

Variação da fotossíntese e dos teores de carboidratos induzidos por etefom e déficit hídrico na fase de maturação da cana-de-açúcar

Guilherme Garcia Roberto ⁽¹⁾; Camila Cunha ⁽²⁾; Cristina Rodrigues Gabriel Sales ⁽¹⁾; Neidiquele Maria Silveira ⁽¹⁾; Rafael Vasconcelos Ribeiro ⁽³⁾; Eduardo Caruso Machado ⁽¹⁾; Ana Maria Magalhães Andrade Lagôa ^(1*)

⁽¹⁾ Instituto Agronômico (IAC), Centro de P&D de Ecofisiologia e Biofísica, Laboratório de Fisiologia Vegetal 'Coaracy M. Franco', Av Barão de Itapura, 1481, 13020-902 Campinas (SP), Brasil.

⁽²⁾ Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Instituto de Biologia (IB), Laboratório de Genoma Funcional, Rua Monteiro Lobato, 255, 13083-862 Campinas (SP), Brasil.

⁽³⁾ UNICAMP, IB, Departamento de Biologia Vegetal, 13083-862 Campinas (SP), Brasil.

(*) Autora correspondente: alagoa@iac.sp.gov.br

Recebido: 19/fev./2015; Aceito: 25/maio/2015

Resumo

Um importante índice para a indústria sucroalcooleira é a produtividade de sacarose em cana-de-açúcar, que pode ser relacionada à capacidade da planta em acumular sacarose durante a maturação. Apesar de se conhecer a eficiência de tratamentos como a restrição hídrica e a aplicação de reguladores para estimular o acúmulo de sacarose nos colmos, pouco se conhece sobre as respostas fisiológicas da planta que levam à maturação. Nesse contexto, o objetivo deste estudo foi avaliar as respostas fisiológicas da cana-de-açúcar a diferentes tratamentos indutores de maturação e, assim, compreender melhor a fisiologia desse processo. Duas variedades, a IACSP95-5000, de alta produtividade, e a IACSP94-2094, de produtividade moderada, foram submetidas ao déficit hídrico, à aplicação de regulador químico (etefom 480 g ha⁻¹) e aos dois tratamentos associados. Foram medidos o crescimento, a concentração de carboidratos em folhas e colmos e as trocas gasosas. Concluiu-se que o efeito do etefom em cana-de-açúcar é genótipo-dependente, estimulando o acúmulo de sacarose no colmo e o suprimento de fotoassimilados pela fonte na variedade responsiva (IACSP95-5000). Tais efeitos não são associados à restrição do crescimento. Em relação à aplicação dos tratamentos de déficit hídrico e etefom associados, a variedade responsiva apresenta aumento no teor de sacarose no colmo nos mesmos níveis apresentados quando apenas etefom é aplicado, de modo que os tratamentos não apresentam efeitos aditivos na maturação da cana-de-açúcar.

Palavras-chave: *Saccharum* spp, relações fonte-dreno, sacarose, reguladores vegetais.

Variation of photosynthesis and carbohydrate levels induced by ethephon and water deficit on the ripening stage of sugarcane

Abstract

An important index for the ethanol industry is the sucrose yield in sugarcane, which is affected by plant ability to accumulate sucrose during ripening. Despite the known efficiency of treatments such as water restriction and the application of regulators to stimulate the sucrose storage in culms, little is known about the physiological responses of the plant that lead to ripening. In this context, the aim of this study was to evaluate the physiological responses of sugarcane to different ripening treatments. Two varieties, IACSP95-5000, with high yield, and IACSP94-2094, with moderate yield were subjected to water deficit or application of chemical regulator (ethephon 480 g ha⁻¹) and both treatments associated. Growth, accumulation of carbohydrates in leaves and culms were measured. It can be concluded that the effects of ethephon on sugarcane are genotype-dependent. Ethephon stimulates sucrose accumulation in the culm and the photosynthate supply by the source in the responsive variety (IACSP95-5000). Such effects are not associated with growth restriction. In relation to the drought combined with the application of ethephon, the responsive variety shows increased sucrose content in culm at the same level as when ethephon is applied alone, hence treatments have no additive effects on sugarcane ripening.

Key words: *Saccharum* spp, source-sink relationships, sucrose, plant growth regulators.

1. INTRODUÇÃO

Um importante índice para a indústria sucroalcooleira é a produtividade de sacarose em cana-de-açúcar, que varia de acordo com sua variedade (Watt et al., 2014). Os programas de melhoramento da cana-de-açúcar promoveram, nas últimas décadas, aumento significativo na produção de sacarose através da maior quantidade de colmos por hectare, com pouca ou nenhuma mudança na concentração do açúcar no colmo (Jackson, 2005). A principal etapa do desenvolvimento das plantas que está envolvida com o acúmulo de sacarose é a maturação, processo fisiológico que envolve a formação de açúcares nas folhas e seu deslocamento e armazenamento no colmo (Watt et al., 2014), quando as plantas praticamente cessam o crescimento vegetativo. Por sua vez, a produção e o transporte de fotoassimilados nas plantas são regulados pela atividade fotossintética e pela força do dreno (Wardlaw & Moncur, 1976).

Fatores como o clima e a disponibilidade de água influenciam decisivamente no desenvolvimento da planta e, conseqüentemente, na produção de sacarose pela cana-de-açúcar. O clima ideal é aquele com duas estações distintas: uma quente e úmida para proporcionar a germinação, perfilhamento e desenvolvimento vegetativo, seguida de outra fria e seca para promover a maturação natural (Caputo et al., 2008; Moore & Marezki, 1996). Devido à necessidade de restrição hídrica para a maturação, a suspensão de rega em cultivos dependentes de irrigação é realizada na pré-colheita para aumentar a concentração de sacarose no colmo (Donaldson & Van Staden, 1995; Inman-Bamber & Smith, 2005), técnica que aumenta em até 18% o rendimento de sacarose (Robertson & Donaldson, 1998). O déficit hídrico interfere negativamente na fotossíntese e no crescimento vegetativo da planta, sendo o crescimento afetado pela restrição hídrica antes mesmo de ocorrerem alterações significativas na fotossíntese (Inman-Bamber et al., 2002). Assim, o déficit hídrico moderado beneficia a maturação uma vez que a competição entre os drenos da planta por fotoassimilados é reduzida pela restrição do crescimento.

Uma alternativa para controlar e otimizar a maturação, e conseqüentemente a produção e a colheita da cana-de-açúcar, é a aplicação exógena de substâncias químicas indutoras de maturação. Uma destas substâncias é o ácido 2-cloroetilfosfônico (etefom) que ao entrar em contato com o tecido foliar libera etileno, estimulando a produção desse hormônio pelas plantas e aumentando assim a sua concentração endógena. O etileno está envolvido na resposta a diferentes tipos de estresses (Yang & Hoffman, 1984), atuando na maturação de tecidos, germinação de sementes, na senescência e causando abscisão foliar e variação no grau de abertura estomática (Abeles et al., 1992; Pallas & Kays, 1982). Na cana-de-açúcar, o etileno está associado também à diminuição do crescimento de entrenós imaturos (Li & Solomon, 2003; Stewart & Freebairn, 1969) e ao acúmulo de sacarose (Chong et al., 2010). O etefom

também estimula o acúmulo de sacarose nos colmos por interferir na atividade de enzimas envolvidas na síntese de açúcar (Wang et al., 2013), aumentando assim a demanda do dreno por fotoassimilados.

Donaldson & Van Staden (1995) observaram que a imposição do déficit hídrico associada à aplicação de maturadores não causou aumento na concentração de sacarose nos colmos de cana-de-açúcar quando comparado aos tratamentos realizados separadamente. Essa resposta poderia ser explicada pelo fato de ambos os tratamentos induzirem respostas fisiológicas semelhantes, já que a diminuição do crescimento induzida pelo etileno e a restrição hídrica permitiriam o direcionamento do carbono assimilado na fotossíntese para os colmos (Kaitaniemi & Honkanen, 1996). Alternativamente, as plantas poderiam não acumular mais sacarose quando tratadas com maturador e submetidas ao déficit hídrico porque o limite biológico de acúmulo de sacarose teria sido alcançado.

A manutenção da assimilação de carbono tem papel fundamental no processo de maturação, fornecendo o substrato para a síntese e armazenamento de sacarose nos colmos. Em geral, os estudos de maturação na cana-de-açúcar se concentram na avaliação do acúmulo de sacarose nos colmos em função da aplicação de maturadores (Caputo et al., 2008; Leite et al., 2011; Li & Solomon, 2003; Robertson & Donaldson, 1998), sendo poucas as pesquisas que avançam na compreensão dos processos fisiológicos afetados (Chong et al., 2010; Gronwald, 1991; Jain et al., 2013). Nesse contexto, o objetivo deste estudo foi avaliar as respostas fisiológicas da cana-de-açúcar a diferentes tratamentos indutores de maturação e, assim, compreender melhor a fisiologia desse processo. Para isso, foram testadas as seguintes hipóteses: (i) o etefom interfere no balanço fonte-dreno da cana-de-açúcar durante a maturação, diminuindo o crescimento da planta sem alterar a fotossíntese e aumentando assim o armazenamento de sacarose no colmo; e (ii) por afetarem processos fisiológicos diferentes, o déficit hídrico e o etefom apresentam efeitos aditivos na indução da maturação.

2. MATERIAL E MÉTODOS

Material vegetal

Foram utilizadas plantas com dez meses de idade de duas variedades comerciais de cana-de-açúcar (*Saccharum* spp.) com diferentes produtividades e resiliências frente a limitações ambientais. Enquanto a IACSP95-5000 apresenta alta produtividade agrícola e é indicada para ambientes favoráveis (Landell et al., 2007), a IACSP94-2094 apresenta menor produtividade e é indicada para ambientes restritivos (Ribeiro et al., 2013). As plantas foram obtidas a partir de mini-toletes das variedades, que foram germinados em

bandejas contendo substrato comercial (Carolina Soil®, Vera Cruz, RS, Brasil).

Desenho experimental

O experimento foi conduzido em casa de vegetação, sendo os tratamentos aplicados no mês de abril para minimizar o efeito da baixa temperatura do ar como indutor de maturação nas plantas. A altura da casa de vegetação varia de 2,5 a 4 m e as laterais são abertas de tal forma que há renovação contínua do ar em seu interior. As mudas foram plantadas em 16 tanques de alvenaria (oito para cada variedade) de 2 m² de área (4,0 x 0,5 m) e capacidade de 1,54 m³. As plantas foram conduzidas apenas com o colmo primário, sendo retirados todos os perfilhos desde o plantio até o fim do experimento. Os tanques continham como substrato terra, analisada quanto à composição nutricional e adubada seguindo as recomendações de van Raij et. al., (1996). Cada tanque continha 15 plantas da mesma variedade, as quais foram submetidas a um dos tratamentos descritos a seguir: controle (C); déficit hídrico (DH); aplicação de etefom (EN); e déficit hídrico + aplicação de etefom (DH+EN). Cada tratamento foi induzido em quatro tanques, dois para cada variedade.

O déficit hídrico foi promovido pela diminuição progressiva da rega, sendo a umidade do substrato monitorada até chegar a 50% da capacidade máxima de armazenamento de água, o que ocorreu após 23 dias. Nesse momento, a rega foi retomada para a recuperação das plantas. A umidade do substrato foi monitorada pelo método gravimétrico e o potencial total da água no substrato (Ψ) determinado com um medidor de umidade do solo (WaterMark® 200SS, Irrometer, Riverside, CA, EUA).

O etefom (Ethrel®, Bayer Crop Science, Leverkusen, Alemanha) foi aplicado no mesmo dia do início da restrição hídrica, no final da tarde. Utilizou-se um pulverizador costal automático pressurizado modelo 16L Jett (Sanmaq, São Leopoldo, RS, Brasil) com barra de três bicos TP8002VK, sendo a pulverização realizada durante 80s com pressão nominal máxima de 20 bar e vazão total de 420 mL min⁻¹. A dose aplicada foi equivalente a 480g ha⁻¹, concentração recomendada pelo fabricante e aplicada em cultivos comerciais. Para evitar contaminação entre os tratamentos com e sem o regulador, as plantas foram separadas por lonas plásticas durante a aplicação e nos dias subsequentes. Os tratamentos que não receberam etefom foram pulverizados com água e surfactante na concentração 1 mL L⁻¹ (Haiten®, Arysta Lifescience, Salto de Pirapora, SP, Brasil), utilizados para a preparação da solução de etefom.

Avaliações biométricas

Após 30 dias de tratamento, a área foliar foi avaliada com um planímetro (LI-3100C, Li-Cor, Lincoln, NE, EUA), sendo as folhas contadas e pesadas para a determinação da massa fresca. Nessa mesma ocasião, os colmos foram colhidos

e pesados. Subamostras de folhas e colmos foram secas em estufa (60 °C) até atingirem massa constante e assim foi determinada a massa seca. Essas subamostras foram utilizadas para calcular o índice de umidade dos tecidos [(MF - MS) x MF⁻¹], usado para estimar a massa seca total das plantas a partir da massa fresca avaliada.

O acúmulo de massa seca no colmo e nas folhas foi avaliado com medidas realizadas no início e no fim do período experimental. Essa diferença foi dividida pelo período (30 dias), obtendo-se a variação diária de massa seca de folhas, do colmo e desse total (folhas+colmo).

Trocas gasosas

As trocas gasosas foram avaliadas na folha+3 (terceira folha com a lígula aparente) aos 1, 2, 5, 15, 23 e 30 dias de tratamento. A assimilação de CO₂ (P_n) foi avaliada com um analisador de gases por infravermelho (LI-6400, Li-Cor, Lincoln, NE, EUA). As medidas foram realizadas sob concentração constante de CO₂ no ar (400 μmol mol⁻¹), radiação fotossinteticamente ativa (RFA) de 2000 μmol m⁻² s⁻¹ e variação natural da temperatura e umidade relativa do ar (Figura 1), entre 13 e 15 horas. A RFA foi medida com um quantômetro modelo LI-190 (Li-Cor, Lincoln, NE, EUA) e a temperatura e umidade do ar foram registradas continuamente durante todo o período experimental com um sistema de aquisição de dados modelo LI-1400 (Li-Cor, Lincoln, NE, EUA). Posteriormente, os dados de P_n foram integrados ao longo do período experimental considerando-se a média de 12 horas de fotoperíodo para estimar o total de CO₂ assimilado pelas plantas durante os 30 dias (P_{ni}), conforme descrito por Ribeiro et al. (2013).

Concentração de carboidratos

A concentração de carboidratos foi determinada em amostras secas de folhas+2 e de colmo (entrenós 2, 6 e 10) coletadas após 30 dias de tratamento. Para a determinação dos açúcares solúveis totais (AST), as amostras foram extraídas em solução metanol: clorofórmio: água (Bielecki & Turner, 1966) e quantificadas pelo método fenol-sulfúrico (Dubois et al., 1956), utilizando-se glicose como padrão. A concentração de sacarose (SAC) foi determinada pelo método descrito por Van Handel (1968) e a dosagem feita pelo método fenol-sulfúrico, utilizando sacarose como padrão. A concentração de açúcares redutores (AR) foi estimada como AR=AST-SAC. A quantificação de amido nas folhas foi feita utilizando-se o método enzimático descrito por Amaral et al. (2007).

Análise estatística

O delineamento experimental foi em blocos casualizados, em parcelas subdivididas, com quatro repetições (plantas)

por tratamento para cada variedade. Os fatores de variação foram as variedades, as condições hídricas e a aplicação de maturador. Os resultados foram analisados estatisticamente através de análise de variância e quando houve diferença significativa, as médias foram comparadas pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

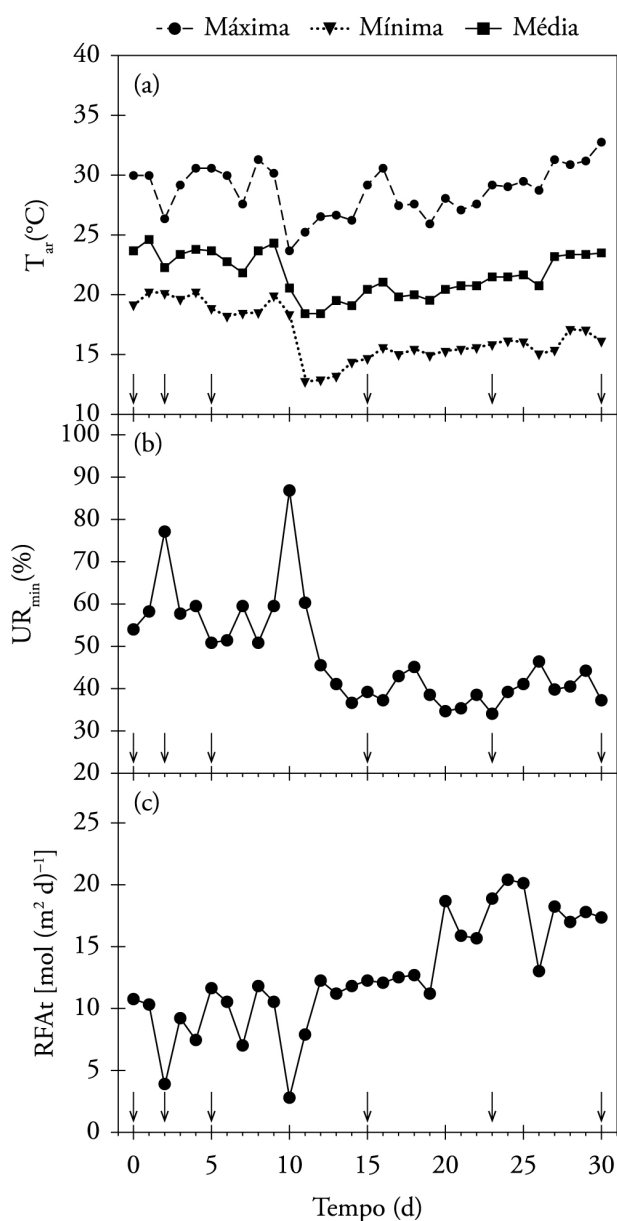


Figura 1. Temperatura (T_{ar}) mínima, média e máxima do ar, umidade relativa mínima do ar (UR_{min}) e radiação fotossinteticamente ativa diária (RFA_t) na casa de vegetação durante o período experimental. Os tratamentos foram iniciados no dia 0. Setas no eixo x indicam os dias em que foram feitas medidas de fotossíntese.

Durante o período experimental, a temperatura média diária variou entre 18,3 e 24,7 °C, com mínima de 12,5 °C no 12.º dia de experimento e máxima de 32,7 °C no 30.º dia (Figura 1a). A umidade relativa mínima observada no período variou de 34% a 87%, com tendência de queda após o 10.º dia após o início do experimento (Figura 1b). A partir do 10.º dia de tratamento, a RFA total aumentou, chegando a 20,4 mol m⁻² d⁻¹ no 25.º dia (Figura 1c). A restrição hídrica causou progressiva diminuição no Ψ , chegando ao mínimo observado de -159,3 kPa no 23.º dia de tratamento (Figura 2).

Em relação ao controle, o tratamento EN aumentou o crescimento de IACSP95-5000, sendo determinado pelo aumento da massa seca na parte aérea (Figura 3a). Já o tratamento DH+EN causou diminuição do acúmulo de massa, principalmente em função de uma significativa diminuição da massa seca foliar total (Figura 3a,b). Em IACSP94-2094, o tratamento DH causou diminuição do acúmulo de massa seca total devido ao menor acúmulo de massa nas folhas (Figura 3a,c) e o tratamento DH+EN causou diminuição do crescimento em relação ao controle (Figura 3a), motivado pelo menor acúmulo de massa nos colmos e diminuição significativa da massa seca foliar (Figura 3a,c).

Houve aumento na assimilação total de CO₂ de IACSP95-5000 no tratamento EN, sendo reduzida no tratamento DH (Figura 4a). Quando as plantas foram submetidas ao tratamento DH+EN, não houve diminuição de P_{ni} em relação ao controle (Figura 4a). Em IACSP94-2094, P_{ni} foi reduzida nos tratamentos DH e DH+EM quando comparados ao controle, e o tratamento EN não afetou P_{ni} (Figura 4b). Os tratamentos DH e DH+EN causaram redução da área foliar total ao final do experimento nas duas variedades (Figuras 4c,d).

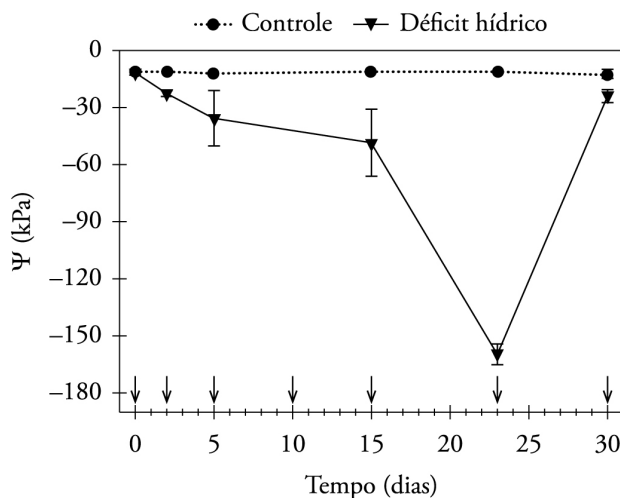


Figura 2. Potencial total da água no substrato (Ψ) durante o período experimental. A redução da rega foi iniciada no dia 0. Setas no eixo x indicam os dias em que foram feitas medidas de trocas gasosas. Cada ponto representa a média de 8 repetições \pm desvio-padrão.

A concentração de carboidratos nos colmos e folhas também foi afetada pelos tratamentos (Figura 5). No colmo de IACSP95-5000, os tratamentos EN e DH+EN causaram maior teor de sacarose, sem alterar a concentração de açúcares redutores nas plantas. Quando comparado ao controle, o

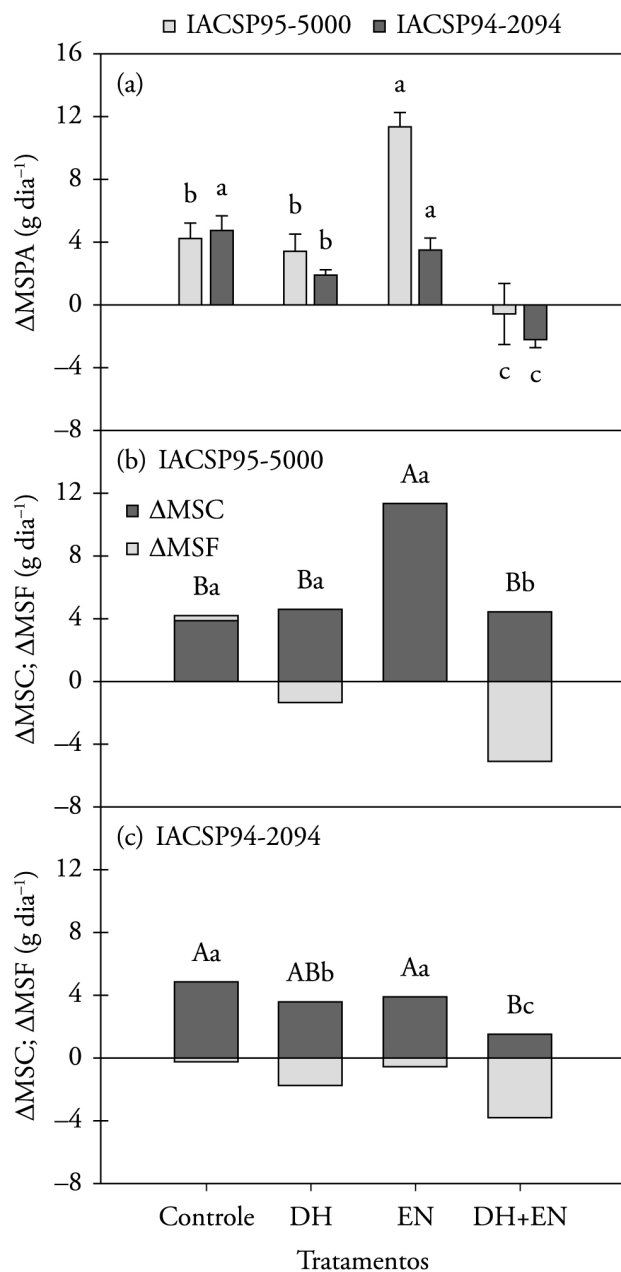


Figura 3. Variação da massa seca da parte aérea (Δ MSPA, em (a)) e do colmo (Δ MSC, em (b, c)) e folha (Δ MSF, em (b, c)) de IACSP95-5000 (b) e IACSP94-2094 (c) submetidas aos seguintes tratamentos: controle; déficit hídrico (DH); etileno (EN, aplicação de etefom 480 g ha⁻¹); DH+EN = combinação dos tratamentos DH e EN. Valores médios de três repetições. Em (a), as letras diferentes indicam efeito significativo dos tratamentos dentro de cada variedade. Em (b) e (c), letras maiúsculas diferentes indicam efeito significativo dos tratamentos nos colmos e letras minúsculas, nas folhas, pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

tratamento DH causou redução tanto do teor de sacarose como de açúcares redutores nos colmos (Figura 5a). Os tratamentos DH e DH+EN causaram diminuição nas concentrações foliares de amido em IACSP95-5000, sem afetar os teores de sacarose e açúcares redutores (Figura 5b). Nos colmos da IACSP94-2094, os tratamentos DH e DH+EN reduziram a concentração de sacarose se comparados ao controle, com os teores de açúcares redutores permanecendo estáveis (Figura 5c). Nas folhas da IACSP94-2094, o teor de sacarose foi reduzido no tratamento EN, sendo ainda mais afetado nos tratamentos DH e DH+EN (Figura 5d). O teor de amido na folha em IACSP94-2094 foi reduzido pelos tratamentos DH e DH+EN, com o teor de açúcares redutores diminuindo apenas nas plantas do tratamento DH (Figura 5d). Antes da aplicação dos tratamentos, a concentração de sacarose nos colmos das variedades IACSP95-5000 e IACSP94-2094 era de 216,7±4,8 e 228,0±9,3 mg (g MF)⁻¹, respectivamente. Como esses valores eram similares, as diferenças nas concentrações de sacarose observadas após 30 dias de tratamento refletem o acúmulo de sacarose durante o período estudado.

Sob o efeito do etefom, houve acúmulo de massa seca nos colmos de IACSP95-5000 (Figura 3b) e aumento da assimilação total de carbono (Figura 4a). A maior fotossíntese pode estar associada à maior demanda por carbono pelos colmos. De fato, o colmo é um dreno de alta prioridade na alocação de fotoassimilados (Pammenter & Allison, 2002) e a atividade dos drenos na cana-de-açúcar regula a atividade da fonte (Inman-Bamber et al., 2011). Desse modo, o etefom parece ter estimulado o crescimento do colmo (Figura 3b), que passou a acumular mais sacarose (Figura 5a). Esse aumento da demanda por fotoassimilados teria induzido o aumento da fotossíntese em IACSP95-5000 (Figura 4a). O efeito do etefom na força do dreno foi marcante ao se considerar que mesmo com maior acúmulo de sacarose no colmo da IACSP95-5000, o teor de sacarose nas folhas permaneceu inalterado (Figura 5b).

A resposta à aplicação de etefom foi dependente da variedade estudada, sendo IACSP95-5000 a mais responsiva. IACSP94-2094, por sua vez, não teve o crescimento e o acúmulo de sacarose nos colmos alterados pelo tratamento EN (Figura 3b e 5c). De fato, a resposta diferencial das variedades de cana-de-açúcar aos indutores de maturação é conhecida (Caputo et al., 2008; Donaldson & Van Staden, 1995; Li & Solomon, 2003), assim como a suscetibilidade diferencial a estresses ambientais (Ribeiro et al., 2013; Sales et al., 2013).

Em cana-de-açúcar, a supressão de crescimento favorece a partição de fotoassimilados para o armazenamento (Chong et al., 2010), aumentando a concentração de sacarose nos colmos devido ao sombreamento, desfolha parcial, déficit hídrico ou frio (Huang et al., 2015; Li & Solomon, 2003; Pammenter & Allison, 2002; Robertson & Donaldson, 1998). No presente trabalho, a imposição do déficit hídrico não alterou o acúmulo de massa seca nos colmos (Figura 3b,c) e diminuiu a concentração de sacarose nos colmos das duas variedades (Figura 5a,c).

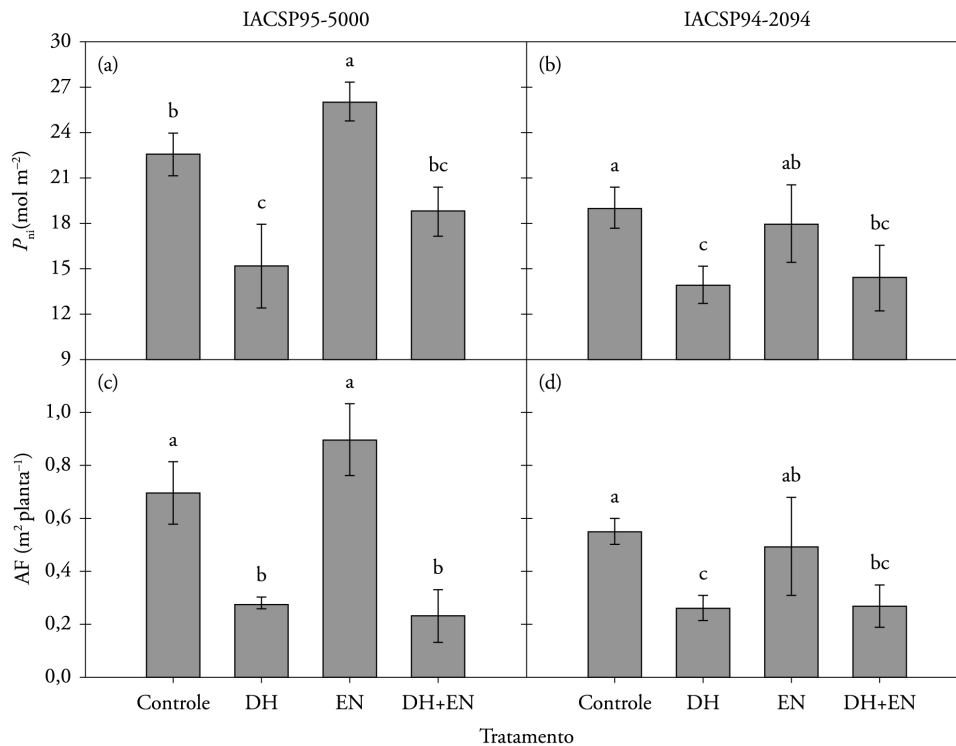


Figura 4. Assimilação total de CO₂ durante o período experimental (P_m , em (a, b)) e área foliar total média (AF, em (c, d)) de IACSP95-5000 e IACSP94-2094 submetidas aos seguintes tratamentos: Controle; DH = déficit hídrico; EN = etileno, com aplicação de etefom (480 g ha⁻¹); DH+EN= combinação dos tratamentos DH e EN. Cada coluna representa a média de quatro repetições \pm desvio-padrão. Letras diferentes representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

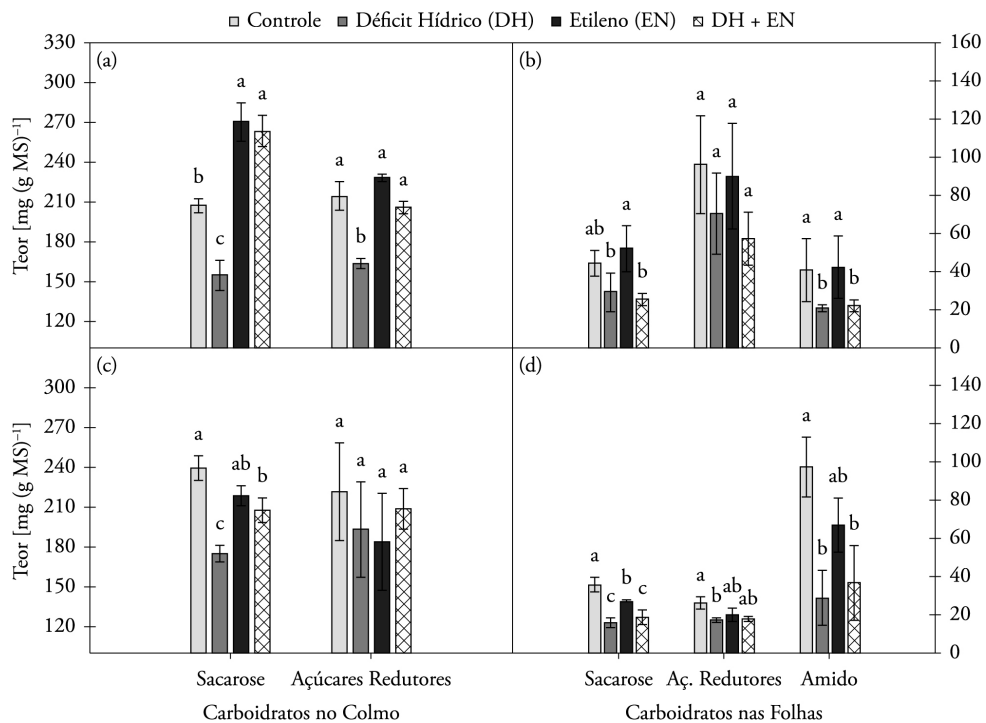


Figura 5. Teores de sacarose, açúcares redutores e amido em colmos (a, c) e folhas (b, d) de IACSP95-5000 (a, b) e IACSP94-2094 (c, d) submetidas a diferentes tratamentos indutores de maturação: controle; déficit hídrico (DH); etileno (EN, com aplicação de etefom 480 g ha⁻¹); DH+EN = combinação dos tratamentos DH e EN. Cada coluna representa a média de quatro repetições \pm desvio-padrão. Letras diferentes representam diferenças estatísticas entre os tratamentos pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Como houve diminuição significativa na área foliar das plantas submetidas ao déficit hídrico (Figura 4c,d), o acúmulo de sacarose poderia aumentar nesta condição se as plantas apresentassem aumento de P_{ni} . Tal condição não foi atendida neste estudo (Figura 4a,b) e, assim, houve redução do teor de sacarose no colmo das plantas sob déficit hídrico (Figura 4c,d). Levando-se em consideração que o CO_2 assimilado pelo dossel das plantas diminuiu sensivelmente devido à redução da área foliar, pode-se sugerir que o suprimento de fotoassimilados foi reduzido pelo déficit hídrico em IACSP95-5000.

A baixa disponibilidade hídrica observada entre 15 e 23 dias após a indução dos tratamentos (Figura 2) foi suficiente para reduzir P_{ni} (Figura 4a) e se sabe que mesmo períodos curtos de restrição hídrica podem comprometer o acúmulo de sacarose no colmo (Inman-Bamber, 2004). O déficit hídrico causou redução da fotossíntese nas duas variedades (Figura 4a,b) e esta resposta foi associada ao fechamento estomático (resultado não apresentado). Assim, a redução no teor foliar de amido nas duas variedades sob déficit hídrico (Figura 5b,d) indica que as plantas utilizaram as reservas foliares disponíveis para suprir a demanda do dreno e/ou arcar com os custos metabólicos da manutenção da homeostase sob condição estressante.

Concentrações similares de sacarose foram observadas nos colmos de IACSP95-5000 submetida aos tratamentos DH+EN e EN, a despeito do primeiro reduzir a assimilação de CO_2 (Figuras 4a e 5a). Esse fato sugere que o etileno também atuou na maturação, estimulando a atividade do dreno e possibilitando que o colmo continuasse a armazenar sacarose, mesmo sem aumento na assimilação de CO_2 . Assim, os resultados do presente estudo indicam que o estresse hídrico foi menos restritivo para a produtividade da cana-de-açúcar quando ocorreu a aplicação de etefom.

Poderia o acúmulo de sacarose nos colmos ser aumentado pela aplicação de etefom antes da ocorrência do déficit hídrico? Wu et al. (2004) reportaram que o etefom aplicado na fase inicial do desenvolvimento das plantas aumenta a resistência à seca durante o desenvolvimento da cana-de-açúcar. Todavia, o seu efeito no acúmulo de sacarose no colmo em condições ambientais não limitantes deve ser avaliado em pesquisas futuras.

4. CONCLUSÃO

O efeito do etefom em cana-de-açúcar é genótipo-dependente, estimulando o acúmulo de sacarose no colmo e o suprimento de fotoassimilados pela fonte na variedade responsiva (IACSP95-5000). Tais efeitos não são associados à restrição do crescimento. Em relação à aplicação de etefom em conjunto com a ocorrência de déficit hídrico, o hipotético efeito aditivo no acúmulo de sacarose no colmo não foi verificado na maturação da cana-de-açúcar.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem à CNPq pelas bolsas de doutorado (G.G.R. e C.R.G.S.) e produtividade em pesquisa (R.V.R. e E.C.M.) e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelas bolsas de doutorado (N.M.S. e C.P.C.) e auxílio financeiro (Proc. n.º. 2008/57495-3; 2012/19167-0; 2012/13920-8).

REFERÊNCIAS

- Abeles, F. B., Morgan, P. W., & Saltveit, M. E. (1992). *Ethylene in plant biology*. San Diego: Academic Press. 414 p.
- Amaral, L. I. V., Gaspar, M., Costa, P. M. F., Aida, M. P. M., & Buckeridge, M. S. (2007). Novo método enzimático rápido e sensível de extração e dosagem de amido em materiais vegetais. *Hoehnea*, 34, 425-431. <http://dx.doi.org/10.1590/S2236-89062007000400001>.
- Bielecki, R. L., & Turner, N. A. (1966). Separation and estimation of amino acids in crude plant extracts by thin-layer electrophoresis and chromatography. *Analytical Biochemistry*, 17, 278-293. [http://dx.doi.org/10.1016/0003-2697\(66\)90206-5](http://dx.doi.org/10.1016/0003-2697(66)90206-5). PMID:5971422.
- Caputo, M. M., Beauclair, E. G. F., Silva, M. A., & Piedade, S. M. S. (2008). Resposta de genótipos de cana-de-açúcar à aplicação de indutores de maturação. *Bragantia*, 67, 15-23. <http://dx.doi.org/10.1590/S0006-87052008000100002>.
- Chong, B. F., Mills, E., Bonnett, G. D., & Gnanasambandam, A. (2010). Early exposure to ethylene modifies shoot development and increases sucrose accumulation rate in sugarcane. *Journal of Plant Growth Regulation*, 29, 149-163. <http://dx.doi.org/10.1007/s00344-009-9118-3>.
- Donaldson, R. A., & Van Staden, J. (1995). Some effects of the ripener Fusilade Super and drought stress on stalk components and leaf emergence of sugarcane. *Proceedings of the South African Sugar Technologists Association*, 19, 139-146.
- Dubois, M., Gilles, K. A., Hamilton, J. K., Rebers, P. A., & Smith, F. (1956). Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*, 28, 350-356. <http://dx.doi.org/10.1021/ac60111a017>.
- Gronwald, J. W. (1991). Lipid biosynthesis inhibitors. *Weed Science*, 39, 435-449. Recuperado em 17 de fevereiro de 2015, de <http://www.jstor.org/stable/4044977>
- Huang, X., Chen, M. H., Yang, L. T., Li, Y. R., & Wu, J. M. (2015). Effects of exogenous abscisic acid on cell membrane and endogenous hormone contents in leaves of sugarcane seedlings under cold stress. *SugarTech*, 17, 59-64. <http://dx.doi.org/10.1007/s12355-014-0343-0>.
- Inman-Bamber, N. G. (2004). Sugarcane water stress criteria for irrigation and drying off. *Field Crops Research*, 89, 107-122. <http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2004.01.018>.
- Inman-Bamber, N. G., & Smith, D. M. (2005). Water relations in sugarcane and response to water deficits. *Field Crops Research*, 92, 185-202. <http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2005.01.023>.

- Inman-Bamber, N. G., Jackson, P. A., & Hewitt, M. (2011). Sucrose accumulation in sugarcane stalks does not limit photosynthesis and biomass production. *Crop and Pasture Science*, 62, 848-858. <http://dx.doi.org/10.1071/CP11128>.
- Inman-Bamber, N. G., Muchow, R. C., & Robertson, M. J. (2002). Dry matter partitioning of sugarcane in Australia and South Africa. *Field Crops Research*, 76, 71-84. [http://dx.doi.org/10.1016/S0378-4290\(02\)00044-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0378-4290(02)00044-8).
- Jackson, P. A. (2005). Breeding for improved sugar content in sugarcane. *Field Crops Research*, 92, 277-290. <http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2005.01.024>.
- Jain, R., Chandra, A., & Solomon, S. (2013). Impact of exogenously applied enzymes effectors on sucrose metabolizing enzymes (SPS, SS and SAI) and sucrose content in sugarcane. *Sugar Tech*, 15, 370-378. <http://dx.doi.org/10.1007/s12355-013-0211-3>.
- Kaitaniemi, P., & Honkanen, T. (1996). Simulating source-sink control of carbon and nutrient translocation in a modular plant. *Ecological Modelling*, 88, 227-240. [http://dx.doi.org/10.1016/0304-3800\(95\)00109-3](http://dx.doi.org/10.1016/0304-3800(95)00109-3).
- Landell, M. G. A., Campana, M. P., Figueiredo, P., Xavier, M. A., Vasconcelos, A. C. M., Bidoia, M. A., Silva, D. N., Anjos, I. A., Prado, H., Pinto, L. R., Souza, S. A. C. D., Scarpari, M. S., Rosa, V. E., Jr., Dinardo-Miranda, L. L., Azania, C. A. M., Perecin, D., Rossetto, R., Silva, M. A., Martins, A. L. M., Gallo, P., Kanthack, R. A. D., Cavichioli, J. C., Veiga, A. A., Fo., Mendonça, J. R., Dias, F. L. F., & Garcia, J. C. (2007). Variedades de cana-de-açúcar para o Centro-Sul do Brasil: 16a Liberação do Programa Cana IAC (1959 -2007) (Série Tecnologia APTA, Boletim técnico IAC, 201). Campinas: Instituto Agrônomo de Campinas. 37 p.
- Leite, G. H. P., Crusciol, A. C., & Silva, M. A. (2011). Desenvolvimento e produtividade da cana-de-açúcar após aplicação de reguladores vegetais em meio de safra. *Semina: Ciências Agrárias*, 32, 129-138. <http://dx.doi.org/10.5433/1679-0359.2011v32n1p129>.
- Li, Y., & Solomon, S. (2003). Ethephon: a versatile growth regulator for sugarcane industry. *SugarTech*, 5, 213-233. <http://dx.doi.org/10.1007/BF02942476>.
- Moore, P. H., & Maretzki, A. (1996). Sugarcane. In E. Zamski, & A. A. Schaffer (Eds.), *Photoassimilate distribution in plants and crops* (p. 643-669). New York: Marcel Dekker.
- Pallas, J. E., Jr., & Kays, S. J. (1982). Inhibition of photosynthesis by ethylene - a stomatal effect. *Plant Physiology*, 70, 598-601. <http://dx.doi.org/10.1104/pp.70.2.598>.
- Pammenter, N. W., & Allison, J. C. S. (2002). Effects of treatments potentially influencing the supply of assimilate on its partitioning in sugarcane. *Journal of Experimental Botany*, 53, 123-129. <http://dx.doi.org/10.1093/jexbot/53.366.123>. PMID:11741048.
- Ribeiro, R. V., Machado, R. S., Machado, E. C., Machado, D. F. S. P., Magalhães, J. R., Fo., & Landell, M. G. A. (2013). Revealing drought-resistance and productive patterns in sugarcane genotypes by evaluating both physiological responses and stalk yield. *Experimental Agriculture*, 49, 212-224. <http://dx.doi.org/10.1017/S0014479712001263>.
- Robertson, M. J., & Donaldson, R. A. (1998). Changes in the components of cane and sucrose yield in response to drying-off of sugarcane before harvest. *Field Crops Research*, 55, 201-208. [http://dx.doi.org/10.1016/S0378-4290\(97\)00065-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0378-4290(97)00065-8).
- Sales, C. R. G., Ribeiro, R. V., Silveira, J. A. G., Machado, E. C., Martins, M. O., & Lagôa, A. M. M. A. (2013). 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*, 73, 326-336. <http://dx.doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.10.012>. PMID:24184453.
- Stewart, E. R., & Freebairn, H. T. (1969). Ethylene, seed germination, and epinasty. *Plant Physiology*, 44, 955-958. <http://dx.doi.org/10.1104/pp.44.7.955>. PMID:16657163.
- Van Handel, E. (1968). Direct microdetermination of sucrose. *Analytical Biochemistry*, 22, 280-283. [http://dx.doi.org/10.1016/0003-2697\(68\)90317-5](http://dx.doi.org/10.1016/0003-2697(68)90317-5). PMID:5641848.
- van Raij, B., Cantarella, H., Spironello, A., Penatti, C. P., Morelli, J. L., Orlando, J., Fo., Landell, M. G. A., & Rossetto, R. (1996). Cana-de-açúcar. In B. van Raij, H. Cantarella, J. A. Quaggio, & A. M. C. Furlani (Eds.), *Recomendações de adubação e calagem para o Estado de São Paulo* (p. 237-239). Campinas: Instituto Agrônomo de Campinas.
- Wang, A. Q., Huang, W. J., Niu, J. Q., Liu, M., Yang, L. T., & Li, Y. R. (2013). Effects of ethephon on key enzymes of sucrose metabolism in relation to sucrose accumulation in sugarcane. *SugarTech*, 15, 177-186. <http://dx.doi.org/10.1007/s12355-012-0202-9>.
- Wardlaw, I. F., & Moncur, L. (1976). Source, sink and hormonal control of translocation in wheat. *Planta*, 128, 93-100. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00390309>. PMID:24430683.
- Watt, D. A., McCormick, A. J., & Cramer, M. D. (2014). Source and sink physiology. In P. H. Moore, & F. C. Botha (Eds.), *Sugarcane: physiology, biochemistry and functional biology* (p. 483-520). Oxford: Willey Blackwell.
- Wu, K. C., Ye, Y. P., Li, Y. R., Li, Y. J., & Yang, L. T. (2004). Effects of spraying ethephon on the canopy structure and the physiological indexes for drought resistance in sugarcane. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 17, 724-729.
- Yang, S.F. & Hoffman, N.E. (1984). Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 35, 155-189. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.pp.35.060184.001103>.