o crescimento vigoroso há alto teor de hexoses, proveniente do catabolismo da sacarose, associado ao aumento das atividades de invertases nos colmos de cana-de-açúcar após a colheita ou em condição de alta temperatura no campo (CHANDRA et al., 2012). Assim, o fluxo de fotoassimilados para os entrenós imaturos é determinado principalmente pela demanda combinada do crescimento e da respiração (Figura 3). Nesta fase de crescimento ativo, a demanda de carbono pelos drenos estimula a fotossíntese (MAGALHÃES FILHO, 2014; WATT et al., 2014).

Quando o entrenó atinge o tamanho final, o crescimento é reduzido e a demanda por fotoassimilados é determinada pelo acúmulo ativo de sacarose e respiração nos colmos (RAE et al., 2006). Nesta fase, para manter uma alta taxa de acúmulo e a manutenção da sacarose já armazenada nos colmos, as atividades da IA e IAV diminuem acentuadamente, enquanto há aumento da atividade das enzimas responsáveis pela síntese de sacarose, principalmente a SPS (Figura 3). Grof e Campbell (2001) sugerem que alterações na razão entre SPS:IN determinam o início do acúmulo e a concentração final de sacarose. O baixo crescimento dos colmos nesta fase justificaria o maior acúmulo de sacarose, mesmo com a redução da produção fotossintética em situações de restrição ambiental (ALEXANDER, 1973; MAGALHÃES FILHO, 2014), como ocorre nas principais regiões produtoras de cana-de-açúcar no Brasil.

Enquanto a capacidade e a velocidade do acúmulo de sacarose nos colmos das variedades de cana-de-açúcar estão diretamente relacionadas com a capacidade de crescimento da planta, a precocidade da maturação é

condicionada pela velocidade de estabelecimento da área foliar, atividade fotossintética, taxa de crescimento da cultura, iniciação do entrenó e a paralisação do crescimento vegetativo, uma vez que esses fatores interferem na relação fonte-dreno. Adicionalmente, sabe-se que a fase de maturação da cana-de-açúcar bem como a capacidade de armazenar sacarose nos colmos são dependentes da variedade (LINGLE e TEW, 2008; PAN et al., 2009).

Se houver retorno das condições favoráveis ao crescimento, a sacarose armazenada poderá servir como fonte de esqueletos de carbono e energia para o crescimento vegetativo dos brotos provenientes de gemas axilares, sendo consumida praticamente toda a sacarose armazenada no entrenó (O'NEILL et al., 2012). Aparentemente, a sacarose seria remobilizada por difusão das células parenquimáticas até o floema e o transporte limitado pela atividade de invertase nas brotações em crescimento ou drenos (O'NEILL et al., 2013). Nesse contexto, a ocorrência de brotações no colmo durante o cultivo da cana-de-açúcar pode reduzir significativamente o rendimento de sacarose na planta.

Em cana-de-açúcar, vários estudos demonstram que a fotossíntese decai tanto com a idade da folha como a da planta. Em condições de campo, Magalhães Filho (2014) observou que a taxa diária de fotossíntese nas folhas +1 (folha mais jovem com lígula aparente) foi entre 1,3 e 1,7 vezes maior que nas folhas +3, evidenciando o efeito da idade da folha em quatro variedades de cana-de-açúcar. Amaya et al. (1995) reportaram fotossíntese instantânea de $45 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em folhas jovens de plantas com três meses, enquanto folhas de idade semelhante em plantas de dez meses apresentaram fotossíntese de $25 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Ainda em relação à idade da planta, observou-se que a fotossíntese diurna na folha +1 variou entre 0,65 e 0,94 $\text{mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ em plantas com 208 dias e entre 0,21 e 0,51 $\text{mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ em plantas com 370 dias (MAGALHÃES FILHO, 2014). Tais diferenças estão relacionadas não só à idade da planta (estádio de maturação), mas também às condições ambientais, cujos efeitos no metabolismo da folha foram discutidos anteriormente.

Uma das causas para a redução da fotossíntese em função da idade da planta é a queda no teor de nitrogênio na folha (van HEERDEN et al., 2010), havendo uma estreita relação entre o decréscimo do teor de nitrogênio e a redução da fotossíntese em plantas entre seis e doze meses de idade (HARTT e BURR, 1965; ALLISON et al., 1997; MAGALHÃES FILHO, 2014; SAGE et al., 2014). Desta forma, uma alternativa para a manutenção da atividade fotossintética em plantas de cana-de-açúcar com o envelhecimento poderia ser a fertilização com nitrogênio, com o objetivo de manter elevado o conteúdo deste elemento nas folhas (SAGE et al., 2014; CERQUEIRA et al., 2019). Porém, torna-se necessário analisar essa alternativa considerando tanto o ganho de carbono em folhas maduras como o acúmulo de sacarose nos colmos, uma vez que a adubação nitrogenada poderia promover o crescimento vegetativo das plantas na fase de maturação e assim reduzir a concentração de sacarose nos entrenós (ALLISON et al., 1997; SAGE et al., 2014).

A menor demanda por fotoassimilados em plantas nas quais o conteúdo de sacarose nos colmos já está elevado (McCORMICK et al., 2006) seria um dos fatores responsáveis pela baixa atividade fotossintética (MAGALHÃES FILHO, 2014). A sacarose transportada das folhas até o parênquima de armazenamento, através do floema, deve ser descarregada e migrar até os vacúolos para efetivamente ser armazenada (Figuras 2 e 3). Quanto maior a demanda pelos drenos, maior será o gradiente de concentração de sacarose entre a fonte e o dreno e maior será o fluxo desse carboidrato. A menor força de dreno determina menor exportação de fotoassimilados da fonte e acúmulo de açúcares solúveis totais (açúcares redutores + sacarose) nas folhas (McCORMICK et al., 2008a; MAGALHÃES FILHO, 2014), podendo também ocorrer acúmulo de sacarose no floema e uma consequente regulação negativa da produção fotossintética na fonte.

O acúmulo de sacarose e de hexoses nas folhas de cana-de-açúcar leva a uma redução na assimilação de CO₂ e na atividade fotoquímica sem efeitos imediatos na condutância estomática e na transpiração foliar

(McCORMICK et al., 2008a,b), indicando que a redução na fotossíntese pelo acúmulo de açúcares nas folhas se dá por alterações metabólicas e não por limitação estomática (ROLLAND e SHEEN, 2005). Porém, Ribeiro et al. (2017) observaram que o aumento do teor de sacarose na folha causou limitação tanto metabólica como estomática da fotossíntese. Concomitantemente, alterações na expressão de genes do metabolismo primário indicam uma forte relação entre a concentração de açúcares foliares e a inibição da atividade fotossintética (McCORMICK et al., 2008a). Aparentemente, a hexose tem um importante papel nesta sinalização (McCORMICK et al., 2008b), como também observado em outras espécies (ROITSCH et al., 1995; KILB et al., 1996).

Apesar da grande importância dada às hexoses na inibição da atividade fotossintética nas folhas de cana-de-açúcar, um estudo recente reportou que a sacarose inibe a fotossíntese na cana-de-açúcar, com decaimento na eficiência de carboxilação da fotossíntese. Efeitos negativos na atividade dos fotossistemas II, com redução do transporte de elétrons e aumento do coeficiente de extinção não fotoquímica da fluorescência também foram observados (LOBO et al., 2015; RIBEIRO et al., 2017). A aplicação exógena de sacarose nas folhas levou ao aumento das atividades da IAV, IN, SuSy e SPS, com redução do teor de glicose e aumento do teor de frutose nas folhas. A inibição fotossintética nesse estudo não ocorreu por retroefeito (*feedback*) devido ao acúmulo de açúcares no colmo, e sim nas folhas, já que o estudo foi realizado em plantas jovens de cana-de-açúcar (LOBO et al., 2015). De fato, a habilidade da cana-de-açúcar em acumular altos teores de sacarose estaria associada à relativa insensibilidade da fotossíntese à concentração de sacarose nos colmos (McCORMICK et al., 2008c).

Se por um lado a menor translocação de sacarose (HARTT, 1963) e a alta concentração desse açúcar na folha causam efeito inibitório na fotossíntese em cana-de-açúcar (HARTT e BURR, 1965; KOCH, 1996;

McCORMICK et al., 2006; 2008b,c; MAGALHÃES FILHO, 2014; LOBO et al., 2015; RIBEIRO et al., 2017), o aumento da demanda por sacarose pelos colmos estimula a atividade fotossintética, sugerindo que esse processo é sensível à atividade do dreno (McCORMICK et al., 2006; 2009; RIBEIRO et al., 2017). Em outras palavras, o aumento da demanda do dreno resulta em aumento da fotossíntese e na diminuição do teor total de açúcares nas folhas, sugerindo um sistema sensível de regulação induzido por açúcares (KOCH, 1996; LOBO et al., 2015; RIBEIRO et al., 2017). O fato da demanda do dreno afetar a atividade da fonte indica que o sinalizador desse sistema de retroregulação pode ser um importante fator a ser considerado no intuito de melhorar o acúmulo de sacarose. Açúcares solúveis (sacarose e hexoses) são considerados sinalizadores metabólicos que têm efeito sobre a regulação fonte/dreno e nas respostas metabólicas aos fatores ambientais (KOCH, 1996; McCORMICK et al., 2006), com a coordenação entre a demanda do dreno e a atividade da fonte sendo mediado pela concentração de carboidratos nas folhas (PAUL e PELLNY, 2003).

O acúmulo de sacarose nos colmos é regulado pela capacidade de armazenar, metabolizar e transportar sacarose (Figuras 2 e 3) (MOORE e MARETZKI, 1996; GROF e CAMPBELL, 2001; MOORE, 2005; RAE et al., 2005). Esta relação foi demonstrada a partir da perturbação do balanço fonte-dreno pelo sombreamento de folhas maduras em plantas de cana-de-açúcar. O aumento da demanda de carbono no dreno estimulou a atividade fotossintética na fonte (RIBEIRO et al., 2017), aparentemente através de sinalização mediada pela redução da concentração de hexoses, aumento da expressão de genes envolvidos na fotossíntese C_4 e no transporte de metabólitos (McCORMICK et al., 2008b). Portanto, tanto a atividade da fonte como a demanda do dreno pode limitar o acúmulo de sacarose nos colmos. A limitação do dreno ocorre quando o potencial de produção de fotoassimilados pela fonte supera a capacidade dos órgãos drenos em importarem carbono. Já a limitação da fonte, ao contrário, caracteriza-se por

não suprir sacarose suficiente para atender a demanda do dreno (KOCH, 1996; SMITH e STITT, 2007), sendo essencial o equilíbrio entre a assimilação de carbono, o armazenamento e o crescimento.

A aplicação de reguladores vegetais (maturadores) pode favorecer o acúmulo de sacarose nos colmos, sendo esta uma ferramenta de manejo na pré-colheita largamente utilizada no cultivo da cana-de-açúcar. O uso de maturadores favorece o acúmulo antecipado de sacarose nos colmos quando as condições ambientais são pouco favoráveis (LEGENDRE, 1974). A aplicação de maturadores químicos, quatro a seis semanas antes da colheita, induz o aumento da concentração de sacarose nos colmos (SHRIVASTAVA et al., 2014) e os principais produtos utilizados nos cultivos de cana-de-açúcar são o glifosato, o ácido 2-cloroetilfosfônico, o fluazifop-p-butil e o trinexapac-etil (SU et al., 1992; van HEERDEN et al., 2014). Ao serem aplicados via foliar, esses produtos promovem a paralisação do crescimento ou morte da gema apical, que é responsável pela produção de folhas novas e de novos entrenós. Alterações no balanço hormonal da planta, que governa o crescimento, também podem ocorrer (van HEERDEN et al., 2014). Portanto, ao induzirem a paralisação do crescimento vegetativo, os maturadores alteram as relações fonte-dreno, fazendo com que os fotoassimilados que seriam oxidados para a manutenção do crescimento e fornecimento de esqueletos de carbono sejam acumulados em forma de sacarose no colmo (MORGAN et al., 2007), principalmente nos entrenós mais jovens.

No entanto, pouco se conhece sobre as bases fisiológicas dos efeitos destes produtos em cana-de-açúcar e quais os processos afetados que induzem o acúmulo de sacarose nos colmos. O herbicida glifosato quando aplicado em subdoses atua como indutor de maturação, sendo detectada redução na atividade da IA nos colmos da cana-de-açúcar, cinco dias após a aplicação foliar deste químico, e aumento na concentração de sacarose nos colmos (SU et al., 1992). A aplicação do ácido 2-cloroetilfosfônico (etefon) em folhas de cana-de-açúcar com dez meses de idade induziu aumento nas atividades

da SuSy e IN e redução das atividades da SPS e IA nos colmos, causando um aumento de 30% na concentração de sacarose nos colmos (ROBERTO, 2015). Quando a aplicação do etefon foi realizada junto com a imposição do déficit hídrico houve manutenção da produção e acúmulo de sacarose nos colmos, indicando que a aplicação do etefon pode prevenir efeitos deletérios da seca, uma vez que as plantas submetidas à seca isoladamente apresentaram menor acúmulo de sacarose (ROBERTO et al., 2015). O efeito do etefon na maturação é atribuído à ação do fitormônio etileno, que apresenta capacidade de alterar a força de dreno nos colmos aumentando a atividade da SPS (CUNHA et al., 2017). No entanto as respostas da cana-de-açúcar aos maturadores são dependentes do genótipo considerado, do princípio ativo, da dose utilizada, do momento da aplicação e da condição ambiental. A grande interação entre esses fatores e a intrincada rede de regulação hormonal envolvida (CUNHA et al., 2017) evidencia a necessidade de mais estudos para revelar como os produtos utilizados como maturadores atuam no metabolismo da cana-de-açúcar.

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os primeiros relatos sobre o metabolismo de carboidratos em cana-de-açúcar datam da década de 50 (HARTT e BURR, 1950) e desde então o nosso conhecimento sobre esse importante processo tem evoluído bastante com os avanços de técnicas bioquímicas e de biologia molecular. Grande parte desta literatura especializada é oriunda de estudos realizados em outros países, onde as condições ambientais e as variedades estudadas são distintas das encontradas no Brasil. Embora os processos fisiológicos associados ao acúmulo de sacarose em cana-de-açúcar sejam os mesmos e independam do local e do material genético considerado, podem existir peculiaridades no metabolismo de carboidratos que levam a variações significativas no rendimento de sacarose no cultivo da cana-de-açúcar. Como

exemplo, podem-se citar diferenças na plasticidade fenotípica das variedades frente a variações ambientais e a flexibilidade do metabolismo fotossintético entre genótipos de cana-de-açúcar (MARCHIORI et al., 2017; SALES et al., 2018). Assim, avanços no conhecimento do metabolismo de carboidratos em cana-de-açúcar dependem de ações de pesquisa desenvolvidas nos mais variados ambientes e condições de cultivo, com a avaliação de materiais com rendimento diferencial de sacarose. Somente a partir de um conhecimento sólido sobre as causas de variação do rendimento de sacarose em cana-de-açúcar será possível tratar esse processo sob uma perspectiva mais ampla e adequada e, assim, auxiliar os programas de melhoramento genético em busca de materiais com desempenho superior.

AGRADECIMENTOS

Os autores reconhecem o suporte financeiro obtido junto à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP, Brasil) por intermédio do Programa BIOEN (Proc. nº 2008/57495-3) e de bolsa de pós-doutoramento (D.F.S.P.M., Proc. nº 2014/12969-9), assim como à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelas bolsas de pós-doutorado (P.E.R.M e N.M.S.), ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, Brasil) pelas bolsas de estudo (C.R.G.S.; J.R.M.F.) e de produtividade em pesquisa (R.V.R.; E.C.M.). Os autores são gratos à Dr.^a Adriana H. Hayashi (Instituto de Botânica, São Paulo-SP, Brasil) pelo auxílio na obtenção dos cortes anatômicos de folhas e colmos de cana-de-açúcar.

REFERÊNCIAS

ALEXANDER, A. G. **Sugarcane Physiology**: a comprehensive study of the *Saccharum* source-to-sink system. Amsterdam: Elsevier. 1973. 761 p.

ALLISSON, 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. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7348.1997.tb05160.x>.

AMAYA, A.; COCK, J. H.; HERNANDEZ, A.; IRVINE, J. Biología. In: CASSELETT, C.; TORRES, J.; ISAACS, C. (Eds.). **El cultivo de la caña em la zona azucarera de Colombia**. Cali: Cenicaña, 1995. p. 31-62.

BARRATT, D. H. P.; BARBER, L.; KRUGER, N. J.; SMITH, A. M.; WANG, T. L.; MARTIN, C. Multiple distinct isoforms of sucrose synthase in pea. **Plant Physiology**, v. 127, p. 655-664, 2001. DOI: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.010297>.

BASSI, D.; MENOSSI, M.; MATTIELLO, L. Nitrogen supply influences photosynthesis establishment along the sugarcane leaf. **Scientific Reports**, v. 8, n. 2327, 2018. DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/s41598-018-20653-1>.

BATTA, S. K.; SITAL, B. J. S.; MANN, A. P. S. Internodal soluble invertase isoenzymes in relation to sucrose storage and maturity behavior in sugarcane cultivars. **Sugar Tech**, v. 9, p. 43-50, 2007. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/BF02956912>.

BERRY, J.; BJÖRKMAN, O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher-plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 31, p. 491-543, 1980. DOI: <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.pp.31.060180.002423>.

BOARETTO, L. F.; CARVALHO, G.; BORGIO, L.; CRESTE, S.; LANDELL, M. G. A.; MAZZAFERA, P.; AZEVEDO, R. A. Water stress reveals differential antioxidant responses of tolerant and non-tolerant sugarcane genotypes. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 74, p. 165-175, 2014. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.11.016>.

BONNETT, G. D.; HEWITT, M. L.; GLASSOP, D. Effects of high temperature on the growth and composition of sugarcane internodes. **Australian Journal of Agricultural Research**, v. 57, n. 10, p. 1087-1095, 2006. DOI: <http://dx.doi.org/10.1071/AR06042>.

BOTHA, F. C.; BLACK, K. G. Sucrose phosphate synthase and sucrose synthase activity during maturation of internodal tissue in sugarcane. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 27, p. 81-85, 2000. DOI: <http://dx.doi.org/10.1071/PP99098>.

BULL, T. A.; GLASZIOU, K. T. The evolutionary significance of sugar accumulation in *Saccharum*. **Australian Journal of Biological Sciences**, v. 16, p. 737-742, 1963. DOI: <http://dx.doi.org/10.1071/BI9630737>.

CACEFO, V.; RIBAS, A. F.; ZILLIANI, R. R.; NERIS, D. M.; DOMINGUES, D. S.; MORO, A. L.; VIEIRA, L. G. E. Decarboxylation mechanism of C₄ photosynthesis in *Saccharum* spp.: increased PEPC activity under water-limiting conditions. **BMC Plant Biology**, v. 19, p. 1-14, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1745-7>.

CALSA JR., T.; FIGUEIRA, A. Serial analysis of gene expression in sugarcane (*Saccharum* spp.) leaves revealed alternative C₄ metabolism and putative antisense transcripts. **Plant Molecular Biology**, v. 63, p. 745-762, 2007. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s11103-006-9121-z>.

CARDOZO, N. P.; SENTELHAS, P. C. Climatic effects on sugarcane ripening under the influence of cultivars and crop age. **Scientia Agricola**, v. 70, p. 449-456, 2013. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0103-90162013000600011>.

CARDOZO, N. P.; SENTELHAS, P. C.; PANOSSO, A. R.; PALHARES, A. L.; IDE, B. Y. Modeling sugarcane ripening as a function of accumulated rainfall in Southern Brazil. **International Journal of Biometeorology**, v. 59, p. 1913-1925, 2015. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00484-015-0998-6>.

CARMO-SILVA, A. E.; POWERS, S. J.; KEYS, A. J.; ARRABAÇA, M. C.; PARRY, M. A. J. Photorespiration in C₄ grasses remains slow under drought conditions. **Plant, Cell and Environment**, v. 31, p. 925-940, 2008. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01805.x>.

CERQUEIRA, G.; SANTOS, M. C.; MARCHIORI, P. E. R.; SILVEIRA, N. M.; MACHADO, E. C.; RIBEIRO, R. V. Leaf nitrogen supply improves sugarcane photosynthesis under low temperature. **Photosynthetica**, v. 57, p. 18-26, 2019. DOI: <http://dx.doi.org/10.32615/ps.2019.033>.

CHANDRA, A.; JAIN, R.; SOLOMON, S. Complexities of invertases controlling sucrose accumulation and retention in sugarcane. **Current Science**, v. 102, p. 857-866, 2012.

CHEN, Z.; QIN, C.; WANG, M.; LIAO, F.; LIAO, Q.; LIU, X.; LI, Y.; LAKSHMANAN, P.; LONG, M.; HUANG, D. Ethylene-mediated improvement in sucrose accumulation in ripening sugarcane involves increase sink strength. **BMC Plant Biology**, v. 19, n. 285, p. 1-17, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1882-z>.

CIA, M. C.; GUIMARÃES, A. C. R.; MEDICI, L. O.; CHABREGAS, S. M.; AZEVEDO, R. A. Antioxidant responses to water deficit by drought-tolerant and -sensitive sugarcane varieties. **Annals of Applied Biology**, v. 161, p. 313-324, 2012. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7348.2012.00575.x>.

COLBERT, J. T.; EVERT, R. F. Leaf vasculature in sugarcane (*Saccharum officinarum* L.). **Planta**, v. 156, p. 136-151, 1982. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/BF00395428>.

CRAFTS-BRANDNER, S. J.; SALVUCCI, M. E. Sensitivity of photosynthesis in a C₄ plant, maize, to heat stress. **Plant Physiology**, v. 129, p. 1773-1780, 2002. DOI: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.002170>.

CUNHA, C. P.; ROBERTO G. G.; VICENTINI, R.; LEMBKE, C. G.; SOUZA, G. M.; RIBEIRO, R. V.; MACHADO, E. C.; LAGÔA, A. M. M. A.; MENOSSI, M. Ethylene-induced transcriptional and hormonal responses at the onset of sugarcane ripening. **Scientific Reports**, v. 7, p. 1-18, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1038/srep43364>.

DENGLER, N. G.; NELSON, T. Leaf structure and development in C₄ plants. In: SAGE, R.; MONSON, R. K. (Eds.). **C₄ plant biology**. San Diego: Academic Press, 1999. p. 133-172.

DENNIS, D. T.; BLAKELEY, S. D. Carbohydrate metabolism. In: BUCHANAN, B. B.; GRUISSEM, W.; JONES, R. L. (Eds.). **Biochemistry and molecular biology of plants**. Rockville: American Society of Plant Biologists, 2000. p. 630-675.

DU, Y. C.; KAWAMITSU, Y.; NOSE, A.; HIYANE, S.; MURAYAMA, S.; WASANO, K.; UCHIDA, Y. Effects of water stress on carbon exchange rate and activities of photosynthetic enzymes in leaves of sugarcane (*Saccharum* sp.). **Functional Plant Biology**, v. 23, p. 719-726, 1996. DOI: <http://doi.org/10.1071/PP9960719>.

DU, Y. C.; NOSE, A.; WASANO, K.; UCHIDA, Y. Responses to water stress of enzyme activities and metabolite levels in relation to sucrose and starch synthesis, the Calvin cycle and the C₄ pathways in sugarcane (*Saccharum* sp.) leaves. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 25, p. 253-260, 1998. DOI: <http://dx.doi.org/10.1071/PP97015>.

DU, Y. C.; NOSE, A.; KONDO, A.; WASANO, K. Diurnal changes in photosynthesis in sugarcane leaves. II. Enzyme activities and metabolite levels relating to sucrose and starch metabolism. **Plant Production Science**, v. 3, p. 9-16, 2000. DOI: <http://dx.doi.org/10.1626/pp3.9>.

DU, Y. C.; NOSE, A. Effects of chilling temperature on the activity of enzymes of sucrose synthesis and the accumulation of saccharides in leaves of three

sugarcane cultivars differing in cold sensitivity. **Photosynthetica**, v. 40, p. 389-395, 2002. DOI: <http://doi.org/10.1023/A:1022627125355>.

EBRAHIM, M. K. H.; VOGG, G.; OSMAN, M. N. E. H.; KOMOR, E. Photosynthetic performance and adaptation of sugarcane at suboptimal temperatures. **Journal of Plant Physiology**, v. 153, p. 587-592, 1998a. DOI: [http://doi.org/10.1016/S0176-1617\(98\)80208-3](http://doi.org/10.1016/S0176-1617(98)80208-3).

EBRAHIM, M. K.; ZINGSHEIM, O.; EL-SHOUBAGY, M. N.; MOORE, P. H.; KOMOR, E. Growth and sugar storage in sugarcane grown at temperatures below and above optimum. **Journal of Plant Physiology**, v. 153, p. 593-602, 1998b. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(98\)80209-5](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(98)80209-5).

ENDRES, L.; SANTOS, C. M.; SILVA, J. V.; BARBOSA, G. V. S.; SILVA, A. L. J.; FROEHLICH, A.; TEIXEIRA, M. M. Inter-relationship between photosynthetic efficiency, $\Delta^{13}\text{C}$, antioxidant activity and sugarcane yield under drought stress in field conditions. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 205, p. 433-446, 2019. DOI: <https://dx.doi.org/10.1111/jac.12336>.

FERNANDES, A. C.; BENDA, G. T. A. Distribution patterns of brix and fiber in the primary stalk of sugar cane. **Sugar Cane**, v. 5, p. 8-13, 1985.

FOYER, C. H.; NOCTOR, G. Oxidant and antioxidant signaling in plants: a re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context. **Plant, Cell and Environment**, v. 28, p. 1056-1071, 2005. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01327.x>.

FURBANK, R. T.; STITT, M.; FOYER, C. H. Intercellular compartmentation of sucrose synthesis in leaves of *Zea mays* L. **Planta**, v. 164, p. 172-178, 1985. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/BF00396079>.

FURBANK, R. T. Evolution of the C_4 photosynthetic mechanism: are there really three C_4 acid decarboxylation types? **Journal of Experimental Botany**, v. 62, p. 3103-3108, 2011. DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/err080>.

GAYLER, K. R.; GLASZIOU, K. T. Sugar accumulation in sugarcane. **Plant Physiology**, v. 49, p. 563-568, 1972. DOI: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.49.4.563>.

GHANNOUM, O.; EVANS, J. R.; von CAEMMERER, S. Nitrogen and water use efficiency in C₄ plants. In: RAGHAVENDRA, A. S.; SAGE, R. F. (Eds.). **Concentrating Mechanisms**. Dordrecht: Springer, 2011. p. 129-146.

GLASZIOU, K. T.; BULL, T. A.; HATCH, M. D.; WHITEMAN, P. C. Physiology of sugar-cane VII. Effects of temperature, photoperiod duration, and diurnal and seasonal temperature changes on growth and ripening. **Australian Journal of Biological Sciences**, v. 18, p. 53-66, 1965. DOI: <https://dx.doi.org/10.1071/BI9650053>.

GOLDEMBERG, J.; COELHO, S. T.; GUARDABASSI, P. The sustainability of ethanol production from sugarcane. **Energy Policy**, v. 36, p. 2086-2097, 2008. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.enpol.2008.02.028>.

GOLDNER, W.; THOM, M. E.; MARETZKI, A. Sucrose metabolism in sugarcane cell suspension cultures. **Plant Science**, v. 73, p. 143-147, 1991. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/0168-452\(91\)90021-Y](http://dx.doi.org/10.1016/0168-452(91)90021-Y).

GROF, C. P. L.; KNIGHT, D. P.; MCNEIL, S. D.; LUNN, J. E.; CAMPBELL, J. A. A modified assay method shows leaf sucrose-phosphate synthase activity is correlated with leaf sucrose content across a range of sugarcane varieties. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 25, p. 499-502, 1998. DOI: <http://dx.doi.org/10.1071/PP97169>.

GROF, C. P. L.; CAMPBELL, J. A. Sugarcane sucrose metabolism: scope for molecular manipulation. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 28, p. 1-12, 2001. DOI: <http://dx.doi.org/10.1071/PP00039>.

GROF, C. P. L.; SO, C. T. E.; PERROUX, J. M.; BONNETT, G. D.; FORRESTER, R. I. The five families of sucrose phosphate synthase genes

in *Saccharum* spp. are differentially expressed in leaves and stems. **Functional Plant Biology**, v. 33, p. 605-610, 2006. DOI: <http://dx.doi.org/10.1071/FP05283>.

GROF, C. P. L.; ALBERTSON, P. L.; BURSLE, J.; PERROUX, J. M.; BONNETT, G. D.; MANNERS, J. M. Sucrose-phosphate synthase, a biochemical marker of high sucrose accumulation in sugarcane. **Crop Science**, v. 47, p. 1530-1539, 2007. DOI: <http://dx.doi.org/10.2135/cropsci2006.12.0825>.

GROF, C. P. L.; BYRT, C. S.; PATRICK, J. W. Phloem transport of resources. In: MOORE, P. H.; BOTHA, F. C. (Eds.). **Sugarcane: physiology, biochemistry, and functional biology**. Iowa: Wiley-Blackwell, 2014. p. 267-305.

GUTIÉRREZ-MICELI, F. A.; RODRÍGUEZ-MENDIOLA, M. A.; OCHOA-ALEJO, N.; MÉNDEZ-SALA, R.; DENDOOVEN, L.; ARIAS-CASTRO, C. Relationship between sucrose accumulation and activities of sucrose-phosphatase, sucrose synthase, neutral invertase and soluble acid invertase in micropropagated sugarcane plants. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 24, p. 441-446, 2002. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s11738-002-0041-5>.

GUTIÉRREZ-MICELI, F. A.; RODRÍGUEZ-MENDIOLA, M. A.; OCHOA-ALEJO, N.; MÉNDEZ-SALAS, R.; ARIAS-CASTRO, C.; DENDOOVEN, L. Sucrose accumulation and enzyme activities in callus culture of sugarcane. **Biologia Plantarum**, v. 49, p. 475-479, 2005. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s10535-005-0034-5>.

HARTT, C. E.; BURR, G. O. Carbohydrate formation by sugarcane fed radioactive carbon dioxide. **American Journal of Botany**, v. 37, p. 678, 1950.

HARTT, C. E. Translocation as a factor in photosynthesis. **Naturwissenschaften**, v. 50, p. 666-667, 1963.

HARTT C. E.; KORTSCHAK, H. P.; FORBES, A. J. E.; BURR, G. O. Translocation of ^{14}C in sugarcane. **Plant Physiology**, v. 38, p. 305-318, 1963. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.38.3.305>.

HARTT, C. E.; BURR, G. O. Factors affecting photosynthesis in sugarcane. In: International Society Sugarcane Technologists, 12. **Proceedings...** Amsterdam: ISSCT. 1965. p. 590-609.

HATCH, M. D.; GLASZIOU, K. T. Sugar accumulation cycle in sugar cane. II. Relationship of invertase activity to sugar content e growth rate in storage tissue of plants grown in controlled environments. **Plant Physiology**, v. 38, p. 344-348, 1963. DOI: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.38.3.344>.

HATCH, M. D.; KAGAWA, T. E.; CRAIG, S. Subdivision of C_4 -pathway species based on differing C_4 acid descarboxylating systems and ultrastructural features. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 2, p. 111-128, 1975. DOI: <http://dx.doi.org/10.1071/PP9750111>.

HATCH, M. D. C_4 photosynthesis: a unique blend of modified biochemistry, anatomy and ultrastructure. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 895, p. 81-106, 1987. DOI: <http://hdl.handle.net/102.100.100/265084?index=1>.

HELLMANN, H.; BARKER, L.; FUNCK, D.; FROMMER, W. B. The regulation of assimilate allocation and transport. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 27, p. 583-594, 2000. DOI: <https://doi.org/10.1071/PP99189>.

HENDRIX, D. L.; GRANGE, R. I. Carbon partitioning and export from mature cotton leaves. **Plant Physiology**, v. 95, p. 228-233, 1991. DOI: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.95.1.228>.

HUBER, S. C.; AKAZAWA, T. A novel sucrose synthase pathway for sucrose degradation in cultured Sycamore cells. **Plant Physiology**, v. 81, p. 1008-1013, 1986. DOI: <https://dx.doi.org/10.1104/pp.81.4.1008>.

HUBER, S. C.; HUBER, J. L. Role and regulation of sucrose-phosphate synthase in higher plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 47, p. 431-444, 1996. DOI: <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.arplant.47.1.431>.

INMAN-BAMBER, N. G.; DE JAGER, J. M. The reaction of two varieties of sugarcane to water stress. **Field Crops Research**, v. 14, p. 15-28, 1986. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/0378-4290\(86\)90043-2](http://dx.doi.org/10.1016/0378-4290(86)90043-2).

INMAN-BAMBER, N. G.; MUCHOW, R. C.; ROBERTSON, M. J. Dry matter partitioning of sugarcane in Australia and South Africa. **Field Crops Research**, v. 76, p. 71-84, 2002. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/S0378-4290\(02\)00044-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0378-4290(02)00044-8).

INMAN-BAMBER, N. G. Sugarcane water stress criteria for irrigation and drying off. **Field Crops Research**, v. 89, p. 107-122, 2004. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2004.01.018>.

INMAN-BAMBER, N. G.; SMITH, D. M. Water relations in sugarcane and response to water deficits. **Field Crops Research**, v. 92, p. 185-202, 2005. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2005.01.023>.

INMAN-BAMBER, N. G.; BONNETT, G. D.; SPILLMAN, M. F.; HEWITT, M. L.; JACKSON, J. Increasing sucrose accumulation in sugarcane by manipulating leaf extension and photosynthesis with irrigation. **Australian Journal of Agricultural Research**, v. 59, p. 13-26, 2008. DOI: <http://dx.doi.org/10.1071/AR07167>.

IRVINE, J. E. Relations of photosynthetic rates and leaf and canopy characters to sugarcane yield. **Crop Science**, v. 15, p. 671-676, 1975. DOI: <http://dx.doi.org/10.2135/cropsci1975.0011183X001500050017x>.

JACKSON, P. A. Breeding for improved sugar content in sugarcane. **Field Crops Research**, v. 92, p. 277-290, 2005. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2005.01.024>.

JACOBSEN, K. R.; FISHER, D. G.; MARETZKI, A.; MOORE, P. H. Developmental changes in the anatomy of the sugarcane stem in relation to phloem unloading and sucrose storage. **Botanica Acta**, v. 105, p. 70-80, 1992. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1992.tb00269.x>.

JAVOT, H.; MAUREL, C. The role of aquaporins in root water uptake. **Annals of Botany**, v. 90, p. 301-313, 2002. DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcf199>.

KALWADE, S. B.; DEVARUMATH, R. M. Functional analysis of the potential enzyme involved in sugarcane modulation in high and low sugarcane cultivars. **Applied Biochemistry and Biotechnology**, v. 172, p. 1982-1998, 2014. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s12010-013-0622-3>.

KANAI, R.; EDWARDS, G. E. The biochemistry of C₄ photosynthesis. In: SAGE, R.; MONSON, R. K. (Eds.). **C₄ plant biology**. San Diego: Academic Press, 1999. p. 49-87.

KILB, B.; WIETOSKA, H. E.; GODDE, D. Changes in the expression of photosynthetic genes precede loss of photosynthetic activities and chlorophyll when glucose is supplied to mature spinach leaves. **Plant Science**, v. 115, p. 225-235, 1996. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/0168-9452\(96\)04362-2](http://dx.doi.org/10.1016/0168-9452(96)04362-2).

KINGSTON-SMITH, A. H.; WALKER, R. P.; POLLOCK, C. J. Invertase in leaves: conundrum or control point? **Journal of Experimental Botany**, v. 50, p. 735-743, 1999. DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/50.335.735>.

KOCH, K. E. Carbohydrate-modulated gene expression in plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 47, p. 509-540, 1996. DOI: <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.arplant.47.1.509>.

KOCH, K. Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 7, p. 235-246, 2004. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.pbi.2004.03.014>.

KÖHLER, J.; KOMOR, E.; THOM, M.; MARETZKI, A. Activity of sucrose-phosphate synthase in sugarcane leaves. **Phytochemistry**, v. 27, p. 1605-1608, 1988. DOI: [http://dx.doi.org/doi:10.1016/0031-9422\(88\)80411-4](http://dx.doi.org/doi:10.1016/0031-9422(88)80411-4).

KÜHN, C.; GROF, C. P. L. Sucrose transporters of higher plants. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 13, p. 287-297, 2010. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.pbi.2010.02.001>.

LALONDE, S.; BOLES, E.; HELLMANN, H.; BARKER, L., PATRICK, J. W.; FROMMER, W. B.; WARD, J. M. The dual function of sugar carriers: transport and sugar sensing. **The Plant Cell**, v. 11, p. 707-726, 1999. DOI: <http://dx.doi.org/10.1105/tpc.11.4.707>.

LALONDE, S.; TEGEDER, M.; THRONE-HOLST, M.; FROMMER, W. B.; PATRICK, J. W. Phloem loading and unloading of sugars and amino acids. **Plant, Cell and Environment**, v. 26, p. 37-56, 2003. DOI: <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.00847.x>.

LEGENDRE, B. L. Testing chemicals ripeners for sugarcane in Louisiana. **Proceedings of the American Society of Sugar Cane Technologists**, v. 3, p. 28-33, 1974.

LEMOINE, R.; LA CAMERA, S.; ATANASSOVA, R.; DÉDALDÉCHAMP, F.; ALLARIO, T.; POURTAU, N.; BONNEMAIN, J-L.; LALOI, M.; COUTOS-THÉVENOT, P.; MAUROUSSET, L.; FAUCHER, M.;

GIROUSSE, C.; LEMONNIER, P.; PARRILLA, J.; DURAND, M. Source-to-sink transport of sugar and regulation by environmental factors. **Frontiers in Plant Science**, v. 4, p. 1-21, 2013. DOI: <http://dx.doi.org/10.3389/fpls.2013.00272>.

LINGLE, S. E. Sugar metabolism during growth and development in sugarcane internodes. **Crop Science**, v. 39, p. 480-486, 1999. DOI: <http://dx.doi.org/10.2135/cropsci1999.0011183X0039000200030x>.

LINGLE, S. E. Effect of transient temperature change on sucrose metabolism in sugarcane internodes. **Journal of the American Society of Sugar Cane Technologists**, v. 24, p. 132-141, 2004.

LINGLE, S. E.; TEW, T. L. A comparison of growth and sucrose metabolism in sugarcane germplasm from Louisiana and Hawaii. **Crop Science**, v. 48, p. 1155-1163, 2008. DOI: <http://dx.doi.org/10.2135/cropsci2007.08.0439>.

LINGLE, S. E.; VIATOR, R. P.; JOHNSON, R. M.; TEW, T. L.; BOYKIN, D. L. Recurrent selection for sucrose content has altered growth and sugar accumulation in sugarcane. **Field Crops Research**, v. 113, p. 306-311, 2009. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2009.06.015>.

LOBO, A. K. M.; MARTINS, M. O.; LIMA NETO, M. C.; MACHADO, E. C.; RIBEIRO, R. V.; SILVEIRA, J. A. G. Exogenous sucrose supply changes sugar metabolism and reduces photosynthesis of sugarcane through the down-regulation of Rubisco abundance and activity. **Journal of Plant Physiology**, v.179, p. 113-121, 2015. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jplph.2015.03.007>.

LUNN, J. E.; FURBANK, R. T. Localization of sucrose phosphate synthase and starch in leaves of C₄ plants. **Planta**, v. 202, p. 106-111, 1997. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s004250050108>.

LUNN, J. E.; FURBANK, R. T. Sucrose biosynthesis in C₄ plants. **New Phytologist**, v. 143, p. 221-237, 1999. DOI: <http://dx.doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00450.x>.

MACHADO, D. F. S. P. **Fotossíntese e metabolismo de carboidratos em plantas jovens de cana-de-açúcar sob baixa temperatura e deficiência hídrica**. 2013. 94 f. Tese (Doutorado em Agricultura Tropical e Subtropical). Instituto Agronômico, Campinas, 2013.

MACHADO, D. F. S. P.; LAGÔA, A. M. M. A.; RIBEIRO, R. V.; MARCHIORI, P. E. R.; MACHADO, R. S.; MACHADO, E. C. Baixa temperatura noturna e deficiência hídrica na fotossíntese de cana-de-açúcar. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 48, p. 487-495, 2013. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-204X2013000500004>.

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. 1323-1329, 1982.

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. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-204X2009001200003>.

MAGALHÃES FILHO, J. R. **Eficiências associadas à produtividade de cana-de-açúcar e à arquitetura do dossel**. 2014. 59 f. Tese (Doutorado em Agricultura Tropical e Subtropical). Instituto Agronômico, Campinas, 2014.

MARCHIORI, P. E. R.; RIBEIRO, R. V.; SILVA, L.; MACHADO, R. S.; MACHADO, E. C.; SCARPARI, M. S. Plant growth, canopy photosynthesis and light availability in three sugarcane varieties. **Sugar Tech**, v. 12, p. 160-166, 2010. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s12355-010-0031-7>.

MARCHIORI, P. E. R.; MACHADO, E. C.; RIBEIRO, R. V. Photosynthetic limitations imposed by self-shading in field-grown sugarcane varieties. **Field Crops Research**, v. 155, p. 30-37, 2014. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2013.09.025>.

MARCHIORI, P. E. R. **Fisiologia de cana-de-açúcar sob déficit hídrico: plasticidade fenotípica, transporte de água, metabolismo antioxidante e fotossíntese**. 2014. 84 f. Tese (Doutorado em Agricultura Tropical e Subtropical). Instituto Agronômico, Campinas, 2014.

MARCHIORI, P. E. R.; MACHADO, E. C.; SALES, C. R. G.; ESPINOZA-NÚÑEZ, E.; MAGALHÃES FILHO, J. R.; SOUZA, G. M.; PIRES, R. C. M.; RIBEIRO, R. V. Physiological plasticity is important for maintaining sugarcane growth under water deficit. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 1-12, 2017. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02148>.

MARCOS, F. C. C.; SILVEIRA, N. M.; MARCHIORI, P. E. R.; MACHADO, E. C.; SOUZA, G. M.; LANDELL, M. G. A.; RIBEIRO, R. V. Drought tolerance of sugarcane propagules is improved when origin material faces water deficit. **PLoS ONE**, v. 13, e0206716, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0206716>.

MARIN, F. R.; RIBEIRO, R. V.; MARCHIORI, P. E. R. How can crop modeling and plant physiology help to understand the plant responses to climate change? A case study with sugarcane. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 26, p. 49-63, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1007/s40626-014-0006-2>.

McCORMICK, A. J.; CRAMER, M. D.; WATT, D. A. Sink strength regulates photosynthesis in sugarcane. **New Phytologist**, v. 171, p. 759-770, 2006. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01785.x>.

McCORMICK, A. J.; CRAMER, M. D.; WATT, D. A. Differential expression of genes in the leaves of sugarcane in response to sugar accumulation. **Tropical**

Plant Biology, v. 1, p. 142-158, 2008a. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s12042-008-9013-2>.

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. DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcm258>.

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, 2008c. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jplph.2008.01.008>.

McCORMICK, A. J.; WATT, D. A.; CRAMER, M. D. Supply and demand: sink regulation of sugar accumulation in sugarcane. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, p. 357-364, 2009. DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/ern310>.

MEINZER, F. C.; ZHU, J. Nitrogen stress reduces the efficiency of the C₄ CO₂ concentration system, and therefore quantum yield, in *Saccharum* (sugarcane) species. **Journal of Experimental Botany**, v. 49, p. 1227-1234, 1998. DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/49.324.1227>.

MOORE, P. H. Temporal and spatial regulation of sucrose accumulation in the sugarcane stem. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 22, p. 661-679, 1995. DOI: <http://dx.doi.org/10.1071/PP9950661>.

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.

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. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2005.01.031>.

MORGAN, T.; JACKSON, P.; MCDONALD, L.; HOLTUM, J. Chemical ripeners increase early season sugar content in a range of sugarcane varieties. **Australian Journal of Agricultural Research**, v. 58, p. 233-241, 2007. DOI: <http://dx.doi.org/10.1071/AR06018>.

MUCHOW, R. C.; ROBERTSON, M. J.; WOOD, A. W. Growth of sugarcane under high input conditions in tropical. II. Sucrose accumulation and commercial yield. **Field Crops Research**, v. 48, p. 27-36, 1996. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/0378-4290\(96\)00042-1](http://dx.doi.org/10.1016/0378-4290(96)00042-1).

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 and Hall. 1993. p. 79-90.

O'NEILL, B. P.; PURNELL, M. P.; ANDERSON, D. J.; NIELSEN, L. K.; BRUMBLEY, S. M. Sucrose mobilisation in sugarcane stalk induced by heterotrophic axillary bud growth. **Tropical Plant Biology**, v. 5, p. 173-182, 2012. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s12042-012-9097-6>.

O'NEILL, B. P.; PURNELL, M. P.; KURNIAWAN, N. D.; COWIN, G. J.; GALLOWAY, G. J.; NIELSEN, L. K.; BRUMBLEY, S. M. Non-invasive monitoring of sucrose mobilization from culm storage parenchyma by magnetic resonance spectroscopy. **Bioscience, Biotechnology and Biochemistry**, v. 77, p. 487-496, 2013. DOI: <http://dx.doi.org/10.1271/bbb.120682>.

PAN, Y. Q.; LUO, H. L.; LI, Y. R. Soluble acid invertase and sucrose phosphate synthase: key enzymes in regulating sucrose accumulation in sugarcane stalk. **Sugar Tech**, v. 11, p. 28-33, 2009. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s12355-009-0005-9>.

PATRICK, J. W.; BOTHA, F. C.; BIRCH, R. G. Metabolic engineering of sugars and simple sugar derivatives in plants. **Plant Biotechnology Journal**, v. 11, p. 142-156, 2013. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/pbi.12002>.

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. DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/erg052>.

PISSOLATO, M. D. **Amenizando os feitos do déficit hídrico em cana-de-açúcar com a nutrição nitrogenada**. 2019. 114 f. Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Campinas, 2019.

PISSOLATO, M. D.; SILVEIRA, N. M.; PRATAVIERA, P. J. C.; MACHADO, E. C.; SEABRA, A. B.; PELEGRINO, M. T.; SODEK, L.; RIBEIRO, R. V. Enhanced nitric oxide synthesis through nitrate supply improves drought tolerance of sugarcane plants. **Frontiers in Plant Science**. v. 11, p. 1-14, 2020. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00970>.

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. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2005.01.027>.

RAE, A. L.; BONNETT, G. D.; KARNO, K. Understanding stem development and sucrose accumulation to increase CCS. **Proceedings of the Australian Society of Sugar Cane Technologists**, v. 28, p. 1-9, 2006.

REA, P. A.; POOLE, R. J. Vacuolar H⁺-translocating pyrophosphatase. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 44, p. 157-180, 1993. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.44.060193.001105>.

RIBEIRO, R. V.; MACHADO, R. S.; MACHADO, E. C.; MACHADO, D. F. S. P.; MAGALHÃES FILHO J. R.; LANDELL, M. G. A. Revealing drought-

resistance and productive patterns in sugarcane genotypes by evaluating both physiological responses and stalk yield. **Experimental Agriculture**, v. 49, p. 212-224, 2013. DOI: <http://dx.doi.org/10.1017/S0014479712001263>.

RIBEIRO, R. V.; MACHADO, E. C.; MAGALHÃES FILHO, J. R.; LOBO, A. K. M.; MARTINS, M. O.; SILVEIRA, J. A. G.; YIN, X.; STRUIK, P. C. Increased sink strength offsets the inhibitory effect of sucrose on sugarcane photosynthesis. **Journal of Plant Physiology**, v. 208, p. 61-69, 2017. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jplph.2016.11.005>.

ROBERTO, G. G. **Fisiologia da maturação de cana-de-açúcar (*Saccharum* spp.): sinalização e controle do metabolismo de produção e armazenamento de sacarose**. 2015. 63 f. Tese (Doutorado em Agricultura Tropical e Subtropical). Instituto Agronômico, Campinas, 2015.

ROBERTO, G. G.; CUNHA, C.; SALES, C. R. G.; SILVEIRA, N. M.; RIBEIRO, R. V.; MACHADO, E. C.; LAGÔA, A. M. M. A. Variação da fotossíntese e dos teores de carboidratos induzidos por etefom e déficit hídrico na fase de maturação da cana-de-açúcar. **Bragantia**, v. 74, p. 379-386, 2015. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/1678-4499.0062>.

ROBERTSON, M. J.; WOOD, A. W.; MUCHOW, R. C. Growth of sugarcane under high input conditions in tropical Australia. I. Radiation use, biomass accumulation and partitioning. **Field Crops Research**, v. 48, p. 11-25, 1996. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/0378-4290\(96\)00041-X](http://dx.doi.org/10.1016/0378-4290(96)00041-X).

ROBERTSON, M. J.; INMAN-BAMBER, N. G.; MUCHOW, R. C.; WOOD, A. W. Physiology and productivity of sugarcane with early and mid-season water deficit. **Field Crops Research**, v. 64, p. 211-227, 1999. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/S0378-4290\(99\)00042-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0378-4290(99)00042-8).

ROBINSON-BEERS, K.; EVERT, R. F. Ultrastructure of and plasmodesmatal frequency in mature leaves of sugarcane. **Planta**, v. 184, p. 291-306, 1991. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/BF00195330>.

ROITSCH, T.; BITTNER, M.; GODT, D. E. Induction of apoplastic invertase of *Chenopodium rubrum* by D-glucose and a glucose analog and tissue-specific expression suggest a role in sink-source regulation. **Plant Physiology**, v. 108, p. 285-294, 1995. DOI: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.108.1.285>.

ROLIM, G. S.; CAMARGO, M. B. P.; LANIA, D. G.; MORAES, J. F. L. Classificação climática de Köppen e de Thornthwaite e sua aplicabilidade na determinação de zonas agroclimáticas para o estado de São Paulo. **Bragantia**, v. 66, p. 711-720, 2007. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0006-87052007000400022>.

ROLLAND, F.; SHEEN, J. Sugar sensing and signaling networks in plants. **Biochemical Society Transactions**, v. 33, p. 269-271, 2005. DOI: <http://dx.doi.org/10.1042/BST0330269>.

ROSSOUW, D.; BOSCH, S.; KOSSMANN, J.; BOTHA, F. C.; GROENEWALD, J. H. Downregulation of neutral invertase activity in sugarcane cell suspension cultures leads to a reduction in respiration and growth and an increase in sucrose accumulation. **Functional Plant Biology**, v. 34, p. 490-498, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1071/FP06214>.

SACHER, J. A.; HATCH, M. D.; GLASZIOU, K. T. Sugar accumulation cycle in sugar cane. III. Physical e metabolic aspects of cycle in immature storage tissues. **Plant Physiology**, v. 38, p. 348-354, 1963. DOI: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.38.3.348>.

SAGE, R. F. The evolution of C₄ photosynthesis. **New Phytologist**, v. 161, p. 341-370, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.00974.x>.

SAGE, R. F.; KUBIEN, D. S. The temperature response of C₃ and C₄ photosynthesis. **Plant, Cell and Environment**, v. 30, p. 1086-1106, 2007. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01682.x>.

SAGE, R. F.; PEIXOTO, M. M.; SAGE, T. L. Photosynthesis in sugarcane. In: MOORE, P. H.; BOTHA, F. C. (Eds.). **Sugarcane: physiology, biochemistry, and functional biology**. Iowa: Wiley-Blackwell. 2014. p. 121-149.

SALERNO, G. L.; CURATTI, L. Origin of sucrose metabolism in higher plants: when, how and why? *Trends in Plant Science*, v. 8, p. 63-69, 2003. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/S1360-1385\(02\)00029-8](http://dx.doi.org/10.1016/S1360-1385(02)00029-8).

SALES, C. R. G.; RIBEIRO, R. V.; MACHADO, D. F. S. P.; MACHADO, R. S.; DOVIS, V. L.; LAGÔA, A. M. M. A. Trocas gasosas e balanço de carboidratos em plantas de cana-de-açúcar sob condições de estresses radiculares. **Bragantia**, v. 71, p. 319-327, 2012. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0006-87052012000300001>.

SALES, C. R. G.; RIBEIRO, R. V.; SILVEIRA, J. A. G.; MACHADO, E. C.; MARTINS, M. O.; LAGÔA, A. M. M. A. Superoxide dismutase and ascorbate peroxidase improve the recovery of photosynthesis in sugarcane plants subjected to water deficit and low substrate temperature. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 73, p. 326-336, 2013. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.10.012>.

SALES, C. R. G. **Aclimação fotossintética de variedades de cana-de-açúcar ao sombreamento**. 2015. 74 f. Tese (Doutorado em Agricultura Tropical e Subtropical). Instituto Agronômico, Campinas, 2015.

SALES, C. R. G.; MARCHIORI, P. E. R.; MACHADO, R. S.; FONTENELE, A. V.; MACHADO, E. C.; SILVEIRA, J. A. G.; RIBEIRO, R. V. Photosynthetic and antioxidant responses to drought during the sugarcane ripening. **Photosynthetica**, v. 53, p. 547-554, 2015. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s11099-015-0146-x>.

SALES, C. R. G.; RIBEIRO, R. V.; HAYASHI, A. H.; MARCHIORI, P. E. R.; SILVA, K. I.; MARTINS, M. O.; SILVEIRA, J. A. G.; SILVEIRA, N.

M.; MACHADO, E. C. Flexibility of C₄ decarboxylation and photosynthetic plasticity in sugarcane plants under shading. **Environmental and Experimental Botany**, v. 149, p. 34-42, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.10.027>.

SALIENDRA, N. Z.; MEINZER, F. C.; PERRY, M.; THOM, M. Associations between partitioning of carboxylase activity and bundle sheath leakiness to CO₂, carbon isotope discrimination, photosynthesis, and growth in sugarcane. **Journal of Experimental Botany**, v. 47, p. 907-914, 1996. DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/47.7.907>.

SCARPARI, M. S.; BEAUCLAIR, E. G. F. Sugarcane maturity estimation through edaphic-climatic parameters. **Scientia Agricola**, v. 61, p. 486-491, 2004. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0103-90162004000500004>.

SCHÄFER, W. E.; ROHWER, J. M.; BOTHA, F. C. A kinetic study of sugarcane sucrose synthase. **European Journal of Biochemistry**, v. 271, p. 3971-3977, 2004. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1432-1033.2004.04288.x>.

SHRIVASTAVA, A. K.; SOLOMON, S.; RAI, R. K.; PUSHPA S.; CHANDRA, A.; RADHA J.; SHUKLA, S.P. Physiological interventions for enhancing sugarcane and sugar productivity. **Sugar Tech**, v. 17, p. 215-226, 2014. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s12355-014-0321-6>.

SILVA, K. I.; SALES, C. R. G.; MARCHIORI, P. E. R.; SILVEIRA, N. M.; MACHADO, E. C.; RIBEIRO, R. V. Short-term physiological changes in roots and leaves of sugarcane varieties exposed to H₂O₂ in root medium. **Journal of Plant Physiology**, v. 177, p. 93-99, 2015. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jplph.2015.01.009>.

SILVEIRA, N. M.; FRUNGILLO, L.; MARCOS, F. C. C.; PELEGRINO, M. T.; MIRANDA, M. T.; SEABRA, A. B.; SALGADO, I.; MACHADO, E. C.; RIBEIRO, R. V. Exogenous nitric oxide improves sugarcane growth and

photosynthesis under water deficit. **Planta**, v. 244, p. 181-190, 2016. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00425-016-2501-y>.

SILVEIRA, N. M.; MARCOS, F. C. C.; FRUNGILLO, L.; MOURA, B. B.; SEABRA, A. B.; SALGADO, I.; MACHADO, E. C.; HANCOCK, J. T.; RIBEIRO, R. V. *S*-nitrosoglutathione spraying improves stomatal conductance, Rubisco activity and antioxidant defense in both leaves and roots of sugarcane plants under water deficit. **Physiologia Plantarum**, v. 160, p. 383-395, 2017a. DOI: <https://doi.org/10.1111/ppl.12575>.

SILVEIRA, N. M.; HANCOCK, J. T.; FRUNGILLO, L.; SIASOU, E.; MARCOS, F. C. C.; SALGADO, I.; MACHADO, E. C.; RIBEIRO, R. V. Evidence towards the involvement of nitric oxide in drought tolerance of sugarcane. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 115, p. 354-359, 2017b. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.04.011>.

SILVEIRA, N. M.; SEABRA, A. B.; MARCOS F. C. C.; PELEGRINO, M. T.; MACHADO, E. C.; RIBEIRO, R. V. Encapsulation of *S*-nitrosoglutathione into chitosan nanoparticles improves drought tolerance of sugarcane plants. **Nitric Oxide**, v. 84, p. 38-44, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.niox.2019.01.004>.

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, 2005a. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2005.01.022>.

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, 2005b. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2005.01.028>.

SLEWINSKI, T. L.; MEELEY, R.; BRAUN, D. M. Sucrose transporter1 functions in phloem loading in maize leaves. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, p. 881-892, 2009. DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/ern335>.

SLEWINSKI, T. L.; BRAUM, D. M. Current perspectives on the regulation of whole-plant carbohydrate partitioning. **Plant Science**, v. 178, p. 341-349, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2010.01.010>.

SMITH, A. M.; STITT, M. Coordination of carbon supply and plant growth. **Plant, Cell and Environment**, v. 30, p. 1126-1149, 2007. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01708.x>.

SMITH, A. M. Starch in the Arabidopsis plant. **Starch/Stärke**, v. 64, p. 421-434, 2012. DOI: <http://dx.doi.org/10.1002/star.201100163>.

SMITH, D. M.; INMAN-BAMBER, N. G.; THORBURN, P. J. Growth and function of the sugarcane root system. **Field Crops Research**, v. 92, p. 169-183, 2005. DOI: <http://dx.doi.org/doi:10.1016/j.fcr.2005.01.017>.

SOUZA, A. P.; GASPAR, M.; SILVA, E. A.; ULIAN, E. C.; WACLAWOVSKY, A. J.; NISHIYAMA JR., M. Y.; SANTOS, R. V.; TEIXEIRA, M. M.; SOUZA, G. M.; BUCKERIDGE, M. S. Elevated CO₂ increases photosynthesis, biomass and productivity, and modifies gene expression in sugarcane. **Plant, Cell and Environment**, v. 31, p. 1116-1127, 2008. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01822.x>.

SOUZA, A. P.; GRANDIS, A.; ARENQUE-MUSA, B. C.; BUCKERIDGE, M. S. Diurnal variation in gas exchanges and nonstructural carbohydrates throughout sugarcane development. **Functional Plant Biology**, v. 45, p. 865-876, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1071/FP17268>.

STITT, M.; HUBER, S. C.; KERR, P. Control of photosynthetic sucrose formation. In: HATCH, M. D.; BOARDMAN, N. K. (Eds.). **The biochemistry**

of plants: a comprehensive treatise, v. 10, Photosynthesis. San Diego: Academic Press, 1987. p. 327-408.

STITT, M.; WILKE, I.; FEIL, R.; HELDT, H. W. Coarse control of sucrose-phosphate synthase in leaves: alterations of the kinetic properties in response to the rate of photosynthesis and the accumulation of sucrose. **Planta**, v. 174, p. 217-230, 1988. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/BF00394774>.

STURM, A.; TANG, G. Q. The sucrose-cleaving enzymes of plants are crucial for development, growth and carbon partitioning. **Trends in Plant Science**, v. 4, p. 401-407, 1999. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/S1360-1385\(99\)01470-3](http://dx.doi.org/10.1016/S1360-1385(99)01470-3).

SU, L. Y.; CRUZ, A. D.; MOORE, P. H.; MARETZKI, A. The relationship of glyphosate treatment to sugar metabolism in sugarcane: new physiological insights. **Journal of Plant Physiology**, v. 140, p. 168-173, 1992. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)80929-6](http://dx.doi.org/10.1016/S0176-1617(11)80929-6).

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. DOI: <http://doi.org/10.1016/j.fcr.2007.02.002>.

TERAUCHI, T.; MATSUOKA, M.; KOBAYASHI, M.; NAKANO, H. Effect of temperature and fertilizer application on sugar accumulation in relation to invertase activity in sugarcane. **Japanese Journal of Tropical Agriculture**, v. 43, p. 18-25, 1999. DOI: <http://doi.org/10.11248/jsta1957.43.18>.

TERAUCHI, T.; MATSUOKA, M.; KOBAYASHI, M.; NAKANO, H. Activity of sucrose phosphate synthase in relation to sucrose concentration in sugarcane internodes. **Japanese Journal of Tropical Agriculture**, v. 44, p. 147-151, 2000. DOI: <http://doi.org/10.11248/jsta1957.44.147>.

UEHARA, N.; SASAKI, H.; AOKI, N.; OHSUGI, R. Effects of the temperature lowered in the daytime and night-time on sugar accumulation in sugarcane. **Plant Production Science**, v. 12, p. 420-427, 2009. DOI: <http://doi.org/10.1626/pp.s.12.420>.

van HEERDEN, P. D. R.; DONALDSON, R. A.; WATT, D. A.; SINGELS, A. Biomass accumulation in sugarcane: unravelling the factors underpinning reduced growth phenomena. **Journal of Experimental Botany**, v. 61, p. 2877-2887, 2010. DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/erq144>.

van HEERDEN, P. D. R.; EGGLESTON, G.; DONALDSON, R. A. Ripening and postharvest deterioration. In: MOORE, P. H.; BOTHA, F. C. (Eds.). **Sugarcane: physiology, biochemistry, and functional biology**. Iowa: Wiley-Blackwell. 2014. p. 55-84.

VERMA, A. K.; UPADHYAY, S. K.; VERMA, P. C.; SOLOMON, S.; SINGH, S. B. Functional analysis of sucrose phosphate synthase (SPS) and sucrose synthase (SS) in sugarcane (*Saccharum*) cultivars. **Plant Biology**, v. 13, p. 325-332, 2010. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1438-8677.2010.00379.x>.

von CAEMMERER, S.; FURBANK, R. T. The C₄ pathway: an efficient CO₂ pump. **Photosynthesis Research**, v. 77, p. 191-207, 2003. DOI: <http://dx.doi.org/10.1023/A:1025830019591>.

VORSTER, D. J.; BOTHA, F. C. Partial purification and characterization of sugarcane neutral invertase. **Phytochemistry**, v. 49, p. 651-655, 1998. DOI: [http://dx.doi.org/10.1016/S0031-9422\(98\)00204-0](http://dx.doi.org/10.1016/S0031-9422(98)00204-0).

VORSTER, D. J.; BOTHA, F. C. Sugarcane internodal invertases and tissue maturity. **Journal of Plant Physiology**, v. 155, p. 470-476, 1999. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(99\)80041-8](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(99)80041-8).

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 CO₂. **Plant Science**, v. 171, p. 123-131, 2006. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.plantsci.2006.03.003>.

WALKER, R. P.; POLLOCK, C. J. The purification and characterization of soluble acid invertase from coleoptiles of wheat (*Triticum aestivum* L. cv. Avalon). **Journal of Experimental Botany**, v. 44, p. 1029-1037, 1993. DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/44.6.1029>.

WATT, D. A.; McCORMICK, A. J.; CRAMER, M. D. Source and sink physiology. In: MOORE, P. H.; BOTHA, F. C. (Eds.). **Sugarcane: physiology, biochemistry, and functional biology**. Iowa: Wiley-Blackwell. 2014. p. 483-520.

WELBAUM, G. E. Water relations and cell expansion of storage tissue. In: MOORE, P. H.; BOTHA, F. C. (Eds.). **Sugarcane: physiology, biochemistry, and functional biology**. Iowa: Wiley-Blackwell. 2014. p. 197-220.

WINTER, H.; HUBER, S. C. Regulation of sucrose metabolism in higher plants: localization and regulation of activity of key enzymes. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 19, p. 31-67, 2000. DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/07352680091139178>.

WU, L.; BIRCH, R. G. Doubled sugar content in sugarcane plants modified to produce a sucrose isomer. **Plant Biotechnology Journal**, v. 5, p. 109-117, 2007. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1467-7652.2006.00224.x>.

ZEEMAN, S. C.; SMITH, S. M.; SMITH, A. M. The breakdown of starch in leaves. **New Phytologist**, v. 163, p. 247-261, 2004. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01101.x>.

ZHANG, F. J.; ZHANG, K. K.; DU, C. Z.; LI, J.; XING, Y. X.; YANG, L. T.; LI, Y. R. Effect of drought stress on anatomical structure and chloroplast

ultrastructure in leaves of sugarcane. **Sugar Tech**, v. 17, p. 41-48, 2015. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s12355-014-0337-y>.

ZHU, Y. J.; KOMOR, E.; MOORE, P. H. Sucrose accumulation in the sugarcane stem is regulated by the difference between the activities of soluble acid invertase and sucrose phosphate synthase. **Plant Physiology**, v. 115, p. 609-616, 1997. DOI: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.115.2.609>.

Instituto Agrônômico
Av. Barão de Itapura, 1.481
13020-902- Campinas (SP) BRASIL
Fone: (19) 2137-0600

www.iac.agricultura.sp.gov.br



SÃO PAULO
GOVERNO DO ESTADO

Agência Paulista de
Tecnologia dos Agronegócios

Secretaria de
Agricultura e Abastecimento