

Baixa temperatura noturna e deficiência hídrica na fotossíntese de cana-de-açúcar

Daniela Favero São Pedro Machado⁽¹⁾, Ana Maria Magalhães Andrade Lagôa⁽¹⁾, Rafael Vasconcelos Ribeiro⁽²⁾, Paulo Eduardo Ribeiro Marchiori⁽¹⁾, Ricardo Silvério Machado⁽¹⁾ e Eduardo Caruso Machado⁽¹⁾

⁽¹⁾Instituto Agronômico, Caixa Postal 28, CEP 13012-970 Campinas, SP. E-mail: danifavero@yahoo.com.br, alagoa@iac.sp.gov.br, marchiori.paulo@gmail.com, machado_rs@yahoo.com.br, caruso@iac.sp.gov.br ⁽²⁾Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Vegetal, Rua Monteiro Lobato, nº255, CEP 13083-862 Campinas, SP. E-mail: rvr@unicamp.br

Resumo – O objetivo deste trabalho foi avaliar as respostas fotossintéticas da cana-de-açúcar aos efeitos simultâneos e isolados de baixa temperatura noturna (TN) e deficiência hídrica (DH). Após 128 dias do plantio, as plantas da cultivar IACSP94-2094 foram submetidas aos tratamentos: controle, sem DH e com TN de 20°C (TN20); com DH e TN de 20°C (DH/TN20); sem DH e com TN de 12°C (TN12); e com DH e TN de 12°C (DH/TN12) por cinco dias. Após o período de tratamento, as plantas foram irrigadas e submetidas à TN de 20°C por mais quatro dias, para recuperação. Houve decréscimos na assimilação de CO₂ em todos os tratamentos. A recuperação total da assimilação de CO₂ foi observada apenas nas plantas do tratamento TN12. A ocorrência simultânea da baixa temperatura noturna e da deficiência hídrica causou dano acentuado e persistente na condutância estomática, na capacidade máxima da ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase, no transporte aparente de elétrons, no fator de eficiência e na eficiência operacional do fotossistema II, o que resultou em limitações difusivas, bioquímicas e fotoquímicas da fotossíntese das plantas de cana-de-açúcar.

Termos para indexação: *Saccharum*, assimilação de CO₂, PEPcase, resfriamento, Rubisco.

Low night temperature and water deficit on photosynthesis of sugarcane

Abstract – The objective of this work was to evaluate the photosynthetic responses of sugarcane to the simultaneous and isolated effects of low night temperature (TN) and water deficit (DH). After 128 days of planting, plants of the cultivar IACSP94-2094 were subjected to the following treatments: control, without DH and with TN of 20°C (TN20); with DH and TN of 20°C (DH/TN20); without DH and with TN of 12°C (TN12); and with DH and TN of 12°C (DH/TN12). After the period of treatment, plants were irrigated and subjected to TN of 20°C for four more days, for recovery. There were decreases in CO₂ assimilation in all treatments. Total recovery of CO₂ assimilation was observed only in plants from the treatment TN12. The simultaneous occurrence of low night temperature and water deficit caused a accentuated and persistent effect on stomatal conductance, on the maximum capacity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase, on the electron transport rate, on the efficiency factor, and on the operational efficiency of photosystem II, which resulted in diffusive, biochemical, and photochemical limitations of photosynthesis of sugarcane plants.

Index terms: *Saccharum*, CO₂ assimilation, PEPcase, cooling, Rubisco.

Introdução

A cultura de cana-de-açúcar (*Saccharum* spp.) tem importância mundial como fonte de alimento e de energia. No Brasil, o cultivo dessa espécie tem aumentado em áreas marginais, onde há variações anuais acentuadas de temperatura e da disponibilidade hídrica (Rolim et al., 2007). Episódios de baixa temperatura noturna ocorrem com certa frequência e causam danos que podem afetar a produtividade das plantas (Soares-Cordeiro et al., 2010; Sales et al., 2012). Nas regiões subtropicais, a ocorrência de baixas temperaturas noturnas é comum no final do inverno,

quando há deficiência hídrica no solo e dias com temperaturas relativamente altas.

Plantas têm tolerância variável à baixa temperatura, e, em espécies tropicais sensíveis ao resfriamento, podem ocorrer danos mesmo quando estas são expostas a temperaturas superiores à de congelamento do tecido (Sage & Kubien, 2007; Kakani et al., 2008). Folhas de plantas expostas ao resfriamento mostram inibição da fotossíntese, translocação mais lenta de carboidratos, menor respiração, inibição do metabolismo de proteínas, geração de espécies reativas de oxigênio, crescimento lento e murcha foliar. Estas modificações

são causadas por disfunções em processos metabólicos promovidos por alterações das propriedades da membrana, mudanças na estrutura de proteínas e nas interações entre macromoléculas, e pela inibição de reações enzimáticas (Carmo-Silva et al., 2008; Kakani et al., 2008; Soares-Cordeiro et al., 2010; Liu et al., 2012). Em condições de baixa temperatura noturna, observou-se decréscimo na fotossíntese em espécies C_4 (milho e gramíneas), o que pode ser atribuído tanto a fatores difusivos quanto metabólicos (Kakani et al., 2008; Soares-Cordeiro et al., 2010).

Além das condições térmicas, a deficiência hídrica do solo constitui um dos estresses mais limitantes da produtividade vegetal. A deficiência hídrica tem impacto variável na produtividade agrícola dependendo da fase fenológica em que ocorre (Inman-Bamber & Smith, 2005; Machado et al., 2009), e há genótipos de cana-de-açúcar que mostram diferentes capacidades de recuperação no crescimento após eventos de seca (Landell et al., 2004; Machado et al., 2009). Sob deficiência hídrica, as plantas apresentam alterações morfofisiológicas, tais como: enrolamento e alteração do ângulo da folha; redução da área foliar, da transpiração, da condutância estomática, da fotossíntese e da condutividade hidráulica das raízes; modificação da atividade de enzimas do metabolismo de nitrogênio e de carbono; e mudanças nos teores de antioxidantes (Ghannoum, 2009; Machado et al., 2009; Lopes et al., 2011; Ribeiro et al., 2013). A fotossíntese decresce inicialmente em razão do fechamento dos estômatos e, com o agravamento da deficiência hídrica, também se evidenciam limitações metabólicas (Ghannoum et al., 2003; Carmo-Silva et al., 2008; Ghannoum, 2009; Lopes et al., 2011).

Estudos sobre os danos causados pela baixa temperatura noturna e pela deficiência hídrica em espécies C_3 são frequentes (Machado et al., 2010); porém, em espécies C_4 , como a cana-de-açúcar, são mais escassos (Sales et al., 2012).

O objetivo deste trabalho foi avaliar as respostas fotossintéticas da cana-de-açúcar aos efeitos simultâneos e isolados de baixa temperatura noturna e deficiência hídrica.

Material e Métodos

Foram plantados mini toletes de cana-de-açúcar (*Saccharum* spp.), cultivar IACSP94-2094, em

bandejas contendo substrato comercial composto de turfa de esfagno, vermiculita expandida, calcário dolomítico, gesso agrícola e fertilizante NPK (traços). Aos 35 dias após o plantio (DAP), as mudas foram transplantadas para vasos de plástico contendo 8,5 L de uma mistura na proporção 1:1:1 de terra, areia e substrato. As plantas foram mantidas em casa de vegetação, e receberam irrigação diária e aplicações de nutrientes. Estas aplicações foram parceladas em três vezes, o que totalizou, por vaso: 18,21 g de $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$; 5,31 g de MAP; 7,29 g de KCl; 2,12 g de MgSO_4 ; 0,17 g de H_3BO_3 ; 0,20 g de MnSO_4 ; 0,02 g de CuSO_4 ; 0,02 g de $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \times 4(\text{H}_2\text{O})$; 0,09 g de ZnSO_4 ; e 42,5 mL de solução de Fe-EDTA. A radiação solar variou entre 400 e 1.014 W m^{-2} e a temperatura do ar entre 16 e 28°C durante o experimento.

Aos 128 DAP, as plantas foram submetidas aos seguintes tratamentos: testemunha, com temperatura noturna (TN) de 20°C e irrigação (TN20); TN de 20°C com deficiência hídrica (DH/TN20); TN de 12°C com irrigação (TN12); e TN de 12°C com deficiência hídrica (DH/TN12). Para imposição da baixa temperatura noturna, as plantas foram transferidas para câmara de crescimento modelo PGR14 (Conviron, Winnipeg, Manitoba, Canadá) e permaneceram nessa condição durante 12 horas (das 19h às 7h), sendo transferidas para a casa de vegetação no dia seguinte. As plantas foram irrigadas diariamente, tendo-se feito a reposição da água evapotranspirada, a qual foi medida por pesagens diárias dos vasos. A deficiência hídrica foi imposta pela suspensão da rega, e o substrato foi mantido com 50% da capacidade máxima de retenção de água, medida pela pesagem dos vasos (Sales et al., 2012). Os tratamentos foram aplicados pelo período de cinco dias. Na sequência, as plantas foram submetidas a um período de quatro dias de recuperação, quando a TN retornou a 20°C nos tratamentos TN12 e DH/TN12, e as plantas dos tratamentos DH/TN20 e DH/TN12 foram reidratadas. A reidratação do substrato foi realizada ao entardecer do quinto dia de tratamento, até 90% de capacidade máxima de retenção de água.

O potencial da água (ψ_w) na folha foi medido em câmara psicrométrica C-52 (Wescor, Inc., Logan, UT, EUA) e em microvoltímetro HR-33T (Wescor, Inc., Logan, UT, EUA), no modo higrométrico, às 14h (Boyer, 1995).

Na primeira folha totalmente expandida e com a lígula aparente (folha +1), foram realizadas,

simultaneamente, as medidas de trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a*, por meio de analisador de gases por infravermelho integrado com câmara de fluorescência, modelo Li 6400-40F (Licor, Inc., Lincoln, NE, EUA). Na folha +1 de cada planta, foram realizadas curvas de resposta da assimilação de CO₂ (A) e da fluorescência da clorofila *a* pela variação da concentração intercelular de CO₂ (C_i), nas condições de densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) de 2.000 µmol m⁻² s⁻¹, de temperatura foliar de 30°C e de deficit de pressão de vapor entre a folha e o ar de 1,5 kPa. A variação de C_i foi obtida pela variação da concentração de CO₂ do ar (C_{ar}) de entrada da câmara de medida, de acordo com Long & Bernacchi (2003).

As variáveis analisadas em relação à fluorescência da clorofila *a* foram: fluorescência mínima (F_o) e máxima (F_m), medidas após adaptação ao escuro por 30 min; fluorescência no estado de equilíbrio dinâmico (F') e máxima (F_m'), medidas após adaptação à luz (Maxwell & Johnson, 2000). A fluorescência variável máxima no escuro e à luz foram calculadas, respectivamente, por $F_v = F_m - F_o$ e $F_v' = F_m' - F_o'$, em que F_o' representa a fluorescência mínima em folhas adaptadas à luz. O termo F_q' foi calculado por $F_q' = F_m' - F'$, que representou a extinção fotoquímica da fluorescência causada pelos centros oxidados do fotossistema II (FSII) segundo Baker (2008). Dessa forma, calcularam-se a eficiência quântica máxima (F_v/F_m) e a eficiência operacional do FSII (F_q'/F_m'), o transporte aparente de elétrons (ETR = F_q'/F_m' × DFFF × 0,5 × 0,84) e o fator de eficiência do FSII (F_q'/F_v') de acordo com Maxwell & Johnson (2000) e Baker (2008), respectivamente. Para o cálculo de ETR, considerou-se uma distribuição de elétrons entre o FSI e o FSII de 0,5 e absorção de luz de 0,85. Calculou-se, também, a eficiência quântica da fotossíntese (ΦCO₂) pela relação A/DFFF, para cada valor de C_i.

A partir da curva A vs. C_i, foram calculadas: a eficiência aparente de carboxilação da fosfoenolpiruvato carboxilase (PEPcase, V_{pmáx}), pela inclinação inicial da curva (dA/dC_i), em valores abaixo de 100 µmol mol⁻¹ (Caemmerer, 2000); a capacidade máxima da ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco, V_{máx}), de acordo com Collatz et al. (1992); a assimilação de CO₂ a 400 µmol mol⁻¹ no ar; e a assimilação máxima de CO₂ em concentração saturante de CO₂ (A_{pot}). Estimou-se a limitação metabólica (L_M) pela equação $L_M = [(A - A')/A]100$, conforme Lawlor

(2002), em que A é a assimilação de CO₂ das plantas controle, e TN20 e A' são a assimilação das plantas sob estresse, medida em C_i de 400 µmol mol⁻¹. As curvas A vs. C_i foram realizadas no primeiro, no segundo e no quarto dias após o início dos tratamentos e no primeiro e no quarto dias após a reidratação do solo.

A variação diurna da assimilação de CO₂ foi avaliada no terceiro e no quinto dias após o início dos tratamentos, tendo-se considerado a variação natural das condições atmosféricas. Os valores de DFFF foram medidos no início de cada horário de avaliação, fixados e utilizados para as demais réplicas. Calculou-se a assimilação diurna de CO₂ (A_i) a partir da integração da assimilação instantânea de CO₂ ao longo do dia.

Utilizou-se o delineamento experimental inteiramente ao acaso com parcelas subdivididas no tempo, e as causas de variação foram os quatro tratamentos (TN20, DH/TN20, TN12 e DH/TN12) em cada período de avaliação. Os resultados foram submetidos à análise de variância, e as médias, obtidas de três repetições. Quando encontradas diferenças significativas, as médias foram comparadas pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade.

Resultados e Discussão

A imposição do frio e do deficit hídrico causou redução significativa na assimilação diurna de CO₂ (A_i) a partir do terceiro dia de tratamento, com reduções de 24, 31 e 42% nos tratamentos DH/TN20, TN12 e DH/TN12, respectivamente, em relação à testemunha TN20 (Figura 1 A). No quinto dia de tratamento, A_i apresentou decréscimo mais acentuado com 71, 50 e 61% nos tratamentos DH/TN20, TN12 e DH/TN12, respectivamente, o que mostra efeito cumulativo conforme o tempo de estresse. Os menores valores observados em A_i, no quinto dia, decorreram da menor incidência de radiação solar no período.

Tanto A quanto g_s foram menores nos tratamentos, em comparação à testemunha, no segundo dia de baixa temperatura noturna e restrição hídrica (Figura 1 B e C). Até o segundo dia, o efeito isolado do frio noturno (TN12) e o simultâneo do frio noturno mais deficit hídrico (DH/TN12) sobre a fotossíntese (A) foram mais acentuados que o da deficiência hídrica (DH/TN20) (Figura 1 B). Após o segundo dia, a fotossíntese, nas plantas submetidas à deficiência hídrica (DH/TN20) e ao frio noturno e à deficiência hídrica (DH/TN12),

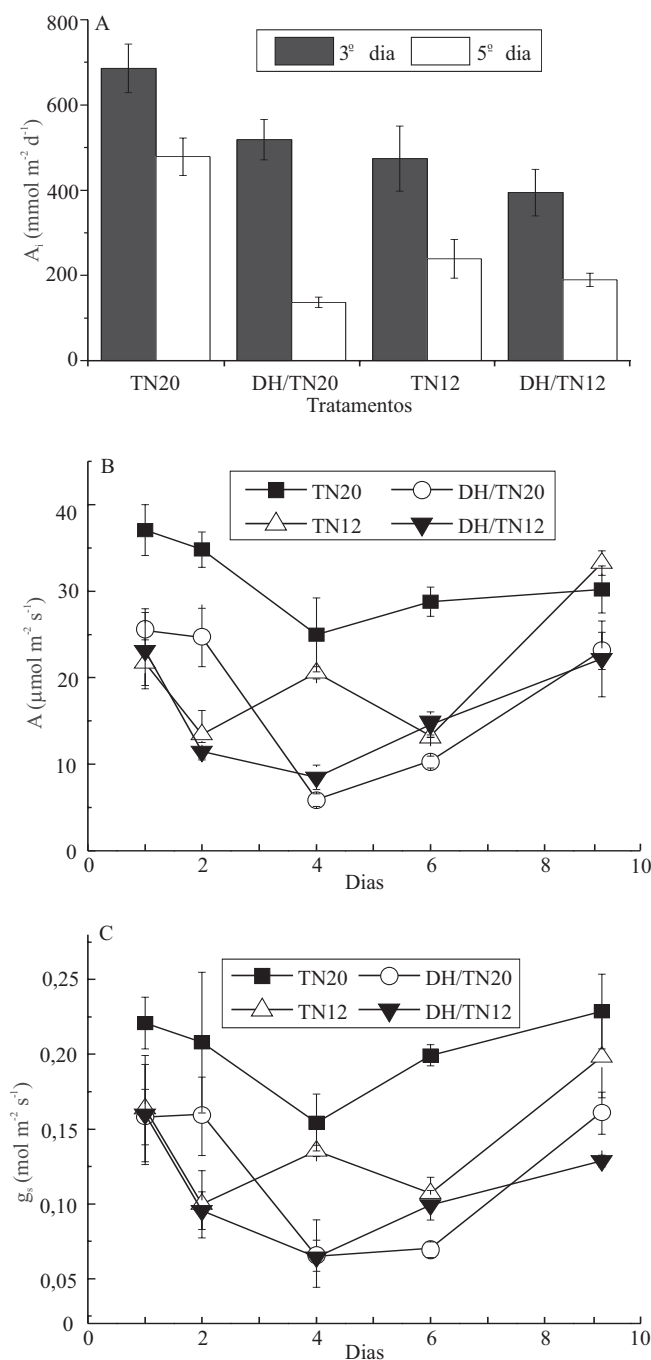


Figura 1. A, assimilação diurna de CO₂ (A_i) de cana-de-açúcar. As colunas indicam média de três repetições ($\pm$ erro padrão). B, assimilação de CO₂ (A). C, condutância estomática (g_s) em cana-de-açúcar. Tratamentos: TN20, temperatura noturna de 20°C com irrigação; DH/TN20, temperatura noturna de 20°C sem irrigação; TN12, temperatura noturna de 12°C com irrigação; e DH/TN12, temperatura noturna de 12°C sem irrigação. Dias 1 a 5, período de aplicação dos tratamentos; dias 5 a 9, período de recuperação com retorno da irrigação das plantas e temperatura noturna de 20°C.

continuou menor em comparação a TN20, tendo atingido valores menores que as plantas submetidas ao tratamento TN12. Após quatro dias da reidratação do substrato e do retorno a TN20, apenas as plantas TN12 apresentaram A semelhante à da testemunha, tendo persistido o efeito do frio associado ao déficit hídrico sobre A nas plantas DH/TN12 e DH/TN20.

O decréscimo da fotossíntese observado em plantas tanto em baixa temperatura noturna quanto sob deficiência hídrica, ou sob a combinação de ambos os estresses, pode ser atribuído a fatores difusivos, metabólicos ou fotoquímicos (Ghannoum et al., 2003; Ghannoum, 2009; Machado et al., 2009, 2010). No segundo dia de tratamento em plantas sob TN12, DH/TN12 e DH/TN20, a g_s foi menor (Figura 1 C) e houve alta correlação entre A e g_s nas plantas estudadas ($A = -0,57 + 174,22g_s$, $R^2=0,91$, $p<0,01$), o que indica que o fechamento parcial dos estômatos causou limitações à fotossíntese. A queda em g_s em plantas submetidas à baixa temperatura noturna (TN12 e DH/TN12) ocorreu possivelmente em razão da redução da condutância hidráulica ocasionada pelo decréscimo da permeabilidade do protoplasma (Machado et al., 2010), uma vez que não houve variação de ψ_{W14} nestes tratamentos. O fechamento de estômatos ocasionado pela redução da umidade do substrato está relacionado com a diminuição do ψ_{W14} em DH/TN20 (Figura 2 A), com a condutividade hidráulica e com o transporte de sinais bioquímicos, como o transporte e a redistribuição do ácido abscísico resultante da alcalinização da seiva do xilema, desde as raízes até as folhas (Ghannoum et al., 2009; Machado et al., 2009; 2010).

Assim como observado para g_s , E foi menor nos tratamentos TN12, DH/TN20 e DH/TN12, em comparação ao controle, após quatro dias dos tratamentos (Figura 2 B). Somente as plantas do tratamento DH/TN20 tiveram menor ψ_{W14} que a testemunha (Figura 2 A). Esse resultado é intrigante, pois, em relação às plantas DH/TN12, também sob estresse hídrico, g_s e E foram semelhantes (Figura 1 B; Figura 2 B). No quarto dia de recuperação, nas plantas DH/TN20 e DH/TN12, a reidratação proporcionou recuperação parcial de g_s e E (Figura 1 C; Figura 2 B). Somente TN12 recuperou totalmente g_s e E . Em todos os casos, o ψ_{W14} recuperou-se totalmente no quarto dia após a irrigação, na temperatura noturna de 20°C.

As A_{pot} dos tratamentos TN12, DH/TN20 e DH/TN12 foram menores que a da testemunha a partir do

primeiro dia. No segundo dia, as plantas que foram submetidas a TN12 e a DH/TN12 apresentaram A_{pot} menor que as submetidas a DH/TN20, o que sugere efeito mais intenso da baixa TN do que da DH no início do estresse. No quinto dia, as A_{pot} de DH/TN20 e DH/TN12 foram as menores, enquanto as plantas TN12 apresentaram aclimação. A A_{pot} é medida em

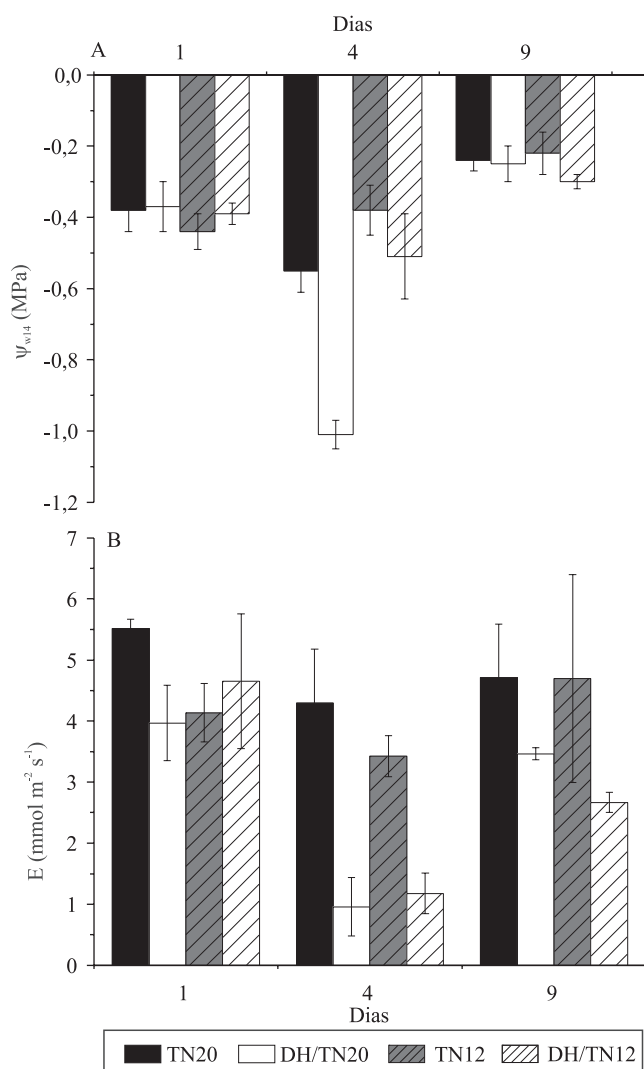


Figura 2. A, potencial da água na folha (Ψ_{w14}); B, transpiração (E) em cana-de-açúcar, cultivar IACSP94-2094, submetida aos tratamentos: TN20, temperatura noturna de 20°C com irrigação; DH/TN20, temperatura noturna de 20°C sem irrigação; TN12, temperatura noturna de 12°C com irrigação; e DH/TN12, temperatura noturna de 12°C sem irrigação. As colunas indicam média de três repetições ($\pm$ erro padrão). Dias 1 a 5, período de aplicação dos tratamentos; dias 5 a 9, período de recuperação com retorno da irrigação das plantas e temperatura noturna de 20°C.

condições de saturação de CO_2 e, portanto, desconsidera limitações difusivas. Assim, os valores inferiores em relação às plantas TN20 indicam limitações metabólicas (Figura 3 A). Em DH/TN20 e DH/TN12, os valores de A_{pot} foram menores que os dos outros tratamentos no final do período de recuperação, o que sugere que as limitações metabólicas ainda persistiram nestes dois tratamentos, com destaque para DN/TN12 que foi menor que DH/TN20. De fato, o decréscimo da fotossíntese foi associado ao aumento significativo da limitação metabólica (L_M) nas plantas que sofreram restrição hídrica (DH/TN20 e DH/TN12) e que não apresentaram redução de L_M após a reidratação do solo (Figura 3 B). Também, neste caso, a L_M de DH/TN12 ficou maior que a de DH/TN20 na recuperação.

O ciclo fotossintético C_4 da cana-de-açúcar caracteriza-se por adaptações celulares, bioquímicas e fisiológicas. O CO_2 atmosférico é inicialmente fixado por fosfoenolpiruvato-carboxilase (PEPcase), em ácido C_4 , nas células do mesófilo. Os ácidos C_4 são transportados para as células da bainha do feixe vascular (BFV), onde são descarboxilados, e o CO_2 liberado entra no metabolismo C_3 via ribulose-1,5-bifosfato (RuBP) carboxilase/oxigenase (Rubisco) confinada nas células da BFV. Este mecanismo concentra CO_2 próximo à enzima Rubisco, o que permite sua maior atividade como carboxilase e resulta em maior eficiência do uso de água e de nitrogênio e na ausência de fotorrespiração (Sage & Kubien, 2007). Dessa forma, a L_M da fotossíntese pode estar relacionada a alterações na atividade enzimática da PEPcase e da Rubisco, com regeneração dos substratos das enzimas e transporte de elétrons (Ripley et al., 2007; Carmo-Silva et al., 2008; Ghannoum, 2009; Soares-Cordeiro et al., 2010). A eficiência aparente de carboxilação da PEPcase ($V_{pm\max}$) foi menor do que a da testemunha, no primeiro dia, em todos os tratamentos. No entanto, houve aclimação das plantas no início do período de recuperação, ou seja, os valores de $V_{pm\max}$ se igualaram aos verificados em TN20 (Figura 3 C). Alguns estudos também mostraram a redução na atividade da PEPcase com a diminuição do conteúdo de água no solo (Du et al., 1996; Markelz et al., 2011) e com a baixa temperatura noturna (Kakani et al., 2008; Soares-Cordeiro et al., 2010).

$V_{m\max}$ foi menor que a testemunha em todos os tratamentos no primeiro dia, sendo mais acentuada em TN12 e DH/TN12, no segundo dia, e em DH/TN20 e

DH/TN12 no quarto dia de tratamento. Nas plantas do tratamento TN12, foi observada a aclimação de $V_{\text{máx}}$. Os valores de $V_{\text{máx}}$ foram maiores que os dos outros tratamentos e próximos ao da testemunha no quarto dia de tratamento, e semelhantes ao da testemunha no final do período de recuperação (Figura 3 D). As plantas DH/TN12 não apresentaram recuperação de $V_{\text{máx}}$ ao término do período de recuperação (Figura 3

D). As reduções de $V_{\text{pmáx}}$ e $V_{\text{máx}}$ indicam limitações bioquímicas do metabolismo fotossintético C_4 da cana-de-açúcar em condições de baixa temperatura noturna e déficit hídrico. A atividade da Rubisco foi mais sensível aos tratamentos, em especial nas plantas submetidas ao déficit hídrico (DH/TN20 e DH/TN12), mesmo após a reidratação, quando apresentavam L_M de aproximadamente 25%, em razão dos baixos valores

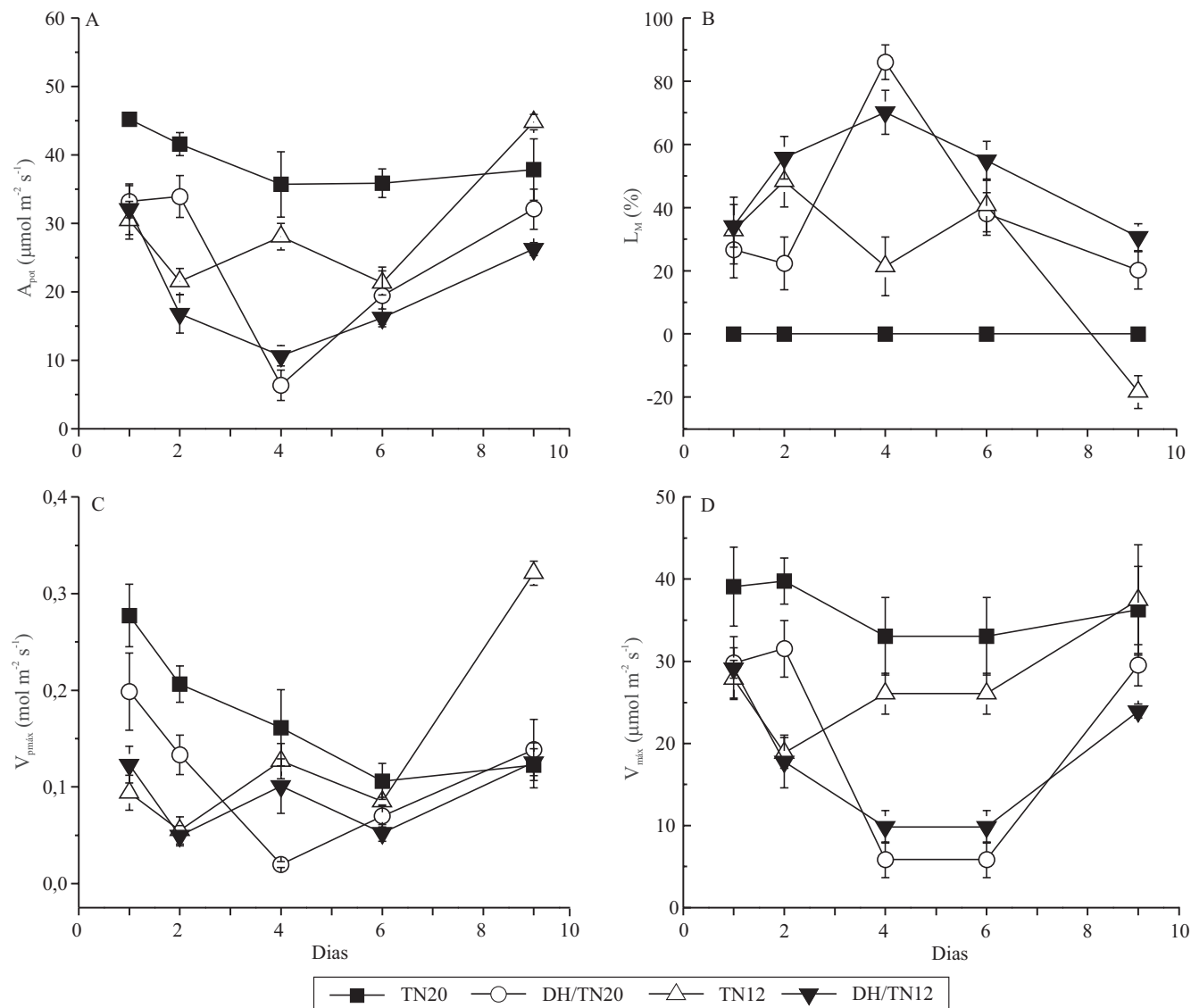


Figura 3. A, assimilação máxima em CO_2 saturante (A_{pot}); B, limitação metabólica (L_M); C, eficiência de carboxilação da PEPcase ($V_{\text{pmáx}}$); e D, eficiência máxima da Rubisco ($V_{\text{máx}}$) em cana-de-açúcar, cultivar IACSP94-2094, submetida aos tratamentos: TN20, temperatura noturna de 20°C com irrigação; DH/TN20, temperatura noturna de 20°C sem irrigação; TN12, temperatura noturna de 12°C com irrigação; e DH/TN12, temperatura noturna de 12°C sem irrigação. Os símbolos indicam média de três repetições ($\pm$ erro padrão). Dias 1 a 5, período de aplicação dos tratamentos; dias 5 a 9, período de recuperação com retorno da irrigação das plantas e temperatura noturna de 20°C .

de $V_{\text{máx}}$ (Figura 3 A e D). No quarto dia de recuperação, a $V_{\text{máx}}$ de DH/TN12 foi menor que a de DH/TN20 (Figura 3 D).

Os tratamentos não causaram variações significativas em F_v/F_m , o que sugere que não houve fotoinibição da fotossíntese (Figura 4 A). No entanto, ETR e F_q'/F_m' foram menores no primeiro dia dos tratamentos do que no controle (Figura 4 B e C). Apenas as plantas do tratamento DH/TN12 não recuperaram ETR e

F_q'/F_m' após quatro dias da reidratação. A diminuição do F_q'/F_m' indica diminuição significativa da dissipação da energia dos elétrons na etapa fotoquímica, também confirmada pela redução de F_q'/F_v' (Figura 4 D), o que implica aumento na dissipação não fotoquímica de fluorescência, possivelmente associado à formação de calor (Ripley et al., 2007). Assim, a redução de F_q'/F_m' pode estar relacionada ao fechamento (redução) dos centros de reação do FSII sob condição de baixa

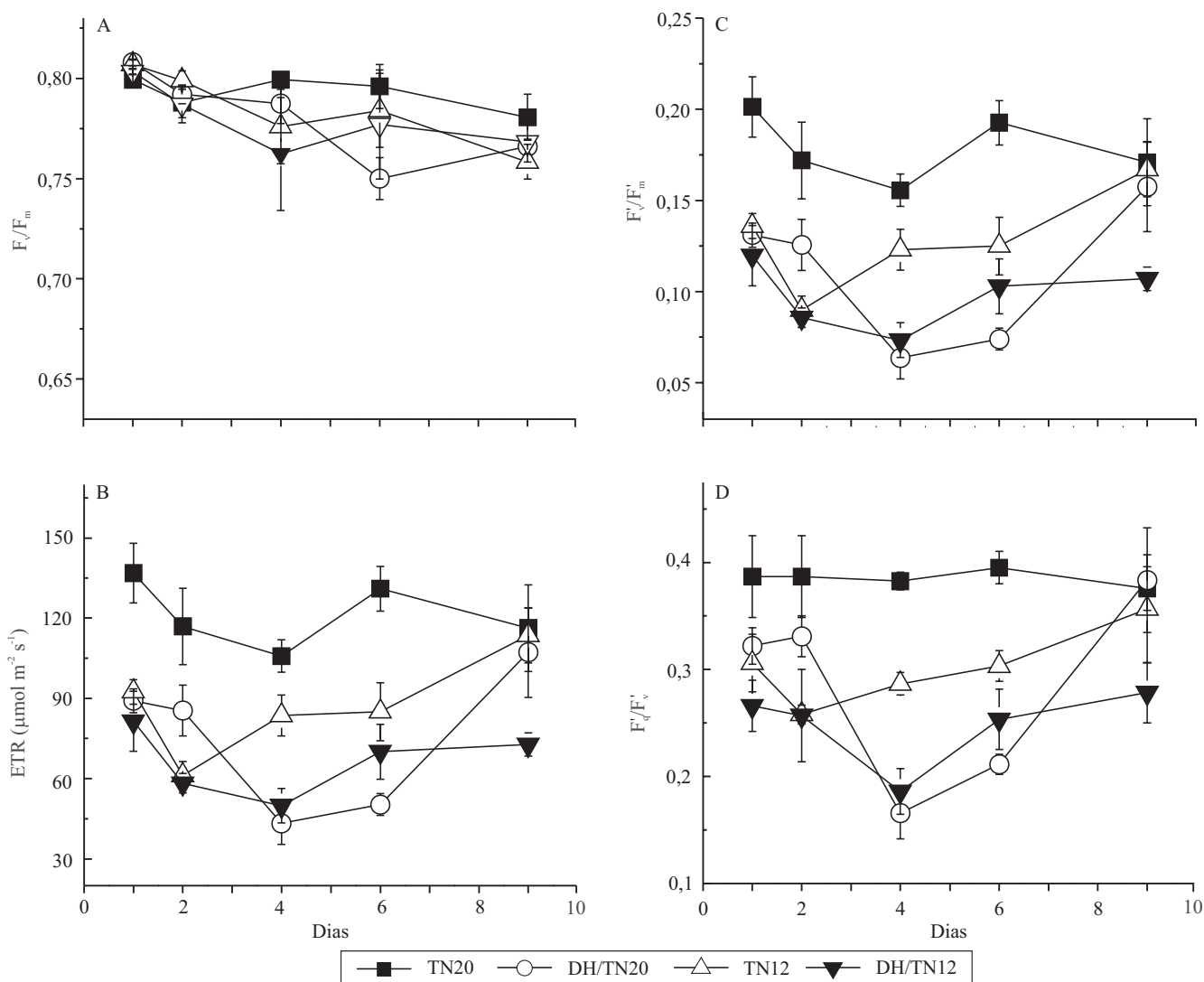


Figura 4. A, eficiência quântica máxima do fotossistema II (F_v/F_m); B, eficiência operacional do FSII (F_q'/F_m'); C, transporte aparente de elétrons (ETR); e D, fator de eficiência do FSII (F_q'/F_v') em cana-de-açúcar, cultivar IACSP94-2094, submetida aos tratamentos: TN20, temperatura noturna de 20°C com irrigação; DH/TN20, temperatura noturna de 20°C sem irrigação; TN12, temperatura noturna de 12°C com irrigação; e DH/TN12, temperatura noturna de 12°C sem irrigação. Os símbolos indicam média de três repetições ($\pm$ erro-padrão). Dias 1 a 5, período de aplicação dos tratamentos; dias 5 a 9, período de recuperação com retorno da irrigação das plantas e temperatura noturna de 20°C.

temperatura e déficit hídrico (Baker, 2008). Isso reflete em acúmulo de Q_A em estado reduzido, indicado pela diminuição de F_q'/F_v' , resultante da significativa redução da assimilação de CO_2 em DH/TN20, TN12 e DH/TN12.

A diminuição de g_s causa menor fluxo de CO_2 para o mesofilo foliar e pode causar redução na concentração de CO_2 junto à Rubisco e estimular a atividade da oxigenase, ou seja, a fotorrespiração (Carmo-Silva et al., 2008). De fato, no presente trabalho, houve queda de C_i somente em DH/TN20 e no quarto dia de estresse ($C_i=115\pm25\ \mu\text{mol mol}^{-1}$ em DH e $C_i=176\pm19\ \mu\text{mol mol}^{-1}$ nos demais tratamentos). A relação entre ΦCO_2 e F_q'/F_m' não foi modificada pelos tratamentos (Figura 5), o que sugere que não houve aumento na atividade de drenos alternativos de elétrons, como fotorrespiração e reação de Mehler (Ghannoum, 2009), e sim decréscimo no uso da energia em reações fotoquímicas da fotossíntese (Figura 4 C e D; Figura 5). Este resultado é indicativo de que, apesar de ter ocorrido menor fluxo de CO_2 em decorrência da diminuição de g_s , o mecanismo de

concentração de CO_2 da cana-de-açúcar nos tratamentos avaliados é efetivo em limitar a fotorrespiração (Carmo-Silva et al., 2008).

Conclusões

1. A assimilação diurna de CO_2 em plantas de cana-de-açúcar decresce em função da baixa temperatura noturna e da deficiência hídrica, e esta associada à diminuição da condutância estomática (fator difusivo), à redução na atividade da PEPcase e da Rubisco (fatores bioquímicos), e à menor atividade fotoquímica.

2. A ocorrência simultânea de baixa temperatura noturna e deficiência hídrica em cana-de-açúcar interfere na recuperação fotossintética das plantas.

Agradecimentos

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão de bolsas; à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes), pela concessão de bolsa; e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (Fapesp), pelo financiamento da pesquisa (Processo 2008/57495-3).

Referências

- BAKER, N.R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annual Review of Plant Biology*, v.59, p.89-113, 2008. DOI: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759.
- BOYER, J.S. *Measuring the water status of plants and soils*. San Diego: Academic Press, 1995. 178p.
- CAEMMERER, S. von. *Biochemical models of leaf photosynthesis*. Melbourne: CSIRO, 2000. 165p.
- CARMO-SILVA, A.E.; POWERS, S.J.; KEYS, A.J.; ARRABAÇA, M.C.; PARRY, M.A. Photorespiration in C4 grasses remains slow under drought conditions. *Plant, Cell and Environment*, v.31, p.925-940, 2008. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2008.01805.x.
- COLLATZ, G.J.; RIBAS-CARBO, M.; BERRY, J.A. Coupled photosynthesis-stomatal conductance model for leaves of C4 plants. *Australian Journal of Plant Physiology*, v.19, p.519-538, 1992. DOI: 10.1071/PP9920519.
- DU, Y.C.; KAWAMITSU, Y.; NOSE, A.; HIYANE, S.; MURAYAMA, S.; WASANO, K.; UCHIDA, Y. Effects of water stress on carbon exchange rate and activities of photosynthetic enzymes in leaves of sugarcane (*Saccharum* sp.). *Australian Journal of Plant Physiology*, v.23, p.719-726, 1996. DOI: 10.1071/PP9960719.

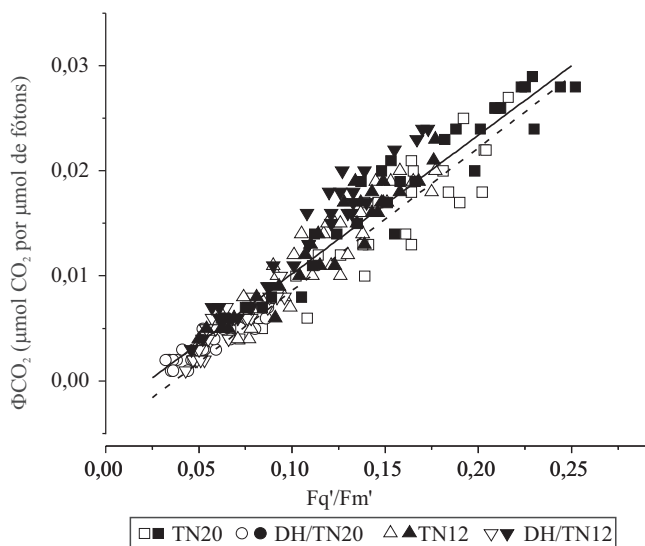


Figura 5. Relação entre eficiência quântica de CO_2 (ΦCO_2) e eficiência operacional do fotossistema II (F_q'/F_m') em cana-de-açúcar, cultivar IACSP94-2094, submetida aos tratamentos: TN20, temperatura noturna de 20°C com irrigação; DH/TN20, temperatura noturna de 20°C sem irrigação; TN12, temperatura noturna de 12°C com irrigação; e DH/TN12, temperatura noturna de 12°C sem irrigação, um dia (símbolos cheios e linha, $\Phi CO_2 = -0,003 + 0,132 \times F_q'/F_m'$, $R^2 = 0,93$, $p < 0,01$) e quatro dias após os tratamentos (símbolos vazios e linha tracejada, $\Phi CO_2 = -0,005 + 0,136 \times F_q'/F_m'$, $R^2 = 0,87$, $p < 0,01$).

- GHANNOUM, O. C4 photosynthesis and water stress. **Annals of Botany**, v.103, p.635-644, 2009. DOI: 10.1093/aob/mcn093.
- GHANNOUM, O.; CONROY, J.P.; DRISCOLL, S.P.; PAUL, M.J.; FOYER, C.H.; LAWLOR, D.W. Nonstomatal limitations are responsible for drought-induced photosynthetic inhibition in four C₄ grasses. **New Phytologist**, v.159, p.599-608, 2003. DOI: 10.1046/j.1469-8137.2003.00835.x.
- INMAN-BAMBER, N.G.; SMITH, D.M. Water relations in sugarcane and response to water deficits. **Field Crops Research**, v.92, p.185-202, 2005. DOI: 10.1016/j.fcr.2005.01.023.
- KAKANI, V.G.; SURABHI, G.K.; REDDY, K.R. Photosynthesis and fluorescence responses of C4 plant *Andropogon gerardii* acclimated to temperature and carbon dioxide. **Photosynthetica**, v.46, p.420-430, 2008. DOI: 10.1007/s11099-008-0074-0.
- LANDELL, M.G. de A.; CAMPANA, M.P.; FIGUEIREDO, P.; SILVA, M. de A.; VASCONCELOS, A.C.M. de; BIDOIA, M.A.P.; XAVIER, M.A.; DINARDO-MIRANDA, L.L.; PRADO, H. do; ROSSETTO, R.; SANOS, A. da S. dos; CAVICHIOLI, J.C.; MARTINS, A.L.M.; KANTHACK, R.A.D.; VEIGA FILHO, A. de A.; SILVA, D.N. da. **Variedades de cana-de-açúcar para o Centro-Sul do Brasil**. Campinas: IAC, 2004. 32p. (IAC. Boletim técnico, 195).
- LAWLOR, D.W. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. **Annals of Botany**, v.89, p.871-885, 2002. DOI: 10.1093/aob/mcf110.
- LIU, Y.F.; QI, M.F.; LI, T.L. Photosynthesis, photoinhibition, and antioxidant system in tomato leaves stressed by low night temperature and their subsequent recovery. **Plant Science**, v.196, p.8-17, 2012. DOI: 10.1016/j.plantsci.2012.07.005.
- LONG, S.P.; BERNACCHI, C.J. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. **Journal of Experimental Botany**, v.54, p.2393-2401, 2003. DOI: 10.1093/jxb/erg262.
- LOPES, M.S.; ARAUS, J.L.; VAN HEERDEN, P.D.R.; FOYER, C.H. Enhancing drought tolerance in C4 crops. **Journal of Experimental Botany**, v.62, p.3135-3153, 2011. DOI: 10.1093/jxb/err105.
- MACHADO, D.F.S.P.; MACHADO, E.C.; MACHADO, R.S.; RIBEIRO, R.V. Efeito da baixa temperatura noturna e do porta-enxerto na variação diurna das trocas gasosas e na atividade fotoquímica de laranja 'Valência'. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v.32, p.351-359, 2010. DOI: 10.1590/S0100-29452010005000064.
- MACHADO, R.S.; RIBEIRO, R.V.; MARCHIORI, P.E.R.; MACHADO, D.F.S.P.; MACHADO, E.C.; LANDELL, M.G. de A. Respostas biométricas e fisiológicas ao déficit hídrico em cana-de-açúcar em diferentes fases fenológicas. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.44, p.1575-1582, 2009. DOI: 10.1590/S0100-204X2009001200003.
- MARKELZ, R.J.C.; STRELLNER, R.S.; LEAKEY, A.D.B. Impairment of C4 photosynthesis by drought is exacerbated by limiting nitrogen and ameliorated by elevated [CO₂] in maize. **Journal of Experimental Botany**, v.62, p.3235-3246, 2011. DOI: 10.1093/jxb/err056.
- MAXWELL, K.; JOHNSON, G.N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. **Journal of Experimental Botany**, v.51, p.659-668, 2000. DOI: 10.1093/jexbot/51.345.659.
- RIBEIRO, R.V.; MACHADO, R.S.; MACHADO, E.C.; MACHADO, D.F.S.P.; MAGALHÃES FILHO, J.R.; LANDELL, M.G.A. Revealing drought-resistance and productive patterns in sugarcane genotypes by evaluating both physiological responses and stalk yield. **Experimental Agriculture**, v.49, p.212-224, 2013. DOI: 10.1017/S0014479712001263.
- RIPLEY, B.S.; GILBERT, M.E.; IBRAHIM, D.G.; OSBORNE, C.P. Drought constraints on C4 photosynthesis: stomatal and metabolic limitations in C3 and C4 subspecies of *Alloteropsis semialata*. **Journal of Experimental Botany**, v.58, p.1351-1363, 2007. DOI: 10.1093/jxb/erl302.
- ROLIM, G. de S.; CAMARGO, M.B.P. de; LANIA, D.G.; MORAES, J.F.L. de. Classificação climática de Köppen e de Thornthwaite e sua aplicabilidade na determinação de zonas agroclimáticas para o Estado de São Paulo. **Bragantia**, v.66, p.711-720, 2007. DOI: 10.1590/S0006-87052007000400022.
- SAGE, R.F.; KUBIEN, D.S. The temperature response of C₃ and C₄ photosynthesis. **Plant, Cell and Environment**, v.30, p.1086-1106, 2007. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2007.01682.x.
- SALES, C.R.G.; RIBEIRO, R.V.; MACHADO, D.F.S.P.; MACHADO, R.S.; DOVIS, V.L.; LAGÔA, A.M.M.A. Trocas gasosas e balanço de carboidratos em plantas de cana-de-açúcar sob condições de estresses radiculares. **Bragantia**, v.71, p.319-327, 2012. DOI: 10.1590/S0006-87052012000300001.
- SOARES-CORDEIRO, A.S.; DRISCOLL, S.P.; ARRABAÇA, M.C.; FOYER, C.H. Dorsoventral variations in dark chilling effects on photosynthesis and stomatal function in *Paspalum dilatatum* leaves. **Journal of Experimental Botany**, v.62, p.687-699, 2010. DOI: 10.1093/jxb/erq302.

Recebido em 28 de dezembro de 2012 e aprovado em 3 de maio de 2013