

**EFICIÊNCIA DA CONVERSÃO DE ENERGIA LUMINOSA EM FITO-ENERGIA
NO DESENVOLVIMENTO INICIAL DA CANA-DE-AÇÚCAR SOB DEFICIT
HÍDRICO**

ALEXANDRIUS DE MORAES BARBOSA

**EFICIÊNCIA DA CONVERSÃO DE ENERGIA LUMINOSA EM FITO-ENERGIA
NO DESENVOLVIMENTO INICIAL DA CANA-DE-AÇÚCAR SOB DEFICIT
HÍDRICO**

ALEXANDRIUS DE MORAES BARBOSA

Dissertação de Mestrado apresentada a Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação, Universidade do Oeste Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Agronomia - Área de Concentração: Produção Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. Gustavo Maia Souza

571.2
B223e

Barbosa, Alexandrius de Moraes.

Eficiência da conversão de energia luminosa em fito-energia no desenvolvimento inicial da cana-de-açúcar sob deficit hídrico / Alexandrius de Moraes Barbosa. – Presidente Prudente, 2012.
(58)f.: il.

Dissertação (Mestrado em Agronomia) -
Universidade do Oeste Paulista – Unoeste,
Presidente Prudente, SP, 2012.

Bibliografia.

Orientador: Gustavo Maia Souza

1. Fotossíntese. 2. Fisiologia Vegetal. 3.
Bioenergia. I. Título.

ALEXANDRIUS DE MORAES BARBOSA

**EFICIÊNCIA DA CONVERSÃO DE ENERGIA LUMINOSA EM FITO-ENERGIA
NO DESENVOLVIMENTO INICIAL DA CANA-DE-AÇÚCAR SOB DEFICIT
HÍDRICO**

Dissertação de Mestrado apresentada a Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação, Universidade do Oeste Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Agronomia - Área de Concentração: Produção Vegetal

Presidente Prudente, 04 de Dezembro de 2012

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Gustavo Maia Souza
Universidade do Oeste Paulista – Unoeste
Presidente Prudente-SP

Prof. Dr. Tadeu Alcides Marques
Universidade do Oeste Paulista – Unoeste
Presidente Prudente-SP

Prof. Dr. Marcelo de Almeida Silva
Faculdade de Ciências Agronômicas - Unesp
Botucatu-SP

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho a Deus.
Dedico este trabalho a minha mãe (in memoriam).
Dedico este trabalho a minha família.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, pela proteção e por me amar.

Agradeço à minha família, pelo apoio, por sempre ter acreditado em mim, e que nos momentos mais difíceis de minha vida, esteve ao meu lado.

Agradeço aos meus amigos, que são tantos, amigos que se tornaram irmãos, amigos que se tornaram anjos, amigos que são família.

Agradeço ao Prof. Orientador Gustavo Maia Souza que confiou em mim para desenvolver este projeto e que me deu todo suporte para fazê-lo da melhor maneira.

Agradeço ao grupo ECOLAB, onde formamos mais que um grupo de estudos e sim, um grupo de amigos, agradeço pela ajuda, pelos momentos e pelas risadas.

*“Nunca é tarde para começar.
Nunca é tempo de desanimar.
Na vida nunca é tarde para ser feliz fazendo felizes os outros.
És tu quem decide de tua felicidade.
Se tu não agires, ninguém agirá por ti.
Não importa o que tu foste, importa o que decides e procuras ser.
Não percas tempo, enquanto é tempo.*

São Francisco de Assis

RESUMO

Eficiência da conversão de energia luminosa em fito-energia no desenvolvimento inicial da cana-de-açúcar sob deficit hídrico

A produção mundial de energia precisa aumentar (duplicar) até 2050 para atender a demanda do crescimento populacional e do desenvolvimento econômico. Será necessário aumentar a eficiência da cultura de produzir fito-energia quando se têm condições ambientais ótimas para o seu desenvolvimento, ou seja, aumentar a eficiência de conversão de energia solar em fito-energia. Nesse contexto o objetivo deste trabalho foi avaliar a eficiência da conversão de energia solar em fito-energia na cultura da cana-de-açúcar submetida ao deficit hídrico, analisando quais fatores fisiológicos (estomáticos, fotoquímicos ou bioquímicos) contribuem para a redução deste processo. O experimento foi conduzido em Presidente Prudente na UNOESTE durante o período de Dezembro/2010 a Setembro/2011 em câmara climatizada tipo fitotron, com controle constante de temperatura, fotoperíodo e irradiação. O delineamento experimental adotado foi o inteiramente casualizado (DIC), estudando-se o desenvolvimento da cana-de-açúcar em dois regimes hídricos: 100% da capacidade de campo (controle); e 20% da capacidade de campo (“deficit hídrico”), tendo para cada tratamento oito repetições. Para algumas análises utilizou-se delineamento em parcelas subdivididas (PSD), tendo como subparcelas os estágios da folha da cana-de-açúcar jovem (-1), adulta (+1) e senescente. O experimento foi conduzido durante 150 dias e nesse período foram avaliados: parâmetros fisiológicos, parâmetros biométricos, balanço de carbono e de energia diário, acúmulo de energia e a eficiência da conversão de energia solar em fito-energia. Os dados foram submetidos à ANAVA e ao teste de média de Tukey ($p < 0,05$). A folha jovem foi mais sensível ao deficit hídrico e a folha adulta apresentou o maior potencial fotossintético. A limitação da fotossíntese na cultura da cana-de-açúcar sob deficit hídrico foi principalmente de origem bioquímica (carboxilação das enzimas Rubisco e da PEP-Case). O deficit hídrico causou redução de 72% na biomassa final e conseqüentemente no acúmulo de fito-energia. A eficiência de conversão de energia foi afetada pelo deficit hídrico, onde a eficiência de conversão foi de 1,52% e 1,37% nas plantas controle e sob deficit hídrico respectivamente.

Palavras-chave: Fotossíntese. Fisiologia Vegetal. Bioenergia. *Saccharum spp.*

ABSTRACT

Efficiency of conversion of light energy into phyto-energy in the initial development of sugarcane under water deficit

The world's energy production needs to increase by 2050 to meet demand from population growth and economic development. It will be necessary to increase the efficiency of crop produce phyto-energy when environmental conditions are optimal for their development, ie, increase the conversion efficiency of solar energy in plant. In this context, the objective of this study was to evaluate the efficiency of conversion of solar into phyto-energy in culture of sugarcane subjected to water deficit, analyzing the contribution of physiological factors (stomatal, photochemical or biochemical) for the reduction of this process. The experiment was conducted in Presidente Prudente in UNOESTE during December/2010 to September/2011 in an incubator type phytotron, with constant control of temperature, photoperiod and irradiation. The experimental design was completely randomized (CRD), studying the development of sugarcane in two water regimes: 100% of field capacity (control), and 20% of field capacity (water deficit) with eight replicates for each treatment. For some analyzes, we used a split-plot design (PSD), whose subplots stages of leaf sugarcane young (-1), adult (+1) and senescent. The experiment lasted 150 days and during this period were evaluated physiological parameters, biometric parameters, carbon balance and daily energy, stored energy and the conversion efficiency of solar in phyto-energy. Data were submitted to ANOVA and Tukey mean test ($p < 0.05$). The young leaf was more sensitive to water deficit and adult leaf had the highest photosynthetic potential. The limitation of photosynthesis in the culture of sugarcane under water deficit was mainly of biochemistry (carboxylation enzyme Rubisco and PEP-Case). Water deficits caused 72% reduction in final biomass and hence the accumulation of phyto-energy. The efficiency of conversion was affected by water deficit, where the conversion efficiency was 1.52% and 1.37% in control plants under water deficit and respectively.

Keywords: Photosynthesis. Plant Physiology. Bioenergy. *Saccharum spp.*

LISTA DE SIGLAS

| | |
|-----------------------|--|
| <i>CRA</i> | Conteúdo relativo de água |
| <i>E.M.</i> | Extravasamento de membrana |
| <i>Fv/Fm</i> | Fluorescência da clorofila- <i>a</i> |
| <i>Amax</i> | Assimilação máxima de CO ₂ (<i>Amax</i> , μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹) |
| <i>PC</i> | Ponto de compensação da fotossíntese ao CO ₂ (<i>PC</i> , μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹) |
| <i>Psat</i> | Ponto de saturação da fotossíntese ao CO ₂ (<i>Psat</i> , μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹) |
| <i>Vcmax</i> | Taxa máxima de carboxilação da Rubisco (<i>Vcmax</i> , μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹) |
| <i>Vpmax</i> | Taxa máxima de carboxilação da PEP-Case (<i>Vpmax</i> , μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹) |
| <i>FR</i> | Fotorespiração (<i>FR</i> , μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹) |
| <i>Gs</i> | Condutância estomática (<i>Gs</i> , mmol de H ₂ O m ⁻² s ⁻¹) |
| <i>Ci</i> | Concentração intercelular de CO ₂ (<i>Ci</i> , ppm) |
| <i>E</i> | Transpiração (<i>E</i> , mmol de H ₂ O m ⁻² s ⁻¹) |
| <i>EUA</i> | Eficiência do uso da água (<i>EUA</i>) |
| <i>Ls</i> | Limitação estomática relativa da fotossíntese (<i>Ls</i>) |
| <i>Pn_B</i> | Fotossíntese bruta (mol CO ₂ dia ⁻¹) |
| <i>A_{LD}</i> | Assimilação líquida diária (mol CO ₂ dia ⁻¹) |
| <i>Rd</i> | Respiração (mol CO ₂ dia ⁻¹) |
| <i>EC</i> | Eficiência de conversão (%) |
| <i>MJ</i> | Mega joule |

LISTA DE TABELAS

| | | |
|-------------|--|----|
| TABELA 1 - | Valores da eficiência de conversão de energia em fito-energia | 22 |
| TABELA 2 - | Delineamento experimental utilizado em função das análises realizadas durante o experimento. | 23 |
| TABELA 3 - | Umidade média do solo durante o período do experimento. | 25 |
| TABELA 4 - | Cronograma do experimento. | 33 |
| TABELA 5 - | Valores médios do conteúdo relativo de água (CRA), extravasamento de membranas (E.M.) e fluorescência da clorofila <i>a</i> (Fv/Fm) em três estágios da folha da cana-de-açúcar. | 34 |
| TABELA 6 - | Parâmetros fisiológicos de três estágios da folha da cana-de-açúcar em função de dois regimes de irrigação (100 e 20% da CC). | 36 |
| TABELA 7 - | Parâmetros biométricos da cana-de-açúcar ao final do experimento | 39 |
| TABELA 8 - | Quantidade de energia (MJ/Kg ⁻¹) presente em diferentes tecidos da cana-de-açúcar | 41 |
| TABELA 9 - | Energia acumulada (MJ) em diferentes tecidos da cana-de-açúcar. | 41 |
| TABELA 10 - | Eficiência de conversão de energia (%). | 44 |

LISTA DE FIGURAS

| | | |
|-------------|--|----|
| FIGURA 1 - | Esquema do ciclo fotossintético C4. | 16 |
| FIGURA 2 - | Desenho esquemático da carboxilação e descarboxilação do CO ₂ na fotossíntese C4 (Fonte: Netto, D. V.). | 19 |
| FIGURA 3 - | Desenho esquemático de um corte transversal de uma folha de uma planta C3 e C4 e suas particularidades (Fonte: Loureiro, M. E.; Martinez, C.) | 19 |
| FIGURA 4 - | Altura e diâmetro das plantas de cana-de-açúcar em função do período de desenvolvimento. | 31 |
| FIGURA 5 - | Área foliar das plantas de cana-de-açúcar em função do período de desenvolvimento. | 32 |
| FIGURA 6 - | Fluorescência por imagem da folha da cana-de-açúcar em três estágios. (fluorescência emitida 20 segundos após a folha receber o fluxo de luz). | 35 |
| FIGURA 7 - | Balço de CO ₂ diário na cultura da cana-de-açúcar em três estágios de desenvolvimento da folha. (Fotossíntese bruta, Pn_B = Assimilação líquida diária + respiração diária). As porcentagens de Assimilação líquida diária (A_{LD}) e respiração (R_d) em relação a Pn_B estão expressas dentro de cada coluna. | 40 |
| FIGURA 8 - | Partição de energia acumulada (% MJ ⁻¹) na cana-de-açúcar 150 DAP. | 42 |
| FIGURA 9 - | Energia acumulada (MJ ⁻¹) na cana-de-açúcar 150 DAP em função da assimilação líquida de CO ₂ diária. | 43 |
| FIGURA 10 - | Energia acumulada (MJ ⁻¹) na cana-de-açúcar 150 DAP em função da assimilação máxima de CO ₂ , A_{max} . | 44 |

SUMÁRIO

| | |
|--|----|
| 1 INTRODUÇÃO | 14 |
| 2 REVISÃO DE LITERATURA | 16 |
| 2.1 A Cana-de-açúcar | 16 |
| 2.2 Deficiência Hídrica na Cultura da Cana-de-açúcar | 18 |
| 2.3 Conversão de Energia Luminosa em Fito-energia | 21 |
| 3 MATERIAL E MÉTODOS | 23 |
| 3.1 Preparo dos Vasos e do Solo | 24 |
| 3.2 Preparo das Mudanças | 24 |
| 3.3 Condução do Experimento | 25 |
| 3.4 Parâmetros Avaliados | 25 |
| 3.4.1 Conteúdo relativo de água (<i>CRA</i>) | 26 |
| 3.4.2 Extravasamento de membrana (<i>EM</i>) | 26 |
| 3.4.3 Fluorescência da clorofila <i>a</i> | 27 |
| 3.4.4 Potencial fotossintético | 27 |
| 3.4.5 Balanço de CO ₂ diário | 28 |
| 3.4.6 Balanço de energia | 29 |
| 3.4.7 Parâmetros biométricos da cana-de-açúcar | 29 |
| 3.4.8 Acúmulo de energia nas plantas | 30 |
| 3.4.9 Eficiência de conversão de energia | 30 |
| 3.4.10 Cronograma do experimento | 33 |
| 3.4.11 Análise estatística | 33 |
| 4 RESULTADOS | 34 |
| 4.1 Parâmetros Fisiológicos | 34 |
| 4.2 Parâmetros Biométricos | 38 |
| 4.3 Balanço de Carbono e de Energia | 39 |
| 4.4 Acúmulo de Energia nas Plantas | 41 |
| 4.5 Eficiência de Conversão de Energia | 44 |
| 5 DISCUSSÃO | 45 |
| 5.1 Parâmetros Fisiológicos | 45 |
| 5.2 Parâmetros Biométricos | 48 |
| 5.3 Balanço de Carbono e de Energia | 48 |
| 5.4 Acúmulo de Energia nas Plantas | 50 |
| 5.5 Eficiência de Conversão de Energia | 50 |
| 5.6 Discussão Final | 51 |
| 6 CONCLUSÕES | 53 |
| REFERÊNCIAS | 54 |

1 INTRODUÇÃO

O crescimento da população humana, o desenvolvimento econômico e a previsão da redução dos recursos da Terra fazem com que o aumento da produtividade agrícola seja fundamental para atender a demanda da produção mundial de alimentos e de energia (MURCHIE; PINTO; HORTON, 2008; ZHU; LONG; ORT, 2008; KRAMER; EVANS, 2011). Um fator importante que limitará este aumento na produção de energia e alimentos será a capacidade da cultura produzir biomassa suficiente durante períodos de crescimento favoráveis, ou seja, aumentar a eficiência de conversão de energia solar em biomassa ((MURCHIE; PINTO; HORTON, 2008; ZHU; LONG; ORT, 2008).

Entretanto algumas questões básicas como o quanto uma planta efetivamente cresce por unidade de energia solar incidente e qual a eficiência desse processo de conversão (LOOMIS; WILLIAMS, 1963; MONTEITH, 1972; KSENZHEK; VOLKOV, 1998; ZHU; LONG; ORT, 2008), ainda precisam de respostas consistentes, (AMTHOR, 2010).

Segundo Ksenzhek e Volkov (1998), pode-se encontrar valores muito diferentes da eficiência de conversão de energia por plantas, onde os mesmos valores podem variar de 0,1 a 10% de eficiência. Porém, esses valores podem variar em função do método de avaliação e da espécie avaliada.

Sabe-se que espécies C4 são mais eficientes no processo de conversão de energia solar em fito-energia (ZHU; LONG; ORT, 2008; AMTHOR, 2010;). A cana-de-açúcar por ser uma espécie C4 de rápido crescimento, e por seu cultivo ter a finalidade de produção de bioenergia é a cultura mais promissora como fonte de matéria prima para produção de energia renovável (WACLAWOVSKY et al., 2010).

Dentre vários fatores que afetam a conversão de energia solar em fito-energia na cultura da cana-de-açúcar, destaca-se a restrição hídrica. A água é um dos fatores mais importantes para a produção vegetal pois desempenha papéis importantes em qualquer fase de desenvolvimento da cultura, estando envolvida diretamente nos processos metabólicos vitais, como a fotossíntese e a respiração (REDDY; CHAITANYA; VIVEKANANDAN, 2004).

Quando uma cultura é submetida ao estresse hídrico, vários fatores fisiológicos podem contribuir para a redução da eficiência de conversão de energia

solar em fito-energia, dentre eles, fatores estomáticos, fotoquímicos e, principalmente, bioquímicos.

Poucas pesquisas sobre as respostas fisiológicas da cultura da cana-de-açúcar sob restrição hídrica tem sido desenvolvidas, entretanto, sabe-se que plantas C_4 têm relativamente pequena condutância estomática (G_s), o que diminui a perda de água, mantendo as altas taxas de fotossíntese (CORNIC, 1994; LAWLOR; 2002). Gannhoun et al. (2003) relataram que a eficiência fotoquímica em gramíneas C_4 é pouco afetada pelo estresse hídrico. Sendo assim, a inibição da fotossíntese em condições de restrição hídrica pode ter como principal fator a limitação bioquímica.

Nesse contexto o objetivo deste trabalho foi avaliar a eficiência da conversão de energia solar em fito-energia na cultura da cana-de-açúcar submetida ao deficit hídrico, analisando quais fatores fisiológicos (estomáticos, fotoquímicos ou bioquímicos) contribuem para a redução deste processo.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 A Cana-de-açúcar

A cana-de-açúcar (*Saccharum spp.*) pertence à família das poaceas sendo uma espécie de metabolismo fotossintético C4 do tipo NADP-ME (Figura 1), sendo assim, apresentando maior taxa fotossintética e de eficiência na utilização da água e resgate de CO₂ da atmosfera. A cana-de-açúcar é adaptada às condições de alta intensidade luminosa, altas temperaturas e relativa escassez de água, já que a cultura não necessita de grandes quantidades de água para suprir as suas necessidades hídricas, uma vez que somente 30% do seu peso é representado pela matéria seca (SEGATO et al., 2006). A cana-de-açúcar perfilha de maneira abundante na fase inicial do desenvolvimento. Quando se estabelece como cultura, o autosombreamento induz inibição do perfilhamento e aceleração do crescimento do primeiro colmo desenvolvido. O crescimento em altura continua até a ocorrência de alguma limitação no suprimento de água, ocorrência de baixas temperaturas ou ainda devido ao florescimento, sendo este processo indesejável em culturas comerciais (RODRIGUES, 1995).

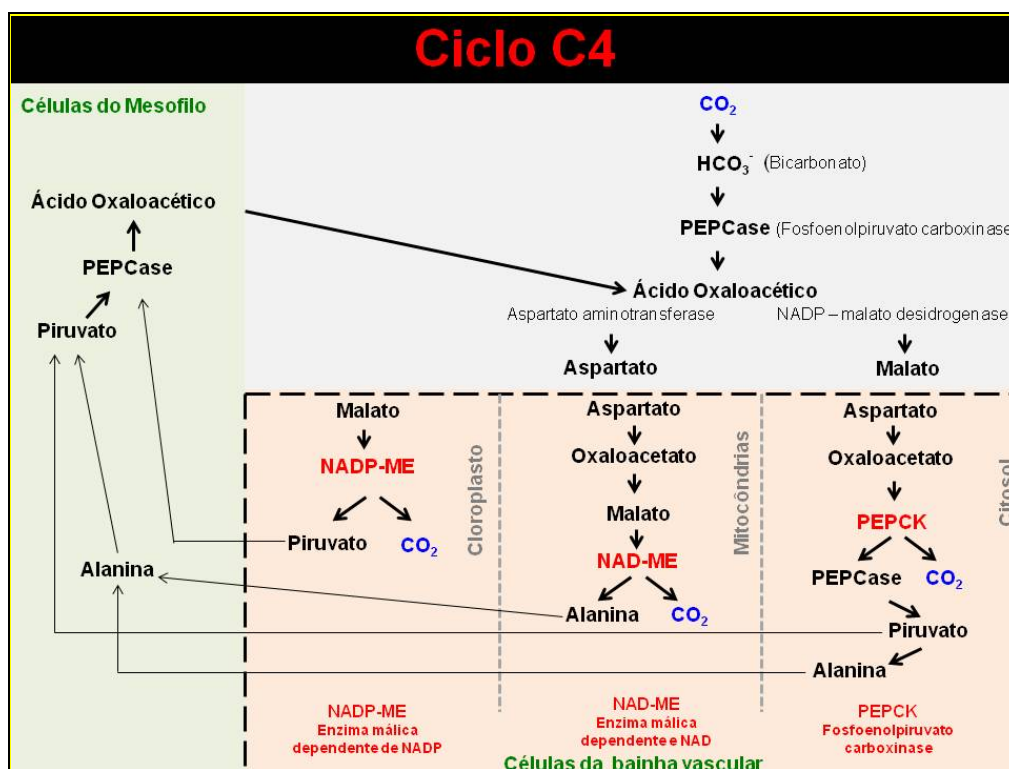


Figura 1. Esquema do ciclo fotossintético C4 (Fonte: próprio autor).

O rendimento econômico da cana-de-açúcar é dado principalmente pela produção de sacarose (o componente mais valioso), além de açúcares não redutores utilizados para formar o melaço e também a fibra, e pode ser utilizada como fonte de energia na própria usina (RODRIGUES, 1995). O uso do bagaço para gerar eletricidade está se tornando importante fonte de eletricidade renovável, que pode atingir um nível de produção comparável a produção da usina de Itaipu até 2020. A biomassa é no fundo uma forma de energia solar e, portanto, renovável, em contraste com os combustíveis fósseis, que são as principais fontes dos problemas ambientais que enfrentamos.

Sendo umas das principais culturas do país, o agronegócio sucroalcooleiro é responsável por 2,4% do PIB (produto interno bruto) nacional. Sendo ainda o Brasil o maior produtor mundial de açúcar, dos quais 60% são exportados (ALBINO; CRESTE; FIGUEIRA, 2006).

Estima-se que na safra 2012/13 a área total a ser plantada com a cultura da cana-de-açúcar no Brasil seja de 8.567.000 hectares, sendo o Estado de São Paulo o maior produtor brasileiro, representando 51,66%. A produtividade média nacional está em 70,28 toneladas por hectares, sendo 2,9% superior em relação a safra passada, onde a produtividade média foi de 68 toneladas por hectare, redução esta causada principalmente pela falta de água. Da área total plantada na safra 2012/13 49,8% será destinada a produção de açúcar e 50,2% para a produção de etanol (CONAB, 2012). O rendimento médio mundial da cultura é de 53 toneladas por hectares de colmos com teores de sacarose de 10 a 18% e de 11 a 16% de fibra (DIOLA; SANTOS, 2010).

A produtividade da cana-de-açúcar é regulada por diversos fatores de produção, dentre os quais se destacam: planta (variedade), solo (propriedades químicas, físicas e biológicas), clima (umidade, temperatura, insolação), práticas culturais (controle da erosão, plantio, erradicação de plantas invasoras, descompactação do solo), controle de pragas e doenças, colheita (maturação, corte, carregamento e transporte), etc (ORLANDO FILHO; MMACEDO; TOKESHI, 1994). A cultura já não se encontra limitada por graves deficiências nutricionais, sendo que o uso de novos cultivares, a utilização de tratamentos fitossanitários, a aplicação de herbicidas e reguladores vegetais têm levado a aumentos em produtividade. Entretanto, há necessidade de se conhecer melhor os aspectos relacionados à

fisiologia da cana-de-açúcar, para aprimorar esses conhecimentos nas adequações aos diferentes cultivares e condições ambientais específicas (CASTRO, 2000).

2.2 Deficiência Hídrica na Cultura da Cana-de-açúcar

A cana é cultivada basicamente em áreas tropicais e subtropicais do mundo, incluindo as regiões onde a disponibilidade de água é limitada ou altamente variável (INMAN-BAMBER; SMITH, 2005). Para a cana-de-açúcar, uma precipitação pluvial anual a partir de 1.000 mm, bem distribuída, é suficiente para a obtenção de altas produções. O manejo hídrico próximo do ideal exige suprimentos hídricos adequados durante o desenvolvimento vegetativo, principalmente nas fases de brotação, perfilhamento e alongamento dos colmos, e alguma restrição no período de maturação para forçar o repouso fisiológico e o acúmulo de sacarose (INMAN-BAMBER; SMITH, 2005).

A cana-de-açúcar, é uma espécie moderadamente sensível ao estresse hídrico (MAAS; HOFFMAN, 1977). Inman-Bamber et al. (2008) relataram que a primeira resposta da cana-de-açúcar ao deficit hídrico é a redução do seu crescimento. Vários estudos demonstraram que a redução do crescimento em resposta ao deficit hídrico é influenciada principalmente pela redução das trocas gasosas (ARIAS; DELGADO; CARMENATE, 1996; INMAN—BAMBER; SMITH, 2005; SMIT; SINGELS, 2006).

Diversos estudos demonstraram que a redução das trocas gasosas de espécies C4 submetidas ao deficit hídrico se dá pelo fechamento estomático e também por fatores não-estomáticos (fotoquímicos e bioquímicos) (LAWLOR; FOCK, 1978; BECKER; FOCK, 1986; LORETO; TRICOLI; DI MARCO, 1995; LAL; EDWARDS, 1996; SACCARDY et al., 1996; MAROCO; PEREIRA; CHAVES, 2000; GHANNOUM et al., 2003; RIPLEY et al., 2007; CARMO-SILVA et al., 2008).

A diferença das espécies C4 em relação as espécies C3 está na característica chave do mecanismo concentrador de CO₂ nas folhas das plantas de fotossíntese C4 (Figuras 2 e 3), que consiste de uma série de modificações bioquímicas e estruturais em torno da via ancestral C3 (HATCH, 1987).

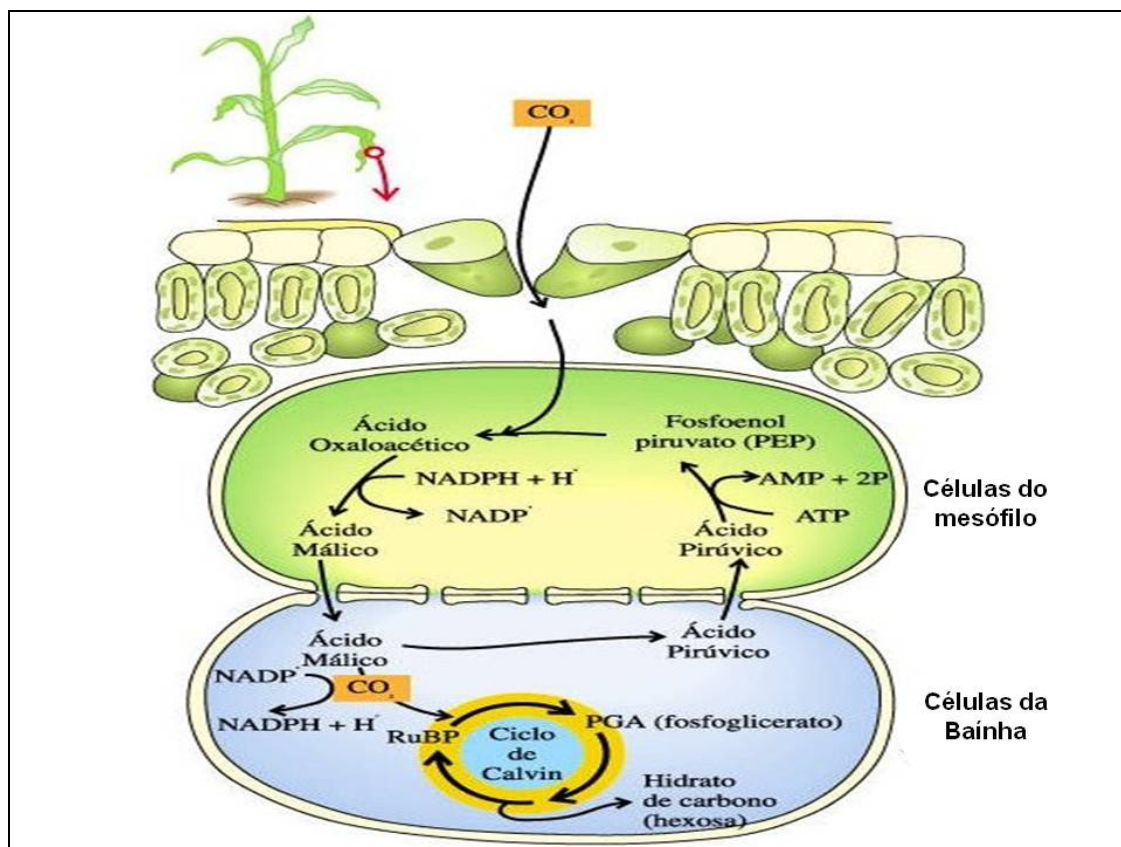


Figura 2. Desenho esquemático da carboxilação e descarboxilação do CO_2 na fotossíntese C_4 (Fonte: Netto, D. V.)

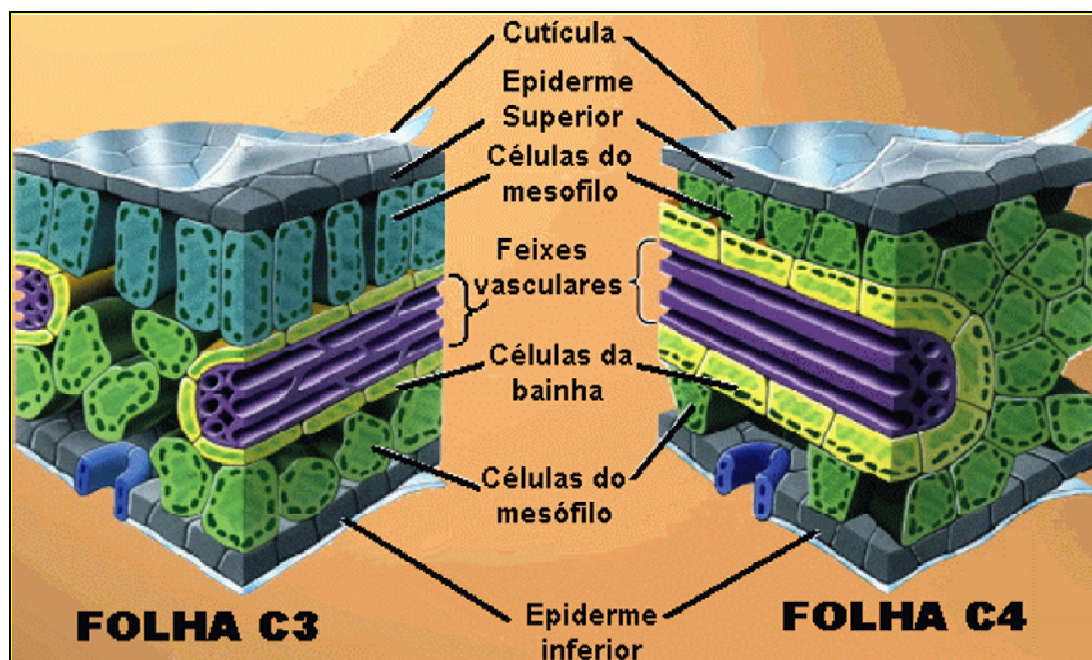


Figura 3. Desenho esquemático de um corte transversal de uma folha de uma planta C_3 e C_4 e suas particularidades (Fonte: Loureiro, M. E.; Martinez, C.)

Os primeiros passos do ciclo C4 ocorrem no mesofilo, envolvendo a hidratação do CO₂ em bicarbonato que reage com o fosfoenolpiruvato (PEP), em uma reação catalisada pela PEP carboxylase, produzindo o oxaloacetato, o ácido C4, por isso o termo C4. O oxaloacetato é convertido em outros ácidos C4 (malato, aspartato e alanina), que difundem-se dentro das células do feixe da bainha onde elas são descarboxiladas, liberando CO₂ para a fixação do carbono pela Rubisco, no ciclo C3 (GANNHOUM, 2009).

Esse mecanismo concentrador de CO₂ normalmente aumenta a eficiência do uso da água (EUA) das folhas em comparação com as espécies C3 (DOWNES, 1969), pois esse mecanismo neutraliza a limitação da fotossíntese por difusão de CO₂. Isso permite que a planta conserve suas altas taxas de fotossíntese mesmo tendo menor condutância estomática e transpiração, especialmente em condições de calor quando a demanda evaporativa é elevada (PEARCY; EHLERINGER, 1984).

Como nas espécies C3, a condutância estomática das plantas C4 diminui com a redução da água foliar, e esta invariabilidade coincide com redução das taxas fotossintéticas (KALAIPOS; VAN DER BOOGAARD; LAMBERS, 1996; MAROCO; PEREIRA; CHAVES, 2000; GHANNOUM et al., 2003; CARMO-SILVA et al., 2008). Porém, sabe-se que as plantas C4 têm relativamente baixa condutância estomática, o que diminui a perda de água, mantendo as taxas fotossintéticas em valores relativamente altos (CORNIC, 1994; LAWLOR, 1995; LAWLOR; CORNIC, 2002).

Vários estudos demonstram que quando espécies C4 são submetidas ao déficit hídrico a condutância estomática tende a diminuir, entretanto, os valores da concentração interna de CO₂ permanecem inalterados, devido ao mecanismo concentrador de CO₂ que as espécies C4 possuem (SALIENDRA et al., 1996, RIPLEY et al., 2007). Gannhoum (2009) concluiu que a condutância estomática diminui no início do déficit hídrico, mas não a ponto de interferir nos valores da fotossíntese, e que, quando o déficit hídrico é muito severo, a condutância tende a diminuir consideravelmente, porém, nessas situações o maior efeito do déficit hídrico não estaria na redução da condutância e sim, pelo fato de que, nessas situações a parte metabólica da planta já estaria danificada pela excessiva falta de água.

Gannhoum et al. (2003) em estudo com déficit hídrico em gramíneas C4 chegaram a conclusão de que a inibição da fotossíntese dessas gramíneas é

limitada principalmente por fatores bioquímicos. Ripley et al. (2007) chegaram as mesmas conclusões apresentadas acima, concluindo que a perda da fotossíntese de espécies C4 em condições de deficit hídrico é limitada principalmente por fatores bioquímicos.

Os fatores bioquímicos acima mencionados referem-se principalmente a atividade das enzimas Rubisco e PEP-Case sob condições hídricas limitantes. Já é bem conhecido que a atividade da Rubisco diminui significativamente sob condições hídricas desfavoráveis (GANNHOUM et al., 2003). A etapa fotoquímica de espécies C4 não é muito afetada pelo deficit hídrico. Gannhoum et al. (2003), em um estudo com deficit hídrico em quatro espécies C4, observaram que a eficiência fotoquímica (potencial quântico do fotossistema II) das plantas não foram significativamente alterada pelo deficit hídrico. Esses resultados também foram observados na cultura da cana-de-açúcar por Gonçalves et al. (2010) analisando quatro variedades cultivadas sob deficit hídrico severo ou moderado.

Compreender melhor como a cana-de-açúcar responde ao deficit hídrico é de fundamental importância para o manejo da cultura, para que cada vez mais seu cultivo possa ser realizado de maneira viável (AZEVEDO et al., 2011).

2.3 Conversão de Energia Luminosa em Fito-energia

Conversão de energia solar em fito-energia é o processo de interceptação, uso e conversão da energia luminosa (radiação solar) em energia química (ATP e NADPH), realizado pela folha das plantas. Essa energia pode ser armazenada na planta na forma de carboidrato (frutose, glicose, sacarose, amido, celulose, etc.) (AMTHOR, 2010).

Segundo Amthor (2010) a relação entre a radiação solar incidente e a produção vegetal pode ser expressa como a fitomassa acumulada por unidade de radiação solar interceptada ou absorvida (kg MJ^{-1}), ou mais convenientemente, pela relação entre a fito-energia e a radiação solar incidente (J J^{-1}). A quantidade de fito-energia acumulada depende da quantidade de energia solar capturada e da eficiência de seu uso (AMTHOR, 2010).

A eficiência do processo de conversão de energia solar em fito-energia é rodeada de incertezas, a eficiência deste processo pode variar de 0,1 a 10% segundo diversos autores (LOOMIS; WILLIAMS, 1963; MONTEITH, 1972;

KSENZHEK; VOLKOV, 1998; ZHU; LONG; ORT, 2008; BEALE, 1995; PIEDADE, 1991; BEADLE, 1995).

Porém, apesar dessas incertezas, sabe-se que as espécies C4 são mais eficientes que as espécies C3 neste processo de conversão, como pode-se ver na Tabela 1.

Tabela 1. Valores teóricos da eficiência de conversão de energia em fito-energia.

| Espécies | | Autor (es) |
|----------|-------|---|
| C3 | C4 | |
| 3,50% | 4,30% | Beadle (1985) |
| 2,40% | 3,70% | Monteith (1977), Beale (1995), Piedade (1991) |
| 4,60% | 6% | Zhu et al., (2008) |

Segundo Zhu, Long e Ort (2008) espécies C4 tem vantagem sobre as espécies C3 porque espécies C4 necessitam de mais energia (ATP) para o processo de fixação de CO₂ do que as espécies C3. E ainda, nas espécies C3 ocorre a perda de energia através da fotorespiração.

3 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido na Universidade do Oeste Paulista em Presidente Prudente – SP, durante o período de Dezembro de 2010 a Setembro de 2011 em câmara climatizada tipo fitotron (Eletrolab, modelo EI 011), com controle constante de temperatura, fotoperíodo e irradiação.

O delineamento experimental adotado foi o inteiramente casualizado (DIC), estudando-se o desenvolvimento da cana-de-açúcar em dois regimes hídricos: 100% da capacidade de campo (controle); e 20% da capacidade de campo (“deficit hídrico”), tendo para cada tratamento oito repetições.

Para algumas análises utilizou-se delineamento em parcelas subdivididas (PSD), tendo como parcelas principais os dois regimes hídricos 100 e 20% da capacidade de campo, e como subparcelas o estágio da folha da cana-de-açúcar jovem, adulta e senescente. Para estas análises foi acompanhado o desenvolvimento da folha da cana-de-açúcar e três estágios: -1 (folha jovem), +1 (folha adulta) e folha senescente, ou seja, as análises foram realizadas na mesma folha, para isso a folha jovem foi marcada, quando ela atingiu o estágio adulta, foi realizado novas análises e quando chegou ao estágio senescente foram realizados as última análises.

Na tabela 2, pode ser visto o delineamento experimental utilizado para cada análise que foi realizada durante o experimento.

Tabela 2. Delineamento experimental utilizado em função das análises realizadas durante o experimento.

| Delineamento | Análise |
|---------------------|---------------------------------------|
| PSD | CRA, EM e Fv/Fm |
| PSD | Potencial fotossintético (curva A/Ci) |
| PSD | Balanço de CO ₂ diário |
| PSD | Balanço de energia na folha |
| DIC | Parâmetros biométricos |
| DIC | Acúmulo de biomassa |
| DIC | Eficiência de conversão |

PSD (Parcela subdividida); DIC (Delineamento inteiramente casualizado).

3.1 Preparo dos Vasos e do Solo

Foi coletado 1m³ de solo, tipo argissolo vermelho/amarelo eutrófico de textura arenosa média, da camada 0 – 0,2 m de profundidade para o preenchimento dos vasos e para análise completa da fertilidade. O solo foi corrigido de acordo com as recomendações de Vitti e Mazza (2008) para a cultura da cana-de-açúcar. Após a correção, o solo foi pesado e colocado em vasos plásticos na quantidade de 12 kg de solo.

3.2 Preparo das Mudanças

As mudas utilizadas foram oriundas de um plantio experimental de cana-de-açúcar da Universidade do Oeste Paulista, com plantas apresentando idade média de 10 meses, sendo utilizada a variedade RB86-7515.

Foi realizado “roguing” das plantas na escolha das mudas, com a finalidade não selecionar plantas que apresentem doença sistêmica aparente e também eliminar a possibilidade de misturas varietais que possam comprometer a qualidade do experimento (NOGUEIRA, 2006). As canas coletadas foram selecionadas ao acaso e foram coletadas através de corte manual com facão desinfetado com fogo. Após o corte, os toletes foram despalhados manualmente e cortados com serra elétrica em toletes de uma gema. Os toletes foram cortados em mini-toletes de 07 cm.

Os mini-toletes foram submetidos ao tratamento térmico em água a 52°C durante 30 minutos (SANGUINO et al., 1996). Que teve por finalidade controlar a doença bacteriana “raquitismo da soqueira” (*Leifsonia xyli*). Após o tratamento térmico os mini-toletes foram resfriados em temperatura ambiente durante 30 minutos, e logo em seguida foi realizado o plantio.

Os mini-toletes foram previamente preparados em copos plásticos de 700 mL, com perfurações laterais na parte inferior, permitindo o escoamento do excesso de água. No fundo dos copos foi colocado uma camada de 0,5 cm de substrato e o restante foi preenchido por uma mistura de 50% de solo de barranco e 50% de esterco curtido e as gemas foram plantadas na profundidade de 7 cm.

3.3 Condução do Experimento

Com o início da brotação que se iniciou aos oito DAP, foram selecionadas 16 mudas que apresentavam o mesmo estágio de brotação. Essas mudas foram transferidas para a câmara climatizada tipo Fitotron, onde a umidade relativa do ar foi mantida em torno de 60%, com fotoperíodo de 14 horas de luz (com densidade de fluxo de fótons em torno de $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), com temperatura diurna de 29°C e noturna de 23°C. Aos 30 DAP as mudas dos copos plásticos foram transplantadas para os vasos de 12 kg.

Durante o desenvolvimento das plantas os novos brotos que emergiram (perfilhos) foram desbastados, com o objetivo de conduzir somente a planta matriz no vaso.

As mudas de cana-de-açúcar se desenvolveram nesse ambiente controlado durante 5 meses, após esse período as plantas foram coletadas inteiras e encaminhadas para análises.

Foi realizado o monitoramento constante da umidade do solo com o sensor de umidade e temperatura do solo 5TM ProCheck (Decagon devices) e a média dos valores para cada tratamento pode ser vista na tabela 1.

Tabela 3. Umidade média do solo durante o período do experimento.

| Tratamentos | 100% | 20% |
|--------------------|-------------|------------|
| Umidade do solo | 30 - 35% | 10 - 15% |

3.4 Parâmetros Avaliados

Durante o experimento avaliou-se os parâmetros fisiológicos, biométricos e energéticos das plantas. Algumas amostras (*CRA*, *EM* e as análises de energia) foram destrutivas, e para que o número de repetições não fosse comprometido durante o experimento, utilizou-se duas plantas extras. Sendo assim, o experimento iniciou com um total de 10 repetições. Quando realizou-se as análises destrutivas do estágio jovem da folha, uma planta foi descartada. No estágio da folha adulta outra planta foi descartada, portanto, ao término do experimento cada tratamento possuía 8 repetições.

3.4.1 Conteúdo relativo de água (*CRA*)

Nos três estágios da folha da cana-de-açúcar (jovem, adulta e senescente) e nos dois tratamentos (controle e deficit) foi avaliado o conteúdo relativo de água (LARCHER, 2000). O conteúdo relativo de água (*CRA*) foi calculado como:

$$CRA = (M_f - M_s) / (M_{sat} - M_s) \times 100 (\%),$$

onde M_f corresponde à massa fresca da amostra pesada imediatamente após a coleta, M_{sat} corresponde a massa da folha sob saturação de água, após imersão durante 48hs e M_s corresponde a massa seca obtida após secagem das amostras em estufa a 60°C até obtenção de massa constante.

Para esta análise uma planta foi selecionada aos 30 e 60 dias após a transferência para câmara fitotron (DAT), onde coletou-se quatro pedaços de folha com 7 cm de comprimento da folha jovem e adulta. E no fim do experimento foi realizado a análise de *CRA* para todas as repetições no estágio da folha senescente.

3.4.2 Extravasamento de membrana (*EM*)

Nos três estágios da folha da cana-de-açúcar (jovem, adulta e senescente) e nos dois tratamentos (controle e deficit) foi avaliado o extravasamento da membrana por condutividade elétrica de uma solução aquosa.

Para esta análise uma planta foi selecionada aos 30 (folha jovem) e 60 (folha adulta) DAT, onde coletou-se 40 discos de folhas. Em seguida os discos foliares foram divididos em quatro grupos de 10 discos e foram colocados em um recipiente plástico com 10 mL de água deionizada, os quais foram tampados e mantidos à temperatura de 25° C por 24 horas. Após a encubação, a condutividade do meio foi determinada (X_i) com o auxílio de um medidor portátil de condutividade elétrica (LTLutron, modelo CD-4301). Após a avaliação da condutividade elétrica em condições naturais, a solução foi submetida a banho maria a 60°C por 3 horas, em seguida a condutividade elétrica do meio foi avaliada novamente (X_f). O extravasamento de eletrólitos foi expresso como a porcentagem de condutividade

inicial em relação à condutividade total após o aquecimento por 3 horas a 60°C $[(X_i/X_f) \times 100]$ (SCOTTI CAMPOS; THI, 1997).

No fim do experimento foram coletados 10 discos foliares em todas as repetições e repetiu-se a metodologia acima para avaliar o *EM* da folha senescente.

Essa técnica permite avaliar a integridade das membranas celulares visto que quanto menor a condutividade elétrica da solução, menor é a quantidade de eletrólitos que extravasam das membranas, indicando seu grau de integridade.

3.4.3 Fluorescência da clorofila *a*

Em cada tratamento (controle e deficit hídrico) e em três estágios da folha da cana-de-açúcar (jovem, adulta e senescente) foi avaliado a fluorescência da clorofila *a*, que foi quantificada por um fluorímetro de imagem (modelo Fluorcam, Photon Systems Instruments), de onde avaliaram-se os valores de F_0 : Fluorescência inicial; F_m : Fluorescência máxima; F_v : Fluorescência variável ($F_v = F_m - F_0$), e partir desses parâmetros foi calculada a eficiência quântica potencial (F_v/F_m) do fotossistema II (PSII).

As medidas foram realizadas entre às 09h e 11h da manhã, e antes de iniciar as análises as plantas permaneceram 30 minutos no escuro (período de adaptação).

3.4.4 Potencial fotossintético

Em cada tratamento (controle e deficit hídrico) e em três estágios da folha da cana-de-açúcar (jovem, adulta e senescente) foi avaliado o potencial fotossintético por meio de curvas de resposta ao CO_2 (curvas A/C_i). As curvas A/C_i foram realizadas variando-se a concentração de CO_2 ambiente dentro da câmara de amostragem de um analisador de gases por infra-vermelho (IRGA, modelo CIRAS-2, PPSsystem, UK) entre 0 e 2000 ($\mu\text{mol de } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (LONG; BERNACCHI, 2003). As medidas foram realizadas sob irradiância saturante de 1600 $\mu\text{mol de f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Após as avaliações, as curvas foram ajustadas conforme modelo proposto por Sharkey et al. (2007), calculando-se a taxa máxima de carboxilação da Rubisco (V_{cmax}), taxa máxima de carboxilação da PEP-Case (V_{pmax}) e a fotorespiração (F_R).

Através de ajustes da curva A/C_i pelo programa estatístico Origin 6.0 foi extraído o valor de assimilação máxima de CO_2 (A_{max} , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), o ponto de compensação da fotossíntese ao CO_2 (PC) e ponto de saturação da fotossíntese ao CO_2 (P_{sat}).

No ponto da curva em que a concentração de CO_2 na câmara de amostragem foi similar a concentração atmosférica ($380 \pm 10 \mu\text{mol mol}^{-1}$) foram avaliados os seguintes parâmetros: condutância estomática (G_s , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), concentração intercelular de CO_2 (C_i , ppm) e transpiração (E , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). A partir dessas variáveis foi calculada a eficiência do uso da água A/g_s (EUA , $\mu\text{mol mol}^{-1}$) e a limitação estomática relativa da fotossíntese (LS), calculada segundo Farquhar e Sharkey (1982).

$$LS = [(A' - A)/A] * 100,$$

onde onde A' é a assimilação de CO_2 quando C_i equivale a concentração atmosférica de CO_2 ($370 \pm 10 \mu\text{mol mol}^{-1}$) e A é a assimilação de CO_2 quando a concentração de CO_2 na câmara de amostragem for similar a concentração atmosférica.

3.4.5 Balanço de CO_2 diário

Em cada tratamento (controle é deficit hídrico) e em três estágios da folha da cana-de-açúcar (jovem, adulta e senescente) foi avaliado o balanço de assimilação de CO_2 diário, para isso foram realizadas seis avaliações no período de 24 horas da assimilação líquida de CO_2 (assimilação com luz) e a respiração da planta (respiração no escuro). As avaliações foram realizadas de 4 em 4 horas nos seguintes horários: 02hs; 06hs; 10hs; 14hs; 18hs e 22hs. Deste balanço extraíram-se os seguintes dados: Balanço diário de CO_2 (B_D), fotossíntese bruta (P_{n_b}) e respiração (R_d).

O balanço diário líquido (B_D) foi realizado segundo o cálculo abaixo:

$$B_D = A_{LD} - R_N,$$

onde A_{LD} é a assimilação líquida de CO_2 durante todo o período de luz e R_N é a respiração da planta durante o período sem luz (noite).

O cálculo da fotossíntese bruta (Pn_B) foi realizado segundo o cálculo abaixo:

$$Pn_B = A_{LD} + R_d,$$

onde R_d é a respiração total durante todo o período de 24hs.

3.4.6 Balanço de energia

Em cada tratamento (controle é deficit hídrico) e em três estágios da folha da cana-de-açúcar (jovem, adulta e senescente) foi realizado o balanço de energia contida na folha (MJ kg^{-1}). Foram coletados 20 discos foliares de cada tratamento em cada estágio da folha, essas amostras foram secadas e ficaram armazenadas em tubos de ensaio até a análise de quantificação de energia.

Ainda foi avaliada a quantidade de energia presente na folha, bainha, folhas secas, raiz e fibra (colmo) da cana-de-açúcar. Essas análises foram realizadas no fim do experimento no momento do corte das plantas, onde todas as partes da planta foram secas em estufa, na temperatura de 60° até atingirem a massa constante.

Para a análise da quantificação de energia presente na folha utilizou-se a bomba calorimétrica NBR 8693/84 e a metodologia foi seguida segundo as recomendações de Nogueira (2009) e Vale et al. (2007).

3.4.7 Parâmetros biométricos da cana-de-açúcar

Durante o período do experimento foi avaliado mensalmente (de 30 em 30 dias) o número de folhas secas, número de folhas positivas (+), número de folhas negativas (-), diâmetro do colmo e altura das plantas.

No final do experimento foi avaliado a matéria seca total das plantas, massa seca das raízes, a massa seca da área foliar, massa seca das folhas secas,

massa do colmo, diâmetro do colmo, altura das plantas, área foliar das plantas e o número de folhas.

3.4.8 Acúmulo de energia nas plantas

Foi calculado a quantidade de energia acumulada nas plantas ao final do experimento através do seguinte cálculo:

$$\text{Acúmulo de energia} = \text{massa seca} \times \text{energia do tecido}$$

Onde, a massa seca representa a massa seca total da planta no final do experimento, e a energia do tecido se dá em função da quantidade de energia presente no tecido, avaliado através da bomba calorimétrica.

Sendo que, além do cálculo da energia total acumulada na planta, também realizou-se o cálculo da distribuição dessa energia total em diferentes tecidos da planta (folhas secas, folhas, raiz, colmo, bainha e colarinho).

3.4.9 Eficiência de conversão de energia

A quantidade de energia diária que as plantas receberam através da iluminação artificial na câmara fitotron com o foto-período de 14 horas, foi baseada no total de energia diária que uma planta recebe na região de Presidente Prudente-SP a campo no verão. Sendo que na câmara fitotron as plantas receberam 17,64 MJ por dia ($350 \text{ w m}^2 \text{ s}$), e a média diária de energia a campo do mês de janeiro de 2011 foi de 19,46 MJ (IPMET, 2011).

A radiação global total emitida na câmara durante o período do experimento foi de 2.646 MJ, conforme cálculo abaixo

$$\text{Radiação global total emitida} = \text{energia diária} \times \text{período}$$

Onde, energia diária corresponde à energia diária que as plantas receberam na câmara (17,64 MJ), e o período corresponde ao período que as plantas se desenvolveram nesse ambiente (150 dias).

Para o cálculo de conversão de energia, não utilizou-se o valor da radiação global total emitida e sim, a radiação interceptada pelas folhas da cana-de-açúcar, conforme cálculo abaixo:

Radiação Interceptada = Radiação global total emitida x área foliar

Para o cálculo da área foliar adotou-se a seguinte metodologia:

Através das avaliações biométricas mensais realizadas na cana-de-açúcar, observou-se que o desenvolvimento da planta foi linear, tanto em altura como em diâmetro, como se pode ver na figura 1.

Onde todos os valores de r^2 foram significativos ao nível de 1%, tanto para o tratamento controle como para o tratamento com deficit hídrico.

Sendo assim, a partir destas análises adotou-se para os cálculos que o crescimento da área foliar da cana-de-açúcar foi linear como a altura e diâmetro.

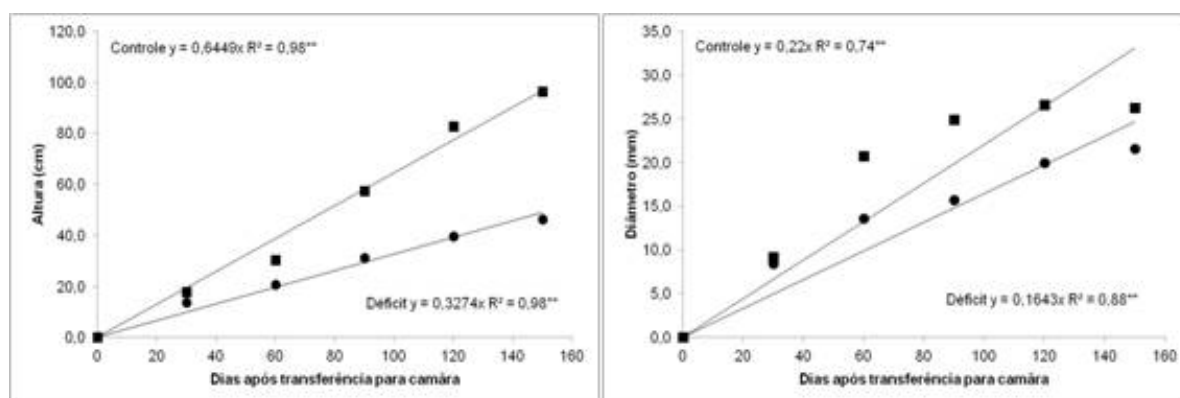


Figura 4. Altura e diâmetro das plantas de cana-de-açúcar em função do período de desenvolvimento.

Na figura 2 pode-se observar que a área foliar inicial dos tratamentos controle e deficit hídrico eram de $0,0 \text{ m}^2$. Já aos 150 dias a área foliar final do tratamento controle foi de $0,2102 \text{ m}^2$ e do deficit hídrico foi de $0,0746 \text{ m}^2$.

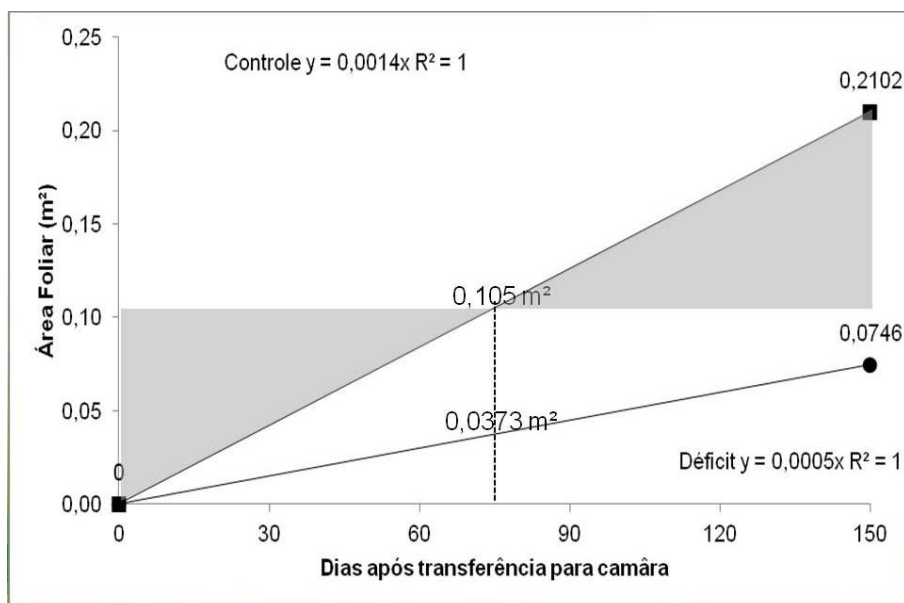


Figura 5. Área foliar das plantas de cana-de-açúcar em função do período de desenvolvimento.

Assumiu-se que o crescimento da área foliar foi linear ao longo dos 150 dias, na metade do experimento (75 dias) a área foliar calculada do tratamento controle foi de 0,105 m² e do déficit hídrico foi de 0,0373 m². Portanto, adotou-se que esses valores de área foliar calculados (0,105 e 0,0373 m²) foram constantes durante o desenvolvimento das plantas, sendo assim, utilizou-se esse valores para o cálculo da radiação interceptada pelas folhas da cana-de-açúcar.

Esses valores foram considerados constantes em vista de que, a área foliar estimada no início do experimento foi muito maior do que o valor real da área foliar, porém, esse “ganho” de área foliar no início do experimento foi compensado pela “perda” de área foliar no final do experimento (área cinza do gráfico).

Com base nestes cálculos calculou-se para os dois tratamentos a radiação interceptada pela área foliar:

Tratamento controle:

Radiação interceptada = Radiação global total emitida x área foliar
 Radiação interceptada = 2.646 MJ x 0,105 m² = **277,83 MJ**

Tratamento deficit:

Radiação interceptada = Radiação global total emitida x área foliar
 Radiação interceptada = 2.646 MJ x 0,0373 m² = **99,225 MJ**

A eficiência da conversão (*EC*) de energia solar em fito-energia foi calculada conforme a fórmula abaixo:

$$EC = (\text{Fito-energia} \cdot 100) / \text{Energia interceptada}$$

Onde a fito-energia foi a energia total (MJ) presente na massa seca total; e a energia interceptada é o valor de radiação interceptada pela área foliar.

3.4.10 Cronograma do Experimento

Tabela . Cronograma do experimento.

| Data | Atividade | DAT |
|-------------|--|------------|
| 21/fev | Preparo dos copos | - |
| 13/mar | Corte das Mudas | - |
| 14/mar | Seleção das Gemas | - |
| 15/mar | Plantio | - |
| 23/mar | Brotação | - |
| 04/abr | Transferência para câmara fitotron | 0 |
| 11/abr | Início das análises biométricas | 7 |
| 16/abr | Transplante para os vasos | 12 |
| 20/abr | Início da poda dos perfilhos | 16 |
| 21/abr | Início do deficit hídrico | 17 |
| 24/mai | Análises destrutivas (CRA, EM e Energéticas) | 50 |
| 24/mai | Análises da folha jovem | 50 |
| 23/jun | Análises da folha adulta | 80 |
| 23/jun | Análises destrutivas (CRA, EM e Energéticas) | 80 |
| 25/ago | Análises da folha senescente | 140 |
| 04/set | Análises destrutivas (CRA, EM e Energéticas) | 150 |
| 04/set | Retirada do Experimento | 150 |

DAT: Dias após a transferência para câmara fitotron

3.4.11 Análise Estatística

Todos os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA, $p < 0,05$) e ao teste de comparação de médias Tukey ($p < 0,05$).

4 RESULTADOS

4.1 Parâmetros Fisiológicos

De maneira geral o conteúdo relativo de água (*CRA*) e a integridade das estruturas das membranas celulares não sofreram influência do déficit hídrico induzido (Tabela 4). Entretanto, o *CRA* das folhas senescentes teve leve tendência a ser menor em relação às folhas mais jovens. Para a variável extravasamento de membranas (*E.M.*) não foi observado diferença em relação ao déficit hídrico, como também em relação aos estágios da folha.

Tabela 4. Valores médios do conteúdo relativo de água (*CRA*), extravasamento de membranas (*E.M.*) e fluorescência da clorofila *a* (*Fv/Fm*) em três estágios da folha da cana-de-açúcar.

| Tratamentos | Folha Jovem | Folha Adulta | Folha Senescente |
|--------------------------------|----------------------|----------------------|-------------------------|
| <i>CRA (%)</i> | | | |
| 100% | 88,10 ^{Aa} | 85,18 ^{ABa} | 78,55 ^{Ba} |
| 20% | 84,49 ^{Aa} | 81,20 ^{Aa} | 76,57 ^{Aa} |
| <i>E.M.</i> | | | |
| 100% | 128,55 | 149,15 | 135,85 |
| 20% | 138,44 | 155,15 | 142,15 |
| Fluorescência (<i>Fv/Fm</i>) | | | |
| 100% | 0,727 ^{ABa} | 0,748 ^{Aa} | 0,706 ^{Ba} |
| 20% | 0,726 ^{Aa} | 0,733 ^{Aa} | 0,700 ^{Aa} |

Letras maiúsculas indicam diferença estatística para os estágios da folha (jovem, adulta e senescente); Letras minúsculas indicam diferença estatística entre os tratamentos (100% e 20%);. Teste de Tukey ($p < 0,05$).

Os valores do *E.M.* corroboram com os valores observados na fluorescência da clorofila *a*, onde não foi observado diferença da eficiência potencial do FSII (*Fv/Fm*) entre o tratamento controle e o déficit hídrico em todos os estágios da folha da cultivar testada (Tabela 4). Em relação a fluorescência da clorofila *a*, foi observado apenas resultados significativos entre os estágios da folha no tratamento controle, onde o maior valor de *Fv/Fm* foi obtido na folha adulta (0,748), e o menor valor foi obtido na folha em estágio senescente (0,706), e o valor da folha jovem não diferiu entre os estágios adulto e senescente. A ausência de resposta da fluorescência das folhas ao déficit hídrico pode ser visualizada na Figura 6, onde podemos ver que houve pouca variação na fluorescência nos três estágios da folha.

Fluorescência por imagem

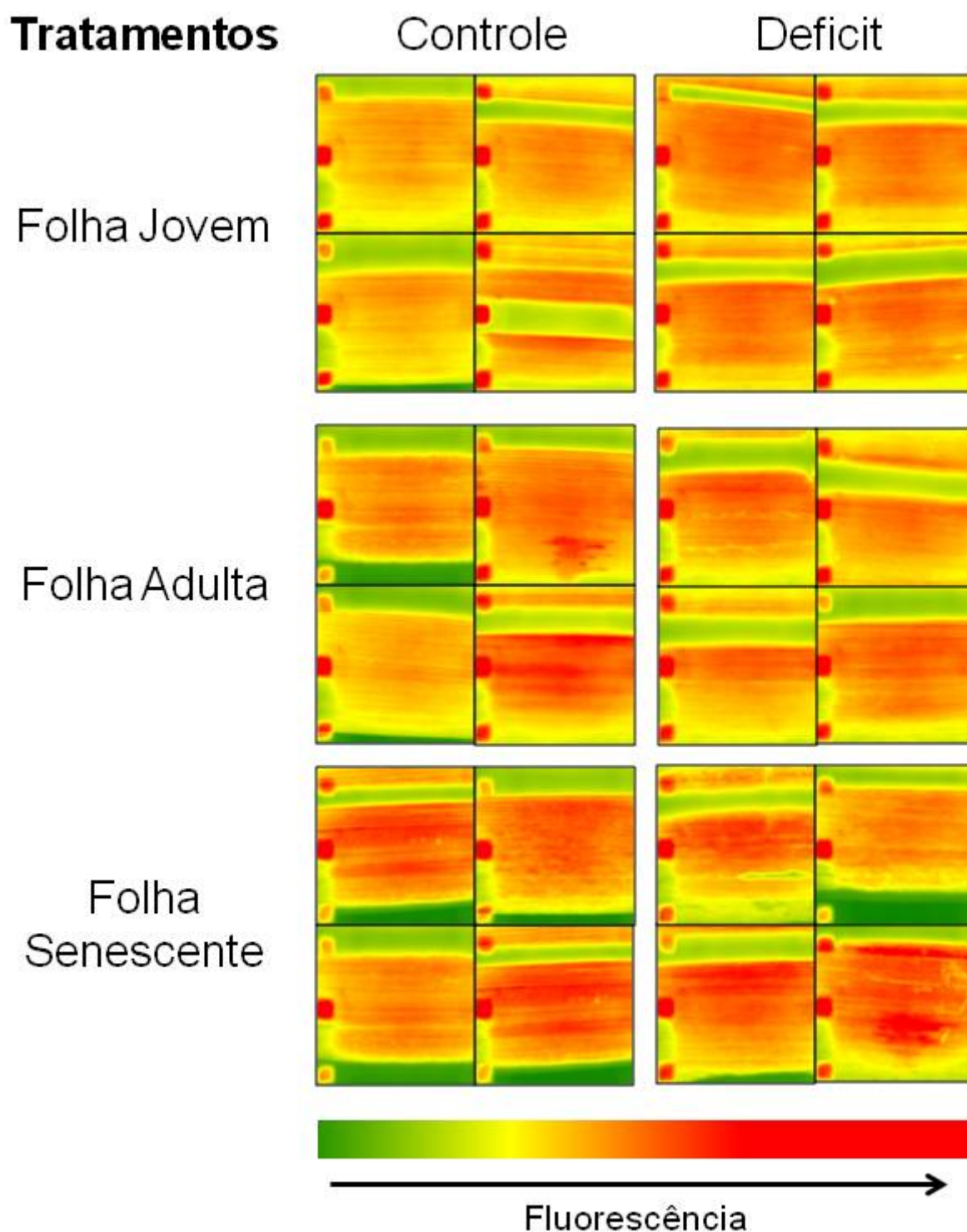


Figura 6. Fluorescência por imagem da folha da cana-de-açúcar em três estágios. (fluorescência emitida 20 segundos após a folha receber o fluxo de luz).

Tabela 5. Parâmetros fisiológicos de três estágios da folha da cana-de-açúcar em função de dois regimes de irrigação (100 e 20% da CC).

| Estágios Tratamentos | Folha Jovem | | Folha Adulta | | Folha Senescente | |
|-------------------------|----------------------|---------------------|---------------------|---------------------|----------------------|----------------------|
| | 100% | 20% | 100% | 20% | 100% | 20% |
| <i>Amax</i> | 26,50 ^{ABa} | 13,30 ^{Bb} | 33,49 ^{Aa} | 24,58 ^{Aa} | 21,60 ^{Ba} | 14,03 ^{ABa} |
| <i>Vcmax</i> | 32,87 ^{Aa} | 22,00 ^{Aa} | 37,75 ^{Aa} | 25,14 ^{Ab} | 29,12 ^{Aa} | 13,72 ^{Ab} |
| <i>Vpmax</i> | 42,87 ^{Aa} | 18,30 ^{Ab} | 50,26 ^{Aa} | 34,00 ^{Ab} | 38,44 ^{Aa} | 21,70 ^{Ab} |
| <i>F_R</i> | 0,39 ^{Ab} | 0,78 ^{Aa} | 0,61 ^{Aa} | 0,54 ^{ABa} | 0,39 ^{Aa} | 0,35 ^{Ba} |
| <i>Gs</i> | 127,50 ^{Aa} | 26,10 ^{Ab} | 90,56 ^{Aa} | 48,41 ^{Ab} | 88,34 ^{Aa} | 46,98 ^{Ab} |
| <i>E</i> | 2,42 ^{Aa} | 0,46 ^{Ab} | 1,82 ^{Aa} | 1,20 ^{Aa} | 1,75 ^{Aa} | 1,01 ^{Ab} |
| <i>Ci</i> | 219,00 ^A | 238,12 ^A | 179,62 ^A | 99,50 ^B | 191,43 ^A | 206,50 ^A |
| <i>EUA</i> | 11,18 ^A | 31,02 ^A | 18,64 ^A | 23,70 ^{AB} | 12,60 ^A | 14,06 ^B |
| <i>Ls</i> | 22,33 ^{Bb} | 61,50 ^{Aa} | 47,83 ^{Aa} | 62,00 ^{Aa} | 34,50 ^{ABa} | 36,60 ^{Ba} |

Letras maiúsculas indicam diferença estatística para os estágios da folha (jovem, adulta e senescente); Letras minúsculas indicam diferença estatística entre os tratamentos (100% e 20%); Sem letra não houve diferença estatística. Teste de Tukey ($p < 0,05$).

Em relação aos parâmetros de trocas gasosas, observa-se na tabela 5 que o estágio da folha mais afetado pelo deficit hídrico foi o jovem, pois nesse estágio seis parâmetros fisiológicos (*Amax*, *Vpmax*, *F_R*, *Gs*, *E* e *Ls*) foram afetados significativamente pelo deficit hídrico. Quando a folha se encontrava no estágio adulta (+1), somente três parâmetros fisiológicos (*Vcmax*, *Vpmax* e *Gs*) foram afetados pela deficit hídrico. Estes resultados indicaram que o estágio mais sensível da folha da cana-de-açúcar ao deficit hídrico foi o estágio jovem. O estágio senescente por sua vez foi mais afetado pelo deficit hídrico em relação ao estágio adulta e menos afetado em relação ao estágio jovem, onde nesse estágio quatro parâmetros apresentaram diferença significativa (*Vcmax*, *Vpmax*, *Gs* e *E*).

No entanto, nos três estágios da folha a *Vpmax* e a *Gs* foram afetados pelo deficit hídrico (Tabela 5), demonstrando que independente da idade da folha o deficit hídrico reduz a *Gs* e a eficiência máxima de carboxilação da PEPcase.

Analisando somente a folha jovem em relação ao deficit hídrico, observa-se clara relação dos resultados obtidos entre os parâmetros fisiológicos. Nas plantas submetidas ao deficit hídrico, a condutância estomática (*Gs*) da folha jovem diminuiu aproximadamente 79%, caindo de 127,50 mmol de H₂O m⁻² s⁻¹ na folha hidratada para 26,10 mmol de H₂O m⁻² s⁻¹ na folha submetida ao deficit hídrico. Essa queda é confirmada pela limitação estomática (*Ls*) que aumentou 163% nas plantas sob deficit hídrico e pela transpiração que teve uma queda de 81% nas

plantas sob deficit hídrico, sendo que esta queda da E foi semelhante à queda da G_s . Apesar da redução da condutância estomática não foi observado diferença na concentração interna de CO_2 (C_i) nas plantas sob deficit hídrico.

A redução da G_s interferiu também na fotorespiração das plantas (F_R). Mesmo com a fotorespiração sendo considerada insignificante para as culturas C4, observou-se que nas plantas sob deficit hídrico a F_R dobrou, aumentando de 0,39 (plantas hidratadas) para 0,78 nas plantas sob deficit.

Os efeitos da redução da G_s pode ter influenciado a assimilação máxima de CO_2 , que teve uma queda de 50% nas plantas sob deficit hídrico, sendo que nas plantas hidratadas a A_{max} da folha jovem chegou a $26,50 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, já nas plantas com deficit a A_{max} foi de $13,30 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Entretanto, além de fatores estomáticos, outros fatores podem ter contribuído para a redução da A_{max} , percebe-se que na folha jovem houve redução significativa da carboxilação da PEP-Case (V_{pmax}), sendo que nas plantas sob deficit a redução da carboxilação chegou a aproximadamente 57%. Apesar de não ter sido significativo, percebe-se também tendência redução na atividade da carboxilação da Rubisco (V_{cmax}) que teve redução de aproximadamente 33% nas plantas sob deficit hídrico. Indicando, portanto, que a A_{max} da folha jovem da cana-de-açúcar também foi afetado por fatores bioquímicos.

Como já mencionado, a folha da cana-de-açúcar em seu estado adulto foi mais tolerante a deficiência hídrica do que a folha jovem, pois nesse estágio suas respostas fisiológicas foram menos afetadas pelo deficit hídrico. No entanto, como na folha jovem, a G_s na folha adulta também foi afetada pelo deficit hídrico, onde a redução da G_s na folha adulta chegou a aproximadamente 46%.

Observa-se ainda que a E e a L_s tiveram um ligeiro aumento nas plantas com deficit, como na folha jovem, porém, esses valores não foram significativos. Assim como também não foi observado diferença significativa na C_i e na A_{max} na folha adulta.

Similarmente à folha jovem, a G_s pode ter afetado a A_{max} da folha adulta, mesmo que o deficit hídrico não tenha reduzido significativamente esse parâmetro na folha adulta, observou-se uma queda de aproximadamente 33% da A_{max} nas plantas sob deficit hídrico. Essa queda pode ser também de origem bioquímica, pois tanto a V_{cmax} como a V_{pmax} tiveram seus valores reduzidos nas plantas sob deficiência hídrica. A V_{pmax} da folha adulta sob deficit hídrico teve

queda de aproximadamente 32%, como pode ser observado na Tabela 5, onde a V_{pmax} da folha adulta foi de $50,26 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ nas plantas hidratadas contra $34,00 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ das plantas sob deficit. A queda da V_{cmax} acompanhou a queda da V_{pmax} , sendo que, a V_{cmax} da folha adulta caiu aproximadamente 33% nas plantas sob deficit hídrico, onde nas folhas hidratadas a V_{cmax} foi de $37,75 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ contra $25,14 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ nas plantas sob deficit.

Portanto, percebe-se que a redução da V_{cmax} (33%) e da V_{pmax} (32%) foi similar à queda da A_{max} (33%) na folha adulta da cana-de-açúcar, indicando grande ligação entre esses parâmetros.

O efeito que o deficit hídrico causou sobre a folha senescente foi similar aos ocorridos nos demais estágios da folha. Houve redução significativa da G_s , assim como também houve redução na V_{cmax} , V_{pmax} e E . Portanto, a folha da cana-de-açúcar tem a sua fisiologia afetada em todos os seus estágios de desenvolvimento (jovem, adulta e senescente).

Em relação aos estágios da folha, pode-se observar na tabela 3, que não houve diferença nos seguintes parâmetros: G_s , E , V_{cmax} e V_{pmax} . Porém a maior A_{max} foi obtida quando a folha estava no seu estágio adulto, analisando o tratamento controle. Percebe-se que na folha adulta a A_{max} foi de $33,49 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, sendo esta assimilação estatisticamente similar a folha jovem. No tratamento sob deficit hídrico também observou-se essa resposta, onde a A_{max} foi superior na folha adulta ($24,58 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

A eficiência do uso da água (EUA) não apresentou diferença nos estágios de desenvolvimento da folha no tratamento controle, já no tratamento sob deficit hídrico, foi encontrado maior EUA na folha jovem. A L_s foi diferente entre os estágios da folha, sendo que no tratamento controle, a maior limitação estomática foi observada na folha adulta e a menor limitação estomática foi observada na folha jovem. Já para o tratamento sob deficit hídrico, a L_s foi maior nos estágios jovem e adulto e menor no estágio senescente.

4.2 Parâmetros Biométricos

Pode-se observar na Tabela 6 que todos os parâmetros biométricos da cana-de-açúcar avaliados no final do experimento foram reduzidos significativamente pelo deficit hídrico empregado.

Tabela 6. Parâmetros biométricos da cana-de-açúcar ao final do experimento.

| Tratamentos | M.S. Total (g) | M.S. Foliar (g) | M.S. Raiz (g) | M. F. Colmo (g) | M.S. Folhas Secas (g) | Diâmetro do colmo (mm) | Área foliar (cm ²) | Altura (cm) | Número de folhas |
|-------------|---------------------|--------------------|--------------------|---------------------|-----------------------|------------------------|--------------------------------|--------------------|------------------|
| 100% | 418,86 ^a | 60,75 ^a | 75,62 ^a | 250,12 ^a | 32,37 ^a | 26,25 ^a | 2102,25 ^a | 96,37 ^a | 6,8 ^a |
| 20% | 115,74 ^b | 27,12 ^b | 18,37 ^b | 50,50 ^b | 19,75 ^b | 21,62 ^b | 746,37 ^b | 46,50 ^b | 3,6 ^b |

Letras minúsculas indicam diferença estatística entre os tratamentos (100% e 20%); Teste de Tukey ($p < 0,05$).

A massa seca total acumulada no tratamento controle foi 3,6 vezes maior do que a massa seca acumulada no tratamento com deficit hídrico, com valores de 418,86 e 115,74 g respectivamente. A parte da planta que apresentou a maior diferença de massa entre os tratamentos estudados foi a massa do colmo, no tratamento controle a massa acumulada do colmo foi de 250,12 g, 4,9 vezes maior que a massa do colmo acumulada no tratamento com deficit hídrico que foi de 50,50 g.

O diâmetro do colmo, a área foliar e a altura das plantas também expressaram a diferença significativa entre os tratamentos, sendo que essas variáveis foram 21,4%, 181,6% e 107,2% maiores no tratamento controle, respectivamente.

4.3 Balanço de Carbono e de Energia

O balanço de CO₂ diário demonstra a quantidade total de CO₂ que as plantas assimilaram no período de 24 horas. Observa-se na Figura 7 que a fotossíntese bruta (Pn_B) no tratamento controle foi maior na folha jovem e adulta do que na folha senescente, sendo 760,59 e 760,86 mol CO₂ dia⁻¹ na folha jovem e adulta e 290,8 mol CO₂ dia⁻¹ na folha senescente. Em todos os estágios da folha, a Pn_B foi maior no tratamento controle do que no tratamento sob deficit hídrico.

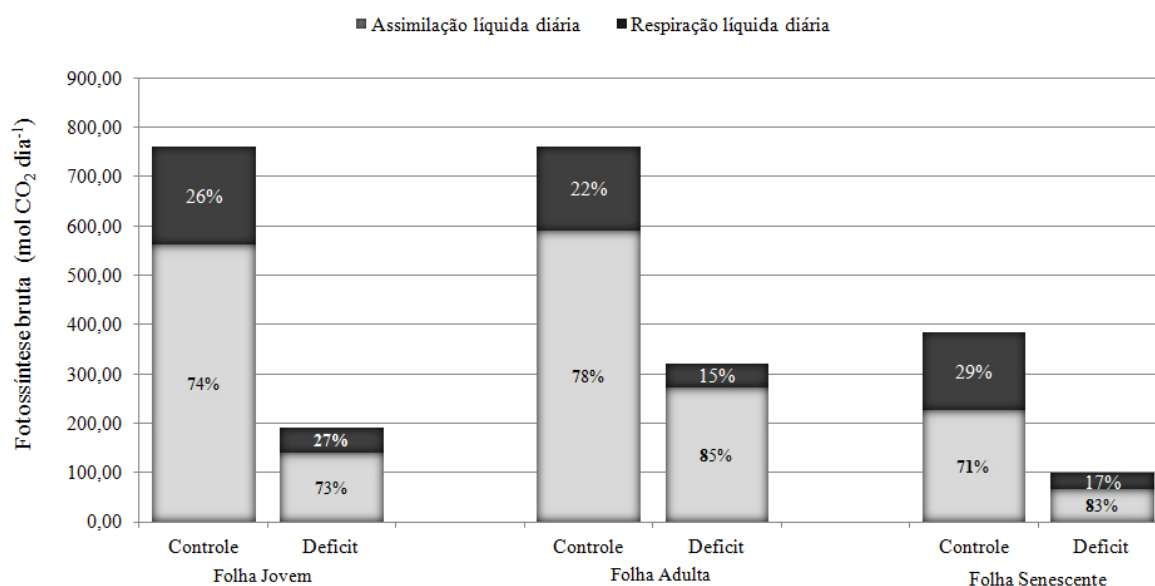


Figura 7. Balanço de CO₂ diário na cultura da cana-de-açúcar em três estágios de desenvolvimento da folha. (Fotossíntese bruta, Pn_B = Assimilação líquida diária + respiração diária). As porcentagens de Assimilação líquida diária (A_{LD}) e respiração (R_d) em relação a Pn_B estão expressas dentro de cada coluna.

Na folha jovem a assimilação líquida diária (A_{LD}) foi de 561,33 mol CO₂ dia⁻¹, sendo assim, o tratamento controle assimilou 423,01 mol CO₂ dia⁻¹ a mais do que o tratamento sob deficit hídrico, que teve a A_{LD} de 138,32 mol CO₂. Na folha adulta a diferença de assimilação foi de 318,02 mol CO₂ dia⁻¹, onde o tratamento controle e tratamento sob deficit hídrico apresentaram A_{LD} de 590,11 e 272,11 mol CO₂ dia⁻¹, respectivamente. Não houve diferença significativa na assimilação diária de CO₂ para a folha senescente, onde a diferença de assimilação de CO₂ entre os tratamentos foi de apenas 65,21 mol CO₂ dia⁻¹.

Os resultados do balanço de energia (Tabela 7) demonstraram que a quantidade de energia variou pouco entre os diferentes tecidos da planta (folhas secas, bainha, folhas, raiz e colmo), como também variou pouco entre os tratamentos e estágios da folha. O menor valor encontrado foi de 16,79 MJ Kg⁻¹ e o maior foi de 17,93 MJ Kg⁻¹. Portanto, o valor médio de energia presente nos diferentes tecidos da cana-de-açúcar foi de 17,4 MJ/Kg⁻¹.

Tabela 7. Quantidade de energia (MJ/Kg^{-1}) presente em diferentes tecidos da cana-de-açúcar

| Tratamentos | Folhas Secas | Bainha | Folhas | Raiz | Colmo |
|--------------|--------------|--------|--------|-------|-------|
| MJ/Kg | | | | | |
| 100% | 16,81 | 17,81 | 17,98 | 17,41 | 17,93 |
| 20% | 16,79 | 17,87 | 17,43 | 16,95 | 17,32 |

4.4 Acúmulo de Energia nas Plantas

A Tabela 8 demonstra a variação de energia acumulada nos diferentes tecidos da cana-de-açúcar. Percebe-se que a quantidade de energia acumulada (MJ) nos diferentes tecidos da planta se deu em função do acúmulo final de massa seca nos diferentes tecidos da planta, pois como visto acima, a energia presente nos tecidos não apresentaram diferença, ou seja, quanto maior for a massa do tecido da planta, maior será a energia acumulada final.

Tabela 8. Energia acumulada (MJ) em diferentes tecidos da cana-de-açúcar.

| Tratamentos | Folhas Secas | Bainha | Folhas | Raiz | Colmo | Energia Acumulada Total |
|-------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------------|
| MJ | | | | | | |
| 100% | 0,55 ^a | 0,63 ^a | 0,46 ^a | 1,31 ^a | 1,28 ^a | 4,23 ^a |
| 20% | 0,33 ^b | 0,32 ^b | 0,16 ^b | 0,31 ^b | 0,25 ^b | 1,37 ^b |

Observa-se na figura 8 que no tratamento controle as maiores porcentagens de energia acumulada durante o desenvolvimento da cana-de-açúcar ocorreram na raiz (31,0%) e no colmo (30,2%), como também foram essas as partes da planta que tiveram maior porcentagem de massa seca em relação à massa seca total. Os resultados da massa da raiz foram parecidos com a massa do colmo, porém, isso se deve ao fato de que as plantas foram coletadas aos 150 DAP, sendo assim, segundo Segato et al. (2006) o máximo crescimento vegetativo (colmo) da cana-de-açúcar se dá a partir dos 150 dias após o plantio, portanto, a tendência é de que no final do ciclo da cultura a maior massa distribuída na planta inteira fosse encontrado no colmo.

Como observado no tratamento controle, o acúmulo de energia no tratamento sob deficit hídrico também ocorreu em função do acúmulo de biomassa, onde no tratamento sob deficit as folhas secas (24,1%) representaram a maior massa da planta, e conseqüentemente, também foi a parte da planta que acumulou mais energia em todo o seu período de desenvolvimento (0,33 MJ).

Partição da energia (MJ^{-1}) presente na cana-de-açúcar

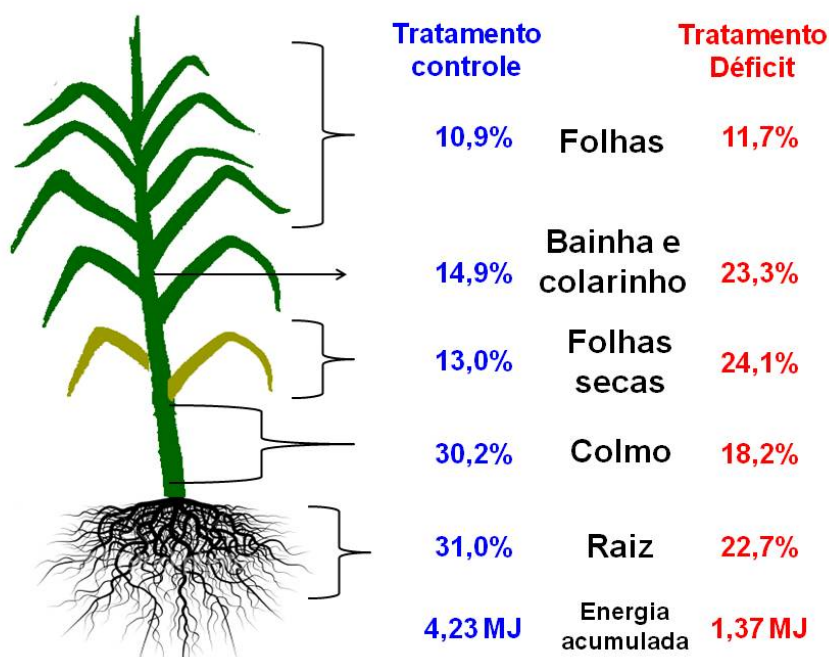


Figura 8. Partição de energia acumulada ($\% \text{MJ}^{-1}$) na cana-de-açúcar 150 DAP.

A quantidade de energia presente no colmo nas plantas sob deficit hídrico reduziu 40% em relação àquela presente no colmo das plantas do tratamento controle. Esses valores mostram o impacto que o deficit hídrico tem sobre a produtividade da cultura da cana-de-açúcar, pois o colmo é a matéria prima utilizada pela indústria para produção de açúcar, bioetanol e bioeletricidade.

Finalmente pode-se observar que as plantas do tratamento controle em 150 dias de desenvolvimento acumularam em média a energia total de 4,23 MJ, valor esse 3,1 vezes maior do que aquele encontrado nas plantas sob deficit hídrico, que nesse período acumularam em média 1,37 MJ.

Observa-se na Figura 9 que há significativa correlação direta entre a assimilação líquida de CO_2 diário com o acúmulo de energia na planta nas folhas jovem e adulta. Nas plantas sob deficit hídrico, particularmente na folha adulta, o valor médio de assimilação das plantas sob deficit foi de $272 \text{ mol CO}_2 \text{ dia}^{-1}$ e o

acúmulo médio final de energia das plantas foi de $1,37 \text{ MJ}^{-1}$. Já quando a assimilação líquida de CO_2 diário aumentou para $590,13 \text{ mol CO}_2 \text{ dia}^{-1}$ (tratamento controle) o acúmulo de energia final aumentou para $4,23 \text{ MJ}$ médio por planta.

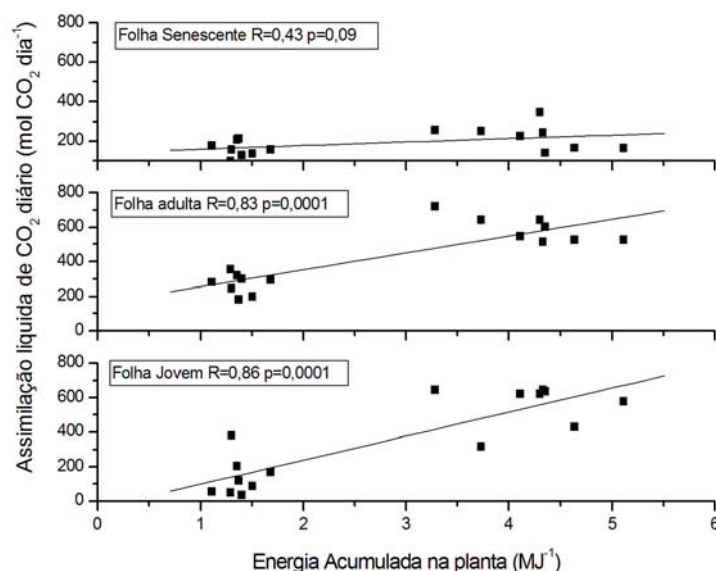


Figura 9. Energia acumulada (MJ^{-1}) na cana-de-açúcar 150 DAP em função da assimilação líquida de CO_2 diária.

Relacionando o acúmulo de energia final com a A_{max} , também se encontrou correlação positiva, principalmente para a folha adulta (Figura 10). Observou-se que quando a A_{max} foi em média $24,58 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (plantas sob deficit) o acúmulo de energia final foi de $1,37 \text{ MJ}^{-1}$ por planta. Já quando a A_{max} aumentou para $33,49 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (tratamento controle) o acúmulo de energia médio final das plantas foi de $4,23 \text{ MJ}^{-1}$. Portanto, quanto maior foi a A_{LD} e a A_{max} das folhas durante o ciclo da cultura, maior foi a quantidade de energia acumulada na planta.

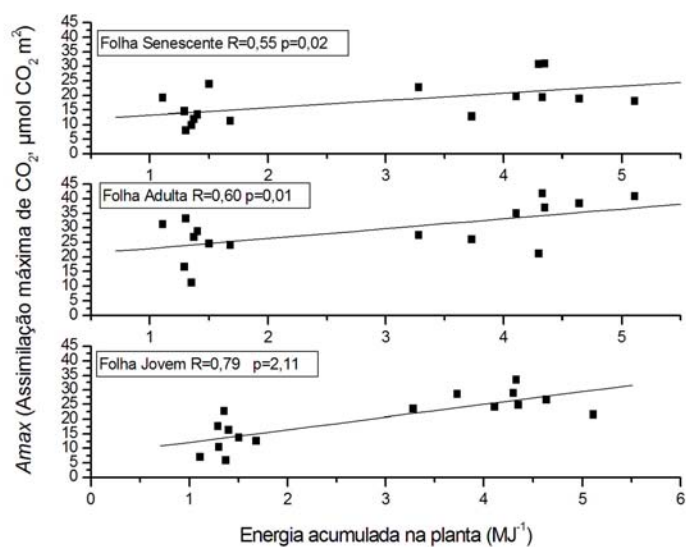


Figura 10. Energia acumulada (MJ⁻¹) na cana-de-açúcar 150 DAP em função da assimilação máxima de CO₂, *Amax*.

4.5 Eficiência de Conversão de Energia

Apesar da grande diferença final do acúmulo de energia (3,1 vezes), a eficiência de conversão de energia luminosa convertida em fito-energia foi de 1,52% no tratamento controle e 1,37% no tratamento sob deficit hídrico.

Tabela 9. Eficiência da conversão de energia (%)

| Tratamentos | 100% | 20% |
|-------------|-------------------|-------------------|
| <i>EC</i> | 1,52 ^a | 1,37 ^b |

5 DISCUSSÃO

5.1 Parâmetros Fisiológicos

Os resultados do *CRA*, *EM* e *Fv/Fm* demonstraram que não houve comprometimento das estruturas celulares, como também da eficiência do fotossistema com o deficit hídrico empregado (Tabela 4).

Em um estudo realizado por Gonçalves et al. (2010) em quatro variedades de cana-de-açúcar desenvolvidas sob três regimes hídricos (controle, estresse moderado e estresse severo), também não foi observado comprometimento do PSII em virtude do estresse hídrico, onde os resultados obtidos demonstraram que o estresse seja ele moderado ou severo, provoca pouca redução na eficiência fotoquímica potencial. Ghannoum et al. (2003), demonstraram que houve declínio na eficiência fotoquímica do PSII de quatro gramíneas C_4 , porém, essa queda não foi significativa, mostrando portanto, que a eficiência fotoquímica do PSII é pouco sensível ao deficit hídrico.

O menor valor da fluorescência da clorofila *a* no estágio senescente, pode ser considerado normal, em vista de que, nesse estágio as clorofilas passam a perder sua função e a energia absorvida que era dissipada para a etapa fotoquímica diminui, o que aumenta a reemissão dessa energia através da fluorescência e calor (SPERDOULI; MOUSTAKAS, 2011).

Graça et al. (2010), Machado et al. 2009 e Ghannoum et al. (2003) observaram declínio no *CRA* da cana-de-açúcar com o deficit hídrico, porém, é importante ressaltar, que o deficit empregado nesses trabalhos foi através de suspensão da irrigação, diferentemente deste trabalho, onde o deficit hídrico empregado foi através da redução da água disponível no solo, mantendo a capacidade de campo em 20%.

Os resultados do conteúdo relativo de água (*CRA*) confirmam os resultados obtidos para as variáveis *E.M.* e fluorescência da clorofila *a*, onde não se observou diferença significativa no *CRA* entre o tratamento controle e o tratamento com deficit hídrico nos três estágios da folha de cana-de-açúcar. Esses resultados sugerem que as folhas realizaram ajuste osmótico ou reduziram as perdas de água por transpiração (LARCHER, 2000). O ajustamento osmótico é o processo pelo qual plantas, em condições de estresse hídrico, acumulam ativamente açúcares, ácidos

orgânicos e íons no citosol da célula para diminuir o potencial osmótico e consequentemente manter o potencial hídrico e o turgor de suas células próximo do nível ótimo (NEPOMUCENO et al., 2001). Já em relação aos estágios da folha, observou-se diferença apenas no tratamento controle, onde o maior valor de *CRA* foi observado na folha jovem (88,10%) e o menor *CRA* foi observado na folha senescente (78,55%), resultados esses já esperados, pois as folhas da cana-de-açúcar ao entrarem em processo de senescência passam a perder água até a sua completa secagem.

Apesar de não ter sido observado diferença significativa no *CRA* entre os tratamentos, observa-se na Tabela 3 que a umidade do solo nos vasos se encontrava sempre na média de 10 a 15% no tratamento com deficit hídrico mostrando, portanto, houve restrição hídrica para esse tratamento durante o período de desenvolvimento da cana-de-açúcar.

Os resultados obtidos neste trabalho (Tabela 5) indicaram que os fatores fisiológicos que mais limitaram a fotossíntese da cultivar de cana-de-açúcar testada foram os fatores de origem bioquímica. Essa argumentação está de acordo com vários estudos realizados com plantas C4 submetidas ao deficit hídrico, que sugerem que a limitação da fotossíntese C4 é de origem bioquímica principalmente (GHANNOUM, et al., 2003; GHANNOUM, 2009; RIPLEY et al., 2007).

Entretanto, tanto para as folhas jovens como para as folhas adultas observou-se redução na *Gs*. Também foi observado na folha jovem aumento na *Ls*, no entanto, já na folha adulta percebeu-se um ligeiro aumento da *Ls*, porém, não significativo.

Graça et al. (2010) também observaram redução da *Gs* e na *E* na cultura da cana-de-açúcar submetida ao deficit hídrico. Gonçalves et al. (2010), observaram redução da *Gs* e da *E* na cultura da cana-de-açúcar submetidas ao mesmo deficit hídrico empregado neste trabalho (20% da capacidade de campo), comprovando portanto, que a *Gs* e a *E* da cultura da cana-de-açúcar reduzem significativamente quando a cultura é exposta ao deficit hídrico, sem afetar a eficiência do fotossistema II.

Porém, em estudo realizado por Lal e Edwards (1996) em duas espécies C4 (milho e *Amaranthus*) submetidas ao deficit hídrico, demonstrouse que o fechamento estomático não altera a *Ci* de maneira a causar um declínio na *Amax* nas primeiras fases do estresse. Esses resultados também foram relatados por Du et

al. (1996), os quais que estudaram o efeito do deficit hídrico nas trocas gasosas da cana-de-açúcar e observaram que a C_i diminuiu apenas no início do estresse hídrico sem efeito na A_{max} e que, com o estresse mais severo a C_i aumentou e a A_{max} diminuiu. Os resultados destes estudos corroboram com resultados obtidos no presente trabalho, onde apesar da redução da G_s , a C_i não foi alterada significativamente nos diferentes estágios de desenvolvimento da folha. Observou-se uma ligeira redução na C_i na folha adulta sob deficit hídrico, a qual deve-se ao fato de que neste estágio os valores da A_{max} se mantiveram elevados, em comparação ao A_{max} da folha jovem, portanto, o valor da C_i reduziu devido ao consumo elevado de CO_2 na assimilação de carbono.

O efeito dos fatores estomáticos sobre a fotossíntese das espécies C4 também foi descartado por Ghannoum et al. (2003) que estudaram a contribuição dos fatores estomáticos e não estomáticos na inibição da fotossíntese de quatro espécies C4 tropicais sob deficit hídrico e chegaram a conclusão de que a inibição da fotossíntese para as espécies C4 foi de origem bioquímica. Resultados semelhantes também foram obtidos por Ripley et al. (2007) que estudaram as perdas da fotossíntese em gramíneas C3 e C4 sob deficit hídrico e relataram que essas são causadas principalmente pelo aumento da limitação metabólica.

Os resultados observados nos estudos acima estão de acordo com aqueles obtidos neste trabalho em relação a V_{cmax} e V_{pmax} , onde houve redução significativa da V_{pmax} pelo deficit hídrico em todos os estágios da folha e ocorreu redução da V_{cmax} no estágio da folha adulta e senescente.

Alterações na atividade das enzimas Rubisco e PEP-Case sob condições de deficit hídrico já foram relatadas em diversos estudos para as espécies C4, como cana-de-açúcar e sorgo (CONTOURANSEL et al., 1996; DU et al., 1996). Bowman et al. (1989) relataram que a atividade das enzimas do ciclo C3 é mais sensível ao deficit hídrico do que as enzimas do ciclo C4, assumindo portanto, que essa sensibilidade das enzimas do ciclo C3 limitam a fotossíntese das plantas C4. Estes resultados corroboram aqueles observados neste trabalho, como mencionado acima, onde em todos os estágios da folha da cana-de-açúcar a V_{cmax} foi significativamente alterada pelo deficit hídrico, diferentemente da V_{pmax} na folha jovem, que apesar da tendência de queda, não apresentou redução significativa.

5.2 Parâmetros Biométricos

O deficit hídrico afetou significativamente o rendimento da cultura da cana-de-açúcar. Dentre as variáveis observadas, pode-se dar ênfase ao rendimento do colmo e a área foliar (Tabela 6).

Inmam-Bamber et al. (2008) afirmaram que a primeira resposta da planta ao deficit hídrico é a redução em seu desenvolvimento. Gava et al. (2011) constataram incremento na produtividade de colmos da cana-de-açúcar quando submetidas a irrigação adequada. Demonstrando que o deficit hídrico reduz consideravelmente a biomassa da cana-de-açúcar.

Machado et al. (2009) observaram redução na produção de fitomassa da cultura da cana-de-açúcar na fase de crescimento inicial quando o genótipo IACSP 96-2042 foi exposto ao deficit hídrico, indicando que a causa na redução na produção de fitomassa e de sólidos solúveis se deu em razão de menor condutância estomática e de menor eficiência aparente de carboxilação da fotossíntese. Dantas Neto et al. (2006), em um estudo com lâminas de irrigação na cultura da cana-de-açúcar, observaram que a lâmina de irrigação influenciou significativamente os parâmetros de crescimento da cana-de-açúcar em seu desenvolvimento inicial.

Inman-Bamber (2004) argumenta que o deficit hídrico restringe o crescimento tanto nas fases de divisão como no alongamento celular em cana-de-açúcar e que decréscimos na expansão das folhas e colmo ocorrem antes da redução de folhas verdes e, posteriormente, afetam o acúmulo de fitomassa e de sólidos solúveis no caldo.

5.3 Balanço de carbono e de energia

Os resultados do balanço de carbono demonstram que a produção de biomassa da cana-de-açúcar através da fotossíntese foi em função da capacidade de assimilação de CO_2 principalmente das folhas jovem e adulta (Figura 6). Adicionalmente verificou-se que o deficit afeta significativamente a A_{LD} pelas folhas da cana-de-açúcar.

A redução da A_{LD} sob deficit hídrico também foi observada por Carmo-Silva et al. (2007), onde as taxas de assimilação líquida de CO_2 diminuíram em três espécies (*P. dilatatum*, *C. dactylon* e *Z. japônica*) submetidas ao deficit hídrico.

Nossos resultados indicam que a redução da A_{LD} das folhas da cana-de-açúcar foi afetada principalmente pela redução na eficiência de carboxilação da Rubisco e da PEP-Case nas plantas submetidas ao deficit hídrico.

Observa-se ainda que a A_{LD} está fortemente correlacionada com a energia total acumulada na planta (Figura 8), portanto, quanto maior for a A_{LD} durante o desenvolvimento da planta, maior será a quantidade total de energia acumulada na planta.

Observa-se ainda que os valores da Rd tiveram baixa variação, ficando na faixa de 15 a 29% da fotossíntese bruta, tanto para as plantas controle como para as plantas sob deficit hídrico, entretanto, a menor variação ocorreu nas plantas controle, onde a Rd variou entre 22 e 26%. Esses dados indicam que a Rd das folhas da cana-de-açúcar não aumenta sob deficit hídrico, e sim, se mantém proporcional a A_{LD} . Isso pode ser observado principalmente na folha jovem, onde no tratamento controle a A_{LD} foi de 74% e a Rd foi de 26%, e no tratamento sob deficit a A_{LD} foi de 73% e a Rd foi de 27%, porém, a Pn_B da planta controle foi quase 4 vezes maior que a Pn_B da folha sob deficit hídrico.

Diversos autores relatam que a respiração corresponde a valores de 30 a 40% da fotossíntese (LOOMIS; WILLIAMS, 1963; LONG et al., 2006; ZHU; LONG; ORT, 2008). Essa respiração corresponde a somatória da respiração de manutenção e respiração de crescimento (HESKETH; BAKER; DUCAN, 1971).

Em relação ao balanço de energia presente na matéria seca da cana-de-açúcar, foi observado que os materiais analisados (folhas secas, bainha, folhas, raiz e colmo) não apresentaram diferença na quantidade de energia presente na matéria seca, onde a média de energia presente nesses materiais foi de 17,4 MJ Kg⁻¹ (Tabela 7). Os valores médios da energia presente na matéria seca obtidos neste trabalho foram próximos aos valores apresentados por Amthor (2010) da energia presente na matéria seca de várias culturas: soja 19,1 MJ Kg⁻¹, sorgo 17,2 MJ Kg⁻¹, milho 17,5 MJ Kg⁻¹ e girassol 16,7 MJ Kg⁻¹. Amthor (2010) encontrou ainda pequenas diferenças em relação à quantidade de energia presente em diferentes partes da planta, por exemplo, na cultura da soja encontrou-se os seguintes valores: raiz 18,3 MJ Kg⁻¹, caule (haste) 17,2 MJ Kg⁻¹, folha 19,0 MJ Kg⁻¹ e grãos 22,8 MJ Kg⁻¹. Já para a cultura do milho os valores encontrados foram: raiz 13,4 MJ Kg⁻¹, caule (haste) 17,4 MJ Kg⁻¹, folha 16,9 MJ Kg⁻¹ e grãos 18,0 MJ Kg⁻¹.

Portanto, é importante considerar que a energia presente na matéria seca das plantas pode apresentar variação dependendo da espécie e do órgão analisado (AMTHOR, 2010).

5.4 Acúmulo de Energia nas Plantas

A grande diferença obtida neste trabalho entre os tratamentos controle e deficit hídrico pode ser observada na energia acumulada nas plantas ao término do período de desenvolvimento. A energia acumulada nas plantas de cana-de-açúcar em 150 dias foi 3,08 vezes maior no tratamento controle em relação as plantas sob deficit hídrico. Nas plantas controle a energia acumulada no final do experimento foi de 4,23 MJ, já no tratamento sob deficit hídrico a energia acumulada foi de 1,37 MJ.

A energia acumulada no tratamento controle foi distribuída entre os diferentes tecidos da planta da seguinte maneira: raiz 31,0%; colmo 30,2%; bainha e colarinho 14,9%; folhas secas 13,0% e folhas 10,9%. Já no tratamento com deficit a distribuição se deu da seguinte maneira: folhas secas 24,1%; bainha e colarinho 23,3%; raiz 22,7%; colmo 18,2% e folhas 11,7%.

Analisando a distribuição de energia acumulada na planta inteira nos dois tratamentos, observou-se diferença na energia acumulada no colmo, pois o colmo é a matéria prima utilizada pela indústria canavieira para produção de etanol, açúcar e energia elétrica através do bagaço.

No tratamento controle 30,2% da energia total acumulada estava presente no colmo, já no tratamento sob deficit hídrico 18,2% da energia total acumulada estava presente no colmo, demonstrando portanto, que a cana-de-açúcar quando esta sob boas condições hídricas, direciona a energia interceptada para o colmo.

5.5 Eficiência de Conversão de Energia

A eficiência de conversão de energia luminosa em fito-energia (*EC*) foi de 1,52% no tratamento controle e 1,37% no tratamento sob deficit hídrico. Esses valores estão próximos dos valores encontrados na literatura, onde Zhu, Long e Ort (2008) chegaram a valores teóricos da máxima eficiência da conversão de energia

solar em fito-energia. Para espécies C3 o valor foi 4,6% e para espécies C4 o valor foi de 6% (conduzidas em temperatura de 30°C). Entretanto, embora ainda existam poucas informações na literatura, a eficiência de conversão efetiva é de em geral 2,4% para as plantas C3 e de 3,7% para as plantas C4 em condições de cultivo próximo do ideal (MONTEITH, 1977; BEALE, 1995; PIEDADE, 1995). Beadle (1995) apresentou valores da eficiência de conversão de energia próximos aos apresentados acima, relatando que em espécies C3 a eficiência de conversão de energia é de 3,5% e em espécies C4 4,3%.

A diferença na *EC* de energia entre os tratamentos foi de 9,87%. Essa diferença na eficiência de conversão de energia se deve ao fato de que a *EC* é baseada na quantidade de energia interceptada, sendo assim, quanto maior for a área foliar de uma cultura, maior será a energia interceptada e maior será a produção de biomassa (fito-energia). Nosso resultados mostraram uma significativa redução da área de interceptação de luz nas plantas sob deficiência hídrica, o que deve ter contribuído de forma crítica para a redução da *EC*.

5.6 Discussão Final

Analisando todos os dados apresentados acima, percebe-se uma nítida relação entre todos os parâmetros avaliados.

O maior potencial fotossintético foi obtido nas plantas controle, na folha jovem a *Amax* do tratamento controle foi 50% maior do que as plantas sob deficit, já na folha adulta a *Amax* foi 33% maior do que as plantas sob deficit. Resultados esses confirmados pelo balanço de CO₂ diário, sendo que nas plantas controle a assimilação líquida diária de CO₂ foi 53,% maior do que a assimilação líquida diária das plantas sob deficit.

A maior fotossíntese no tratamento controle apresentada acima em relação ao tratamento sob deficit, pode claramente ser observada nos parâmetros biométricos da cana-de-açúcar. Onde a massa seca total do tratamento controle foi 3,6 vezes maior do que no tratamento sob deficit hídrico. Com destaque para área foliar, sendo que no final do experimento o tratamento controle tinha área foliar 2,8 vezes maior do que o tratamento sob deficit.

Portanto, quanto maior for a fotossíntese da planta em seu desenvolvimento inicial, maior será a área foliar da planta, e a planta com maior área

foliar intercepta mais energia luminosa, e quanto mais energia luminosa a planta interceptar maior será a quantidade de energia acumulada ao fim do ciclo da cultura.

Isso pode ser comprovado pelos valores finais de energia acumulada nas plantas, onde no tratamento controle a energia acumulada ao longo do período de desenvolvimento foi 3,1 vezes maior do que o tratamento sob deficit hídrico.

Apesar da grande diferença observada nos parâmetros fisiológicos, nos parâmetros biométricos, no balanço de carbono e acúmulo de energia entre os dois tratamentos estudados a diferença na eficiência de conversão de energia luminosa em fito-energia na cana-de-açúcar foi de 9,87% (1,52% no tratamento controle e 1,37% no tratamento sob deficit).

Porém, é importante ressaltar que o cálculo da eficiência de conversão de energia tem como base a relação energia interceptada (área foliar) : energia acumulada. Portanto, quanto menor a área foliar, menor a energia interceptada e assim, menor será a energia acumulada no final do ciclo.

E ainda, considerando essa diferença de 9,87% na eficiência de conversão de energia, percebe-se que o deficit hídrico reduz a produtividade nacional em mínimo em 57.498 toneladas de cana-de-açúcar.

6 CONCLUSÕES

A folha jovem foi mais sensível ao deficit hídrico e a folha adulta apresentou o maior potencial fotossintético.

A limitação da fotossíntese na cultura da cana-de-açúcar sob deficit hídrico foi principalmente de origem bioquímica (carboxilação das enzimas Rubisco e da PEP-Case).

O deficit hídrico causou redução de 72% na biomassa final e consequentemente no acúmulo de fito-energia.

A eficiência de conversão de energia foi afetada pelo deficit hídrico, onde a eficiência de conversão foi de 1,52% e 1,37% nas plantas controle e sob deficit hídrico respectivamente.

REFERÊNCIAS

ALBINO, J. C.; CRESTE, S.; FIGUEIRA, A. Mapeamento genético da cana-de-açúcar. **Biotecnologia, ciência e desenvolvimento**, n. 36, 2006.

AMTHOR, J. S. From sunlight to phytomass: on the potential efficiency of converting solar radiation to phyto-energy. **New Phytologist**, n.188, p. 939-959, 2010.

ARIAS, M. I. B.; DELGADO, E. O.; CARMENATE, R. V. Cambios fisiológicos de la caña de azúcar ante el deficit hídrico. 1. ed. México: Universidad Autónoma Chapingo, 1996. 135 p.

AZEVEDO, R. A. et al. Sugarcane Under Pressure: An Overview of Biochemical and Physiological Studies of Abiotic Stress. **Tropical Plant Biology**, n. 4, p. 42–51, 2011.

BEADLE, C. L.; LONG, S. P. Photosynthesis-is it limiting to biomass production? **Biomass**, n. 8, p. 119-168, 1985.

BEALE, C. V.; LONG, S. P. Can perennial C4 grasses attain high efficiencies of radiant energy-conversion in cool climate. **Agricultural and Forest Meteorology**, n. 96, p. 103-115, 1995.

BECKER, T. W.; FOCK, H. P. Effects of water stress on the gas exchange, the activities of some enzymes of carbon and nitrogen metabolism, and on the pool sizes of some organic acids in maize leaves. **Photosynthesis Research**, n. 8, p. 175–181, 1986.

BOWMAN, W. D. et al. Short-term changes in leaf carbon isotope discrimination in salt- and water-stressed C4 grasses. **Plant Physiology**, n. 90, p. 162–166, 1989.

CARMO-SILVA, A. E. et al. Photorespiration in C4 grasses remains slow under drought conditions. **Plant Cell and Environment**. doi: 10.1111/j.1365–3040.2008.01805.x. 2008.

CARMO-SILVA, A. E. et al. Photosynthetic responses of three C4 grasses of different metabolic subtypes to water deficit. **Functional Plant Biology**, n. 34, p. 204–213, 2007.

CASTRO, P. R. C. Aplicações da fisiologia vegetal no sistema de produção da cana-de-açúcar. In: Simpósio Internacional de Fisiologia da Cana-de-açúcar – STAB. **Anais...** 2000.

CONAB. Companhia Nacional de Abastecimento, 2012. Disponível em: <http://www.conab.gov.br> Acesso em 20 mai. 2012.

CONTOURANSEL, D. et al. Effect of water stress on pyruvate, Pi dikinase and phosphoenol pyruvate carboxylase activities in the leaves of two cultivars of sorghum (*Sorghum bicolor* L.). **Journal of Agronomy and Crop Science**, n. 176, p. 59–69, 1996.

CORNIC, G. Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis. In: Baker NR, Bowyer JR, eds. Photoinhibition of photosynthesis. **Oxford: Bios Scientific Publishers**, p. 297–313, 1994.

DANTAS NETO, J. et al. Resposta da cana-de-açúcar, primeira soca, a níveis de irrigação e adubação de cobertura. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 10, n. 2, p. 283–288, 2006.

DIOLA, V.; SANTOS, F. A. **Fisiologia da cana-de-açúcar**. In: SANTOS, F. A.; BORÉM, A.; CALDAS, C.S. (Org.). Cana-de-açúcar: bioenergia, açúcar e álcool - tecnologias e perspectivas. Visconde do Rio Branco: Editora Suprema, 2010. p.26-49.

DOWNES, R. W. Differences in transpiration rates between tropical and temperate grasses under controlled conditions. **Planta**, n. 88, p. 261–273, 1969.

DU, Y. C. et al. Effects of water stress on carbon exchange rate and activities of photosynthetic enzyme in leaves of sugarcane (*Saccharum sp.*). **Functional Plant Biology**, n. 23, p. 719–726, 1996.

FARQUHAR, G. D.; SHARKEY, T. D. Stomatal conductance and photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 33, p. 317-345, 1982.

GAVA, G. J. C. et al. Produtividade de três cultivares de cana-de-açúcar sob manejos de sequeiro e irrigado por gotejamento. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 15, n. 3, p. 250–255, 2011.

GHANNOUM, O. et al. Nonstomatal limitations are responsible for droughtinduced photosynthetic inhibition in four C4 Grasses. **New Phytologist**, n. 159, p. 599–608, 2003.

GHANNOUM, O. C4 Photosynthesis and water stress. **Annals of Botany**, n. 103, p. 635–644, 2009.

GONÇALVES, E. R. et al. Trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a* em variedades de cana-de-açúcar submetidas à deficiência hídrica, **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 14, n. 4, p. 378–386, 2010.

GRAÇA, J. P. et al. Physiological parameters in sugarcane cultivars submitted to water deficit. **Brazilian Society of Plant Physiology**, v. 22, n. 3, p. 189-197, 2010.

HATCH, M. D. C4 photosynthesis: a unique blend of modified biochemistry, anatomy and ultrastructure. **Biochimica et Biophysica Acta**, n. 895, p. 81–106, 1987.

HESKETH, D.; BAKER, D. N.; DUNCAN, W. G. Simulation of growth and yield in cotton: respiration and carbon balance. **Crop Science**, n. 11, p. 394–398, 1971.

IPMET. **Instituto de Pesquisas Meteorológicas**. Disponível em: <http://www.ipmet.unesp.br> Acesso em 20 jan 2011.

INMAN-BAMBER, N. G. Sugarcane water stress criteria for irrigation and drying off. **Field Crops Research**, n. 89, p. 107–122, 2004.

INMAN-BAMBER, N. G.; SMITH, D. M. Water relations in sugarcane and response to water deficits. **Field Crops Research**, v. 89, n. 92, p. 185–202, 2005.

INMAN-BAMBER, N. G. et al. Increasing sucrose accumulation in sugarcane by manipulating leaf extension and photosynthesis with irrigation. **Australian Journal of Agricultural & Resource Economics**, n. 59, p. 13–26, 2008.

KALAPOUS, T.; VAN DEN BOOGAARD, R.; LAMBERS, H. Effect of soil drying on growth, biomass allocation and leaf gas exchange of two annual Grass species. **Plant and Soil**, n. 185, p. 137–149, 1996.

KRAMER, D. M.; EVANS, J. R. The Importance of Energy Balance in Improving Photosynthetic Productivity. **Plant Physiology**, v. 155, 2011.

KSENZHEK, O. S.; VOLKOV A. G. **Plant energetics**. 1. ed. San Diego: Academic Press, 1998.

LAL, A.; EDWARDS, G. E. Analysis of inhibition of photosynthesis under water stress in the C4 species *Amaranthus cruentus* and *Zea mays*: electron transport, CO₂ fixation and carboxylation capacity. **Functional Plant Biology**, n. 23, p. 403–412, 1996.

LARCHER, W. *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos: Rima, 2000.

LAWLOR, D. W.; CORNIC, G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. **Plant, Cell and Environment**, n. 25, p. 275–294, 2002.

LAWLOR, D. W. The effects of water deficit on photosynthesis. In: Smirnov N, ed. *Environment and plant metabolism: flexibility and acclimation*. Oxford: BIOS Scientific Publishers, 1995. p. 129–160.

LAWLOR, D. W. Limitation to photosynthesis in Water-stressed Leaves: Stomata vs. Metabolism and the Role of ATP. **Annals of Botany**, n. 89, p. 871–885, 2002.

LAWLOR, D. W.; FOCK, H. Photosynthesis, respiration, and carbon assimilation in water-stressed maize at two oxygen concentrations. **Journal of Experimental Botany**, n. 29, p. 579–593, 1978.

LONG, S. P. et al. Can improvement in photosynthesis increase crop yields? **Plant, Cell & Environment**, n. 29, p. 315–330, 2006.

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

LOOMIS, R. S.; WILLIAMS W. A. Maximum crop productivity: an estimate. **Crop Science**, n. 3, p. 67-72, 1963.

LORETO, F.; TRICOLI, D.; DI MARCO, G. On the relationship between electron transport rate and photosynthesis in leaves of the C4 plant *Sorghum bicolor* exposed to water stress, temperature changes and carbon metabolism inhibition. **Functional Plant Biology**, n. 22, p. 885–892, 1995.

MACHADO, R. S. et al. Respostas biométricas e fisiológicas ao déficit hídrico em cana-de-açúcar em diferentes fases fenológicas. **Pesquisa agropecuária brasileira, Brasília**, v. 44, n.12, p.1575-1582, 2009.

MAAS, E. V.; HOFFMAN, G. J. Crop salt tolerance - current assessment. *Journal of Irrigation and Drainage Division*, v. 103, p. 115-134, 1977.

MAROCO, J. P.; PEREIRA, J. S.; CHAVES, M. M. Growth, photosynthesis and water-use efficiency of two C4 Sahelian grasses subjected to water deficits. *Journal of Arid Environments*, n. 45, p. 119–137, 2000.

MONTEITH, J. L. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. **Journal of Applied Ecology**, n. 9, p. 747-766, 1972.

MONTEITH J. L. Climate and the efficiency of crop production in Britain. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, B281, p. 277-294, 1977.

MURCHIE, E.H.; PINTO, M.; HORTON, P. Agriculture and the new challenges for photosynthesis research. **New Phytologist**, n. 181, p. 532–552, 2008.

NEPOMUCENO, A. L. et al. Tolerância à seca em plantas. **Biotecnologia Ciência e Desenvolvimento**, v. 23, p. 12-18, 2001.

NETTO, D. V. Figura disponível em:
http://www.fisicanet.com.ar/biologia/metabolismo/ap12_fijacion_de_carbono.php#.UPFmsOTg1r0 Acesso em 01 out. 2012.

NOGUEIRA, M. F. M. **Biomassa energética**: caracterização de biomassas. Disponível em:
<http://www.bepinet.net/pdfs/Atividades/1st%20School%20of%20combustion,%20Florianopolis%202007/Caracterizacaode%20Biomassa%20Ufpa.pdf> Acesso em 19 mai. 2009.

NOGUEIRA, G. A. Produção de mudas de cana-de-açúcar. In: **Atualização em produção de cana-de-açúcar**. Jaboticabal/SP: Funep, 2006. p. 79-92.

ORLANDO FILHO, J.; MACEDO, N.; TOKESHI, H. Seja o doutor do seu canavial. **Encarte de Informações Agronômicas**, n. 67, 1994.

PEARCY, R.W.; EHLERINGER, J. Comparative eco-physiology of C3 and C4 plants. **Plant, Cell and Environment**, n. 7, p. 1–13, 1984.

PIEIDADE, M.T.F.; JUNK, W.J.; LONG, S.P. The productivity of the C₄grass *Echinochloa polystachya* on the Amazon floodplain. **Ecology**, n. 72, p. 1456-1463, 1991.

REDDY, R. A.; CHAITANYA, K.V.; VIVEKANANDAN, M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. **Journal of Plant Physiology**, n. 161, p. 1189–1202, 2004.

RIPLEY, B. S. et al. Drought constraints on C₄ photosynthesis: stomatal and metabolic limitations in C₃ and C₄ subspecies of *Alloteropsis semialata*. **Journal of Experimental Botany**, v. 58, n. 6, p. 1351–1363, 2007.

RODRIGUES, J. D. **Fisiologia da Cana-de-açúcar**. 1995. Disponível em: <http://www.malavolta.com.br/pdf/1071.pdf> Acesso em 20 mar 2011.

SACCARDY, K. et al. Effect of drought stress on net CO₂ uptake in *Zea* leaves. **Planta**, n. 199, p. 589–595, 1996.

SAGUINO, A. et al. Do raquitismo da soqueira da cana-de-açúcar em toletes de três gemas pelo tratamento térmico em água a 52° C por 30 minutos. **Relatório CTC**, 1996.

SALIENDRA, N. Z. et al. Associations between partitioning of carboxylase activity and bundle sheath leakiness to CO₂, carbon isotope discrimination, photosynthesis, and growth in sugarcane. **Journal of Experimental Botany**, n. 47, p. 907–914, 1996.

SCOTTI CAMPOS, P.; THU PHAM THI, A. Effect of abscisic acid pretreatment on membrane leakage and lipid composition of *Vigna unguiculata* leaf discs subjected to osmotic stress. **Plant Science**, v. 130, p. 11-18, 1997.

SEGATO, S. V. et al. Atualização em produção de cana-de-açúcar. Piracicaba: CP 2, 2006. 415 p.

SHARKEY, T. D. et al. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C₃ leaves. **Plant, Cell and Environment**, v. 30, p. 1035-1040, 2007.

SMIT, M. A.; SINGELS, A. The response of sugarcane canopy development to water stress. **Field Crops Research**, v. 98, p. 91-97, 2006.

SPERDOULI, I; MOUSTAKAS, M. Spatio-temporal heterogeneity in *Arabidopsis thaliana* leaves under drought stress. **Plant Biology**, v. 14, n. 2012, p. 118–128, 2011.

VALE A. T. et al. **Caracterização energética e rendimento da carbonização de resíduos de grãos de café (*Coffea arabica* L.) e de madeira (*Cedrelinga catenaeformis*) Duke**. CERNE, Lavras, v. 13, n. 4, p. 416-20, 2007.

VITTI, G. C.; MAZZA, J. A. Planejamento, estratégias de manejo e nutrição da cana-de-açúcar. **Informações Agrômicas**, n. 97, 2008.

WACLAWOVSKY, A. J.; SATO P. M.; LEMBKE C. G.; Moore P.H.; SOUZA G. M. Sugarcane for bioenergy production: an assesment of yield and regulation of sucrose content. **Plant Biotechnology Journal**, n. 8, p. 1-14, 2010.

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