

ATIVIDADE DAS ENZIMAS INVERTASES E ACÚMULO DE SACAROSE EM CANA-DE-AÇÚCAR SOB EFEITO DO NITRATO DE POTÁSSIO, ETEFON E ETIL-TRINEXAPAC¹

Invertases enzymes activity and sucrose accumulation in sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) under effect the potassium nitrate, ethephon and ethyl-trinexapac¹

**Glauber Henrique Pereira Leite², Carlos Alexandre Costa Crusciol²,
Marcelo de Almeida Silva³, Giuseppina Pace Pereira Lima⁴**

RESUMO

Conduziu-se este trabalho, com o objetivo de avaliar a atividade das enzimas invertases ácida e neutra e sua influência no processo de regulação do acúmulo de sacarose nos colmos da cana-de-açúcar, cultivar RB855453, sob efeito do nitrato de potássio comparado aos maturadores, da classe dos retardantes do crescimento, etefon e etil-trinexapac, buscando contribuir para o entendimento da ação desse composto químico. Os tratamentos constituíram-se da aplicação de quatro maturadores da classe dos retardantes do crescimento, cujos ingredientes ativos são etefon, etil-trinexapac, nitrato de potássio e nitrato de potássio + boro, e a maturação natural como testemunha, em delineamento experimental em blocos casualizados com cinco repetições. Os níveis enzimáticos das invertases ácida e neutra foram afetados de forma e intensidade distintas em função do princípio ativo utilizado como maturador e das condições climáticas; contudo, de forma geral, os níveis da invertase ácida manifestaram-se superiores aos da invertase neutra sem comprometer o acúmulo de sacarose nos colmos da cana-de-açúcar cultivar RB855453. O nitrato de potássio apresentou efeito maturador na cultura da cana-de-açúcar possibilitando o acúmulo de sacarose nos colmos, contudo as condições climáticas afetaram sua eficiência agrônômica, tendo em vista que atua como indutor do processo de maturação.

Termos para indexação: *Saccharum officinarum*, etefon, etil-trinexapac, maturadores, nitrato de potássio, reguladores vegetais.

ABSTRACT

The objective of this work was to evaluate the acid and neutral invertases enzymes activity and its influence in process of regulation sucrose accumulation in stems of RB855453 variety sugarcane under effect the potassium nitrate in compared with ripeners, of class of retainers growth, ethephon and ethyl-trinexapac, for to contribute the understanding of act this chemical compost. The treatments consisted of four ripeners of class of growth retainers, which active ingredient are ethephon, ethyl-trinexapac, potassium nitrate and potassium nitrate + boron and natural ripener as control, in a randomized block design with five replicates. The acid and neutral invertases enzymes levels were affected of form and intensity different due active ingredient used as ripening and weather conditions; however, in general, the acid invertase levels were greatest the neutral invertase whitout to compromise the sucrose accumulation in stems of RB855453 cultivar sugarcane. The Potassium nitrate had effect ripener in sugarcane allowing sucrose accumulation in stems, however the weather conditions affected its agronomical efficiency, therefore act as inducers of the ripening process.

Index terms: *Saccharum officinarum*, ethephon, ethyl-trinexapac, ripeners, potassium nitrate, plant regulators.

(Recebido em 30 de setembro de 2008 e aprovado em 28 de setembro de 2009)

INTRODUÇÃO

Os reguladores vegetais classificados como maturadores referem-se a compostos químicos capazes de modificar a morfologia e fisiologia vegetal, podendo alterar qualitativa e quantitativamente a produção da cana-de-açúcar, sendo utilizados como instrumento auxiliar no planejamento da colheita e no manejo varietal; esses compostos atuam sobre as enzimas (invertases) que

catalisam o acúmulo de sacarose nos colmos (PONTIN, 1995; CASTRO, 1999). Dentre os principais maturadores utilizados no Brasil, destacam-se, como retardantes de crescimento, o etefon e o etil-trinexapac, e, como inibidores do crescimento, o glifosato e o sulfometuron metil.

O etefon ou ácido-2-cloroetilfosfônico é utilizado em produtos com diversas concentrações do i.a., os quais podem apresentar diferenças quanto à manutenção da estabilidade da formulação, de modo que sob pH menor

¹Extraído da dissertação de mestrado apresentado pelo primeiro autor

²Universidade Estadual Paulista/UNESP – Faculdade de Ciências Agrônômicas/FCA – Departamento de Produção Vegetal – Cx. P. 237 – 18610-307 – Botucatu, SP – crusciol@fca.unesp.br

³Agência Paulista de Tecnologia dos Agronegócios/APTA – Regional Centro Oeste – Jaú, SP

⁴Universidade Estadual Paulista/UNESP – Instituto de Biociências/IB – Departamento de Química e Bioquímica – Botucatu, SP

ou igual a 3,5 (ácido) não há liberação do etileno gasoso, mas tal reação ocorre quando em contato com o tecido vegetal (pH próximo da neutralidade) (CASTRO et al., 2001). Nos vegetais o etileno é sintetizado a partir do aminoácido metionina, tendo como intermediários metabólicos a S-adenosil-metionina (SAM) e o aminociclopropano ácido carboxílico (ACC) (CASTRO et al., 2001; RODRIGUES; LEITE, 2004). O etileno induz o aumento nas quantidades de mRNAs, responsáveis por codificar e ativar enzimas pré-formadas como a celulase, hemicelulase e a poligacturonase, que degradam a parede celular modificando a permeabilidade da membrana, promovendo alterações bioquímicas e morfológicas (restringe a síntese de DNA, controle do florescimento e o encurtamento dos entrenós), causando o processo de maturação (CASTRO et al., 2002; LAVANHOLI et al., 2002; RODRIGUES; LEITE, 2004; TAIZ; ZAIGER, 2004).

As giberelinas são terpenóides, cuja substância inicial para a biossíntese é o ácido mevalônico. O principal efeito das giberelinas é sobre a promoção do alongamento e divisão celular, assim, muitas substâncias que retardam o crescimento ou causam nanismo, dentre elas, o etil-trinexapac, agem inibindo a biossíntese de giberelinas, que no caso da cana-de-açúcar ocasiona a maturação (RESENDE et al., 2000; RODRIGUES; LEITE, 2004; TAIZ; ZAIGER, 2004). O etil-trinexapac tem como modo de ação reduzir os níveis endógenos da forma mais ativa do ácido giberélico nos vegetais (GA_1), por comprometer sua biossíntese a partir do precursor GA_{20} (RESENDE et al., 2000; TAIZ; ZAIGER, 2004).

Atualmente, produtos cuja composição química apresentam o nitrato de potássio têm sido sugeridos para cana-de-açúcar, uma vez que atuam como indutores da maturação, associados à vantagem de serem menos agressivos ao ambiente, podendo substituir o uso de herbicidas para tal finalidade, quando houver nas proximidades da cultura da cana-de-açúcar, culturas sensíveis ao modo de ação destes produtos químicos (HARO et al., 2001).

Todavia, estudos com o objetivo de caracterizar o efeito bioquímico/fisiológico, notadamente a atividade das enzimas que regulam o processo de maturação na cana-de-açúcar decorrente da aplicação do nitrato de potássio são escassos, principalmente, na literatura nacional.

O metabolismo de partição e acúmulo da sacarose é vital no ciclo de vida vegetal e sua utilização como fonte de energia e de carbono requer sua hidrólise. As enzimas invertases quebram a sacarose em hexoses, disponibilizando às células carbono e energia para os processos de respiração e síntese de compostos

diferenciados. As invertases podem, ainda, estar envolvidas no transporte de sacarose a longas distâncias por criar o gradiente de concentração de sacarose entre os sítios de carregamento e descarregamento do floema (ESCHRICH, 1980; ROITSCH; GONZÁLEZ, 2004).

As enzimas invertases da cana-de-açúcar são encontradas em diversas isoformas, com diferentes propriedades bioquímicas e localização subcelular, isto é: invertase neutra, invertase ácida vacuolar, invertase ácida de parede celular e apoplasto (TYMOWSKA-LALANNE e KREIS, 1998; ROHWER; BOTHA, 2001).

Nesse contexto, objetivou-se avaliar a atividade das enzimas invertases ácida e neutra e sua influência no processo de regulação do acúmulo de sacarose nos colmos da cana-de-açúcar, cultivar RB855453, sob efeito do nitrato de potássio comparado aos maturadores, da classe dos retardantes do crescimento, etefon e etil-trinexapac, buscando contribuir para o entendimento da ação desse composto químico.

MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido em cana soca (2º corte realizado em 30/04/2003) por dois anos consecutivos (2004 e 2005) na Fazenda São Joaquim, no município de Igarapu do Tietê, Estado de São Paulo (latitude de 22° 38' 45" S, longitude 48° 36' 29" W e altitude de 620 m) pertencente ao GRUPO COSAN – Unidade Barra (Usina da Barra). O clima predominante da região é o Aw (Köppen), com clima seco definido, temperatura média anual de 21,6°C, umidade relativa média de 70%, com extremos de 77% em fevereiro e 59% em agosto, sendo a precipitação pluvial média 1344 mm. Os dados climáticos mensais referentes à precipitação pluvial e às temperaturas máxima, média e mínima registradas durante o período de condução do experimento, coletados na Estação Meteorológica da Fazenda São Joaquim, estão apresentados na Figura 1.

O delineamento experimental foi em blocos casualizados, com cinco repetições. Os tratamentos constituíram-se da aplicação de quatro reguladores vegetais (maturadores) da classe dos retardantes do crescimento, cujos ingredientes ativos são etefon, etil-trinexapac, nitrato de potássio e nitrato de potássio + boro (formulação) e a maturação natural como testemunha. Os produtos comerciais (p.c.) utilizados foram o Ethrel (240 g i.a. L⁻¹), Moddus (250 g i.a. L⁻¹), Krista Kana (i.a. KNO₃) e Krista Kana Plus (i.a. KNO₃ + ácido bórico), respectivamente, adotando-se a dosagem recomendada pelos fabricantes, ou seja, 2 L p.c. ha⁻¹, 0,8 L p.c. ha⁻¹, 3 kg p.c. ha⁻¹ e 3 kg p.c. ha⁻¹, respectivamente, sem a adição de adjuvantes. Cada parcela foi constituída por 8 linhas de 10

m de comprimento, espaçadas de 1,5 m, contudo para as avaliações foram consideradas as 6 linhas centrais, desprezando 1 m nas extremidades, perfazendo uma área útil de 72 m². Utilizou-se a cultivar RB855453, reconhecida por apresentar média produtividade de colmos, elevado teor de sacarose com precocidade de maturação e média exigência em fertilidade de solo.

A aplicação dos tratamentos foi realizada em 29/03/2004 e 29/03/2005 sobre as mesmas parcelas anteriormente caracterizadas, por meio de equipamento costal pressurizado (CO₂) com barra de 6 m de comprimento, em forma de T, contendo seis bicos de pulverização AXI 11002, sendo a pressão de trabalho de 50 PSI para a vazão de 100 L ha⁻¹.

No período experimental, foram estabelecidas 4 épocas de amostragem para as mensurações bioquímicas (0, 30, 60 e 90 dias após aplicação (DAA)). Procedimento semelhante foi adotado na safra 2005 referente à determinação tecnológica, todavia em 2004 essa avaliação foi realizada aos 0, 15, 30, 45, 60, 75 e 90 DAA, totalizando 7 épocas.

Na área útil foi estabelecido 1 m aleatório a cada época de amostragem, sendo os colmos coletados,

submetidos ao desponte na altura da gema apical, à desfolha e encaminhados para o laboratório de Análises Bioquímicas do Departamento de Química e Bioquímica do Instituto de Biociências (IB/UNESP) e para o laboratório de Bebidas do Departamento de Gestão e Tecnologia Agroindustrial da Faculdade de Ciências Agrônomicas (FCA/UNESP), campus de Botucatu, para realização das determinações bioquímicas e tecnológicas, nesse caso, segundo a metodologia do Sistema de Pagamento de Cana pelo Teor de Sacarose (SPCTS), conforme atualizações semestrais do Consecana, quanto às avaliações tecnológicas descritas em Fernandes (2003), em que o parâmetro considerado foi a pol da cana (PCC).

A determinação da atividade das invertases ácida solúvel (SAI) e neutra (NI) foram realizadas após a moagem dos colmos para obtenção do extrato bruto, conforme adaptação às metodologias descritas por Ricardo e Ap Rees (1970), Vieira et al. (1996a) e Uys et al. (2007) foram preparados os extratos específicos das isoenzimas. Alíquotas de 5 mL (obtidas após a filtragem do caldo em baixa temperatura), foram tomadas e acrescidas a 5 mL de tampão mercaptoetanol 1 mM, pH 7,5. Após centrifugação

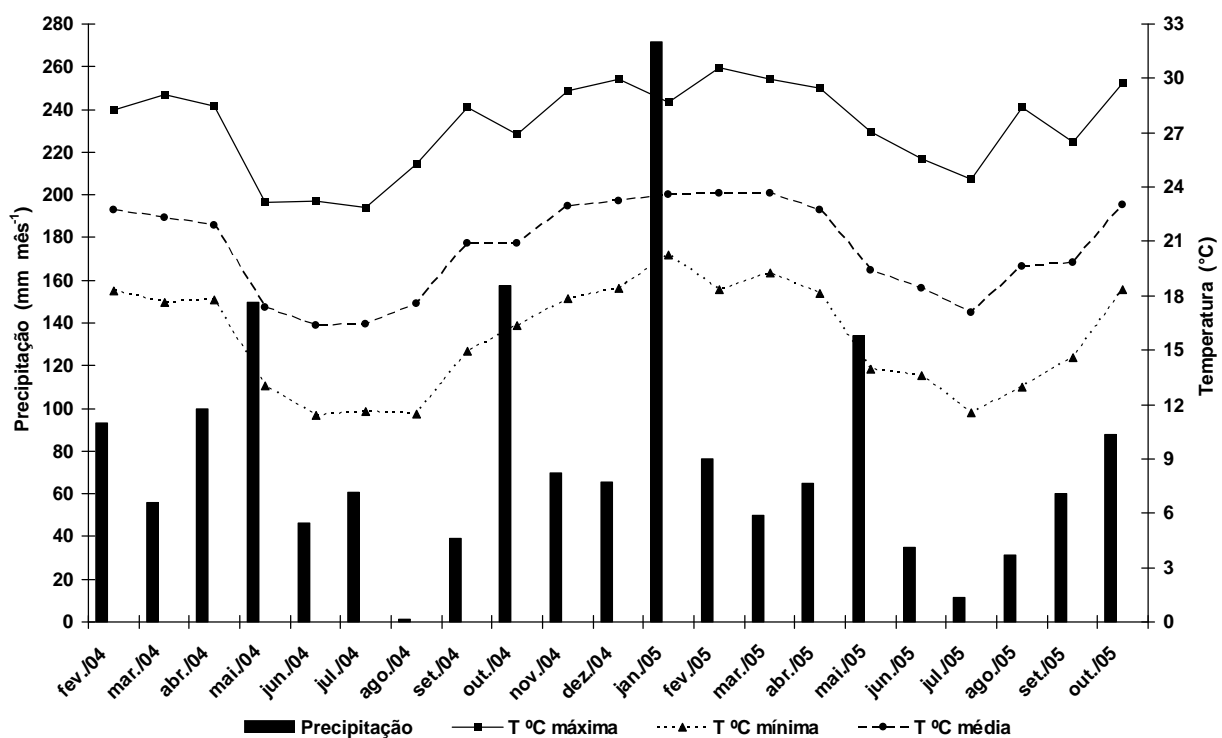


Figura 1 – Precipitação (mm mês⁻¹), temperaturas máxima, média e mínima (°C) registradas durante o período de condução do experimento na Estação Meteorológica da Fazenda São Joaquim na safra 2004 e na safra 2005, Igarauçu do Tietê, SP.

a 10000 rpm, por 30 minutos a 4° C, o sobrenadante foi separado e ao precipitado acrescido mais 5 mL de tampão fosfato de sódio 5 mM, pH 7,0, o qual foi novamente centrifugado a 10000 rpm, por 30 minutos a 4° C. Para reação da NI foram tomados 1,25 mL do extrato, 6,25 mL de tampão fosfato de sódio 50 mM, pH 7,5 e 2,5 mL de sacarose 200 mM. O sistema de reação ocorreu em banho maria (37° C) por 30 minutos. Após resfriamento, acrescentou-se 1 mL do reativo de Somogi e o meio foi levado para banho maria (37° C) por mais 10 minutos. Posteriormente, adicionou-se 1 mL do reativo de Nelson sendo feita a leitura em espectrofotômetro UV/VIS a 530 nm. Para reação da SAI, foram tomados 1,25 mL do extrato, 6,25 mL de tampão acetato de sódio 50 mM, pH 4,5 e 2,5 mL de sacarose 200 mM. O sistema de reação ocorreu em banho maria (37° C) por 30 minutos. Após resfriamento, acrescentou-se 1 mL do reativo de Somogi e o novamente incubado em banho maria (37° C) por mais 10 minutos. Posteriormente, adicionou-se 1 mL do reativo de Nelson, sendo feita a leitura em espectrofotômetro UV/VIS a 530 nm.

Os resultados foram submetidos à análise de variância e à análise de regressão, tendo-se adotado, como critério para a escolha do modelo, a magnitude dos coeficientes de regressão significativos a 1 % e 5 % de probabilidade pelo teste t.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Na safra 2004, a disponibilidade hídrica, de março a julho, o declínio da temperatura, de maio a agosto, favoreceram o desenvolvimento vegetativo da cana-de-açúcar (Figura 1). Na safra 2005, o processo de maturação natural foi favorecido pela menor precipitação pluvial no intervalo de maio a julho, com pequenas diferenças em relação à safra anterior, quanto à disponibilidade térmica referente à média mensal (Figura 1). A cana-de-açúcar tem crescimento vegetativo ótimo com temperatura oscilando entre 28 e 34° C, enquanto para a ocorrência do processo de maturação natural, a planta é exigente em temperatura baixa (média mensal igual ou inferior a 21° C), para que haja repouso fisiológico e maior acúmulo de sacarose nos colmos, principalmente em regiões onde não há período de seca definido (CASTRO; KLUGE, 2001; ANDRADE, 2006).

De modo geral, a atividade da SAI foi superior à NI e, sobretudo, a atividade foi influenciada com características distintas para cada tratamento (Figura 2), permitindo inferir que, provavelmente, as condições climáticas favoráveis ao desenvolvimento vegetativo da planta em 2004 (Figura 1), acarretaram na necessidade de açúcares (glicose e frutose) para a manutenção do metabolismo.

Os resultados estão de acordo com Vieira et al. (1996b), os quais encontraram nos colmos da cana-de-açúcar cultivar CB41-76 níveis elevados da SAI em relação à NI, sugerindo a atuação dessa enzima na regulação do crescimento de tecidos imaturos. Por outro lado, pesquisas determinaram elevados níveis da NI em relação à SAI em colmos de diferentes cultivares de cana-de-açúcar, além da tendência de declínio com o desenvolvimento fisiológico vegetal e, tal relação pode estar estreitamente ligada à capacidade de acumular sacarose (HATCH; GLASZIOU, 1963; RICARDO; SOVIA, 1974; VIEIRA et al., 1996a).

Em 2004, o comportamento enzimático da SAI e NI ajustaram-se a modelo linear e quadrático, respectivamente, para o tratamento com KNO₃ + Boro (Figura 2A e 2C), enquanto para o tratamento KNO₃ houve ajuste quadrático e linear para a SAI e NI, respectivamente (Figura 2A e 2C). Nessa safra as plantas tratadas com Etil-trinexapac e Etefon apresentaram aumento quadrático e linear nos níveis da SAI e da NI, respectivamente (Figura 2A e 2C), enquanto na maturação natural (testemunha) a atividade da SAI revelou resposta expressa por modelo quadrático (Figura 2A).

A máxima atividade da SAI, na safra 2004, ocorreu aos 75 e 87 DAA para os tratamentos KNO₃ e testemunha, sendo os valores calculados de 198,90 e 221,12 μg de glicose 100 g⁻¹ de matéria fresca, respectivamente (Figura 2A). O tratamento Etil-trinexapac, aos 12 DAA, propiciou a menor atividade desta enzima cujo valor calculado foi de 119,61 μg de glicose 100 g⁻¹ de matéria fresca (Figura 2A), sendo constatado para a enzima NI padrão de comportamento semelhante para o tratamento KNO₃ + Boro aos 21 DAA e valor de 72,49 μg de glicose 100 g⁻¹ de matéria fresca (Figura 2C).

De acordo com Resende et al. (2000), o Etil-trinexapac reduz os níveis endógenos da forma ativa da giberelina ácida, GA₁, por suprimir sua biossíntese à GA₂₀, sendo que as giberelinas ácidas têm importante função regulatória na atividade das invertases (TYMOWSKA-LALANNE; KREIS, 1998), envolvidas principalmente com a taxa de alongação dos colmos.

De modo geral, os tratamentos pouco influenciaram de forma significativa o padrão de comportamento enzimático da SAI e NI na safra 2005 (Figuras 2B e 2D). Para a SAI foi caracterizado ajuste quadrático e linear decrescente para os tratamentos KNO₃ + Boro e Etefon respectivamente (Figura 2B), sendo determinada mínima atividade aos 45 DAA para o tratamento KNO₃ + Boro (163,36 μg de glicose 100 g⁻¹ de matéria fresca). Quanto à atividade da NI, os tratamentos Etil-trinexapac e KNO₃ apresentaram ajuste linear negativo (Figura 2D), enquanto

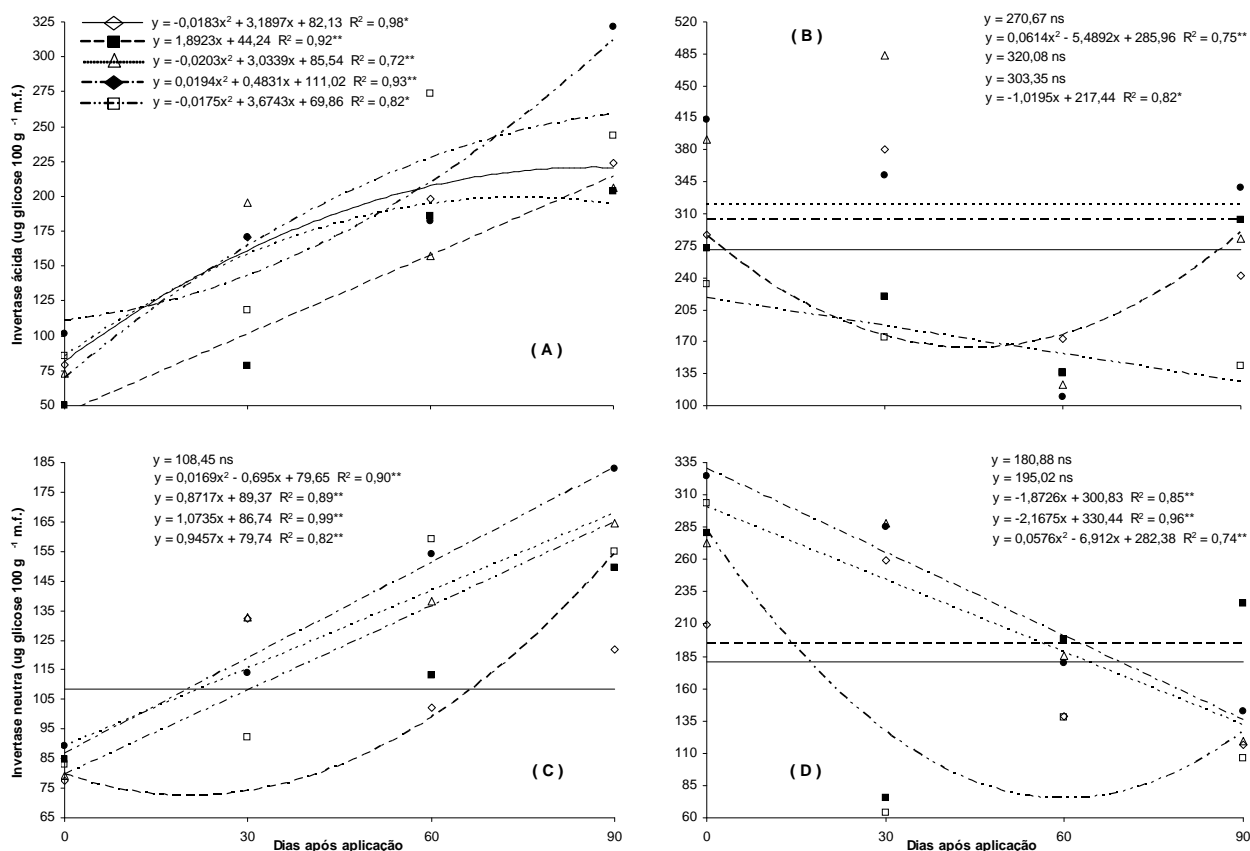


Figura 2 – Invertases ácida e neutra ($\mu\text{g glicose } 100 \text{ g}^{-1}$ matéria fresca) em função da aplicação dos tratamentos testemunha (—◇—), KNO_3 + Boro (—■—), KNO_3 (—△—), Etil-trinexapac (—◆—) e Etefon (—□—) na cultivar de cana-de-açúcar RB855453, Igarapu do Tietê, SP, na safra 2004 (A, C) e na safra 2005 (B, D). ns Não significativo. * e **Significativo pelo teste de DMS, a 5 e 1% de probabilidade, respectivamente.

o tratamento Etefon revelou ajuste quadrático (Figura 2D) induzindo aos 60 DAA ($75,02 \mu\text{g}$ de glicose 100 g^{-1} de matéria fresca) a menor atividade enzimática.

As flutuações nos teores de açúcar durante o crescimento vegetal, conforme Lingle (1999), é consequência do nível da enzima SAI, tendo em vista que a SAI apresenta relação estreita e inversa com o conteúdo de sacarose e açúcares totais. Outras pesquisas enfatizaram redução na atividade desta enzima sob condições de baixas temperaturas e com a ocorrência do processo de maturação da cana-de-açúcar, correlacionando-a com o aumento na concentração de sacarose (ZHU et al., 1997; ECHEVERRIA, 1998; TERAUCHI et al., 2000). Todavia, Rose e Botha (2000) demonstraram correlação significativa entre o teor de sacarose e o nível de NI.

Na Figura 3, evidencia-se que, de forma geral, os tratamentos envolvendo maturadores favoreceram o

acúmulo significativo de sacarose nos colmos da cana-de-açúcar RB855453 em relação à maturação natural (testemunha), com exceção do Nitrato de potássio na safra 2004 (Figura 3A), porém com intensidades distintas para cada tratamento. Com relação ao Nitrato de potássio, tal resultado pode ser explicado pelas condições climáticas favoráveis ao desenvolvimento vegetativo das plantas (Figura 1), comprometendo seu efeito como indutor da maturação, uma vez que desencadeia a biossíntese de etileno pelo vegetal. A biossíntese de etileno é aumentada sob condições adversas, dentre elas, danos químicos e deficiência hídrica (RODRIGUES; LEITE, 2004; TAIZ; ZAIGER, 2004).

Por meio da Figura 3A, observou-se incremento no teor de sacarose dos colmos com o transcorrer das épocas de amostragem na safra 2004, sendo determinado ajuste linear para os tratamentos Etefon, KNO_3 , KNO_3 + Boro e

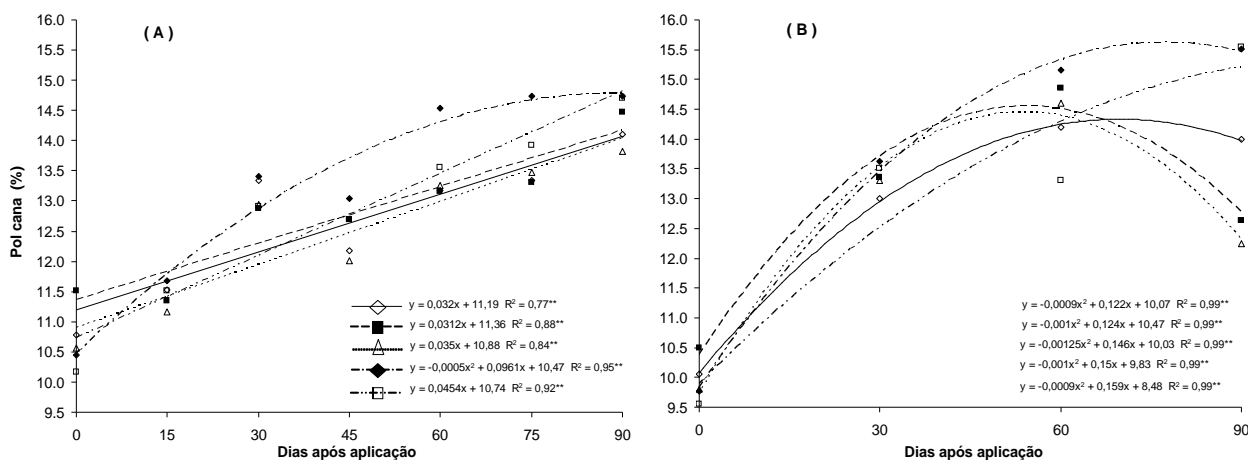


Figura 3 – Pol cana (%) em função da aplicação dos tratamentos testemunha (—◇—), KNO_3 + Boro (—■—), Etil-trinexapac (—△—), Etefon (—◆—) e na cultivar de cana-de-açúcar RB855453, Igarapu do Tietê, SP, na safra 2004 (A) e na safra 2005 (B). nsNão significativo. * e **Significativo pelo teste de DMS, a 5 e 1% de probabilidade, respectivamente.

testemunha, enquanto o tratamento Etil-trinexapac ajustou-se a modelo quadrático, sendo calculado através das equações a pol da cana aos 90 DAA, cujos teores foram de 14,80 %, 14,20 %, 14,00 %, 14,10 %, e 15,10 %, respectivamente. Na safra 2005, foi constatado padrão de comportamento semelhante para esta variável, sendo os tratamentos ajustados a modelos quadráticos positivos (Figura 3B), determinando-se o máximo acúmulo de sacarose aos 68, 62, 58, 75 e 88 DAA em função da aplicação dos tratamentos testemunha (PCC = 14,20 %), KNO_3 + Boro (PCC = 14,30 %), KNO_3 (PCC = 14,29 %), Etil-trinexapac (PCC = 15,50 %) e Etefon (PCC = 15,40 %), respectivamente (Figura 3B).

Pelas Figuras 2 e 3, pode-se inferir que, provavelmente, o acúmulo de sacarose nos colmos na safra 2004 tenha relação com os crescentes níveis enzimáticos da NI, embora tenham sido determinados níveis superiores da SAI em relação à NI, possivelmente decorrentes das condições ambientais propícias à continuidade do desenvolvimento vegetativo da planta (Figura 1). Na safra subsequente, o acúmulo de sacarose pode ser atribuído, provavelmente, à redução na atividade da SAI, embora tenham sido determinados níveis decrescentes, também, da NI. Esses resultados concordam parcialmente com Hawker (1985), o qual concluiu que cultivar de cana-de-açúcar que retêm a SAI como principal forma de invertase, não armazenam elevados níveis de sacarose.

Diversos resultados de pesquisas têm enfatizado a correlação inversa entre o nível de atividade da SAI e o conteúdo de sacarose em colmos de cana-de-açúcar

(HAWKER, 1985; ZHU et al., 1997; LINGLE, 1999; TERAUCHI et al., 2000; GUIMARÃES et al., 2005). Por outro lado, há relatos na literatura enfatizando que elevados níveis da NI em relação a SAI pode refletir na capacidade efetiva de armazenamento de sacarose (HATCH; GLASZIOU, 1963; RICARDO; SOVIA, 1974; ROSE; BOTHA, 2000).

CONCLUSÕES

Os níveis enzimáticos das invertases ácida e neutra foram afetados de forma e intensidade distintas em função do princípio ativo utilizado como maturador e das condições climáticas; contudo, de forma geral, os níveis da invertase ácida manifestaram-se superiores aos da invertase neutra sem comprometer o acúmulo de sacarose nos colmos da cana-de-açúcar cultivar RB855453.

O nitrato de potássio apresentou efeito maturador na cultura da cana-de-açúcar, possibilitando o acúmulo de sacarose nos colmos, contudo as condições climáticas afetaram sua eficiência agrônômica, tendo em vista que atua como indutor do processo de maturação.

AGRADECIMENTOS

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (Fapesp), pela concessão de bolsa de estudo a Glauber Henrique Pereira Leite. Ao CNPq pela bolsa de produtividade em pesquisa a Carlos Alexandre Costa Crusciol. Ao Grupo COSAN – Unidade Barra (Usina da Barra), pela permissão de realização do experimento em sua área experimental.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDRADE, L.A. de B. Cultura da cana-de-açúcar. In: CARDOSO, M. das G. (Ed.). **Produção de aguardente de cana-de-açúcar**. 2.ed. rev. e ampl. Lavras: UFLA, 2006. cap.1, p.25-67.
- CASTRO, P.R.C. Maturadores químicos em cana-de-açúcar. **Saccharum**, v.1, p.12-16, 1999.
- CASTRO, P.R.C.; KLUGE, A. **Ecofisiologia de culturas extrativas**: cana-de-açúcar, seringueira; coqueiro; dendezeiro e oliveira. Cosmópolis: Stoller do Brasil, 2001. 138p.
- CASTRO, P.R.C. et al. Efeito do Etefon na maturação e produtividade da cana-de-açúcar. **Revista de Agricultura**, Piracicaba, v.76, n.2, p.277-290, 2001.
- CASTRO, P.R.C. et al. Ação comparada de Ethrel, Fuzilade e Glifosato, em duas épocas de aplicação, na maturação e produtividade da cana-de-açúcar, cultivar SP 70-1143. **Revista de Agricultura**, Piracicaba, v.77, n.1, p.23-38, 2002.
- ECHEVERRIA, E. acid invertase (sucrose hydrolysis) is not required for sucrose mobilization from the vacuole. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v.104, p.17-21, 1998.
- ESCHRICH, W. Free space invertase, its possible role in phloem unloading. **Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft**, n.93, p.363-378, 1980.
- FERNANDES, A.C. **Cálculos na agroindústria da cana-de-açúcar**. Piracicaba: STAB, 2003. 240p.
- GUIMARÃES, E.R. et al. Sugarcane growth, sucrose accumulation and invertase activities under trinexapac-ethyl treatment. **Científica**, São Paulo, v.33, n.1, p.20-26, 2005.
- HARO, M. et al. Aplicación de madurantes en canteros con riesgo por cultivos colindantes. **Sugar Journal**, v.64, n.5, p.12-21, 2001.
- HATCH, M.D.; GLASZIOU, K.T. Sugar accumulation cycle in sugarcane: II., relationship of invertase activity to sugar content and growth rate in storage tissue of plant grown in controlled environments. **Plant Physiology**, Bethesda, v.38, p.344-348, 1963.
- HAWKER, J.S. Sucrose. In: DEY, P.M.; DIXEN, R.A. (Eds.). **Biochemistry of storage carbohydrates in green plants**. London: Academic, 1985. p.1-48.
- LAVANHOLI, M.G.D.P. et al. Aplicação de Etefon e imazapyr em cana-de-açúcar em diferentes épocas e sua influência no florescimento, acidez do caldo e teores de açúcares nos colmos: Cultivar SP70-1143. **STAB**, Piracicaba, v.20, n.5, p.42-45, 2002.
- LINGLE, S.E. Sugar metabolism during growth and development in sugarcane internodes. **Crop Science**, Madison, v.39, p.480-486, 1999.
- PONTIN, J.C. Avaliação de maturadores vegetais na cana-de-açúcar. **Álcool e Açúcar**, Piracicaba, v.77, p.16-18, 1995.
- RESENDE, P.A.P.; SOARES, J.E.; HUDTEZ, M. Moddus®, a plant growth regulator and management tool for sugarcane production in Brazil. **International Sugar Journal**, v.102, p.5-9, 2000.
- ROSE, S.; BOTHA, F.C. Distribution patterns of neutral invertase and sugar content in sugarcane internodal tissues. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.38, p.819-824, 2000.
- RICARDO, C.P.P.; AP REES, T. Invertase activity during the development of carrot roots. **Phytochemistry**, Saint Paul, v.9, p.239-247, 1970.
- RICARDO, C.P.P.; SOVIA, D. Development of tuberous roots and sugar accumulation as related to invertase activity and mineral nutrition. **Planta**, Berlin, v.118, p.43-55, 1974.
- RODRIGUES, T.J.D.; LEITE, I.C. **Fisiologia vegetal: hormônios das plantas**. Jaboticabal: Funep, 2004. 78p.
- ROHWER, J.M.; BOTHA, F.C. Analysis of sucrose accumulation in the sugarcane culm on the basis of *in vitro* kinetic data. **Biochemistry Journal**, New York, v.358, p.437-445, 2001.
- ROITSCH, T.; GONZÁLEZ, M.C. Function and regulation of plant invertases: sweet sensations. **Trends in Plant Science**, v.9, n.12, 2004.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. Porto Alegre: Artmed, 2004. 672p.

TERAUCHI, T. et al. Activity of sucrose phosphate synthase in relation to sucrose concentration in sugarcane internodes. **Japan Journal Tropical Agriculture**, Tokyo, v.44, n.3, p.141-151, 2000.

TYMOWSKA-LALANE, Z.; KREIS, M. The plant invertases: physiology, biochemistry and molecular biology. **Advance Botanical Reserch**, Chicago, v.28, p.71-117, 1998.

UYS, L. et al. Kinet model of sucrose accumulation in maturing sugarcane culm tissue. **Phytochemistry**, Saint Paul, v.68, p.2375-2392, 2007.

VIEIRA, I.M.S. et al. Níveis de açúcares e atividade de invertases em cana-de-açúcar (*Saccharum officinalis* spp.): I., cultivares NA56-79 e CB41-76. **Revista de Agricultura**, Piracicaba, v.71, n.1, p.67-92, 1996a.

VIEIRA, I.M.S. et al. Níveis de açúcares e atividade de invertases em cana-de-açúcar (*Saccharum* spp.): II., cultivares SP70-1143 e SP71-799. **Revista de Agricultura**, Piracicaba, v.71, n.2, p.197-224, 1996b.

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**, Bethesda, v.115, p.609-616, 1997.