

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS
NATURAIS

**ASSIMILAÇÃO DE CARBONO E FLUORESCÊNCIA DA
CLOROFILA DO CAFEIEIRO (*Coffea arabica* L.) SOB
CONDIÇÕES CONTRASTANTES DE IRRADIÂNCIA,
TEMPERATURA E DISPONIBILIDADE DE CO₂**

JÚLIO CESAR RONQUIM

Tese a ser apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais do Centro de Ciências Biológicas e da Saúde da Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências, área de concentração em Ecologia e Recursos Naturais.

SÃO CARLOS – SP

2007

**Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da
Biblioteca Comunitária/UFSCar**

R773ac

Ronquim, Júlio Cesar.

Assimilação de carbono e fluorescência da clorofila do cafeeiro (*Coffea arabica* L.) sob condições contrastantes de irradiância, temperatura e disponibilidade de CO₂/ Júlio Cesar Ronquim. -- São Carlos : UFSCar, 2008.
76 f.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal de São Carlos, 2007.

1. Ecofisiologia vegetal. 2. *Coffea arabica*. 3. Condutância estomática. 4. Fotossíntese líquida. 5. Transpiração foliar. I. Título.

CDD: 581.1 (20^a)

Júlio César Ronquim

**ASSIMILAÇÃO DE CARBONO E FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA DO
CAFEIEIRO (*Coffea arabica* L.) SOB CONDIÇÕES CONTRASTANTES DE
IRRADIÂNCIA, TEMPERATURA E DISPONIBILIDADE DE CO₂**

Tese apresentada à Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências.

Aprovado em 09 de março de 2007

BANCA EXAMINADORA

Presidente



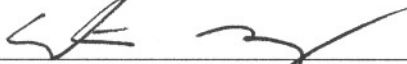
Prof. Dr. Carlos Henrique Britto de Assis Prado
(Orientador)

1º Examinador



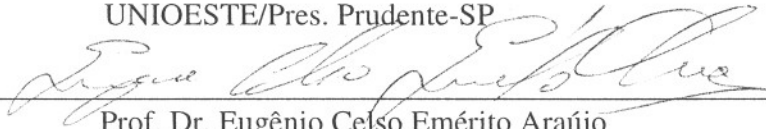
Profa. Dra. Sonia Cristina J. G. de Andrade Perez
PPG ERN/UFSCar

2º Examinador



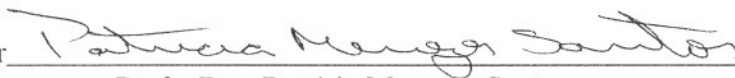
Prof. Dr. Gustavo Maia Souza
UNIOESTE/Pres. Prudente-SP

3º Examinador



Prof. Dr. Eugênio Celso Emérito Araújo
EMBRAPA/Teresin-PI

4º Examinador



Profa. Dra. Patrícia Menezes Santos
EMBRAPA/S. Carlos-SP

Orientador: Prof. Dr. Carlos Henrique Britto de Assis Prado

À minha esposa Silvana e aos meus filhos Júlio Cesar e Cássio

DEDICO

Aos meus pais Adhemar e Conceição

OFEREÇO

AGRADECIMENTOS

- Ao Prof. Dr. Carlos Henrique Britto de Assis Prado, pela oportunidade, pela orientação e pelo incentivo constante;
- À Universidade Federal de São Carlos, especialmente ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, pela oportunidade de realizar esse curso;
- A todos os professores, técnicos e demais funcionários e prestadores de serviço do Departamento de Botânica, especialmente ao técnico de laboratório Carlos A. Casali, pela colaboração nas diversas etapas desse trabalho;
- Aos colegas do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, especialmente à Paula Novaes e ao Eugênio Araújo, pelo companheirismo; e
- Aos meus irmãos Carlos Cesar e Adhemar Filho, pelo incentivo e apoio permanente.

SUMÁRIO

RESUMO.....	vii
ABSTRACT.....	ix
INTRODUÇÃO GERAL.....	1
I. ASSIMILAÇÃO DE CARBONO EM <i>Coffea arabica</i> DURANTE DIAS CLARO E NUBLADO NA ESTAÇÃO ÚMIDA	
Resumo e Abstract.....	5
Introdução.....	6
Material e Métodos.....	7
Resultados.....	12
Discussão.....	18
Conclusões.....	27
Referências Bibliográficas.....	28
II. RESPOSTAS FOTOSSINTÉTICAS SAZONAIS EM <i>Coffea arabica</i> cv. OBATÃ FRANCO E ENXERTADO SOB CONDIÇÕES DE CAMPO	
Resumo e Abstract.....	31
Introdução.....	32
Material e Métodos.....	34
Resultados.....	38
Discussão.....	48
Conclusões.....	51

Referências Bibliográficas.....	51
III. TROCAS GASOSAS E TAXA DE TRANSPORTE DE ELÉTRONS SOB INCREMENTO DE TEMPERATURA E CO ₂ EM FOLHAS DE <i>Coffea arabica</i>	
Resumo e Abstract.....	53
Introdução.....	54
Material e Métodos.....	56
Resultados.....	61
Discussão.....	68
Conclusões.....	73
Referências Bibliográficas.....	73

RESUMO

Foram determinadas as trocas gasosas foliares e a eficiência fotoquímica potencial do fotossistema II em plantas adultas de cafeeiro (*Coffea arabica* L.) cultivares Catuaí Vermelho, Icatu Amarelo e Obatã em condições de campo, na estação úmida e sob regimes contrastantes de irradiância. Paralelamente, foram investigadas as respostas fisiológicas sazonais, nos períodos úmidos e secos do ano, decorrentes de tensões luminosa, térmica e hídrica nas plantas adultas de *C. arabica*. cv. Obatã não-enxertado e enxertado em *C. canephora* Pierre. Finalmente, em condições de laboratório, foram estudadas a assimilação de carbono e a taxa de transporte de elétrons entre os fotossistemas II e I em plantas jovens de *C. arabica* cv. Catuaí Vermelho, Obatã e Ouro Verde submetidas a diferentes tratamentos térmicos durante 14 h, sob concentração ambiente e saturante de CO₂. Os resultados evidenciaram que sob irradiância plena (dia claro) ocorre a depressão do meio dia das trocas gasosas foliares e da eficiência fotoquímica potencial do fotossistema II, condicionadas por elevado déficit de pressão de vapor atmosférico, o que acarreta a realização de apenas um terço da fotossíntese líquida diária potencial (calculada através de valores integrados). Sob metade da irradiância plena (dia nublado) o ganho diário de carbono é próximo do valor potencial e as perdas ocasionadas por valores de irradiância abaixo do ponto de saturação. No período seco, o cafeeiro enxertado apresenta valores acentuadamente superiores de fotossíntese líquida em relação ao cafeeiro franco, demonstrando menor susceptibilidade ao estresse hídrico e a eficiência da enxertia em relação ao balanço anual de carbono. A manutenção de elevadas taxas de condutância estomática e transpiração durante o período seco é mais importante para a produção primária que o uso mais eficiente da água. A região ótima de temperatura para a taxa fotossintética máxima em função da irradiância sob 355 ppm de CO₂ está entre 17-23 °C. A determinação da região ótima de temperatura para a taxa máxima de transporte de elétrons

(26-29 °C) evidencia certo desequilíbrio entre as fases fotoquímica e bioquímica da fotossíntese sob concentração regular de CO₂. A elevação da concentração de carbono não apresenta incremento da taxa fotossintética máxima. Sob 29-32 °C a limitação mesofílica relativa à fotossíntese é maior que a limitação estomática. O processo fotossintético do cafeeiro é extremamente inibido sob temperatura foliar de 32 °C.

ABSTRACT

Leaf gas exchange and potential photochemical efficiency of photosystem II of *Coffea arabica* L. cultivars Catuaí Vermelho, Icatu Amarelo and Obatã were evaluated under field conditions on clear and cloudy days in the wet season. Additionally, were compared seasonal photosynthetic responses in wet and dry periods of year to irradiance, temperature and water stress of *C. arabica* cv. Obatã non-grafted or grafted on to *C. canephora* Pierre. Finally, in laboratory conditions were evaluated CO₂ assimilation and electron flow through photosystems II and I, in young plants of *C. arabica* cvs. Catuaí Vermelho, Obatã and Ouro Verde exposed to different thermal treatments during 14 h, under regular and saturated carbon concentration. The results provided evidence that in clear day occur the midday depression of leaf gas exchange and potential photochemical efficiency of photosystem II, due to the greater atmospheric vapor pressure deficit, causing a strong decrease (about 70%) in daily carbon gain. On a cloudy day, the daily carbon gain was barely limited by irradiance below light saturation point. During dry period, the grafted plants showed accentuated higher net photosynthesis when compared with the non-grafted plants, what demonstrated lower susceptibility to water stress and the favorable effects of grafting on yearly carbon gain. The results suggest that maintaining greater stomatal conductance and transpiration rates during dry period is more important for carbon balance than the efficient use of water. The optimal temperature for maximum net photosynthesis measured at 355 ppm CO₂ was from 17-23 °C. The difference in optimal temperature range of maximum net photosynthesis when compared to maximum electron transport rate through photosystem II (26-29 °C) showing an imbalance between photochemistry and biochemistry phases of photosynthesis, resulting in electron excess. Elevated CO₂ concentration did not affect the response of net carbon assimilation to temperature, despite the variation in optimal range between 23-29 °C for Catuaí Vermelho. At

temperature of above 29 °C were measured the higher mesophyll limitations to photosynthesis, which was greater than stomatal limitations. Photosynthetic process of *C. arabica* is strongly inhibited at leaf temperature about 32 °C.

INTRODUÇÃO GERAL

O cafeeiro é cultivado em mais de 80 países em quatro continentes e o Brasil é o maior produtor mundial. Entre os commodities naturais o café tem seu valor monetário ultrapassado apenas pelo petróleo (DaMatta & Ramalho, 2006). A maioria das áreas cultivadas com café pertence a pequenos proprietários, fazendo com que essa atividade seja importante socialmente ao contribuir na contenção do êxodo rural e na agricultura familiar. No Brasil a área ocupada pela exploração econômica do cafeeiro é superior a 2,4 milhões de hectares e nos últimos 15 anos a cultura tem se expandido para regiões anteriormente consideradas marginais, onde as condições ambientais para seu desenvolvimento, como temperatura e suprimento hídrico, nem sempre são adequadas (Marin *et al.*, 2005).

A espécie *Coffea arabica* L., que responde por 62% do café consumido, é originária das florestas tropicais úmidas da Etiópia, onde se desenvolve sob a densa cobertura de espécies florestais, o que propicia um ambiente com pouca flutuação sazonal de temperatura atmosférica, sendo a média anual próxima a 20 °C (Carr, 2001). Provavelmente por reter suas características de origem (planta com folhas típicas de sombra) as principais limitações climáticas à produção agrícola de *C. arabica* são a temperatura e a deficiência hídrica. No Brasil, o cafeeiro é cultivado a pleno sol com produções satisfatórias. Porém, condições de alta irradiância, as quais normalmente ocorrem em conjunto com elevadas temperaturas e alta demanda atmosférica de vapor podem danificar seu aparato fotossintético, causando fotoinibição e limitando a assimilação de carbono e conseqüentemente sua produtividade (Carelli *et al.*, 1999).

Com o objetivo de melhorar o desenvolvimento e a produtividade de *C. arabica* recentemente introduziu-se a técnica de enxertia utilizando a espécie *C. canephora* como porta-enxerto. O melhor desempenho das plantas enxertadas é atribuído principalmente ao sistema radicular do café canéfora, mais extenso e desenvolvido que a espécie arábica

(Fahl *et al.*, 2001). A enxertia atua, provavelmente, na interação fisiológica entre a raiz e a parte aérea do cafeeiro, capaz de absorver maior quantidade de água do solo e manter taxas superiores de condutância estomática ao vapor de água, conseqüentemente proporcionando maior assimilação de carbono e aumento na produção.

Em relação à outras espécies de interesse comercial, existem poucos estudos sobre a interação entre estresses ambientais de origem térmica, lumínica, ou hídrica atuando sobre a capacidade fotossintética do cafeeiro (DaMatta & Ramalho, 2006). Este trabalho foi organizado em três capítulos, intitulados a seguir, abordando a ecofisiologia do cafeeiro nos seguintes aspectos:

- i) **Assimilação de carbono em *Coffea arabica* durante dias claro e nublado na estação úmida** – três cultivares de cafeeiro (Catuaí Vermelho, Icatu Amarelo, e Obatã) em idade adulta foram avaliados em relação às trocas gasosas foliares, ao potencial hídrico foliar e à eficiência fotoquímica potencial do fotossistema II. O experimento foi realizado sob condições de campo em condições contrastantes de irradiância, sob dias claro e nublado na estação úmida, com o objetivo de verificar a possível redução da taxa de assimilação líquida de CO₂, quando os parâmetros ambientais como o déficit de pressão de vapor atmosférico e a temperatura variam durante o curso diário. Este capítulo na forma de artigo foi publicado na revista **Experimental Agriculture** (2006, volume 42, pp. 147-164, Cambridge University Press, UK, ISSN 0014-4797);
- ii) **Respostas fotossintéticas sazonais em *Coffea arabica* cv. Obatã franco e enxertado sob condições de campo** - foram determinadas as trocas gasosas foliares em cafeeiros (cultivar Obatã) franco e enxertado em *C. canephora* sob condições de campo, durante os períodos úmido e seco do ano. As curvas luz-fotossíntese e os valores de irradiância durante o curso diário foram utilizados para estimar a assimilação líquida integrada diária realizada e potencial de CO₂. Deste modo, pôde ser avaliada a eficiência da enxertia no ganho de carbono

em relação às diferentes estações climáticas;

iii) **Trocas gasosas e taxa de transporte de elétrons sob incremento de temperatura e CO₂ em folhas de *Coffea arabica*** – as temperaturas infra-ótima, ótima, e supra-ótima para os processos bioquímicos e fotoquímicos de *C. arabica* foram determinadas utilizando-se plantas jovens dos cultivares Catuaí Vermelho, Obatã e Ouro Verde. Os componentes positivos e negativos do balanço de carbono foram relacionados com o processo de transporte de elétrons entre os fotossistemas II e I para verificação do equilíbrio entre as fases bioquímicas e fotoquímicas da fotossíntese sob diferentes tratamentos térmicos. Foram investigados ainda, os efeitos da elevação da concentração de CO₂ na diminuição do impacto negativo do estresse térmico sobre a fotossíntese do cafeeiro.

Principais abreviações utilizadas (em ordem alfabética): AP_N – fotossíntese líquida integrada em base diária realizada; C_a – concentração atmosférica de CO₂; C_i – concentração interna (sub-estomática) de CO₂; E – transpiração foliar; F_v/F_m – eficiência fotoquímica potencial do fotossistema II (PSII); g_s – condutância estomática ao vapor de água; I_c – ponto de compensação à irradiância; I_s – ponto de saturação à irradiância; J_{max} – taxa máxima de transporte de elétrons entre o PSII e o fotossistema I (PSI); L_m – limitação mesofílica à fotossíntese; L_s – limitação estomática à fotossíntese; P_N - fotossíntese líquida foliar; P_{Nmax} – fotossíntese líquida máxima, obtida sob irradiância saturante e concentração ambiente de CO₂; P_{Nmax (CO2)} – capacidade fotossintética potencial, obtida sob irradiância e C_a saturante; P_r – fotorrespiração; PP_N – fotossíntese líquida integrada em base diária potencial; PPFD – fluxo de fótons fotossinteticamente ativos; T_{air} – temperatura atmosférica; T_{leaf} – temperatura foliar; VPD_{air} – déficit de pressão de vapor de água entre a folha e a atmosfera; WUE – eficiência no uso da água; ϕ – eficiência quântica aparente; ε – eficiência aparente de carboxilação; Ψ_{leaf} – potencial hídrico foliar.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Carelli, M. L. C.; Fahl, J. I.; Trivelin, P. C. O.; Queiroz-Voltan, R. B. (1999) Carbon isotope discrimination and gas exchange in *Coffea* species grown under different irradiance regimes. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 11:63-68.
- Carr, M. K. V. (2001) The water relations and irrigation requirements of coffee. *Experimental Agriculture* 37:1-36.
- DaMatta, F.; Ramalho, J. D. C. (2006) Impacts of drought and temperature stress on coffee physiology and production: a review. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 18:55-81.
- Fahl, J. I.; Carelli, M. L. C.; Menezes, H. C.; Gallo, P. B.; Trivelin, P. C. O. (2001) Gas exchange, growth, yield and beverage quality of *Coffea arabica* cultivars grafted on to *C.*

canephora and *C. congensis*. *Experimental Agriculture* 37:241-252.

Marin, F. R.; Angelocci, L. R.; Righi, E. Z.; Sentelhas, P. C. (2005) Evapotranspiration and irrigation requirements of a coffee plantation in southern Brazil. *Experimental Agriculture* 41:187-197.

I. ASSIMILAÇÃO DE CARBONO EM *Coffea arabica* DURANTE DIAS CLARO E NUBLADO NA ESTAÇÃO ÚMIDA

RESUMO - Três cultivares de *Coffea arabica* L., Catuaí Vermelho IAC 81, Icatu Amarelo IAC 2944 e Obatã IAC 1669-20 foram utilizados para a determinação das trocas gasosas foliares e da eficiência fotoquímica potencial do fotossistema II, sob condições de campo em dias claro e nublado na estação úmida. Independentemente das condições contrastantes de irradiância, os valores do potencial hídrico foliar (Ψ_{leaf}) foram sempre superiores ao mínimo necessário para afetar a assimilação líquida de carbono durante o curso diário. A fotossíntese líquida (P_N), a condutância estomática (g_s), a transpiração foliar (E) e a eficiência fotoquímica do fotossistema II (estimada através da razão fluorescência variável/fluorescência máxima, F_v/F_m) apresentaram diminuição durante o curso diário em dia claro em todos os cultivares. Esse declínio das trocas gasosas e da razão F_v/F_m (especialmente próximo ao meio dia) condicionou uma perda potencial de dois terços do carbono assimilável (calculada através de valores integrados em base diária). No dia claro, P_N e g_s apresentaram correlação negativa com o déficit de pressão de vapor atmosférico (VPD_{air}), mas não com os valores do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PPFD). No dia nublado, o ganho diário de carbono foi menos afetado pelo PPFD abaixo de $800 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, os valores de F_v/F_m apresentaram pequeno declínio próximo ao meio dia, e P_N e g_s correlacionaram-se positivamente com PPFD, mas não com VPD_{air} . Independente das condições contrastantes de irradiância durante o curso diário, P_N e E apresentaram correlação positiva com g_s .

Palavras-chave: cafeeiro, condutância estomática, déficit de pressão de vapor atmosférico, fotossíntese líquida, transpiração foliar.

ABSTRACT - Three cultivars of *Coffea arabica* L., Catuaí Vermelho IAC 81, Icatu Amarelo IAC 2944 and Obatã IAC 1669-20 were evaluated in relation to leaf gas exchange and potential photochemical efficiency of photosystem II under field conditions on clear and cloudy days in the wet season in southeast Brazil. Independent of contrasting irradiance conditions, leaf water potential (Ψ_{leaf}) values were always higher than the minimum required to affect daily net photosynthesis (P_N). P_N , stomatal conductance (g_s), leaf transpiration (E), and the index of photochemical efficiency (F_v/F_m) decline on a clear day in all cultivars. The depression of leaf gas exchange and F_v/F_m (specially around midday) caused a strong decrease (about 70%) in daily carbon gain on a clear day. Under cloudless conditions, g_s e P_N were correlated with the air vapour pressure deficit (VPD_{air}), but not with photosynthetic photon flux density (PPFD) values. On a cloudy day, the daily carbon gain was barely limited by PPFD below $800 \mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$, the F_v/F_m values showed a slight decrease around midday, and g_s and P_N were positively correlated with PPFD but not with VPD_{air} . On the other hand, irrespective of the contrasting irradiance conditions during the day, P_N and E were correlated with g_s .

Key words: air vapor pressure deficit, coffee plants, leaf transpiration, net photosynthetic rate, stomatal conductance.

INTRODUÇÃO

O cafeeiro (*Coffea arabica*) é uma planta originária do continente africano, onde cresce permanentemente sob densas florestas. No Brasil são cultivados a pleno sol, com o objetivo de obter produções maiores que nas condições de sombra (Carelli & Fahl, 2000). Porém, a interação entre as respostas a fatores abióticos como déficit hídrico, elevada temperatura atmosférica e excesso de irradiância pode limitar a assimilação de carbono e seu crescimento a pleno sol (Amaral *et al.*, 2001). *C. arabica* pode ser classificada como uma espécie facultativa de sombra, sendo muito suscetível à fotoinibição quando se desenvolve sob sombreamento e então é progressivamente transferida para condições de irradiância plena (Fahl *et al.*, 1994). Mesmo sob favoráveis condições de umidade do solo, o cafeeiro minimiza a transpiração foliar (E) através do fechamento parcial dos estômatos em resposta a um déficit de pressão de vapor atmosférico (VPD_{air}), acima de 1,6 kPa. Esta é uma das características retidas pelos genótipos comerciais de sua adaptação evolutiva à sombra (Carr, 2001). Através da observação do comportamento das trocas gasosas foliares de *C. arabica* durante o curso diário, foi encontrada uma correlação negativa entre os valores da fotossíntese líquida (P_N), da transpiração, e da condutância estomática (g_s), em relação aos valores de VPD_{air} . (Gutierrez & Meinzer, 1994).

P_N diminui em diversas espécies cultivadas com o aumento dos valores de VPD_{air} próximo ao meio dia e no início da tarde (Hirasawa & Hsiao, 1999). A assimilação líquida de CO_2 ao longo do dia também depende da eficiência fotoquímica do fotossistema II (PSII). A eficiência potencial pode ser estimada pela razão entre a fluorescência variável e a fluorescência máxima da clorofila *a*, F_v/F_m (Kozaki & Takeba, 1996; Muraoka *et al.*, 2000). Pode ocorrer a fotoinibição em plantas de cafeeiro expostas a elevada ou mesmo moderada irradiância, especialmente quando combinadas com outro tipo de estresse, como elevada temperatura foliar, alto VPD_{air} ou reduzido potencial hídrico foliar. (Ramalho *et al.*, 2000). A

perda da eficiência do PSII causa redução na produção de carboidratos no cafeeiro (Oliveira *et al.* 2002).

A produção de biomassa é proporcional à área foliar e à taxa fotossintética líquida. Portanto, é importante a manutenção pela planta de elevado P_N durante todo o curso diário para obtenção de alta produtividade nas culturas comerciais, mas os valores de P_N obtidos pela manhã não são sustentados ao longo do dia devido a desfavoráveis condições ambientais. Então, o cafeeiro poderia manter um balanço favorável das trocas gasosas foliares e manter a eficiência fotoquímica se a atuação dos fatores de estresse abiótico (irradiância, temperatura e VPD_{air}) fosse atenuada pelas condições características de um dia nublado (Nunes *et al.* 1993). Similarmente, se o fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PPFD) não for suficiente para saturar P_N de folhas de sol (por exemplo, abaixo de $700 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), a taxa de assimilação líquida diária sempre será baixa.

A quantificação da redução na assimilação líquida diária devida a valores elevados de VPD_{air} em um dia claro, ou a baixos valores de PPFD em um dia nublado, ainda não foi estimado para plantas adultas de *C. arabica* em condições de campo. Adicionalmente, não está claro se g_s controla E e P_N em uma ampla faixa de VPD_{air} (por exemplo, de 1,0 a 3,5 kPa), independentemente dos valores de PPFD durante o curso diário. Esse estudo foi conduzido com o objetivo de estimar a redução na assimilação líquida diária em três cultivares de *C. arabica* durante dias claro e nublado na estação úmida, quando VPD_{air} e PPFD apresentam grande variação. Também foi possível investigar como os parâmetros relacionados às trocas gasosas foliares (P_N , g_s e E) correlacionam-se através de ajustes nos balanços de carbono e hídrico sob favoráveis e desfavoráveis condições abióticas durante o curso diário.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo, material vegetal, condições de crescimento e dados meteorológicos

O experimento foi conduzido em condições de campo em solo podzolizado na propriedade rural denominada Sítio São José, localizado no município paulista de São Carlos, região central do estado (22°00'S, 48°00'W). A topografia da região é plana ou levemente ondulada e a altitude média é de 845 m asl. O clima da região, de acordo com a classificação de Köppen, está entre Aw e Cwa, apresentando médias de temperatura de 18,1 °C durante o mês mais frio e 23,1 °C no mês mais quente. A precipitação média mensal é de 24 mm durante o mês mais seco e 286 mm durante o mês mais úmido (Tolentino, 1967).

O plantio dos cultivares foi realizado em 1997 e foram monitorados em 2002 e 2003. Os três cultivares de *C. arabica* foram fornecidos pelo Instituto Agrônomo de Campinas (IAC): Catuaí Vermelho IAC 81 (porte baixo), Icatu Amarelo IAC 2944 (porte alto) e Obatã IAC 1669-20 (porte baixo). Somente o cultivar Icatu Amarelo foi desenvolvido através cruzamentos interespecíficos com *C. canephora* (Carvalho, 1982). O espaçamento entre as plantas foi de 3,5 m x 1,0 m. Os tratos culturais e fitossanitários dispensados foram adequados para a condução de uma lavoura comercial. As informações meteorológicas (pluviosidade, temperatura atmosférica, horas de brilho solar) foram obtidas junto à estação n°. 83726 do Instituto Nacional de Meteorologia, 15 km distante da área experimental.

Trocas gasosas foliares e medições microclimáticas durante os cursos diários

As trocas gasosas entre a folha e a atmosfera foram determinadas durante condições contrastantes de irradiância, em cursos diários na estação úmida em dia claro (08/03/2002) e em dia nublado (18/03/2003), com respectivas 6,0 e 2,1 horas de brilho solar (HBS). Foi utilizado um medidor portátil de CO₂ e H₂O por infravermelho (IRGA) modelo LCA-4 (ADC, Hoddesdon, UK). O LCA-4 funcionou como um sistema aberto acoplado a uma câmara foliar PLCN-4 (ADC), com uma cânula coletando o ar de referência. A temperatura da câmara foi mantida igual à temperatura do ar através do sistema Peltier (ADC)

montado na extremidade da câmara onde a folha foi inserida. A temperatura do ar foi monitorada através de um termômetro regular de mercúrio colocado à sombra e a umidade relativa do ar foi determinada pelo LCA-4 com a PLCN-4 vazia. A temperatura da folha foi determinada por um termopar de cobre-constantã acoplado à câmara PLCN- 4.

Para cada um dos três tratamentos (cultivares Catuaí Vermelho, Icatu Amarelo e Obatã) foram amostradas duas plantas. Destas plantas foram selecionados dois ramos diretamente expostos à radiação solar. De cada um desses ramos foram selecionadas duas folhas de sol, completamente expandidas e sadias, localizadas no terceiro par a partir do ápice de ramo plagiotrópico localizado no terço superior das copas. As trocas gasosas foliares e a irradiância foram medidas em intervalos de aproximadamente duas horas, no período entre 7:00 e 17:30 h. Foram determinados os seguintes parâmetros: fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PPFD, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, através de um sensor de quanta na extremidade da PLCN-4), fotossíntese líquida (P_N , $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), transpiração foliar (E , $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), condutância estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), concentração subestomática de CO_2 (C_i , ppm), concentração externa (atmosférica) de CO_2 (C_a , ppm), e temperatura da folha (T_{leaf} , °C). Os parâmetros de trocas gasosas foram calculadas pelo LCA-4 utilizando a fórmula proposta por Caemmerner & Farquhar (1981) e a estimativa da eficiência do uso da água (WUE, $\mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol H}_2\text{O}$) foi determinada como P_N/E (Carelli *et al.*, 2001).

Potencial hídrico foliar e déficit de pressão de vapor atmosférico

Os valores do potencial hídrico foliar (Ψ_f , MPa) foram determinados através de uma câmara de pressão modelo 3005 (Santa Barbara Soil Moisture, Santa Barbara, USA). Ψ_f foi registrado imediatamente após a determinação dos valores de trocas gasosas. Nestas medições foram utilizadas as mesmas plantas e os mesmo critérios de seleção de folhas utilizadas para determinação das trocas gasosas. Os valores de temperatura do ar e de umidade relativa obtidos durante os cursos diários, foram utilizados para o cálculo do VPD_{air} , como

proposto por Jones (1992):

$$\text{VPD}_{\text{air}} \text{ (kPa)} = 0,611375 e^t (1 - \text{RH}/100) \quad (\text{I})$$

onde $t = 17,502T_{\text{air}} (240,97 + T_{\text{air}})^{-1}$; T_{air} = temperatura do ar (°C); e = constante de Euler; RH = umidade relativa do ar (%).

Fotossíntese líquida em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos

Para cada cultivar, P_N em função de PPFD foi determinada em 01/03/2002 utilizando o mesmo tipo de folha selecionada para a determinação das trocas gasosas nos cursos diários. Inicialmente foi obtido P_N sob $1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ em oito folhas de cada cultivar (quatro folhas em cada planta). As duas folhas que apresentaram maior P_N foram selecionadas para obtenção de duas curvas P_N -PPFD para cada cultivar. As duas curvas foram unidas e ajustadas.

Um canhão de luz (PLU-002, ADC) foi utilizado na obtenção das curvas P_N -PPFD. A temperatura foliar foi mantida constante ($27 \pm 1,0$ °C) através do sistema Peltier. As medições ocorreram entre 7:00 e 9:00 h, o período mais favorável para assimilação de CO_2 pela planta em condições de campo (Eamus *et al.* 1999; Larcher, 2003). Os valores de PPFD entre 2000 - $800 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ foram controlados através de voltagem aplicada ao canhão de luz (0-12 V). Abaixo de $800 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ o PPFD foi reduzido através da diminuição da voltagem e pela colocação de filtros escurecidos com diferentes absorvâncias (Comar Instruments, Cambridge, UK) entre a folha e o PLU-002. O ajuste da curva P_N -PPFD foi realizado utilizando-se a equação proposta por Prado & Moraes (1997):

$$P_N = P_{N_{\text{max}}} (1 - e^{-k(\text{PPFD} - I_c)}) \quad (\text{II})$$

P_N = fotossíntese líquida ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$); $P_{N_{\text{max}}}$ = fotossíntese líquida máxima ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$); e = constante de Euler; k = constante de proporcionalidade; PPFD = fluxo de fótons fotossinteticamente ativos ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$); I_c = ponto de compensação à irradiância ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$).

Os valores do ponto de saturação da fotossíntese à irradiância (I_s) foram

obtidos através da equação II a 90% de P_{Nmax} .

Valores integrados da fotossíntese líquida (assimilação diária)

A fotossíntese líquida total realizada no dia foi calculada como descrita por Prado *et al.* (2001):

$$IP_N = \int f(x) d(x) \quad (III)$$

onde IP_N = valor integrado da fotossíntese líquida ($\text{mmol m}^{-2}\text{dia}^{-1}$); x = intervalo de tempo em segundos durante o curso do dia; $f(x)$ = taxa de fotossíntese líquida (P_N , $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$); $d(x)$ = derivada do intervalo de tempo em segundos.

Dois valores integrados de fotossíntese líquida (assimilação líquida diária) foram calculados para cada dia, a potencial (PP_N) e a realizada (AP_N). A PP_N foi determinada utilizando o PPF_D medido durante cada dia (claro e nublado). A equação (II) foi utilizada para determinar a assimilação líquida esperada em cada horário e a equação (III) para integrar estes valores previstos em base diária. PP_N representa a assimilação líquida diária eventualmente limitada pelo PPF_D abaixo do ponto de saturação. AP_N foi calculada utilizando os valores de P_N obtidos durante o dia e a equação (III). AP_N representa a assimilação líquida diária limitada pelos estresses abióticos, como elevados PPF_D, temperatura e VPD_{air} . Através da comparação dos valores de PP_N e AP_N para cada cultivar foi possível estimar quanto a assimilação líquida foi reduzida como resultado de influências ambientais durante a estação de crescimento. Os valores integrados das taxas de g_s , E e WUE em base diária foram calculados de maneira similar utilizando a equação (III), substituindo P_N pelo parâmetro correspondente.

Eficiência quântica potencial do fotossistema II (F_v/F_m)

Este parâmetro foi obtido durante o curso diário em dia claro (17/03/2003, $HBS = 7,9$) e em dia nublado (14/03/2003, $HBS = 2,1$) por meio da razão F_v/F_m . F_v representa a fluorescência variável da clorofila a , calculada como fluorescência máxima (F_m) –

fluorescência mínima (F_0). F_v , F_m , e F_0 foram determinadas com um fluorômetro portátil Plant Efficiency Analyzer (PEA, Hansatech Instruments Ltda., Norfolk, UK). As folhas foram escolhidas do mesmo modo utilizado para as trocas gasosas, sendo previamente adaptadas a 15 minutos de obscuridade utilizando um clipe plástico (acessório do PEA). Este período é suficiente para a total adaptação do PSII ao escuro. F_m foi induzida por um pulso de luz saturante de alta intensidade ($3000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) com pico de comprimento de onda de 650 nm, por 5 segundos. F_0 foi derivada pela extrapolação ao tempo zero da linha de melhor ajuste dos sinais de fluorescência registrados a cada 10 μs , após o início da iluminação. O PEA realizou todas as operações de modo automático.

RESULTADOS

Fotossíntese líquida em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos

A taxa fotossintética líquida máxima ($P_{N_{\text{max}}}$) foi similar em Obatã e Catuaí Vermelho (9,8 e 9,7 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ respectivamente). Estes valores foram superiores àquele observado em Icatu (8,0 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). O maior I_s foi 1109 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ em Catuaí Vermelho, enquanto Obatã e Icatu apresentaram valores inferiores, 831 e 811 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ respectivamente (Figura 1).

Condições meteorológicas durante os cursos diários

A precipitação acumulada nos 70 dias anteriores às medições das trocas gasosas e de Ψ_f nos dois regimes contrastantes de irradiância foi 720 mm (em 08/03/2002) e 581 mm (em 18/03/2003). No dia claro os valores de PPFD estiveram acima de 1250 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ do início da manhã ao meio dia, alcançando 2000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ entre 11:00 e 13:00 h (Figura 2). Esses valores estão acima do ponto de saturação à irradiância para todos os cultivares. (Figura 1). No dia nublado o PPFD esteve abaixo de 1050 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ durante todo o período, valor 10 % inferior ao I_s para Catuaí Vermelho (Figuras 1 e 2).

No dia claro foi registrada T_{air} de 27 °C no início da manhã, atingindo 33 °C às 11:00 h e mantendo valores próximos até a metade da tarde (Figura 2). Os valores de T_{air} no dia claro foram superiores aqueles observados no dia nublado, em qualquer horário. O VPD_{air} no dia claro foi superior em aproximadamente 0,5 kPa ao registrado no dia nublado (Figura 2). Os maiores valores de VPD_{air} (3,0 a 3,5 kPa) foram observados entre 11:00 e 15:00 h no dia claro.

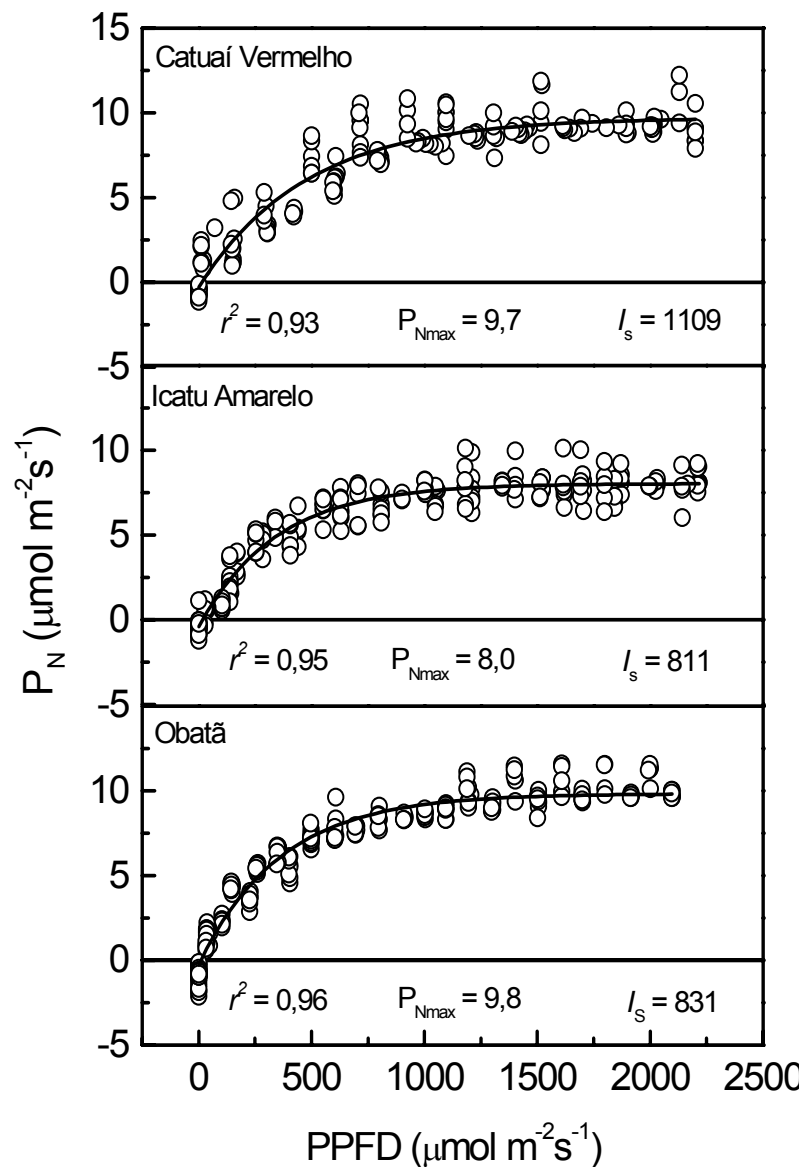


Figura 1. Fotossíntese líquida (P_N) em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PPFD) em cultivares de *Coffea arabica* (Catuaí Vermelho, Icatu Amarelo e Obatã) sob condições de campo na estação úmida (01/03/2002). $P_{N\text{max}}$ = fotossíntese líquida máxima ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). I_s = ponto de saturação à irradiância para a fotossíntese líquida ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), calculada para 90% de $P_{N\text{max}}$.

Cursos diários de trocas gasosas e potencial hídrico foliar

No dia claro os valores de P_N apresentaram depressão próximo ao meio dia. Embora PFD estivesse acima de I_s , os valores da assimilação líquida não atingiram P_{Nmax} (Figuras 1 e 3). No dia nublado os valores de P_N no início da manhã (Figura 3) estiveram próximos de P_{Nmax} (Figura 1), diminuindo no período da tarde quando foram observados baixos valores de PFD. No dia nublado não ocorreu a depressão do meio dia na assimilação líquida de CO_2 . O baixo valor de P_N às 17:00 h pode ser explicado pelo PFD próximo a $300 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ neste horário (Figura 2). No dia claro g_s apresentou comportamento semelhante a P_N (Figura 3). No dia nublado os valores de P_N e g_s foram superiores em relação aos valores registrados no dia claro, apesar da irradiância acentuadamente menor (Figura 3). A transpiração foliar verificada no dia nublado foi sempre superior à observada no dia claro. Entretanto, não ocorreu a depressão do meio dia dos valores de E em ambos os regime de irradiância (Figura 3). O elevado VPD_{air} no dia claro ao redor do meio dia provavelmente compensou a baixa condutância estomática neste período, mantendo E constante.

No dia claro T_{leaf} acompanhou os valores de PFD, atingindo o pico ao redor de $37^\circ C$ na metade do dia (Figuras 2 e 4). Com exceção do início da manhã, T_{leaf} no dia claro foi superior em relação aos valores do dia nublado. A eficiência do uso da água apresentou padrão semelhante sob as duas condições contrastantes de irradiância (Figura 4), decrescendo próximo ao meio dia. Entretanto, os valores de WUE durante o dia nublado foram sempre superiores aos registrados no dia claro. No dia claro Ψ_{leaf} apresentou depressão ao meio dia, quando PFD e VPD_{air} atingiram valores máximos. No final da tarde o status hídrico foliar do início da manhã foi recuperado (Figura 4). A depressão do meio dia de Ψ_{leaf} não ocorreu no dia nublado. A razão C_i/C_a não apresentou clara tendência de variação dos valores durante ambos os cursos diários (Figura 4).

Valores integrados diários das trocas gasosas e potencial hídrico foliar

Os valores de PPFD integrados em base diária revelam que no dia nublado as plantas estiveram expostas à metade da irradiância registrada para o dia claro (Tabela 1). A condutância estomática integrada diária (I_{g_s}) no dia nublado foi três vezes superior em relação à verificada no dia claro. A transpiração foliar integrada diária (IE) e a eficiência do uso da água integrada diária (IWUE) também foram superiores no dia nublado (Tabela 1).

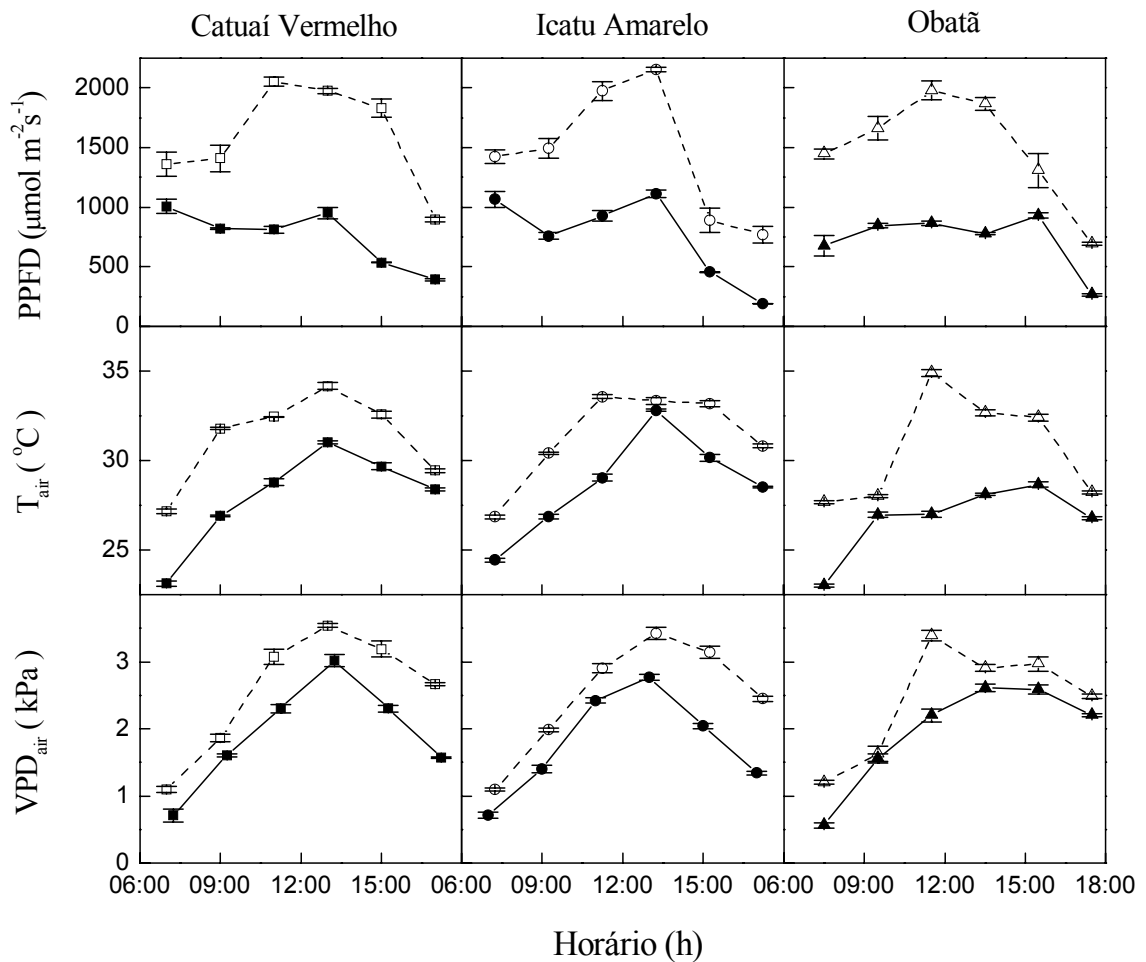


Figura 2. Cursos diários na estação úmida do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PPFD), temperatura do ar (T_{air}) e déficit de vapor de pressão atmosférico (VPD_{air}) em dias claro (08/03/2002) e nublado (18/03/2003) em cultivares de *Coffea arabica* Catuaí Vermelho (\square, \blacksquare), Icatu Amarelo (\circ, \bullet) e Obatã (Δ, \blacktriangle). O total de horas de brilho solar foram respectivamente 6,0 (símbolos abertos) e 2,1 (símbolos fechados). Barras representam o erro padrão e símbolos representam as médias.

Em bases diárias a fotossíntese líquida realizada (AP_N) no dia claro foi

aproximadamente um terço da fotossíntese líquida potencial (PP_N). De modo diferente, no dia nublado os valores de AP_N e PP_N foram próximos (Tabela 2).

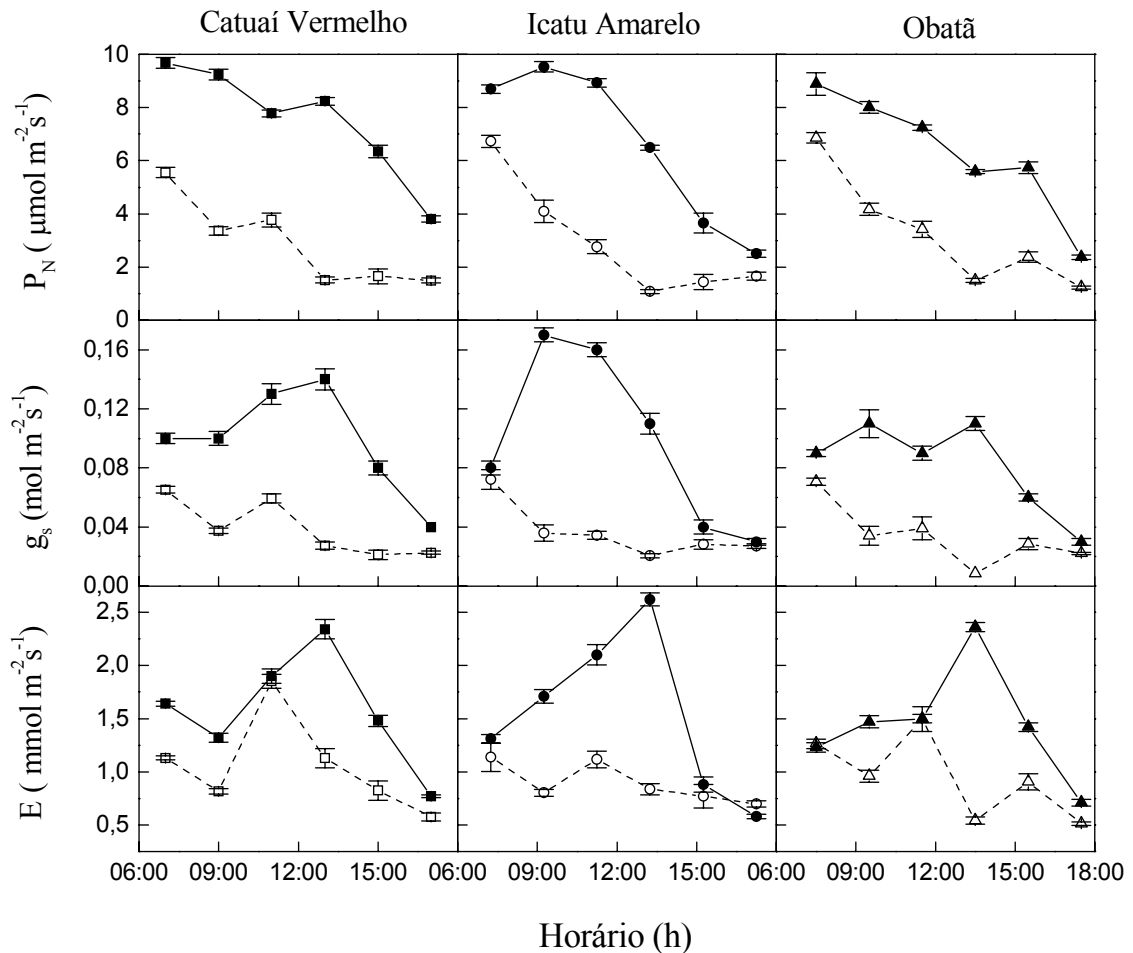


Figura 3. Cursos diários na estação úmida da fotossíntese líquida (P_N), condutância estomática (g_s) e transpiração foliar (E) em dias claro (08/03/2002) e nublado (18/03/2003) em cultivares de *Coffea arabica* Catuaí Vermelho (\square, \blacksquare), Icatu (\circ, \bullet) e Obatã (Δ, \blacktriangle). O total de horas de brilho solar foram respectivamente 6,0 (símbolos abertos) e 2,1 (símbolos fechados). Barras representam erro padrão e símbolos representam as médias.

Relações entre as trocas gasosas, VPD_{air} e PPFD

No dia claro P_N e g_s estiveram negativamente correlacionados com VPD_{air} , entretanto não foram influenciados pelo déficit de pressão de vapor atmosférico no dia nublado (Figura 5). No dia claro P_N e g_s não apresentaram correlação com PPFD (Figura 6).

De outro modo, durante o dia nublado o incremento dos valores de irradiância foi acompanhado por um aumento nos valores de P_N e de g_s . Independente das condições contrastantes de PPFD e VPD_{air} , em ambos os cursos diários a assimilação líquida e a transpiração estiveram condicionadas aos valores de g_s (Figura 7).

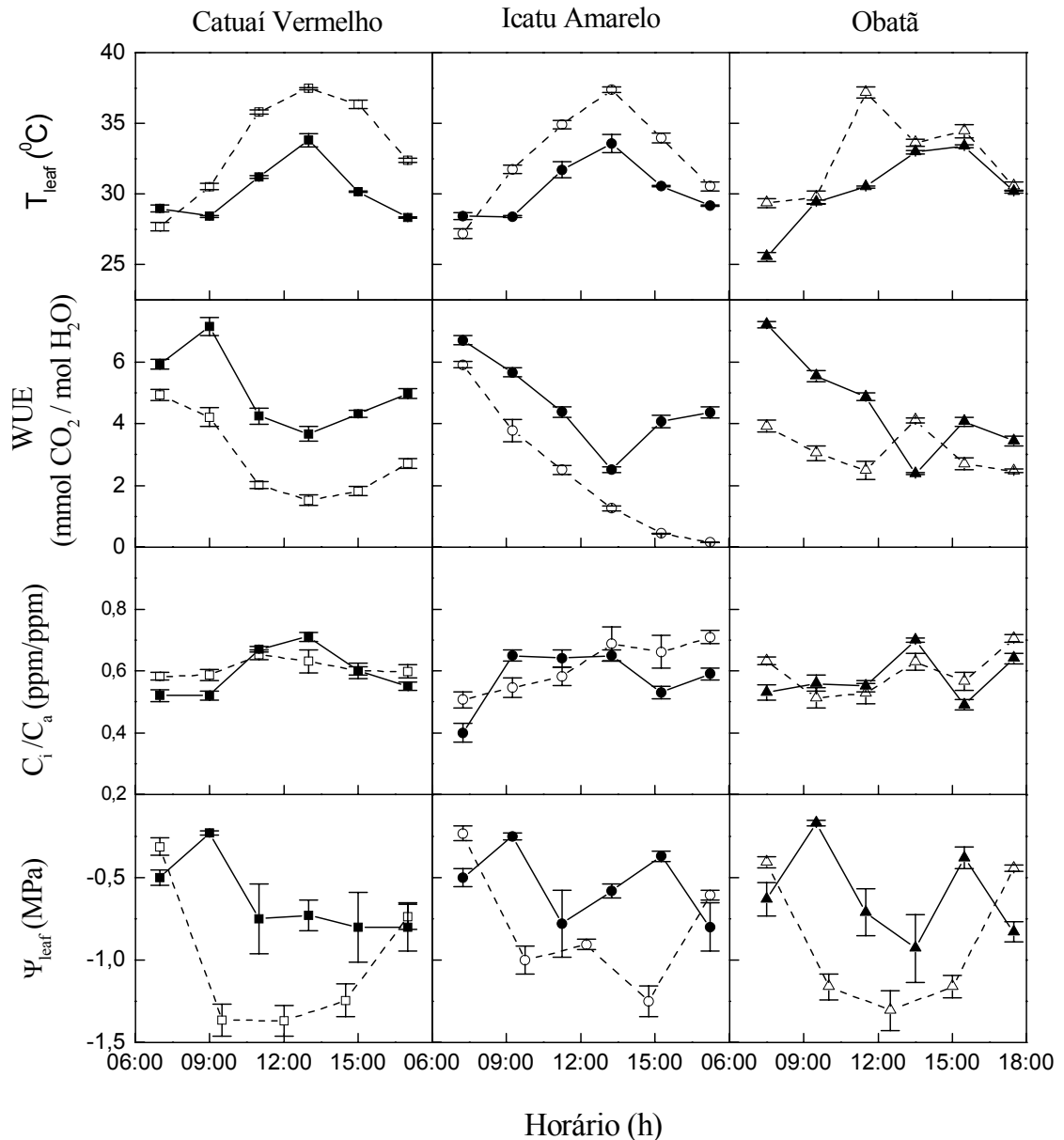


Figura 4. Cursos diários na estação úmida da temperatura foliar (T_{leaf}), eficiência do uso da água (WUE), razão entre a concentração interna e externa de CO_2 (C_i/C_a) e potencial hídrico foliar (Ψ_{leaf}) em dias claro (08/03/2002) e nublado (18/03/2003) em cultivares de *Coffea arabica* Catuaí Vermelho (□,■), Icatu (○,●) e Obatã (△,▲). O total de horas de brilho solar foram respectivamente 6,0 (símbolos abertos) e 2,1 (símbolos fechados). Barras representam erro padrão e símbolos representam as médias.

Eficiência fotoquímica potencial do fotossistema II

Ocorreram acentuadas diferenças entre os dias claro e nublado (Figura 8). Na antemanhã do dia claro, os valores de F_v/F_m foram 0,77 e 0,78. Próximo ao meio dia, sob elevado PPFD e VPD_{air} , a eficiência fotoquímica potencial do PSII foi bastante reduzida. No final da tarde e sob condições abióticas menos adversas F_v/F_m aumentou, embora não recuperasse os valores iniciais. No dia nublado, o decréscimo da eficiência fotoquímica potencial ao redor do meio dia foi menor. F_v/F_m esteve negativamente correlacionado com PPFD e VPD_{air} no dia claro (Figura 9). Em contraste, no dia nublado ocorreram correlações positivas entre F_v/F_m e a irradiância, e F_v/F_m e o déficit de pressão de vapor atmosférico.

Tabela 1. Valores integrados em bases diárias (dia^{-1}) do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (IPPF), condutância estomática (I_g), transpiração foliar (IE) e eficiência do uso da água (IWUE) durante a estação úmida em três cultivares adultos de *Coffea arabica* (Catuaí Vermelho, Icatu Amarelo e Obatã) sob condições de campo, em dias claro (08/03/2002) e nublado (18/03/2003), quando o total de horas de brilho solar foram respectivamente 6,0 e 2,1. Os números entre parênteses representam a razão entre os valores dos dias claro e nublado.

	Catuaí Vermelho		Icatu Amarelo		Obatã	
	claro	nublado	claro	nublado	claro	nublado
IPPF (mol m ⁻²)	60,4 (2,07)	28,9	54,8 (1,90)	29,4	56,8 (2,04)	28,0
I_g (kmol m ⁻²)	1,4 (0,36)	3,7	1,2 (0,31)	3,8	1,1 (0,36)	3,1
IE (mol m ⁻²)	39,4 (0,66)	59,4	32,0 (0,54)	59,4	34,5 (0,61)	55,6
IWUE (mmol mol ⁻¹ m ⁻²)	2,5 (0,54)	4,6	3,0 (0,66)	4,1	3,2 (0,78)	4,3

DISCUSSÃO

Os valores de P_{Nmax} e I_s obtidos nas curvas P_N -PPFD (Figura 1) foram superiores aos valores 6,97 - 8,71 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e 600 - 750 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, respectivamente registrados anteriormente para plantas jovens de *C. arabica* crescendo sob condições favoráveis em casa de vegetação (Fahl *et al.*, 1994; Carelli *et al.*, 2000). Porém, os valores de

fotossíntese líquida máxima entre 7 e 10 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ observados para o cafeeiro são inferiores àqueles esperados para espécies lenhosas C_3 cultivadas em clima tropical, $P_{N\text{max}} = 10 - 15 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Larcher, 2003). A baixa capacidade fotossintética líquida de *C. arabica* é uma característica de plantas adaptadas à sombra crescendo sob irradiância plena. Por outro lado, os valores de I_s obtidos estão em concordância com o ponto de saturação à irradiância esperado para folhas de sol de espécies lenhosas C_3 de clima tropical, $I_s = 600 - 1500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Larcher, 2003).

Tabela 2. Valores integrados em bases diárias de fotossíntese líquida ($\text{mmol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{dia}^{-1}$) de *Coffea arabica* cultivares Catuaí Vermelho, Icatu Amarelo e Obatã na estação úmida, durante dias claro (08/03/2002) e nublado (18/03/2003), quando o total de horas de brilho solar foi 6,0 e 2,1. PP_N = fotossíntese líquida diária potencial. AP_N = fotossíntese líquida diária realizada. A razão AP_N / PP_N também está apresentada.

	Fotossíntese líquida diária ($\text{mmol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{dia}^{-1}$)							
	Catuaí Vermelho		Icatu Amarelo		Obatã		Média	
	claro	nublado	claro	nublado	claro	nublado	claro	nublado
PP_N	330	256	268	239	347	287	315	261
AP_N	100	276	98	246	112	232	103	251
AP_N / PP_N	0,30	1,08	0,36	1,03	0,32	0,81	0,33	0,97

No dia claro, o decréscimo de P_N ao meio-dia (Figura 3) provavelmente está associado aos seguintes fatores: excessiva irradiância e conseqüente fotoinibição do aparato fotossintético; elevada temperatura foliar; aumento do VPD_{air} reduzindo g_s e limitando o fluxo de CO_2 para a câmara subestomática. No dia nublado o PPFD registrado próximo ao meio dia foi somente metade do valor observado no dia claro. Entretanto, o valor de P_N neste horário

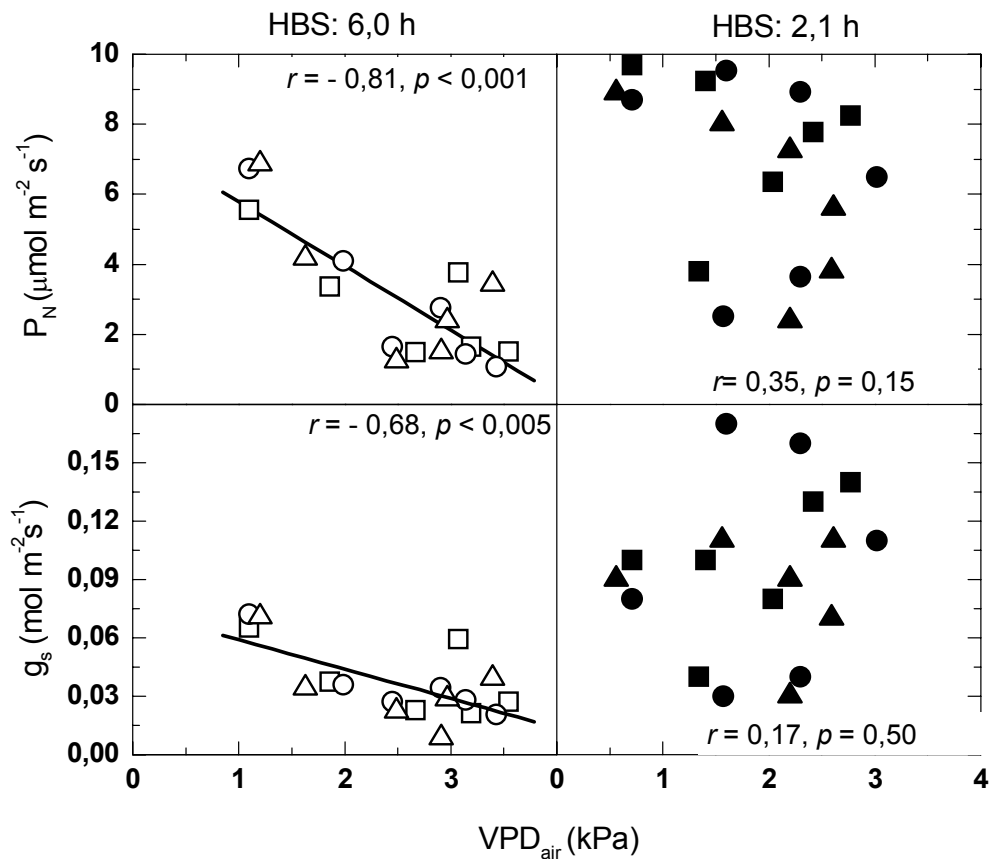


Figura 5. Fotossíntese líquida (P_N) e condutância estomática (g_s) em função do déficit de pressão de vapor atmosférico (VPD_{air}). Valores obtidos durante a estação úmida em dias claro (08/03/2002, símbolos abertos) e nublado (18/03/2003, símbolos sólidos) em folhas de três cultivares adultos de *Coffea arabica* sob condições de campo: Catuaí Vermelho (□, ■), Icatu (○, ●) e Obatã (Δ, ▲). HBS = horas de brilho solar.

sob irradiância plena representou um terço do verificado para o dia nublado. A redução da fotossíntese líquida sob elevado PPFD foi demonstrada anteriormente em estudos com plantas jovens de *C. arabica* (Fahl *et al.* 2001). Os autores apontaram também uma pronunciada redução de g_s sob elevado VPD_{air} . Foi registrado para o cultivar Catuaí Vermelho na estação úmida e sob irradiância plena o valor máximo de g_s próximo à $0,12 \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, o qual ocorreu no início da manhã e declinou durante o curso diário decorrente da elevação de VPD_{air} e PPFD (Barros *et al.*, 1997). Este valor máximo de g_s é aproximadamente o dobro do valor máximo obtido no presente trabalho, também no início da manhã e sob as mesmas condições de irradiância, para o cultivar Catuaí Vermelho (Figura 3). Esta discrepância pode ser explicada pelo maior VPD_{air} registrado no dia claro, aproximadamente o dobro em relação ao

mencionado por aqueles autores. Portanto, a assimilação líquida de CO_2 durante o transcorrer do período diurno pode estar condicionada aos valores de g_s que a planta apresenta nas primeiras horas do dia, por sua vez relacionados aos valores de VPD_{air} neste período.

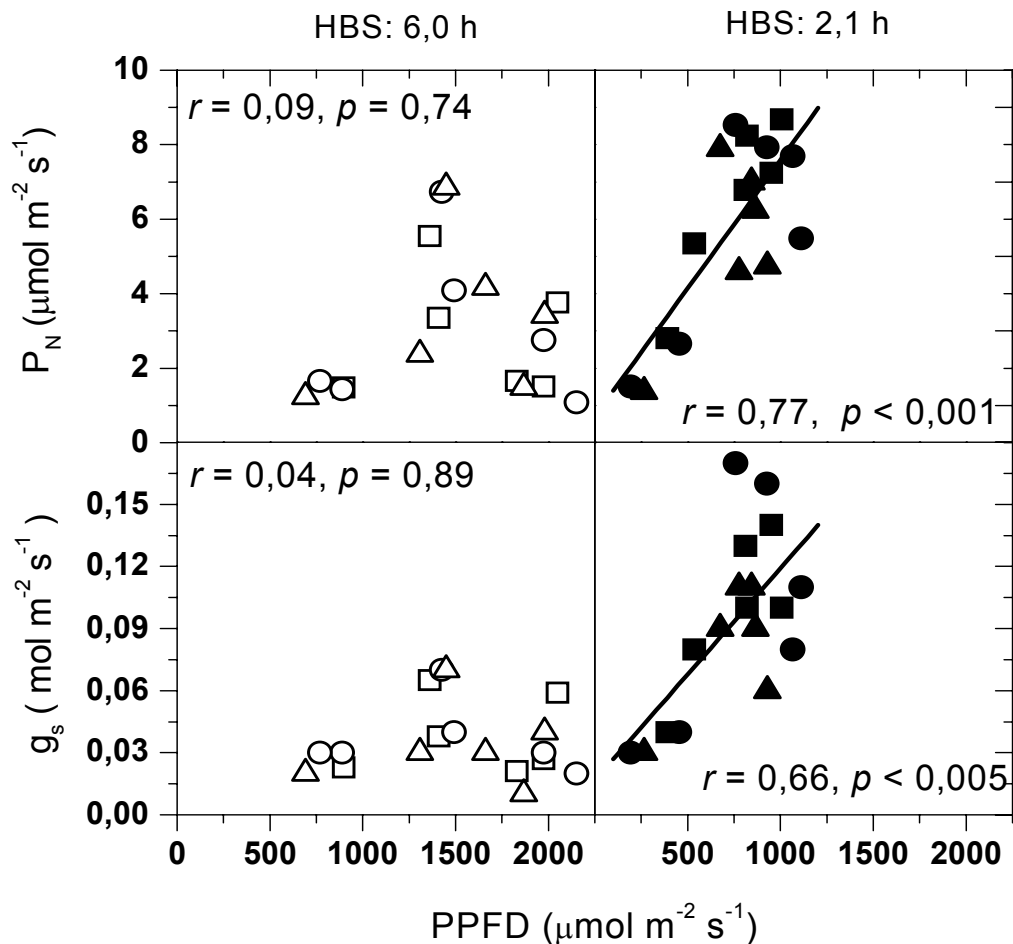


Figura 6. Fotossíntese líquida (P_N) e condutância estomática (g_s) em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PPFD). Valores obtidos durante a estação úmida em dias claro (08/03/2002, símbolos abertos) e nublado (18/03/2003, símbolos sólidos) em folhas de três cultivares adultos de *Coffea arabica* sob condições de campo: Catuaí Vermelho (\square, \blacksquare), Icatu (\circ, \bullet) e Obatã (Δ, \blacktriangle). HBS = horas de brilho solar.

A ocorrência de valores de T_{leaf} entre 27,5 e 37,5 $^{\circ}\text{C}$, como verificado no dia claro (Figura 4), promove a redução da condutância mesofílica do cafeeiro (Kumar & Tieszen, 1980). O incremento da temperatura foliar, por sua vez, é conseqüência da elevação do PPFD e T_{air} ocasionando o fechamento dos estômatos. Durante a estação úmida e

utilizando o cultivar Catuaí, Fahl *et al.* (2001) registraram o decréscimo de P_N durante o transcorrer do dia, devido ao aumento de T_{leaf} . A razão C_i/C_a é um importante índice para análise do comportamento das trocas gasosas, pois atuaria como regulador da variação de P_N . Em *C. arabica*, reduções na concentração interna de carbono estão associadas com a diminuição de g_s sob valores de PPFD entre 300 e 500 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Hernandez *et al.* 1989). Durante o dia nublado, à exceção das medições efetuadas no final da tarde, os valores de irradiância estiveram sempre acima de 500 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, proporcionando a manutenção da abertura dos estômatos. Após 17:00 h, quando o PPFD esteve abaixo de 500 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, a condutância estomática atingiu seu valor mínimo, entre 0,02 e 0,04 $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Figuras 2 e 3). Os valores de g_s registrados para o cafeeiro, neste estudo inferiores a 0,18 $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ mesmo no dia nublado, são baixos comparados com outras espécies C_3 . Isto pode explicar os baixos valores de C_i/C_a , quase sempre inferiores a 0,7 ppm/ppm (Figura 4).

A análise dos elevados valores do potencial hídrico foliar registrado na estação úmida, mesmo em situações de elevado VPD_{air} e PPFD, permite afirmar que este parâmetro não exerceu influência significativa na diminuição da taxa de assimilação líquida de CO_2 verificada após o início da manhã. Valores de Ψ_{leaf} superiores a - 1,0 MPa, como os registrados no dia nublado, não afetam P_N (DaMatta *et al.*, 1997). De outro modo, P_N pode ser reduzida em até 25% quando Ψ_{leaf} diminui para - 2,0 MPa, situação não ocorrida durante o presente estudo. Porém, valores próximos a - 1,5 MPa, como os observados no dia claro durante a depressão do meio dia das trocas gasosas, não diferem muito dos valores a que o cafeeiro está submetido em solos com conteúdo hídrico acima de 50% da capacidade de campo (Kumar & Tieszen, 1980). Valores elevados de VPD_{air} e T_{leaf} , como verificados no dia claro (Figuras 2 e 4), podem proporcionar a redução de g_s (Figura 3) independentemente de mudanças significativas em Ψ_{leaf} , devido à inerente sensibilidade do aparato estomático de *C. arabica* ao ar seco (Hernandez *et al.* 1989; Barros *et al.*, 1997).

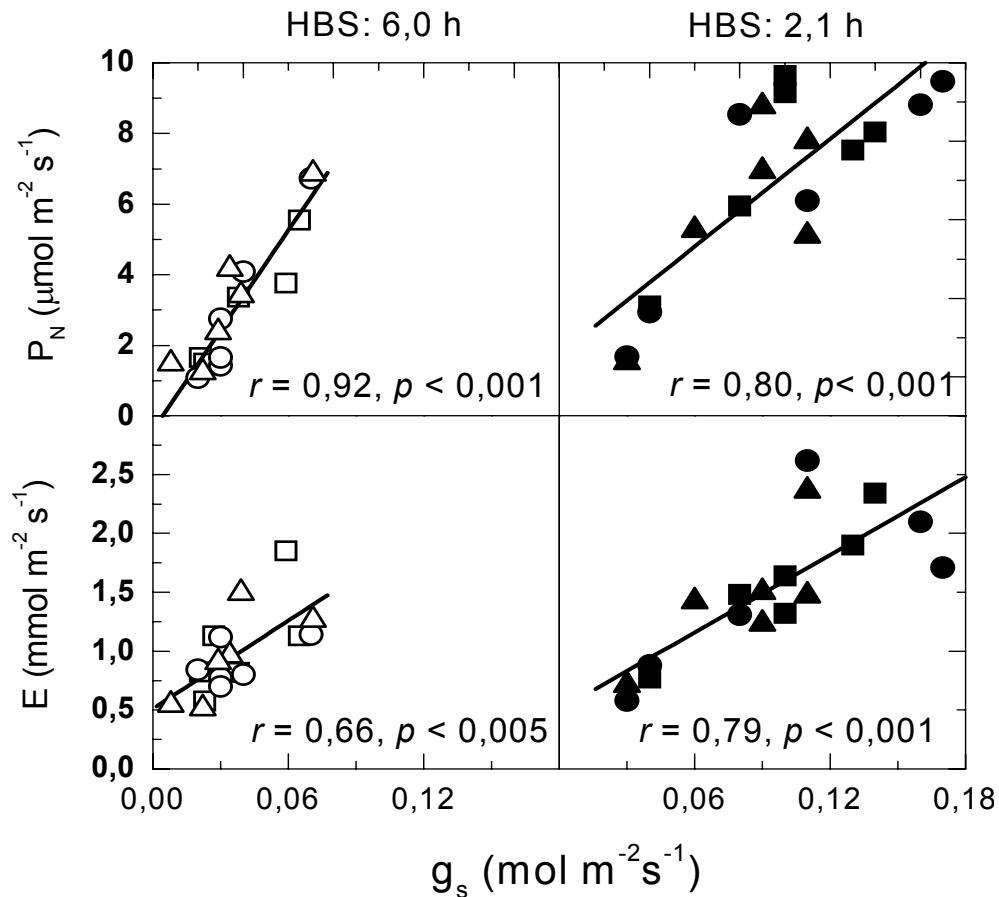


Figura 7. Fotossíntese líquida (P_N) e transpiração foliar (E) em função da condutância estomática (g_s). Valores obtidos durante a estação úmida em dias claro (08/03/2002, símbolos abertos) e nublado (18/03/2003, símbolos sólidos) em folhas de três cultivares de *Coffea arabica*: Catuaí Vermelho (□, ■), Icatu (○, ●) e Obatã (Δ, ▲) em condições de campo. HBS = horas de brilho solar.

A realização de apenas 1/3 do valor da fotossíntese líquida potencial no dia claro (Tabela 2) indica o efeito negativo da irradiância excessiva e do elevado VPD_{air} (Tabela 1) na assimilação de carbono. Este evento é confirmado pela realização do valor da PP_N durante o dia nublado e pelo maior valor de AP_N obtido neste dia em relação ao dia claro. Portanto, apesar do cafeeiro não estar classificado na categoria de plantas obrigatoriamente adaptadas à sombra (Fahl *et al.*, 1994), resultados superiores na assimilação líquida de CO_2 ocorrem sob condições de moderada irradiância. Esta análise está em concordância com relato prévio de Carelli & Fahl (2000), onde demonstraram por meio de sombreamento artificial, que a capacidade fotossintética em plantas jovens de *C. arabica* cv. Obatã não é reduzida quando exposta a 50% da irradiância plena. Os resultados aqui apresentados indicam que os

cultivares estudados necessitam menos da metade do PPFD máximo observado durante o dia claro para suprir a demanda de carbono. Apesar da menor transpiração foliar integrada no dia claro, os valores reduzidos de AP_N resultaram em menor eficiência integrada diária do uso da água em relação ao dia nublado (Tabela 1), sugerindo que sob irradiância plena *C. arabica* apresenta uma demanda hídrica incompatível com o balanço de carbono. O elevado IWUE observado no dia nublado indica que apesar da grande perda de água através da transpiração foliar, os cultivares comerciais de *C. arabica* obtêm um incremento favorável no balanço de carbono sob condições moderadas de irradiância. Essa análise está em concordância com as observações de Carelli *et al.* (2001).

A disponibilidade de CO_2 na cavidade subestomática não foi determinada diretamente pelo comportamento contrastante de g_s nos dias claro e nublado, de acordo com a análise do comportamento de C_i/C_a (Figura 4). Provavelmente ocorreu a redução na eficiência de carboxilação do cafeeiro no dia de maior irradiância, não havendo a assimilação do carbono disponível pelo aparato fotossintético na mesma taxa verificada durante o dia nublado (Tabela 1). A estimulação da fotorrespiração devido à elevada temperatura foliar pode ocasionar o aumento de C_i/C_a e a redução de P_N (Pandey *et al.* 2003). Deste modo, a ocorrência de maior fotorrespiração no dia claro também pode ter contribuído para valores próximos de C_i/C_a entre as duas condições contrastantes de irradiância, apesar de valores superiores de g_s no dia nublado (Tabela 1). Sob o elevado PPFD incidente no dia claro, as trocas gasosas foliares foram negativamente afetadas pelo VPD_{air} , o qual na maior parte do dia alcançou valores entre 2,5 e 3,5 kPa (Figura 5). Em razão do menor VPD_{air} durante o curso diário, geralmente entre 1,0 e 2,5 kPa, no dia nublado P_N foi influenciada pelo PPFD abaixo de $1000 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ (Figura 6). Considerando que PPFD não foi um fator limitante no dia claro, T_{air} e VPD_{air} foram os parâmetros controladores do comportamento estomático e da assimilação líquida.

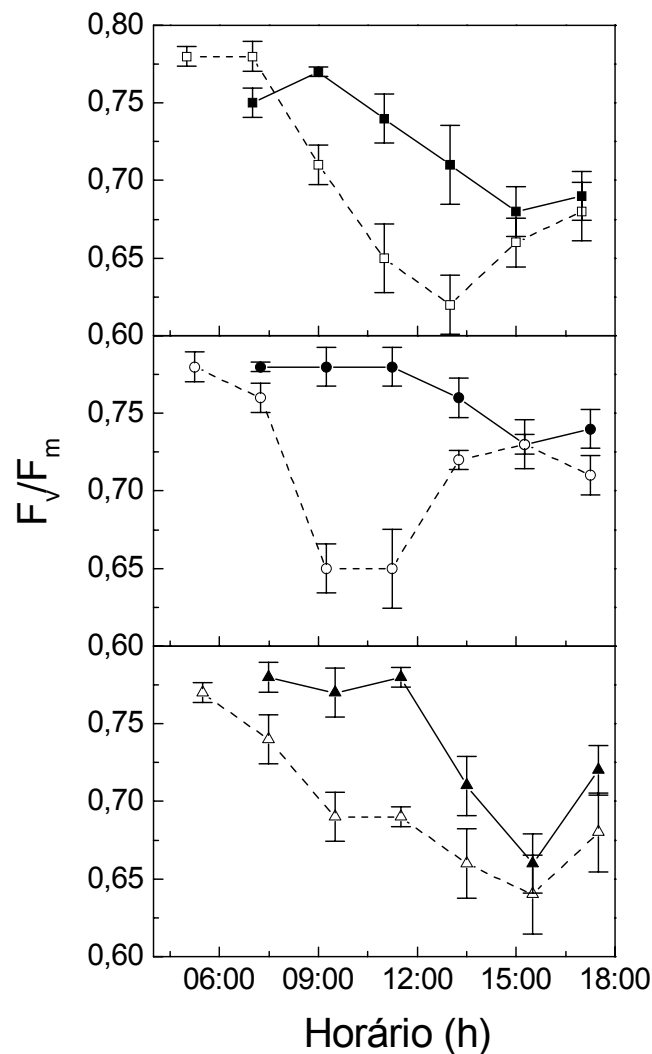


Figura 8. Cursos diários na estação úmida da eficiência fotoquímica potencial do fotossistema II (F_v/F_m) em dias claro (14/03/2003) e nublado (17/03/2003) em cultivares de *Coffea arabica* Catuaí Vermelho (□,■), Icatu Amarelo (○,●) e Obatã (△,▲). O total de horas de brilho solar foram respectivamente 7,9 (símbolos abertos) e 2,1 (símbolos fechados). Barras representam erro padrão e símbolos representam as médias.

A correlação significativa observada entre P_{N-g_s} e $E-g_s$ nos dias claro e nublado (Figura 7) indicam que a condutância estomática exerce controle sobre as trocas gasosas foliares independentemente das condições abióticas. Mesmo na estação úmida, sob irradiância plena os valores de g_s declinaram até o ponto onde a transpiração foliar foi minimizada (Figura 3), evitando a ocorrência de baixos valores de Ψ_{leaf} . Em contrapartida ao seu papel na manutenção de um favorável status hídrico foliar, o comportamento estomático teve um efeito

negativo na produção primária, contribuindo para a elevação da temperatura foliar, da fotorrespiração e da resistência à difusão do CO_2 . Como não houve perda do potencial de assimilação do carbono no dia nublado (Tabela 2), infere-se que a atuação de g_s na limitação de P_N foi menos importante em relação ao dia claro, o qual registrou valores integrados de g_s acentuadamente inferiores (Tabela 1).

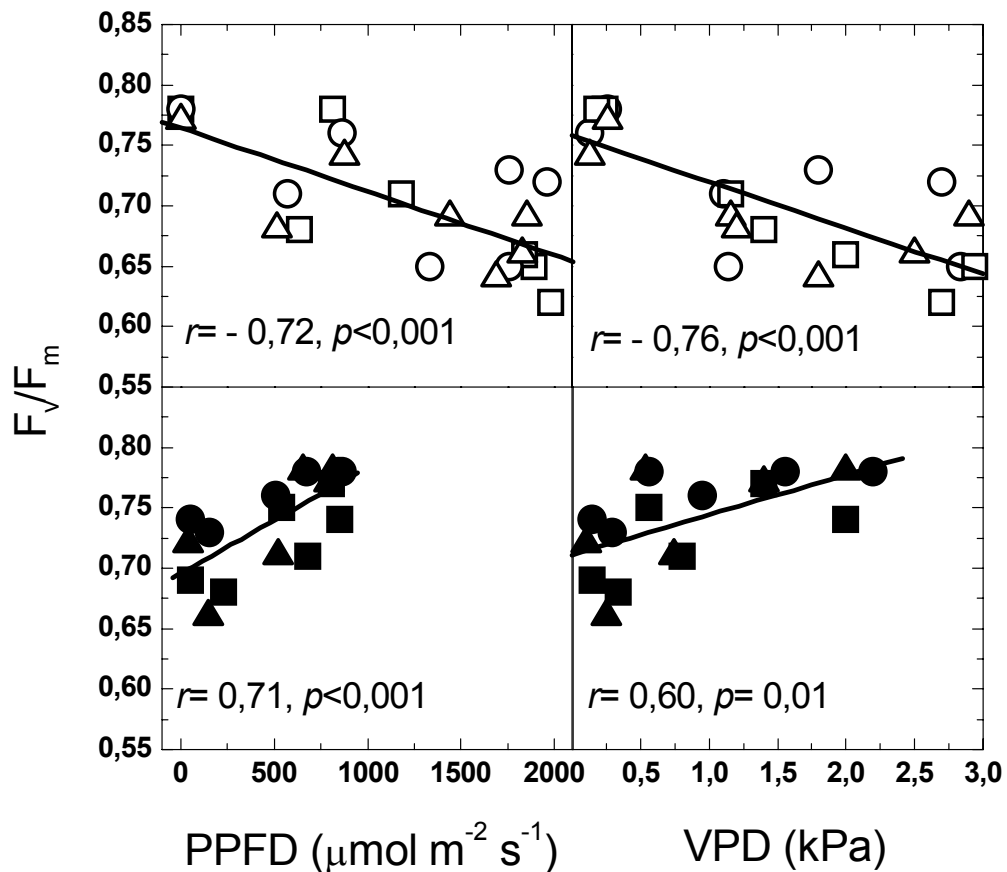


Figura 9. Eficiência fotoquímica potencial do fotossistema II (F_v/F_m) em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PPFD) ou do déficit de pressão de vapor atmosférico (VPD_{air}). Valores obtidos durante a estação úmida em dias claro (14/03/2003, símbolos abertos) e nublado (17/03/2003, símbolos sólidos) em folhas de três cultivares de *Coffea arabica*: Catuaí Vermelho (\square, \blacksquare), Icatu Amarelo (\circ, \bullet) e Obatã (Δ, \blacktriangle) em condições de campo, quando as horas de brilho solar (HBS) foram respectivamente 7,9 e 2,1 h.

A redução na eficiência fotoquímica potencial do PSII verificada durante o curso diário no dia claro (Figura 8) é indicativo da ocorrência de fotoinibição. Plantas expostas a irradiância superior àquela necessária para saturar a fotossíntese líquida freqüentemente apresentam um decréscimo líquido na taxa de transporte de elétrons através

do PSII (DaMatta *et al.* 1997). Em condições de laboratório espera-se que o cafeeiro apresente um valor máximo para F_v/F_m de 0,82 (DaMatta *et al.* 1997), o qual não foi observado no presente estudo mesmo na antemanhã. Oliveira *et al.* (2002) registraram valores de F_v/F_m entre 0,67 e 0,82 em folhas do cv. Catuaí Amarelo, quando expostas a temperatura de 25 °C e reduzida irradiância ($80 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) sob condições artificiais. Ramalho *et al.* (1997) observaram a redução da eficiência fotoquímica potencial do PSII de 0,78 para 0,65 em plantas de *C. arabica* expostas por um curto período de tempo a PPFD inferior a $1500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Essa redução de F_v/F_m é equivalente à observada entre o início da manhã e o meio dia sob irradiância plena (Figura 8). No dia claro F_v/F_m foi reduzida quando os valores de irradiância e déficit de pressão de vapor atmosférico atingiram o pico. A redução de F_v/F_m nestas condições certamente contribuiu para a diminuição das taxas de assimilação líquida de carbono verificada no dia claro (Figura 3 e Tabela 2). Portanto, a irradiância superior ao ponto de saturação atua principalmente como um fator de estresse, mesmo em folhas expostas ao sol de plantas crescendo em áreas abertas na estação úmida.

A recuperação dos valores de F_v/F_m ao final da tarde (Figura 8) demonstra a ocorrência de fotoinibição dinâmica, um mecanismo de proteção do aparato fotossintético contra danos ao PSII, acompanhado de dissipação de energia térmica (Osmond, 1994). No dia nublado, a manutenção da eficiência fotoquímica potencial do PSII próxima da verificada na antemanhã indica reduzida fotoinibição. A correlação positiva entre F_v/F_m e PPFD no dia nublado (Figura 9) confirma que em folhas de *C. arabica* apenas a irradiância intensa, acima do valor de I_s , ocasiona reduções na eficiência fotoquímica potencial do PSII. Quando as folhas estão expostas a PPFD próximo a $2200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, como observado no dia claro (Figura 2), há expectativa da ocorrência de fotoinibição mesmo sob condições favoráveis de VPD_{air} (Nunes *et al.* 1993). A inibição de P_N através da elevação dos valores de VPD_{air} verificada no dia claro (Figura 5) foi observada também em relação ao decréscimo de F_v/F_m

sob irradiância plena (Figura 9). A fotoinibição constatada no presente estudo representa um fator adicional não-estomático responsável pela redução no ganho de carbono das plantas de *C. arabica* expostas à plena irradiância.

CONCLUSÕES

Folhas de *C. arabica* podem triplicar sua fotossíntese líquida diária se os valores de irradiância ($800-1100 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e déficit de pressão de vapor atmosférico (0,5-2,5 kPa) registrados no início da manhã forem mantidos durante todo o período diurno, como ocorre em um dia nublado na estação úmida. Independentemente das condições contrastantes de irradiância, o potencial hídrico foliar na estação úmida é superior ao valor mínimo capaz de afetar a assimilação líquida. No dia claro ambos os processos fotoquímicos (F_v/F_m) e biofísicos (g_s) limitam a fotossíntese líquida. A condutância estomática condiciona as trocas gasosas foliares sob as condições abióticas presentes em ambos os dias claro e nublado.

AGRADECIMENTOS - São co-autores Carlos H. B. A. Prado, Paula Novaes, Joel I. Fahl e Carlos C. Ronquim. Este trabalho foi auxiliado pela CAPES (Júlio Cesar Ronquim), FAPESP (Paula Novaes), IAC (tratos culturais), Sítio São José (área experimental) e Fundo Nacional do Meio Ambiente (equipamentos). Os autores agradecem Carlos A. Casali e Simone P. Casale pela assistência durante as medições de campo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amaral, J. A. T.; Da Matta, F. M.; Rena, A. B. (2001) Effects of fruiting on the growth of arabica coffee trees as related to carbohydrate and nitrogen status and to nitrate reductase activity. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 13:66-74.
- Barros, R. S.; Mota; J. W. S.; DaMatta, F. M.; Maestri, M. (1997) Decline of vegetative growth in *Coffea arabica* L. in relation to leaf temperature, water potential and stomatal conductance. *Field Crop Research* 54:65-72.
- Caemmerner, S.; Farquhar, G. D. (1981) Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153:376-387.
- Carelli, M. L.C.; Fahl, J. I. (2000) Crecimiento y asimilación del carbono y nitrógeno en

- plantas jóvenes de *Coffea* en condiciones de sol y de sombra. In **Memória - Simposio Latinoamericano de Caficultura** 101-108. Costa Rica.
- Carelli M. L. C.; Fahl, J. I.; Alfonsi, E. L.; Magossi, R.; Pezzopane, J. R. M.; Ramalho, J. D. (2001) Trocas gasosas fotossintéticas e densidade de fluxo de seiva em plantas de *Coffea arabica* cv. Obatã cultivadas em diversos regimes de irradiância. In **Anais do Congresso Brasileiro de Fisiologia Vegetal** . Salvador, Bahia.
- Carr, M. K. V. (2001) The water relations and irrigations requirements of coffee. **Experimental Agriculture** 37:1-36.
- Carvalho, A. (1982) Melhoramento do cafeeiro – cruzamento entre *C. arabica* e *C. Canephora*. In **Colloque Scientifique Internacional Sur Le Café** 10:363-368. Salvador, Bahia.
- DaMatta, F. M.; Maestri, M; Barros, R. S. (1997) Photosynthesis in coffee (*Coffea arabica* and *C. canephora*) as affected by winter and summer conditions. **Plant Science** 128:43-50.
- Eamus, D. (1999) Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. **Tree** 14: 11-16.
- Fahl, J. I.; Carelli, M. L. C.; Menezes, H. C.; Gallo, P. B.; Trivelin, P. C. O. (2001) Gas exchange, growth, yield and beverage quality of *Coffea arabica* cultivars grafted on to *C. canephora* and *C. congensis*. **Experimental Agriculture** 37: 241-252.
- Fahl, J. I.; Carelli, M. L. C.; Vega, J.; Magalhães, A. C. (1994) Nitrogen and irradiance levels affecting net photosynthesis and growth of young coffee plants (*Coffea arabica* L.). **Journal of Horticultural Science** 69:161-169.
- Gutierrez, M. V.; Meinzer, F. C. (1994) Energy balance and latent heat flux partitioning in coffee hedgerows at different stages of canopy development. **Agricultural & Forest Meteorology** 68:173-186.
- Hernandez, A. P.; Cook, J. H.; El-Sharkawy, M. A. (1989) The responses of leaf gas exchange and stomatal conductance to air humidity in shade-grown coffee, tea and cacao plants as compared to sunflower. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal** 1:155-161.
- Hirasawa, T.; Hsiao, T. C. (1999) Some characteristics of reduced leaf photosynthesis at midday in maize growing in the field. **Field Crops Research** 62:53-62.
- Jones, H. G. (1992) Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology. **Cambridge University Press**.
- Kozaki, A.; Takeba, G. (1996) Photorespiration protects C3 plants from photo-oxidation **Nature** 384:557-560.
- Kumar, D.; Tieszen, L. L. (1980) Photosynthesis in *Coffea arabica* effects of light and temperature. **Experimental Agriculture** 16:13-19.
- Larcher, W. (2003) Physiological Plant Ecology. **New York: Springer-Verlag**.

- Muraoka, H.; Tang, Y. H.; Terashima, I.; Koizumi, H.; Washitani I. (2000) Contributions of diffusional limitation, photoinhibition to midday depression of photosynthesis in *Arisaema heterophyllum* in natural high light. ***Plant Cell Environment*** 23:235-250.
- Nogueira, A.; Martinez, C. A.; Ferreira, L. L.; Prado, C. H. B. A. (2004) Photosynthesis and water use efficiency in twenty tropical tree species of differing succession status in a Brazilian reforestation. ***Photosynthetica*** 42:351-356.
- Nunes, M. A.; Ramalho, J. D. C.; Dia M. A. (1993) Effects of light and photosynthetic performance of leaves from coffee plants exposed to bright light ***Journal of Experimental Botany*** 44:893-899.
- Oliveira, J. C. O.; Alves, P. L. C. A.; Magalhães, A. C. (2002) The effect of chilling on the photosynthetic activity in coffee (*Coffea arabica* L.) seedlings. The protective action of chloroplastid pigments. ***Brazilian Journal of Plant Physiology*** 14:95-104.
- Osmond, C. B. (1994) What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. In ***Photoinhibition of Photosynthesis: from Molecular Mechanisms to the Field*** 1-24 (Eds. N. R. Baker & J. R. Bowyer). Oxford: Bio Scientific Publishers.
- Pandey, S.; Kumar, S; Nagar, P. K. (2003) Photosynthetic performance of *Gingko biloba* L. grown under high and low irradiances. ***Photosynthetica*** 41:505-511.
- Prado, C. H. B. A.; Moraes, J. A. P. V. (1997) Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of cerrado vegetation under field conditions. ***Photosynthetica*** 33:103-112.
- Prado, C. H. B. A.; Passos, E. E. M.; Moraes, J. A. P. V. (2001) Photosynthesis and water relations of six tall genotypes of *Cocos nucifera* in wet and dry seasons. ***South African Journal of Botany*** 67:169-176.
- Ramalho, J. C.; Pons, T. L.; Groeneveld, H. W.; Azinheira, H. G.; Nunes, M. A. (2000) Photosynthetic acclimation to high light conditions in mature leaves of *Coffea arabica* L.: role of xanthophylls, quenching mechanisms and nitrogen nutrition. ***Australian Journal of Plant Physiology*** 27:43-51.
- Ramalho, J. C.; Pons, T. L.; Groeneveld, H. W.; Nunes, M. A. (1997) Photosynthetic responses of *Coffea arabica* leaves to a short-term high light exposure in relation to N availability. ***Physiologia Plantarum*** 101:229-239.
- Tolentino, M. (1967) Estudo crítico sobre o clima da cidade de São Carlos. ***São Carlos: Prefeitura Municipal.***

II. RESPOSTAS FOTOSSINTÉTICAS SAZONAIS EM *Coffea arabica* cv. OBATÃ FRANCO E ENXERTADO SOB CONDIÇÕES DE CAMPO

RESUMO - Foram comparadas sazonalmente as trocas gasosas foliares e o potencial hídrico foliar (Ψ_{leaf}) em plantas de *Coffea arabica* L. cv. Obatã não enxertadas e enxertadas em *C. canephora* Pierre sob condições de campo na região sudeste do Brasil. Durante o período úmido no verão e em dia claro ambos os tratamentos franco e enxertado apresentaram acentuada depressão do meio dia da fotossíntese líquida (P_N) e da condutância estomática (g_s). Inversamente, sob as condições de dia nublado no verão (50% de irradiância em relação ao dia claro) valores consistentemente superiores de P_N , g_s e transpiração foliar (E) foram registrados em ambos os tratamentos durante todo o curso diário. Com o progressivo aumento da restrição hídrica no solo durante o ano (agosto), as plantas enxertadas apresentaram maiores valores de P_N , g_s e E em relação ao cafeeiro franco durante o curso diário. A comparação entre a fotossíntese líquida potencial e a realizada em base diária demonstrou que a depressão do meio dia de P_N foi a principal causa do decréscimo em 60% do ganho diário de carbono em ambos os tratamentos durante os dias claros no período úmido. Em contraste, no período seco (agosto) e no início da estação úmida (outubro) a diferença entre a fotossíntese líquida potencial e a realizada nas plantas enxertadas foi somente 15% enquanto nos indivíduos francos foi próxima a 55%. A menor susceptibilidade ao estresse hídrico do cafeeiro enxertado evidencia a eficiência da prática da enxertia no incremento do ganho de carbono em *C. arabica* sob condições de campo pelo menos durante seis meses do ano, desde o fim da estação úmida (maio) até o início da próxima estação chuvosa (outubro). A contribuição mais importante de *C. canephora* como porta-enxerto demonstra ser a manutenção de elevadas taxas de condutância estomática e transpiração durante o período seco em detrimento a um uso mais eficiente da água.

Palavras-chave: condutância estomática, depressão do meio dia, fotossíntese líquida, potencial hídrico foliar, transpiração foliar.

ABSTRACT - It was measured seasonally the leaf gas exchange and leaf water potential (Ψ_{leaf}) on non-grafted and grafted *Coffea arabica* L. cv. Obatã over *C. canephora* Pierre under field conditions at Brazil southeast area. During the rainy period at sunny day in summer both grafted and non-grafted plants showed strong midday depression of net photosynthesis (P_N) and stomatal conductance (g_s). Conversely, during overcasted condition in summer (under a half of irradiance in relation to sunny day) consistent higher values of P_N , g_s , and Ψ_{leaf} took place in both grafted and non-grafted plants at each time along the daily course. According to progressive rainfall reduction the grafted plants presented higher E , g_s and P_N values than non-grafted plants along the day. Comparing actual and potential net photosynthesis per day it was evident that midday depression of P_N was the principal cause for dropping 60% the daily carbon gain in both grafted and non-grafted plants during sunny days in rainy period (march and may). Contrastingly, at dry period (august) and in the beginning of wet season (october), the difference between actual and potential daily net photosynthesis in grafted plants was only around 15% and in non-grafted individuals it was 55%. The lower susceptibility to water stress of grafted plants demonstrated the graft efficiency for increasing carbon gain in *C. arabica* under field conditions at least during 6 months of the year, since the end of wet season (may) until the beginning of the next wet season (october). The results suggest that maintaining greater stomatal conductance and transpiration rates during dry period is more important for carbon balance than the efficient use of water.

Key words: daily net photosynthesis, leaf water potential, midday depression, leaf transpiration, stomatal conductance.

INTRODUÇÃO

Condições ambientais favoráveis para o crescimento do cafeeiro ocorrem sazonalmente em climas tropicais normalmente no início da manhã durante a estação úmida, quando a assimilação líquida de carbono pode atingir a capacidade fotossintética (Barros *et al.*, 1999; Fahl *et al.*, 2001). Próximo ao meio dia a fotossíntese líquida geralmente diminui apesar da disponibilidade hídrica na rizosfera, em razão de elevados valores do déficit de pressão de vapor atmosférico (Prado & Moraes, 1997) e excesso de irradiância (Souza *et al.*, 2005). Através da integração do curso diário da fotossíntese líquida pode ser calculada a assimilação líquida realizada em base diária. Através dos valores de fotossíntese líquida obtidos na curva P_N -PPFD em condições favoráveis pode ser calculada a assimilação líquida diária potencial. A diferença entre a fotossíntese líquida diária potencial e a realizada pode representar uma estimativa da quantidade de carbono que não foi assimilada como resultado de ambas as limitações abióticas e bióticas ao processo fotossintético (Kikuzawa *et al.*, 2004). A diferença entre a fotossíntese líquida diária potencial e a realizada depende da intensidade e da extensão da depressão do meio dia das trocas gasosas (Tenhunen *et al.*, 1987).

As condições de crescimento encontradas por plantas de *Coffea arabica* ao serem transferidas de viveiros sombreados para o campo sob irradiância plena, estão relacionadas com temperatura foliar excessiva, estreitamento do poro estomático e fotoinibição, restringindo a fotossíntese líquida principalmente em horários próximos ao meio dia (Barros *et al.*, 1997). O cafeeiro é originário da Etiópia, onde cresce naturalmente à sombra. No Brasil, devido à sua adaptabilidade às condições contrastantes de irradiância, *C. arabica* é cultivado principalmente em áreas abertas com o objetivo de aumentar a produção do fruto. Baixa disponibilidade hídrica na rizosfera pode agravar a redução da assimilação líquida diária em *C. arabica* por estender a ocorrência da depressão do meio dia das trocas gasosas foliares (Tenhunen *et al.*, 1987). Fahl *et al.* (2001) apontam que progênies de *C.*

canephora ao serem utilizados como porta-enxerto de *C. arabica* podem amenizar o estresse hídrico em razão do maior tamanho do sistema radicular de *C. canephora* e de sua capacidade em adquirir água e nutrientes. Adicionalmente, plantas adultas enxertadas de *C. arabica* sob condições de campo apresentam altura superior e maior número de ramos plagiotrópicos que plantas não-enxertadas (Fahl *et al.*, 2001).

Este trabalho compara sazonalmente, sob condições de campo, as respostas das trocas gasosas foliares (fotossíntese líquida, transpiração foliar e condutância estomática) de *C. arabica* enxertado em *C. canephora* com plantas de *C. arabica* não enxertadas (pés francos). Foi suposto que a estimativa da quantidade de carbono que não foi assimilado em razão da depressão do meio dia e de outras limitações pode ser obtido se a curva da fotossíntese líquida (P_N) em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativo (PPFD) for obtida sob condições de campo favoráveis e utilizada como modelo para cálculo da assimilação diária potencial de CO_2 . As curvas P_N -PPFD e os valores de irradiância registrados durante o dia foram utilizados para estimar a assimilação diária potencial comparando a eficiência da enxertia em relação ao ganho de carbono durante o ano. Expressando os dados de trocas gasosas foliares, potencial hídrico foliar e condições micro-meteorológicas em base diária (dia^{-1}) durante os cursos diários foi possível identificar os parâmetros bióticos e abióticos que determinam o comportamento sazonal da assimilação de carbono em *C. arabica* franco ou enxertado. As seguintes questões foram propostas objetivando a comparação entre os dois tratamentos (*C. arabica* franco ou enxertado): (a) qual o valor da diferença entre a fotossíntese líquida diária potencial e a realizada em cada estação do ano? (b) como a intensidade e a extensão da depressão do meio dia estão relacionadas com a prática da enxertia e as estações? (c) a eficiência no uso da água exerce papel principal em limitar as trocas gasosas foliares durante os diferentes regimes hídricos anuais? e d) a condutância estomática condiciona a fotossíntese líquida durante o curso diário

independentemente das estações ou dos tratamentos?

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo e material vegetal

O experimento foi conduzido sob condições de campo em uma propriedade rural localizada no município de São Carlos, estado de São Paulo, região sudeste do Brasil (22°02'32S; 47°47'40W). Trata-se de solo podzolizado, topografia levemente ondulada, 845 m a.s.l. O clima é Cwa de acordo com a classificação de Köppen, com inverno seco (22/Junho – 22/Setembro) e verão úmido (22/Dezembro – 21/Março). A média anual histórica dos valores de temperatura e pluviometria são 21°C e 1520 mm, respectivamente (Tolentino, 1967). O plantio de *C. arabica* (franco e enxertado) ocorreu em 1997. Durante os cursos diários de trocas gasosas e potencial hídrico foliar, as plantas do cafeeiro cultivar Obatã IAC 1669-20 franco e enxertado em *C. canephora* cultivar Apatã IAC 2258 possuíam quatro anos de idade. As plantas foram dispostas em renque, com 1,0 m de distância entre os indivíduos na linha e 3,5 m de espaço entre as linhas. Os tratos fitossanitários e nutricionais foram os mesmos para ambos os tratamentos e a condução foi idêntica a de uma lavoura comercial.

Dados meteorológicos

Os dados meteorológicos mensais referentes à pluviosidade, temperaturas do ar (T_{air}) máximas, médias e mínimas e o total diário de horas de brilho solar (HBS) foram obtidos na estação n°. 83726 do “Instituto Nacional de Meteorologia” (INMET), situado na Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), distante 15 km da área experimental. Os dados microclimáticos referentes à T_{air} e à umidade relativa (RH) no local do experimento ao longo do dia foram obtidos à sombra através da câmara do analisador de gás ao infravermelho descrito a seguir.

Determinações das trocas gasosas foliares e do potencial hídrico foliar

Os cursos diários de trocas gasosas foliares e potencial hídrico foliar (Ψ_{leaf}) durante o período úmido no verão foram obtidos em dias claro (08/03/2002) e nublado (18/03/2003). Durante a transição do período úmido para o período seco, o curso diário foi registrado em 03/05/2002 (outono). Durante o período seco, inverno e primavera, os cursos diários foram obtidos em 27/08/2002 e 18/10/2002, respectivamente. As medições das trocas gasosas foliares e Ψ_{leaf} ocorreram em intervalos de duas horas, de 07:00 às 17:30 h. Em cada medição foram utilizadas quatro plantas, duas não-enxertadas e duas enxertadas, crescendo sob condições de campo. De cada indivíduo, dois ramos totalmente expostos à radiação solar foram escolhidos, onde duas folhas completamente expandidas e saudáveis foram selecionadas. Estas folhas pertenciam ao terceiro par a partir do ápice, de um ramo plagiotrópico do terço superior da copa. Foi determinado o potencial hídrico foliar de antemã (antes de 06:00 h) durante o período úmido (março/2002) e no início da próxima estação chuvosa (outubro/2002) utilizando os mesmos critérios adotados para os cursos diários.

O analisador portátil de gás ao infravermelho (IRGA) modelo LCA-4 (ADC, Hoddesdon, UK) acoplado a uma câmara foliar Parkinson PLCN-4 (ADC) foi utilizado para obtenção das trocas gasosas folha-atmosfera. O PLCN-4 possuía um sensor de quanta na extremidade para determinação do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PPFD). Os parâmetros de trocas gasosas obtidos durante os cursos diários foram fotossíntese líquida (P_N), transpiração foliar (E) e condutância estomática ao vapor de água (g_s). O LCA-4 trabalhou como um sistema aberto durante as medições de trocas gasosas comparando as frações molares de CO_2 e H_2O antes e depois da passagem através da câmara PLCN-4 (Caemmerer & Farquhar, 1981). A estimativa da eficiência do uso da água (WUE) foi determinada através da relação P_N/E (Carelli *et al.*, 2001). A concentração de CO_2 na câmara sub-estomática (C_i) foi calculada pelo IRGA (Caemmerer & Farquhar, 1981) e foi utilizada para determinar a relação

entre C_i e a concentração externa (atmosférica, C_a) de CO_2 (C_i/C_a).

A temperatura do ar durante os cursos diários foi monitorada por um termômetro regular colocado à sombra. A temperatura da câmara foliar foi mantida equivalente à T_{air} por um sistema Peltier (ADC) colocado sob a PLCN-4 onde a folha foi inserida. A temperatura foliar (T_{leaf}) foi determinada por um termopar de cobre-constantan acoplado à PLCN-4. A umidade relativa do ar (RH) durante os cursos diários foi medida pelo LCA-4 com o PLCN-4 aberto, na sombra e livre de folha, anteriormente às medições de trocas gasosas. Os valores do déficit de pressão de vapor atmosférico (VPD_{air} , kPa) durante os cursos diários foram calculados utilizando a equação (Jones, 1992):

$$\text{VPD}_{\text{air}} = 0,611375 e^t (1 - \text{RH}/100) \quad (\text{I})$$

onde $t = 17,502T_{\text{air}} (240,97 + T_{\text{air}})^{-1}$; T_{air} = temperatura do ar ($^{\circ}\text{C}$); e = constante de Euler; RH = umidade relativa do ar (%).

O potencial hídrico foliar (Ψ_{leaf}) foi obtido através de uma câmara de pressão modelo 3005 (Santa Barbara Soil Moisture, Santa Barbara, USA). Os valores de Ψ_{leaf} foram determinados imediatamente após as determinações das trocas gasosas foliares. O mesmo critério de seleção das folhas utilizado nas trocas gasosas foi aplicado nas determinações de Ψ_{leaf} . O potencial hídrico foliar de antemanhã (Ψ_{pd}) foi obtido às 04:00 h em 28/08/2002 (período seco) e em 14/03/2003 (período chuvoso).

Fotossíntese líquida (P_N) em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PPFD)

As curvas P_N -PPFD foram obtidas utilizando o IRGA LCA-4 e a câmara PLCN-4 previamente descritas. A PLCN-4 foi conectada ao canhão de luz PLU-002 com lâmpadas halogênicas dicróicas 12 V - 20 W (ADC, Hoddesdon, UK). Durante as medições de P_N a temperatura foliar foi mantida pelo sistema Peltier em $25 \pm 0,5$ $^{\circ}\text{C}$. O PPFD entre 800-2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ foi controlado através da voltagem aplicada (0-12 V) no PLU-002. Acima de 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, o PPFD foi atenuado pela redução da voltagem no PLU-002 e pela

colocação de filtros de vidro neutros (Comar Instruments, Cambridge, UK) entre a folha e a fonte de luz. Dois indivíduos francos e dois enxertados foram utilizados na obtenção das curvas P_N -PPFD. De cada planta foram escolhidas duas folhas de sol completamente expandidas e saudáveis situadas em ramos plagiotrópicos do terço superior da copa. As curvas P_N -PPFD foram obtidas em horário favorável para assimilação de CO_2 (07:00-09:00 h) durante o período úmido (01 e 26/03/2002) e o período seco (08/08/2002). Os valores das curvas P_N -PPFD foram ajustados através da equação descrita por Prado & Moraes (1997):

$$P_N = P_{N_{max}} (1 - e^{-k(PPFD - I_c)}) \quad (II)$$

P_N = fotossíntese líquida ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$); $P_{N_{max}}$ = fotossíntese líquida máxima ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$); e = constante de Euler; k = constante de proporcionalidade; PPFD = fluxo de fótons fotossinteticamente ativos ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$); I_c = ponto de compensação à irradiância ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$).

O PPFD quando P_N alcançou 90% de $P_{N_{max}}$ (equação II) foi nomeado ponto de saturação à irradiância (I_s , $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$).

Valores integrados dos cursos diários

Os valores de PPFD, P_N , g_s , E e WUE obtidos durante os cursos diários foram integrados utilizando a equação III (Prado *et al.*, 2001), que gerou os valores correspondentes em base diária (dia^{-1}):

$$I(y) = \int_0^y f(x)dx \quad (III)$$

onde x = variável independente (intervalo de tempo em segundos ao longo do curso diário); $I(y)$ = valor integrado de y ; $f(x)$ = a variável dependente (PPFD, P_N , g_s , E e WUE).

Fotossíntese líquida potencial e realizada em base diária

Dois valores integrados de fotossíntese líquida (a assimilação líquida de carbono por dia) foram calculados em cada curso diário, a fotossíntese líquida diária potencial (PP_N) e a realizada (AP_N). A PP_N foi obtida em duas etapas. Os valores de PPFD registrados

durante o curso diário foram aplicados inicialmente na equação II para determinação da assimilação líquida de CO₂ esperada em cada horário de medição. A equação III foi utilizada na seqüência para integrar esses valores esperados de P_N ao longo do dia resultando na assimilação líquida integrada diária potencial (PP_N). A PP_N representa a assimilação líquida diária eventualmente limitada por PFD ao longo do dia. A AP_N foi calculada utilizando os valores de P_N obtidos durante o curso diário aplicados diretamente na equação III. Representa a assimilação líquida diária limitada por fatores abióticos e fatores internos como VPD_{air} e Ψ_{leaf} , respectivamente. Através da comparação de ambos, PP_N e AP_N, foi possível estimar o quanto de carbono o cafeeiro franco ou enxertado deixa de assimilar em função de condições ambientais desfavoráveis ao longo do dia em cada estação.

RESULTADOS

Condições meteorológicas sazonais

As maiores precipitações mensais ocorreram durante o verão, de janeiro a fevereiro de 2002, e entre novembro de 2002 e janeiro de 2003 (Figura 1). Os menores valores pluviométricos ocorreram durante o inverno, de abril a outubro de 2002. Os maiores valores de temperatura foram registrados em outubro (primavera) e os menores em julho (inverno) de 2002 (Figura 1). Neste ano, a temperatura média anual e a precipitação total foram 22,7 °C e 1439 mm, respectivamente. Durante o curso diário de trocas gasosas e potencial hídrico foliar (Ψ_{leaf}) em março (verão), as plantas do cafeeiro estavam submetidas a mínima restrição hídrica no solo, em razão da precipitação acumulada nos prévios 70 dias totalizar 594 mm (antes de 08/03/2002). Em contraste, nos próximos cursos diários realizados em maio, agosto e outubro, as precipitações acumuladas nos 70 dias anteriores corresponderam a 93, 37 e 66 mm, respectivamente.

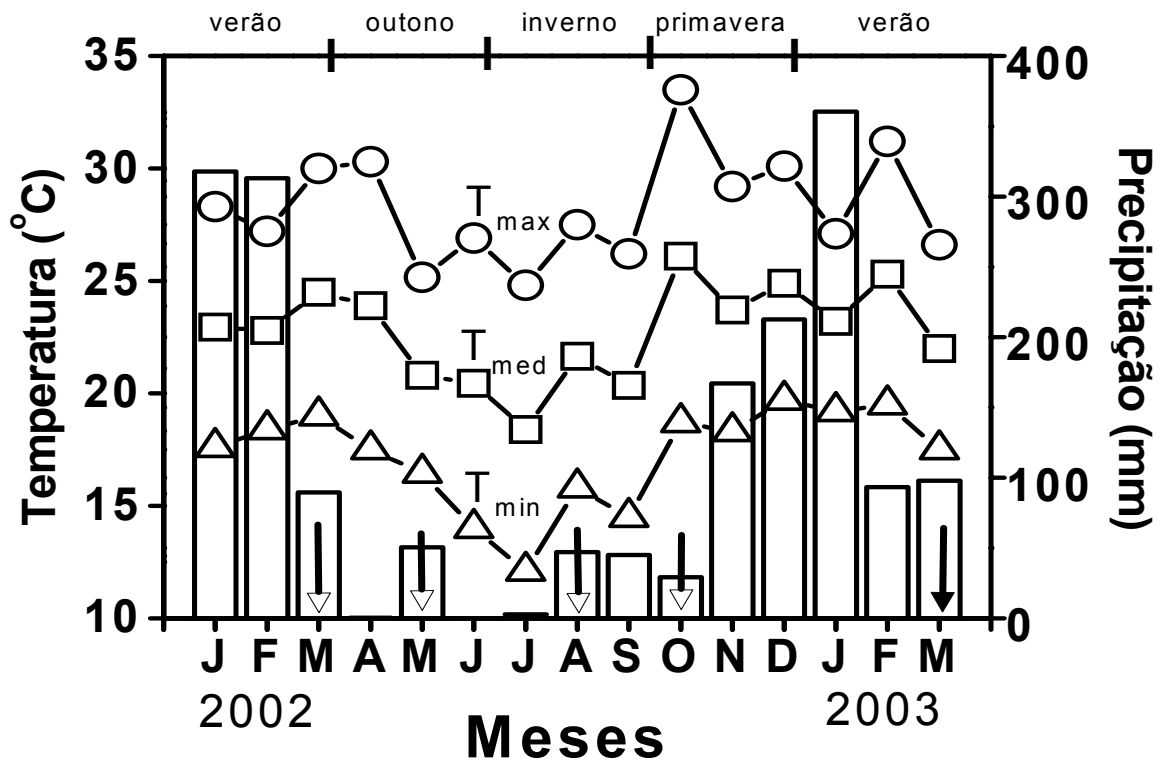


Figura 1. Valores da precipitação mensal (colunas) e temperaturas atmosféricas máximas (T_{max}), médias (T_{med}) e mínimas (T_{min}) (símbolos) entre janeiro de 2002 e março de 2003. Cursos diários de trocas gasosas e potencial hídrico foliar foram realizados em dias claros em março (verão), maio (outono), agosto (inverno) e outubro (primavera) de 2002, como indicado pelas setas brancas. Um curso diário de trocas gasosas em dia nublado foi realizado em março de 2003 (seta escura).

Fotossíntese líquida (P_N) em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PPFD) e potencial hídrico de antemanhã (Ψ_{pd})

A observação das curvas P_N -PPFD (Figura 2) revela que valores superiores de fotossíntese líquida máxima (P_{Nmax}) e ponto de saturação à irradiância (I_s) ocorreram no período úmido (março) para ambos os tratamentos, franco e enxertado, em relação ao período seco (outubro). Durante o período úmido (março de 2002) e no início do próximo período chuvoso (outubro de 2002), os valores médios de Ψ_{pd} foram respectivamente - 0,6 e - 1,25 MPa para o cafeeiro franco, e - 0,52 e - 0,53 MPa para o cafeeiro enxertado.

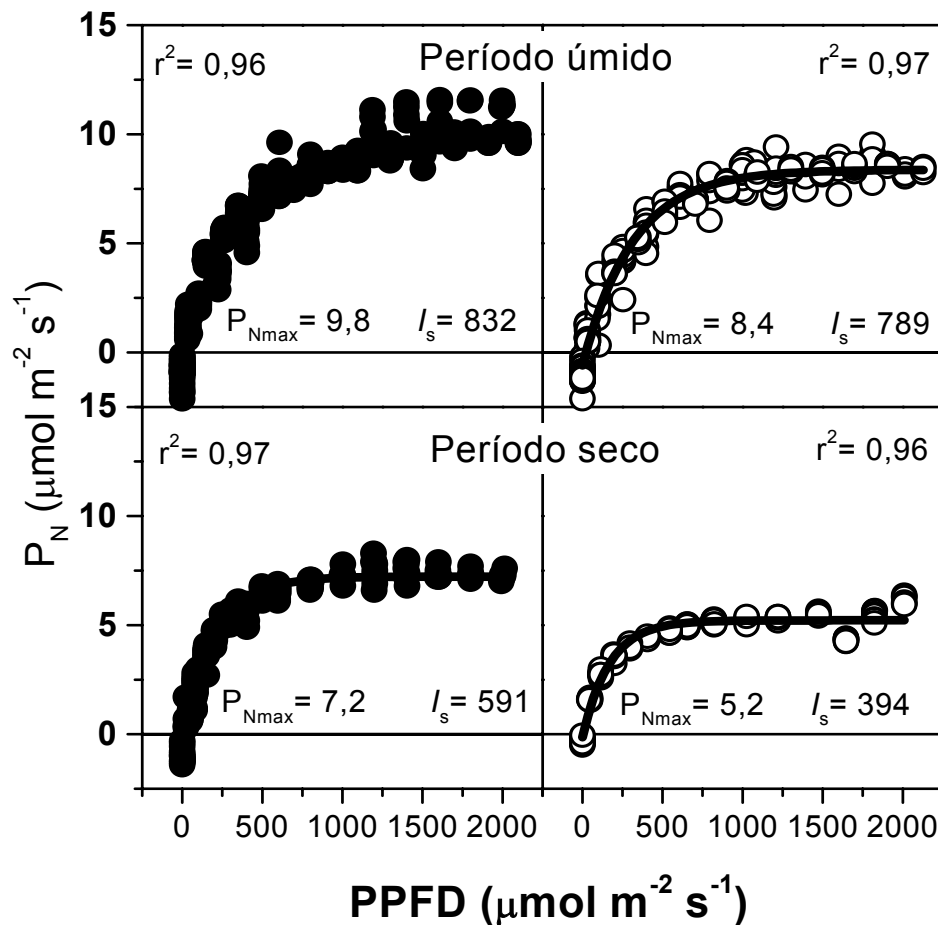


Figura 2. Fotossíntese líquida (P_N) em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PPFD) em *Coffea arabica* franco (●) ou enxertado sobre *C. canephora* (○) durante os períodos úmido (março de 2002) e seco (outubro de 2002) do ano. Valores da fotossíntese líquida máxima (P_{Nmax} , $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e ponto de saturação à irradiância (I_s , $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) também são mostrados.

Cursos diários das condições ambientais, das trocas gasosas foliares e do potencial hídrico foliar

Durante o ano os valores de PPFD nos dias claros alcançaram o pico próximo ao meio dia, horário em que ocorreu o decréscimo dos valores de P_N , principalmente no cafeeiro franco. (Figura 3). Apesar dos baixos valores de PPFD no dia nublado, P_N foi superior em relação aos dias claros em qualquer período dos cursos diários. Do mesmo modo que o PPFD ao longo dos cursos diários sob irradiância plena, os valores de VPD_{air} foram superiores próximo ao meio dia, quando g_s diminuiu principalmente no cafeeiro franco.

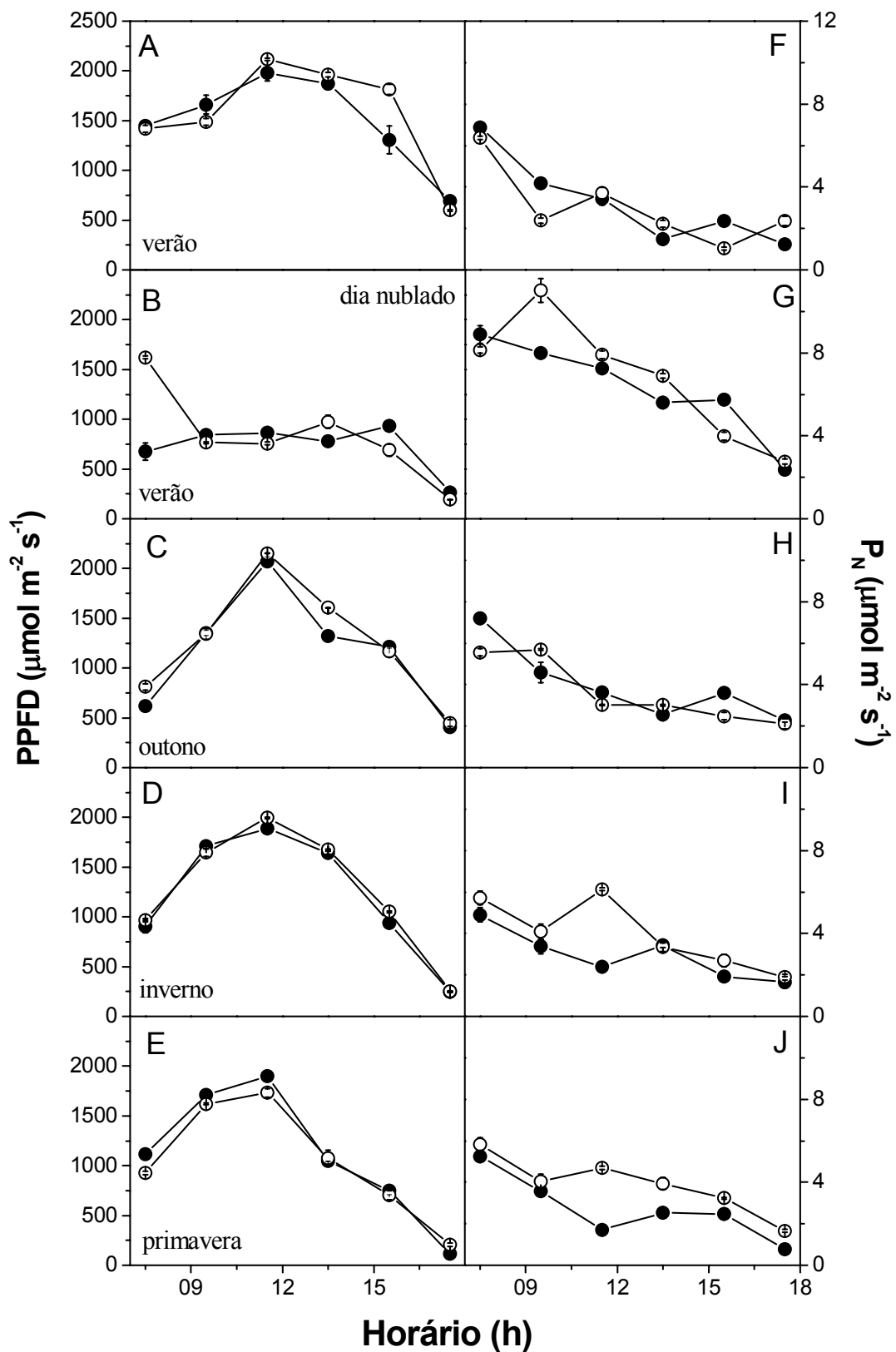


Figura 3. Cursos diários do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PPFD) e assimilação de CO_2 (P_N) em *Coffea arabica* cv. Obatã franco (●) ou enxertado sobre *Coffea canephora* (○) durante o verão em dias claro (março de 2002, A e F) e nublado (março de 2003, B e G) e durante o outono (maio de 2002, C e H), inverno (agosto de 2002, D e I) e primavera (outubro de 2002, E e J). Símbolos indicam valores médios e barras o erro padrão.

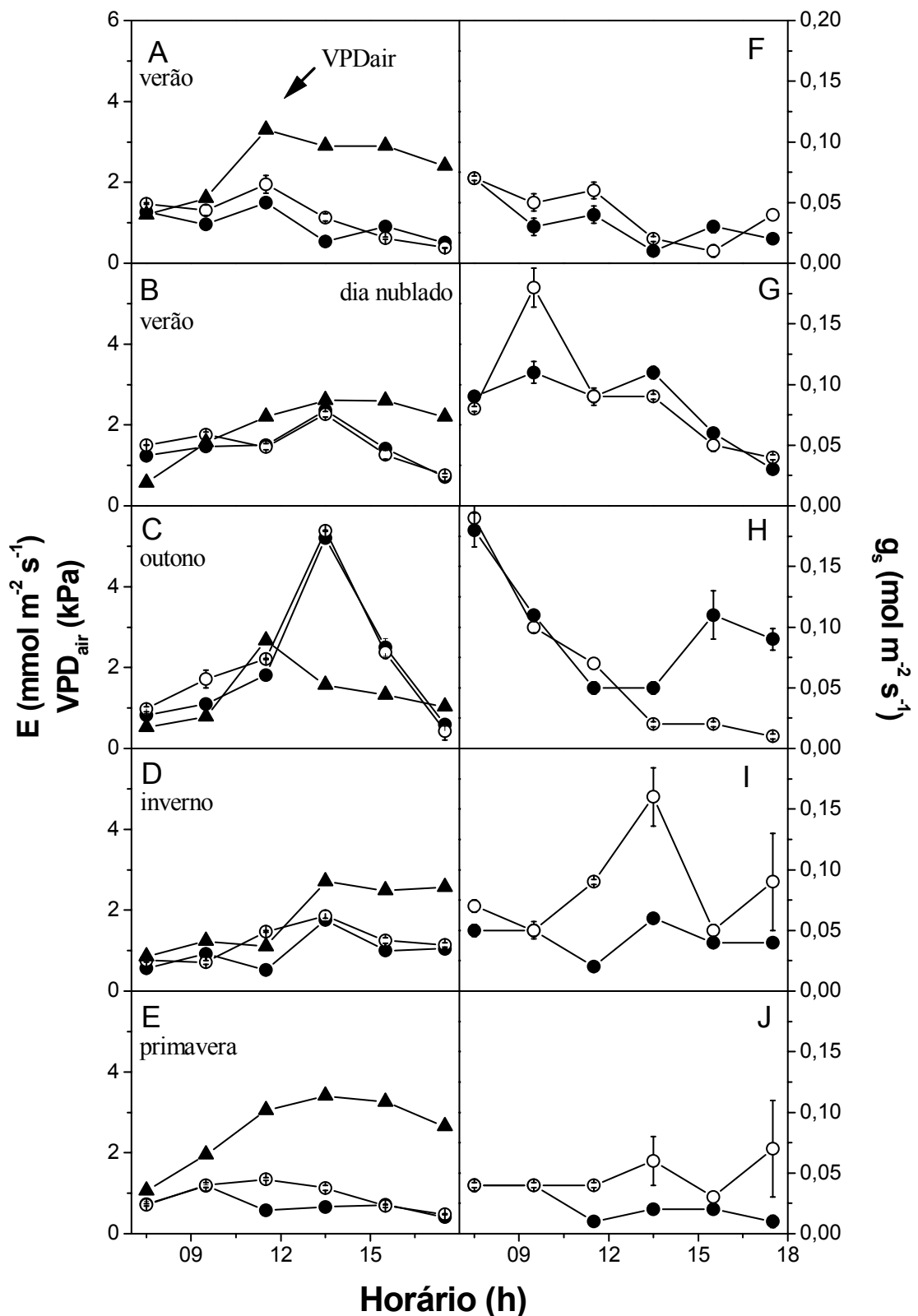


Figura 4. Cursos diários da transpiração foliar (E), déficit de pressão de vapor atmosférico (VPD_{air}) e condutância estomática (g_s) em *Coffea arabica* cv. Obatã franco (●) ou enxertado sobre *Coffea canephora* (○) durante o verão em dias claro (março de 2002, A e F) e nublado (março de 2003, B e G) e durante o outono (maio de 2002, C e H), inverno (agosto de 2002, D e I) e primavera (outubro de 2002, E e J). Símbolos indicam valores médios e barras o erro padrão.

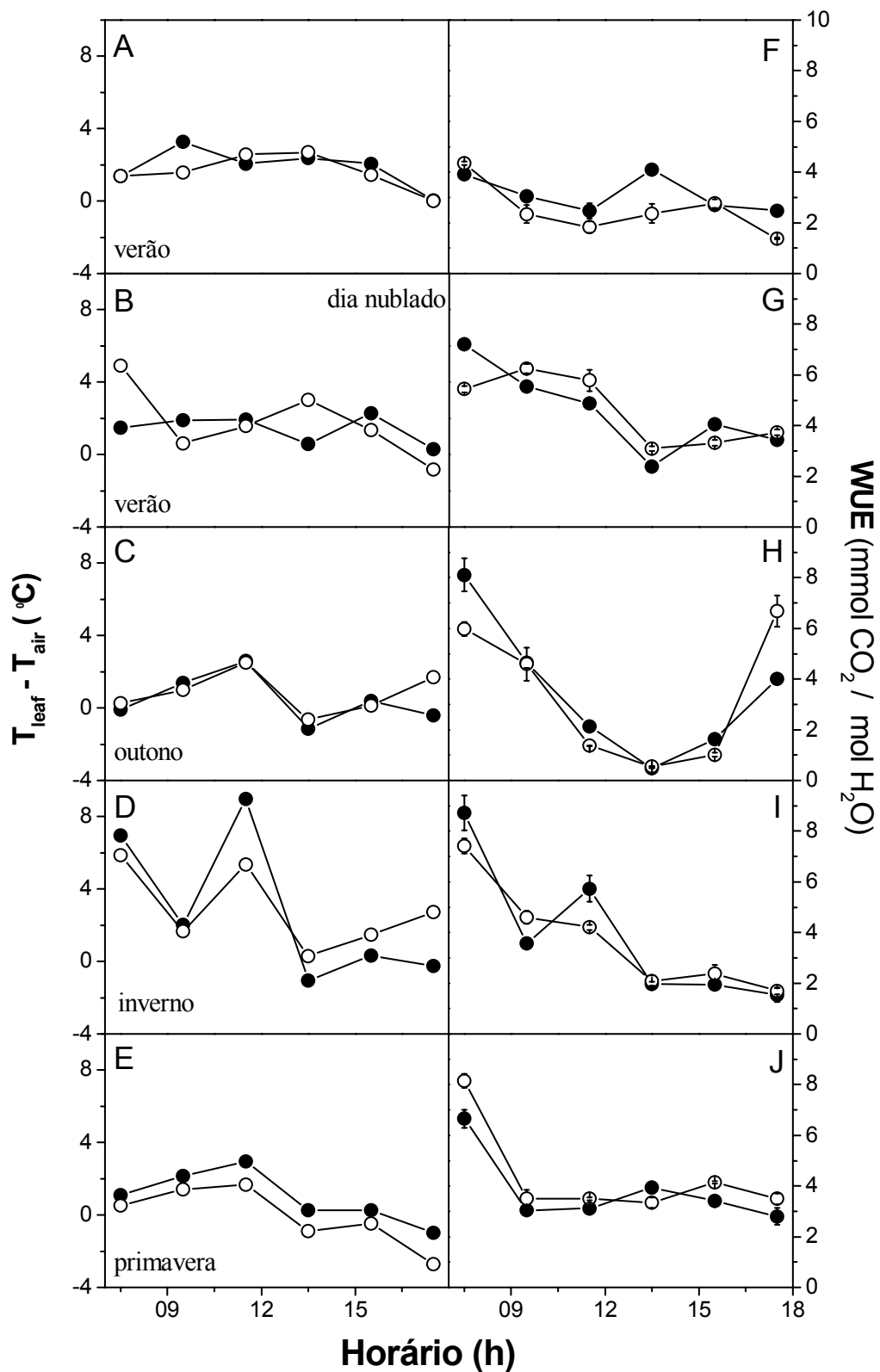


Figura 5. Cursos diários da diferença entre a temperatura foliar e a temperatura atmosférica ($T_{\text{leaf}} - T_{\text{air}}$) e eficiência do uso da água (WUE) em *Coffea arabica* cv. Obatã franco (●) ou enxertado sobre *Coffea canephora* (○) durante o verão em dias claro (março de 2002, A e F) e nublado (março de 2003, B e G) e durante o outono (maio de 2002, C e H), inverno (agosto de 2002, D e I) e primavera (outubro de 2002, E e J). Símbolos indicam valores médios e barras o erro padrão.

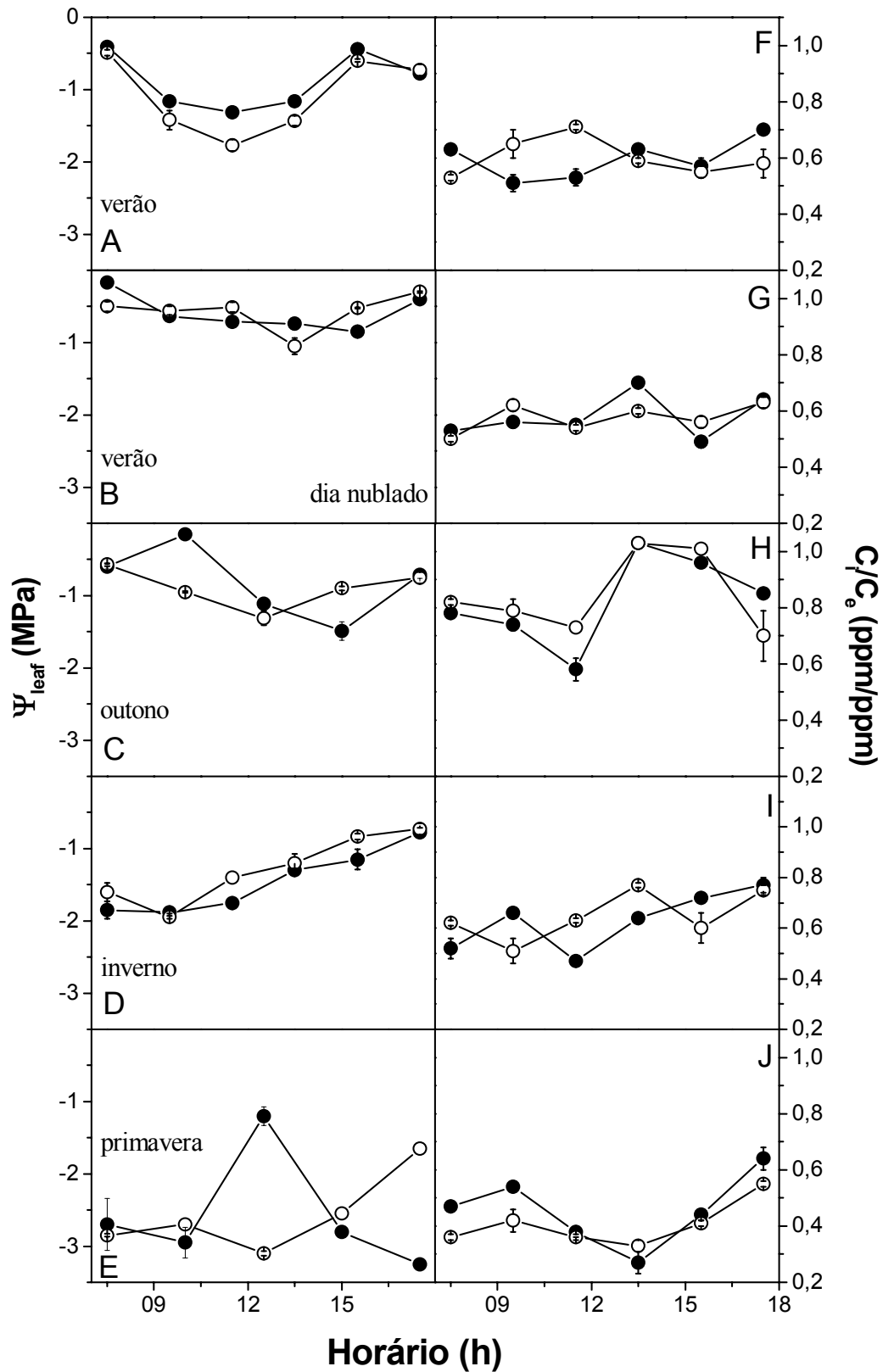


Figura 6. Cursos diários do potencial hídrico foliar (Ψ_{leaf}) e da razão entre a concentração interna (C_i) e externa (C_a) de CO_2 em *Coffea arabica* cv. Obatã franco (●) ou enxertado sobre *Coffea canephora* (○) durante o verão em dias claro (março de 2002, A e F) e nublado (março de 2003, B e G) e durante o outono (maio de 2002, C e H), inverno (agosto de 2002, D e I) e primavera (outubro de 2002, E e J). Símbolos indicam valores médios e barras o erro padrão.

Tabela 1. Resultados das correlações entre a fotossíntese líquida (P_N) e a condutância estomática (g_s) durante cursos diários de trocas gasosas em dias claros no verão (março), outono (maio), inverno (agosto) e primavera (outubro) e em dia nublado no verão (março).

Cursos diários	<i>C. arabica</i> cv. Obatã	Coefficiente de correlação (r)	Significância (p)
Verão	Franco	0,88	< 0,0001
	Enxertado	0,63	< 0,0001
Verão nublado	Franco	0,86	< 0,0001
	Enxertado	0,84	< 0,0001
Outono	Franco	0,66	< 0,0001
	Enxertado	0,62	< 0,0001
Inverno	Franco	0,51	< 0,0001
	Enxertado	0,42	< 0,0001
Primavera	Franco	0,68	< 0,0001
	Enxertado	0,89	< 0,0001

Apesar do estreitamento da abertura do poro estomático (menor g_s sob elevado VPD_{air}) ocorrer no dia claro, o elevado VPD_{air} próximo ao meio dia provocou aumento na transpiração foliar principalmente nas plantas enxertadas. Em contraste, quando VPD_{air} foi baixo durante o dia nublado no período úmido, g_s foi superior durante o curso diário em ambos os tratamentos (Figura 4).

Semelhante ao comportamento de PPFD e VPD_{air} , a diferença entre as temperaturas foliar e atmosférica nos dias claros atingiu o valor máximo próximo ao meio dia, enquanto a eficiência do uso da água (WUE) apresentou decréscimo em ambos os tratamentos (Figure 5). Mesmo durante o dia nublado, sob menor PPFD, VPD_{air} e $T_{leaf} - T_{air}$, ocorreu a diminuição de WUE. Esse evento ocorreu em razão de elevado g_s condicionar taxas elevadas de transpiração foliar enquanto P_N diminuiu próximo ao meio dia. Os maiores valores de potencial hídrico foliar ($> -1,0$ MPa) foram registrados durante o dia nublado no verão (Figura 6). Nesse dia, a razão C_i/C_a esteve próxima de 0,6 nas plantas enxertadas e não enxertadas. Os

menores valores de Ψ_{leaf} ($< -2,5$ MPa) e C_i/C_a ($< 0,6$) ao longo do dia foram verificados na primavera (outubro), final do período seco.

A fotossíntese líquida está correlacionada positivamente com a condutância estomática para o cafeeiro, enxertado ou não, nos períodos úmidos e secos do ano (Tabela 1). Os menores coeficientes de correlação foram verificados para os cafeeiros franco e enxertado nos cursos diários de inverno ($r = 0,51$ e $0,42$ respectivamente, $p < 0,0001$).

Valores integrados do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos e dos parâmetros de trocas gasosas foliares

Os valores integrados diários do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (IPPF) revelam que à exceção do dia nublado, as plantas estiveram expostas a valores próximos de irradiância em todas as estações do ano (Tabela 2). De modo geral, durante o ano os valores de condutância estomática em base diária sob plena irradiância são inferiores aos valores de I_{g_s} obtidos em dia nublado. A exceção foi o I_{g_s} registrado para o cafeeiro enxertado no período seco (inverno), próximo ao verificado para o curso diário de verão em dia nublado. Para ambos os tratamentos, os maiores valores de transpiração foliar nos dias claros foram registrados durante o outono, final do período úmido. Esses valores de IE são próximos aos registrados para o dia nublado. A eficiência do uso da água (IWUE) pelo cafeeiro foi superior no dia nublado, independente da prática da enxertia. Durante o ano, o cafeeiro enxertado não apresentou desempenho consistentemente superior ao cafeeiro franco em relação à eficiência do uso da água. Porém, o cafeeiro enxertado apresentou incremento em seus valores de IWUE no período seco, quando comparado ao período úmido, o que não foi verificado para o cafeeiro franco (Tabela 2).

Os valores integrados diários para a fotossíntese líquida (Tabela 3) mostram as perdas na assimilação de carbono pelo cafeeiro durante os cursos diários nas diferentes estações do ano. Em *C. arabica franco* a depressão do meio dia durante os dias claros (Figura

3) causou um decréscimo nos valores da fotossíntese realizada (AP_N) para menos que 50% em relação à fotossíntese líquida potencial (PP_N). Por outro lado, mesmo sob condições de irradiância plena e restrição hídrica, o cafeeiro enxertado realizou mais de 85% da fotossíntese líquida potencial (Tabela 3). O melhor desempenho do cafeeiro enxertado em relação ao cafeeiro franco quanto à realização de sua assimilação potencial ocorreu durante o período seco, principalmente em seu final, em outubro. No dia nublado, a ocorrência da depressão do meio dia não ocorreu de maneira característica, em razão do decréscimo gradual de P_N (Figura 3) limitado principalmente por valores de PPFD abaixo do ponto de saturação à irradiância (Figura 2). Esse evento resultou em menor perda quantitativa na assimilação de CO_2 , permitindo a realização de valor superior a 88% em ambos os tratamentos (Tabela 3). O cafeeiro enxertado demonstrou um ainda melhor aproveitamento das condições favoráveis presentes em um dia nublado na estação úmida realizando seu valor de assimilação líquida potencial.

Tabela 2. Valores integrados em base diária do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PPFD), condutância estomática, (g_s), transpiração foliar (E) e eficiência do uso da água (WUE) em folhas de *Coffea arabica* cv. Obatã franco ou enxertado sobre *C. canephora* durante dias claros no verão (março), outono (maio), inverno (agosto) e primavera (outubro) de 2002 e durante dia nublado no verão (março) de 2003.

Valor integrado	<i>C. arabica</i> cv. Obatã	Verão	Verão nublado	Outono	Inverno	Primavera
IPPFDF (mol m^{-2})	Franco	56	27	47	49	47
	Enxertado	59	30	50	50	49
I_{g_s} (kmol m^{-2})	Franco	1,0	3,0	1,9	1,3	0,7
	Enxertado	1,4	3,4	1,1	3,0	1,5
IE (mol m^{-2})	Franco	33	53	54	34	25
	Enxertado	43	55	60	43	35
IWUE (mmol mol^{-1})	Franco	3,2	4,4	2,1	2,7	3,4
	Enxertado	2,0	4,7	1,9	2,9	3,6

Tabela 3. Fotossíntese líquida diária integrada ($\text{mmol m}^{-2}\text{dia}^{-1}$) potencial (PP_N) e realizada (AP_N) por *Coffea arabica* cv. Obatã franco ou enxertado sobre *C. canephora* durante dias claros no verão (março), outono (maio), inverno (agosto) e primavera (outubro) de 2002 e durante dia nublado no verão (março) de 2003.

<i>C. arabica</i> cv. Obatã	Fotossíntese Integrada	Verão	Verão nublado	Outono	Inverno	Primavera
Franco	PP_N	299	264	270	201	191
	AP_N	105	233	113	91	84
	AP_N/PP_N	0,35	0,88	0,41	0,45	0,43
Enxertado	PP_N	272	238	235	148	135
	AP_N	88	257	112	126	125
	AP_N/PP_N	0,32	1,08	0,47	0,85	0,92

DISCUSSÃO

Ocorreram diferenças significativas nos parâmetros de trocas gasosas entre os dias claro e nublado. A depressão do meio dia das trocas gasosas foi menor no dia nublado, provavelmente em função de menores valores de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PPFD), déficit de pressão de vapor (VPD_{air}) e temperatura do ar (T_{air}). Esta condição microclimática proporciona a redução da demanda hídrica da atmosfera e, em consequência, permite maiores valores de potencial hídrico foliar (Ψ_{leaf}), condutância estomática (g_s) e transpiração foliar (E). Mesmo a eficiência no uso da água (WUE) foi acentuadamente maior no dia nublado em função de um valor proporcionalmente mais elevado de P_N que E . Portanto, durante o dia nublado, os cafeeiros puderam manter os valores de transpiração e assimilação líquida de CO_2 próximos aos verificados no início da manhã. Este evento está relacionado à adaptação da espécie *C. arabica* em seu local originário de crescimento na Etiópia, sob a cobertura de floresta tropical úmida de altitude, onde é baixa a demanda de água pelo ambiente em um microclima proporcionando cursos diários e sazonais sob menores valores de PPFD, VPD_{air} , e T_{air} (Marin *et al.* 2005).

Em condições de campo foi observado que a razão AP_N/PP_N em *Alnus sieboldiana* (betulaceae) foi reduzida sob altos valores de PPFD durante o dia e pelo fechamento estomático, principalmente durante o meio dia e pela tarde (Kikuzawa *et al.*, 2004). A depressão do meio dia reduziu a assimilação integrada diária de carbono (AP_N) para

cerca de 30% da fotossíntese líquida diária potencial (PP_N) em *A. sieboldiana* (Kikuzawa *et al.*, 2004). A necessidade de evitar condições de irradiância plena como forma de atenuar os efeitos da depressão do meio dia e conseqüentemente minimizar perdas na produtividade de plantas de interesse comercial foi apontada anteriormente por Pandey *et al.* (2003), os quais sugerem a manutenção de indivíduos cultivados da espécie *Gingko biloba* sob sombreamento natural.

No presente estudo foi constatada a importância da enxertia para minimizar os impactos da depressão do meio dia no cafeeiro. As plantas enxertadas apresentaram maiores valores integrados diários de condutância estomática, transpiração foliar e assimilação líquida de carbono (Tabelas 2 e 3) durante período seco do ano, sendo capazes de tolerar menores valores de Ψ_{leaf} durante o meio dia e mantendo maior intensidade de trocas gasosas foliares sob condições de restrição hídrica no solo. A menor restrição das trocas gasosas do cafeeiro enxertado em parte origina-se de sua maior capacidade de absorver água do solo no período seco, pois o sistema radicular de *C. canephora* explora um maior e mais profundo volume de solo, aumentando a relação raiz/parte aérea (Fahl *et al.* 2001).

A condutância estomática mostrou uma forte influência sobre o ganho líquido de carbono, pois manteve uma relação linear, positiva e significativa com a assimilação líquida em todos os cursos diários durante o ano nos tratamentos enxertado e franco (Tabela 1). Desta forma, a manutenção de valores elevados de g_s durante o curso do dia é condição importante para a manutenção de um balanço de carbono favorável em ambos tratamentos. Em *C. arabica*, o fechamento estomático diminuiu a perda de água por transpiração estabilizando as condições hídricas internas e restabelecendo um balanço hídrico favorável em detrimento do balanço de carbono nos indivíduos francos sob restrição hídrica. De maneira contrastante, indivíduos enxertados mantiveram durante o ano maiores valores de g_s e maior proteção contra temperaturas foliares extremas (maior transpiração) permitindo o aumento na fotossíntese líquida diária (maiores valores integrados de assimilação) principalmente sob estiagem.

A realização acima de 85% da assimilação potencial diária pelo cultivar enxertado no período seco do ano reflete a menor sensibilidade do porta-enxerto *C. canephora* a situações adversas de VPD_{air} , devido à sua menor sensibilidade estomática, o que envolve a manutenção da transpiração foliar (Da Matta, 2004). De outro modo, a inerente sensibilidade dos estômatos das folhas de *C. arabica* ao ar seco prevalece independentemente da concorrência de mudanças em seu potencial hídrico ou da concentração intercelular de CO_2 (Hernandez *et al.* 1989)

A redução nos valores de correlação entre P_N e g_s nas estações mais secas é indicativa da ocorrência de fatores não estomáticos contribuindo para diminuição da assimilação líquida. A combinação de elevada temperatura com alta irradiância em condições de campo pode causar a redução da eficiência fotoquímica potencial e efetiva do fotossistema II em *C. arabica* devido ao excesso de energia de excitação não-dissipada (DaMatta & Maestri, 1997). Sob irradiância excessiva há um aumento da fotorrespiração em função da maior temperatura foliar, reduzindo ainda mais a assimilação líquida de CO_2 . Esta condição desfavorável pode ser amenizada no cafeeiro pela atenuação da irradiância durante o curso diário, como ocorreu no dia nublado (Figura 3).

Apesar da expectativa de maior capacidade do sistema radicular de *C. canephora* em fornecer água para a parte aérea, os resultados não demonstram a ocorrência de desempenho superior do cafeeiro enxertado na eficiência do uso da água (Tabela 2). Os valores próximos de WUE entre os dois tratamentos no período seco são reflexo de um aumento proporcionalmente maior pelo cafeeiro enxertado em g_s e E que em P_N . Portanto, não foi observada relação clara entre tolerância ao déficit hídrico, representada pelos valores superiores de trocas gasosas foliares do cafeeiro enxertado, e WUE. Podemos inferir que sob restrição hídrica, a capacidade de suprimento de água até a folha e a manutenção de taxas elevadas de transpiração são mais importantes para *C. arabica* que uma alta eficiência no uso da água. Para *C. canephora* franco, entretanto, DaMatta & Maestri (1997) sugerem que no período seco a capacidade de atenuar a perda de água através da diminuição de g_s é mais importante que elevado WUE, em relação à manutenção das taxas de assimilação líquida. Esses autores consideram que uma maior eficiência do uso da água pode não ser um atributo vantajoso em longos períodos de estiagem. Fahl *et al.* (2001) também apontam que a eficiência no uso da água não exerce papel fundamental na fotossíntese líquida em *C. arabica*, pois apesar de registrarem valores superiores de P_N , g_s e E no cafeeiro enxertado em relação ao franco, o inverso ocorreu na estimativa de WUE.

O decréscimo da razão C_i/C_a de CO_2 para ambos os tratamentos, sob condições de restrição hídrica na primavera, coincide com os elevados valores de VPD_{air} verificados neste curso diário (3,41 kPa próximo ao meio dia) e conseqüente redução de Ψ_{leaf} . Entretanto, esta redução não foi acompanhada por diminuição da assimilação líquida no tratamento enxertado, indicando melhor aproveitamento do carbono na câmara sub-estomática, possivelmente por meio de uma maior eficiência de carboxilação e/ou menores taxas de fotorrespiração. Neste sentido, resultados prévios obtidos por Fahl *et al.* (2001) sob PPFD entre 1500 e 1800 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$, portanto acima do ponto de saturação à irradiância do cafeeiro,

demonstram que a enxertia aumenta a eficiência fotoquímica do fotossistema II, a proporção de fótons absorvidos utilizada nos processos fotoquímicos e a capacidade de transporte de elétrons para a redução do NADP⁺.

CONCLUSÕES

Durante o período úmido sob irradiância plena ocorre acentuada depressão do meio dia das trocas gasosas foliares. Sob metade da irradiância plena e na ausência de déficit hídrico, *C. arabica* pode apresentar valores de assimilação líquida diária de carbono em até três vezes o realizado em dia claro. Com a redução progressiva da precipitação, principalmente no final do período seco, o cafeeiro enxertado apresenta redução em seu potencial hídrico foliar e na concentração interna de CO₂, mas valores acentuadamente superiores de fotossíntese líquida em relação ao cafeeiro franco, demonstrando menor susceptibilidade ao estresse hídrico e a eficiência da enxertia em relação ao balanço anual de carbono de *C. arabica*. A manutenção de elevada condutância estomática durante o período seco é mais importante para a produção primária que o uso mais eficiente da água. A condutância estomática condiciona o ganho de carbono durante os períodos úmidos e secos do ano no cafeeiro franco ou enxertado.

AGRADECIMENTOS – São co-autores Carlos H. B. A. Prado, Paula Novaes, Joel I. Fahl e Carlos C. Ronquim. Este trabalho foi auxiliado pela CAPES (Júlio C. Ronquim), FAPESP (Paula Novaes), Instituto Agrônomo de Campinas (tratos culturais), Sítio São José (área experimental) e Fundo Nacional do Meio Ambiente (equipamentos). Os autores agradecem Carlos A. Casali e Simone P. Casale pela assistência durante as medições de campo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Barros, R. S.; Mota, J. W.; DaMatta F.; Maestri, M. (1997) Decline of vegetative growth in *Coffea arabica* L. in relation to leaf temperature, water potential and stomatal conductance. *Field Crop Research* 54:65-72.
- Caemmerer, S.; Farquhar, G. C. (1981) Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153:376-387.
- Carelli M. L. C.; Fahl, J. I.; Alfonsi, E. L.; Magossi, R.; Pezzopane, J. R. M.; Ramalho, J. D. (2001) Trocas gasosas fotossintéticas e densidade de fluxo de seiva em plantas de *Coffea arabica* cv. Obatã cultivadas em diversos regimes de irradiância. In *Anais do Congresso Brasileiro de Fisiologia Vegetal*. Salvador, Bahia.
- DaMatta, F. M. (2004) Ecophysiological constrains on the production of shaded and unshaded

- coffee: a review. *Field Crop Research*. 86: 99-114.
- DaMatta, F. M.; Maestri, M. (1997). Photoinhibition and recovery of photosynthesis in *Coffea arabica* and *C. canephora*. *Photosynthetica* 34:439-446.
- Fahl, J. I.; Carelli, M. L. C.; Menezes, H. C.; Gallo, P. B.; Trevelin, P. C. O. (2001) Gas exchange, growth, yield and beverage quality of *Coffea arabica* cultivars grafted on to *C. canephora* and *C. congensis*. *Experimental Agriculture* 37:241-252.
- Hernandez, A. P.; Cook, J. H.; El-Sharkawy, M. A. (1989) The responses of leaf gas exchange and stomatal conductance to air humidity in shade-grown coffee, tea and cacao plants as compared to sunflower. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 1:155-161.
- Jones, H. G. (1992) Plants and microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology. *Cambridge University Press*.
- Kikuzawa, K.; Shirskawa, H.; Suzuki M.; Umeki K. (2004) Mean labor time of a leaf. *Ecological Research* 19:365-374.
- Marin, F. R.; Angelochi, L. R.; Righi, E. Z.; Sentelhas, P. C. (2005) Evapotranspiration and irrigation requirements of a coffee plantation in southern Brazil. *Experimental Agriculture* 41:187-197.
- Pandey, S.; Kumar, S; Nagar, P. K. (2003) Photosynthetic performance of *Gingko biloba* L. grown under high and low irradiances. *Photosynthetica* 41:505-511.
- Prado, C. H. B. A.; Moraes, J. A. P. V. (1997) Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica* 33: 103-112.
- Prado, C. H. B. A.; Passos, E. E. M.; Moraes, J. A. P. V. (2001) Photosynthesis and water relations of six tall genotypes of *Cocos nucifera* in wet and dry seasons. *South African Journal of Botany* 67:169-176.
- Souza, G. M.; Ribeiro, R. V.; Oliveira, R. F.; Machado, E. C. (2005) Network connectance and autonomy analyses of the photosynthetic apparatus in tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. *Revista Brasileira de Botânica* 28:47-59.
- Tenhunen, J. D.; Pearcy, R. W.; Lange, O. L. (1987) Diurnal Variations in leaf conductance and gas exchange in natural environments. In *Stomatal Function*. E. Ziegler, G. D. Farquhar, I. R. Cowan. (Eds). Stanford University Press, Stanford.
- Tolentino M. (1967) Estudo crítico sobre o clima da cidade de São Carlos. *Prefeitura Municipal de São Carlos*.

III. TROCAS GASOSAS E TAXA DE TRANSPORTE DE ELÉTRONS SOB INCREMENTO DE TEMPERATURA E CO₂ EM FOLHAS DE *Coffea arabica*

RESUMO - Foram determinadas a taxa máxima de fotossíntese líquida ($P_{N_{max}}$) e a taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max}) entre os fotossistemas II e I em *Coffea arabica* L. (cultivares Catuaí Vermelho, Obatã e Ouro Verde) submetidos a diferentes tratamentos térmicos durante 14 h. A região ótima de temperatura para $P_{N_{max}}$ em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PPFD) sob 355 ppm de CO₂ foi entre 17-23 °C. Sob temperaturas acima de 23 °C o declínio de $P_{N_{max}}$ ocorreu paralelamente à diminuição da eficiência quântica aparente (ϕ). A discrepância entre as regiões ótimas de temperatura para $P_{N_{max}}$ e para J_{max} (26-29 °C) evidenciou certo desequilíbrio entre as fases fotoquímica e bioquímica da fotossíntese sob concentração regular de CO₂. Sob CO₂ saturante (1600 ppm) houve deslocamento da faixa de temperatura ótima para 23-29 °C no cultivar Catuaí Vermelho. Não houve incremento de $P_{N_{max}}$ sob saturação de CO₂ em nenhum cultivar. Sob 29-32 °C a limitação mesofílica à fotossíntese (L_m), foi maior que a limitação estomática (L_s). O processo fotossintético do cafeeiro é extremamente inibido sob temperatura foliar de 32 °C. **Palavras-chave:** condutância estomática, eficiência aparente de carboxilação, eficiência quântica aparente, estresse térmico, fotossíntese líquida.

ABSTRACT - Photosynthetic responses of *Coffea arabica* L. cultivars Catuaí Vermelho, Obatã, and Ouro Verde subjected to different thermal treatments during 14 h were analyzed to determine the optimal temperature for maximum carbon net assimilation ($P_{N_{max}}$) and if elevated CO₂ concentration modifies responses to temperature stress. The optimal temperature for $P_{N_{max}}$ measured at 355 ppm CO₂ was from 17-23 °C. At temperatures of above 23 °C the decline in $P_{N_{max}}$ was associated with decrease in apparent quantum yield (ϕ). The difference in optimal temperature range of $P_{N_{max}}$ when compared to apparent maximum electron transport rate through photosystem II (J_{max}) as a function of irradiation (26-29 °C), showing an imbalance between photochemistry and biochemistry phases of photosynthesis, resulting in electron excess. Elevated CO₂ concentration did not affect the response of $P_{N_{max}}$ to temperature, despite the variation in optimal range between 23-29 °C for Catuaí Vermelho. At temperature of above 29 °C were measured the higher mesophyll limitations to photosynthesis (L_m), which was greater than stomatal limitations (L_s). Photosynthetic process of *C. arabica* is strongly inhibited at leaf temperature about 32 °C.

Key words: apparent quantum yield, carboxylation efficiency, net photosynthesis, stomatal conductance, temperature response.

INTRODUÇÃO

Um declínio significativo na fotossíntese líquida reduz o desenvolvimento e rapidamente limita a produtividade (Wise *et al.*, 2004). A assimilação fotossintética líquida de carbono (P_N) é um dos componentes do crescimento mais sensíveis à temperatura e provavelmente o primeiro alvo do estresse térmico (Larcher, 2000). A temperatura foliar afeta o desempenho fotossintético por meio de alterações bioquímicas e biofísicas (Pastenes & Horton, 1996). Sob o ponto de vista bioquímico, a temperatura foliar influencia a assimilação de carbono alterando a cinética de reações mediadas por enzimas no ciclo de Calvin (Salvucci & Crafts-Brandner, 2004). Para *Gossypium barbadense*, por exemplo, temperaturas superiores a 30 °C (consideradas moderadamente elevadas para a espécie) causam impedimentos na cadeia de transporte de elétrons, danificando o aparato fotossintético (Wise *et al.*, 2004; Salvucci & Crafts-Brandner, 2004). A temperatura foliar altera a condutância estomática (g_s) e a transpiração (E) por meio da diferença do déficit de pressão de vapor de água entre a folha e a atmosfera. Com o aumento da temperatura pode ser esperada uma diminuição da eficiência de carboxilação (ϵ), pois a solubilidade do CO₂ diminui mais rapidamente que a do O₂, e a afinidade da enzima ribulose 1-5 bifosfato carboxilase-oxigenase (Rubisco) pelo substrato ribulose 1-5 bifosfato (RuBP) é alterada em favor do oxigênio (Wise *et al.* 2004). Estudos recentes indicam que as reações que ocorrem no fotossistema II (PSII) são inibidas sob temperaturas inferiores àquelas capazes de danificá-lo (Sharkey, 2005). Portanto, plantas submetidas a estresse térmico moderado não teriam seu aparato fotossintético danificado, porém, as taxas de assimilação de carbono seriam substancialmente reduzidas.

No Brasil, o cultivo de *Coffea arabica* L. está estabelecido principalmente em áreas onde a temperatura média anual varia entre 18 e 22 °C (Barros *et al.*, 1997). Recentemente a seleção de cultivares proporcionou a expansão do cultivo do cafeeiro para

áreas onde a temperatura média está entre 24-25 °C, com produtividade satisfatória, como na região nordeste do Brasil (DaMatta & Ramalho, 2006). Reduzidas temperaturas não congelantes afetam negativamente o desenvolvimento de *C. arabica* (Bauer *et al.*, 1985). O frio danifica o cafeeiro durante todo seu ciclo vital, principalmente através de decréscimo na assimilação de CO₂ (Oliveira *et al.*, 2002). A exposição a temperaturas abaixo de 12 °C por longo período prejudica intensamente o desenvolvimento de plantas jovens de *C. arabica* (DaMatta *et al.*, 1997). Porém, existem resultados divergentes. Carvalho *et al.* (1998) relatam que tratamentos sob 8 ± 1 °C em cultivar Catuaí Vermelho não causaram alterações significativas nas taxas de fotossíntese líquida, de transpiração foliar, de condutância estomática e na capacidade fotoquímica do fotossistema II.

Nas condições ambientes de concentração de CO₂ (355 ppm) não ocorre a saturação da capacidade de carboxilação fotossintética no mesófilo (Tezara *et al.* 2002). O aumento da concentração atmosférica de CO₂ (C_a) proporciona a elevação do suprimento de carbono disponível para a síntese de carboidratos pelo aparato fotossintético. O incremento da concentração de CO₂ poderá aumentar ou manter os valores da fotossíntese líquida em plantas expostas ao estresse térmico, diminuindo o impacto negativo da elevação da temperatura nos componentes do balanço de carbono. Porém, para algumas espécies C₃ pode não ocorrer resposta significativa da fotossíntese à elevação de C_a quando submetidas a estresse abiótico. Plantas de *Helianthus annuus* não apresentam a capacidade fotossintética (P_{Nmax}) aumentada quando sujeitas à moderada ou severa restrição hídrica, mesmo sob incremento da concentração interna de CO₂ na folha (C_i), portanto, livres de impedimento de origem estomática (Tezara *et al.*, 2002).

Cafeeiros produtivos podem ser selecionados precocemente baseando-se nas taxas de fotossíntese e fotorrespiração (P_r) de plantas jovens expostas ao efeito de condições ambientais adversas, como temperaturas estressantes. A taxa fotossintética líquida de *C.*

arabica normalmente apresenta variação entre 2,8 - 8,0 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Carvalho *et al.*, 1998), valores considerados reduzidos mesmo para espécies lenhosas com metabolismo C_3 . A variação dos valores de P_N para o cafeeiro pode ser atribuída às diferenças genéticas entre os diferentes cultivares e as condições em que foram obtidos os resultados (Fahl *et al.*, 1994).

O objetivo desse estudo foi determinar qual a temperatura infra-ótima, ótima, e supra-ótima para os processos bioquímicos e fotoquímicos de *C. arabica* (cultivares Catuaí Vermelho, Obatã e Ouro Verde). Os componentes positivos e negativos do balanço de carbono foram relacionados com o processo de transporte de elétrons entre os fotossistemas II e I para analisar o equilíbrio entre as fases bioquímicas e fotoquímicas da fotossíntese sob diferentes tratamentos térmicos. Também foi investigado se a elevação da concentração de CO_2 , comparada com a concentração ambiente, poderia diminuir o impacto do estresse térmico sobre a assimilação líquida.

MATERIAL E MÉTODOS

Material vegetal e condições de crescimento

Plantas jovens com quatro meses de idade foram cultivadas em sacos plásticos de 20 L, contendo oxissolo com matéria orgânica animal (4:1). O solo foi irrigado uma vez por semana até a capacidade de campo. As mudas de café foram mantidas em casa de vegetação. A temperatura média noturna na casa de vegetação foi $18,0 \pm 3,2$ °C e a temperatura diurna foi $25,0 \pm 3,0$ °C, de outubro de 2003 a maio de 2004, período do experimento. O solo foi fertilizado com 20 g por saco plástico contendo N (4,0), P (14,0), K (8,0), Zn (0,2), e B (0,1) em 16 de julho de 2003. Devido à incidência da doença “ferrugem” nas folhas, todas as mudas foram tratadas com oxicloreto cúprico (3 g.L^{-1}) utilizando-se aplicador manual, em 06 de agosto de 2003.

Tratamentos térmicos dentro da incubadora e isolamento térmico do sistema radicular

As respostas da fotossíntese líquida foliar (P_N) e da taxa aparente de transporte de elétrons entre os fotossistemas II e I (J) em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PPFD) foram obtidas sob diferentes tratamentos térmicos. Os tratamentos térmicos foram realizados utilizando-se uma incubadora (1,25 x 0,52 x 0,17 m) modelo NT-708, Nova Técnica, Piracicaba-Brasil. A temperatura do ar dentro da incubadora foi mantida constante em 17, 20, 23, 26, 29 ou 32 °C ($\pm 0,1$ °C). Foi assumido que a temperatura do ar estava próxima à temperatura foliar em razão da ausência de iluminação no interior da incubadora durante os tratamentos.

A temperatura do sistema radicular foi mantida similar à temperatura da casa de vegetação através do isolamento térmico providenciado por caixas de poliestireno (0,50 x 0,40 x 0,20 m). Duas mudas por caixa foram mantidas sob cada temperatura dentro da incubadora. Espaços entre os sacos plásticos e as paredes internas da caixa foram preenchidos com serragem e flocos de poliestireno. As caixas de poliestireno foram fechadas e envolvidas por uma manta de lã de vidro e uma tampa de poliestireno. A temperatura do solo nos sacos plásticos durante os tratamentos foi $24,0 \pm 1,0$ °C. Os tratamentos foram concluídos após a manutenção das plantas durante 14 horas dentro da incubadora. A umidade relativa dentro da incubadora foi mantida constante em 70% (± 10 %). Para cada cultivar foi efetuado um tratamento controle, onde as plantas não foram submetidas às 14 h sob temperatura constante.

Fotossíntese líquida (P_N) em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativo (PPFD)

As curvas P_N -PPFD foram obtidas às 8:00 h, entre dezembro de 2003 e janeiro de 2004. Após os tratamentos térmicos as plantas foram transportadas à sala de experimentação (4,00 x 1,92 x 1,70 m) onde a temperatura do ar e a umidade relativa foram mantidas próximas a do interior da incubadora. Desta forma foi possível manter todas as folhas nas mesmas condições de temperatura e umidade relativa.

Para obtenção dos valores de trocas gasosas foliares nas curvas P_N -PPFD foi

utilizado um analisador de gases ao infravermelho (IRGA) modelo LCA-4 (ADC, Hoddesdon, UK) conectado a uma câmara foliar Parkinson (PLCN-4, ADC). O LCA-4 trabalhou como um sistema aberto durante as determinações de trocas gasosas. O ar de referência foi coletado em área aberta fora da sala de experimentação e distante de fontes de CO₂. O sistema Peltier, abaixo da PLCN-4 na altura da inserção da folha, manteve a temperatura foliar idêntica a do interior da incubadora durante os tratamentos térmicos (17-32 °C). A temperatura foliar foi determinada por um termopar conectado à câmara PLCN-4.

A câmara PLCN-4 foi acoplada a um canhão de luz dicrótica PLU-002 (ADC, Hoddesdon, UK). Os valores de PPFD entre 2000-800 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ foram obtidos através de voltagem variável aplicada ao PLU-002. Os valores de PPFD menores que 800 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ foram obtidos reduzindo a voltagem e utilizando filtros neutros opacos (Comar Instruments, Cambridge, UK). Inicialmente, as trocas gasosas foliares foram medidas em todas as folhas expandidas utilizando-se valores saturantes de PPFD (1200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). A folha que apresentou o maior valor de P_N sob 1200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ foi utilizada para a curva P_N -PPFD em cada tratamento térmico. O ajuste da curva P_N -PPFD foi obtido através da equação empírica descrita por Prado & Moraes (1997):

$$P_N = P_{N_{\max}} (1 - e^{-k(\text{PPFD} - I_c)}) \quad (\text{I})$$

onde P_N = fotossíntese líquida; $P_{N_{\max}}$ = fotossíntese líquida máxima; e = base do logaritmo natural; k = constante; PPFD = fluxo de fótons fotossinteticamente ativo; e I_c = ponto de compensação ao PPFD.

O ponto de saturação de irradiância para a fotossíntese (I_s) foi também determinado pela equação I a 90% de $P_{N_{\max}}$ (Prado & Moraes, 1997). Os valores da respiração no escuro (R_d) foram calculados pela média dos valores quando PPFD foi nulo.

Determinações da eficiência quântica aparente, fotorrespiração, condutância estomática e transpiração foliar

A primeira derivada da equação I foi utilizada para calcular a eficiência quântica aparente (ϕ):

$$\phi = k P_{N_{\max}} (e^{-k.I.c}) \quad (\text{II})$$

A fotorrespiração foi estimada sendo assumida como metade do valor da taxa de oxigenação (v_0), a qual foi calculada de acordo com Sharkey (1988) e expressa em percentagem de $P_{N_{\max}}$:

$$v_0 = (P_{N_{\max}} + R_d) / \{ [1 / (v_0/v_c)] - 0,5 \} \quad (\text{III})$$

onde v_0/v_c = razão entre a taxa de oxigenação e a taxa de carboxilização, a qual pode ser calculada pela equação IV (Sharkey, 1988):

$$v_0/v_c = 2P [42,7 + 1,68 (T-25) + 0,0012(T-25)^2]/C \quad (\text{IV})$$

onde P = pressão atmosférica (bar); T = temperatura ($^{\circ}\text{C}$); e C = concentração de CO_2 no sítio de carboxilização, aproximadamente 60% da concentração atmosférica sob condições favoráveis para obtenção de $P_{N_{\max}}$ (Sharkey, 1988).

Determinações instantâneas da condutância estomática (g_s), da transpiração (E) e da razão entre a concentração interna e externa de CO_2 (C_i/C_a) sob valores de PPFD iguais ou superiores a $1200 \mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ nas curvas P_N -PPFD foram utilizados para calcular os valores médios de g_s , E, e C_i/C_a em cada tratamento térmico. Em cada curva P_N -PPFD foram obtidos entre 33 e 42 valores de g_s , E, e C_i/C_a sob PPFD saturante.

Taxa de transporte de elétrons (J) entre os fotossistemas II e I (PSII e PSI) em função de PPFD

As medições de J -PPFD foram conduzidas entre 8:00 e 10:00 h, no período de outubro de 2003 e janeiro de 2004. A fluorescência da clorofila foi monitorada através de um medidor portátil de fluorescência modulada, modelo PAM-2000 (Walz, Effeltrich, Germany), conectado a um PC Palm Top HP modelo 200X (HP, Corvallis, USA). As curvas J -PPFD

foram obtidas utilizando um clipe suporte foliar (2030-B, Walz) conectado ao PAM-2000. O 2030-B possuía um sensor micro-quantum para medir o PPFD e um termopar para determinar a temperatura foliar. Sobre o 2030-B foi conectada uma lâmpada de halogênio de 20 W (modelo 2050-H, Walz), com um filtro de calor e um “dimmer”. O “dimmer” providenciou diferentes intensidades de PPFD na folha. Um fluxo controlado de ar frio em direção à epiderme adaxial foi aplicado próximo à área de medição da fluorescência com o objetivo de manter a temperatura foliar constante ($\pm 1,0$ °C) durante as curvas J -PPFD. Uma folha totalmente expandida foi inserida no 2030-B e as determinações de J foram obtidas de 10 a 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a cada 10 unidades de PPFD e de 100 a 2000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a cada 100 unidades de PPFD. Os valores de J foram calculados pelo software do PAM-2000 de acordo com Genty *et al.* (1989), adotando-se 84% para PPFD absorvido pela folha e 0,5 como fator de partição de PPFD entre PSII e PSI. O ajuste dos valores nas curvas J -PPFD foi realizado utilizando a equação I, alterando os componentes de P_N por J :

$$J = J_{\max} (1 - e^{-k(\text{PPFD} - I_c)}) \quad (\text{V})$$

onde J_{\max} = máxima taxa aparente de transporte de elétrons entre PSII e PSI; e = base do logaritmo natural; k = constante; PPFD = fluxo de fótons fotossinteticamente ativo; e I_c = PPFD quando J é nula.

O fluxo máximo de elétrons (J_{\max}) pode ser dividido entre dois componentes, J_c e J_{exc} ($J_{\max} = J_c + J_{\text{exc}}$), que são o fluxo de elétrons direcionados à assimilação de CO_2 (J_c) e o fluxo excedente de elétrons (J_{exc}). J_{exc} foi calculado como descrito por Muraoka *et al.* (2000):

$$J_{\text{exc}} = 2/3 [J_{\max} - 4(P_{N\max} + R_d)] \quad (\text{VI})$$

onde J_{exc} = fluxo excedente de elétrons; J_{\max} = máxima taxa aparente de transporte de elétrons; $P_{N\max}$ = fotossíntese líquida máxima; e R_d = respiração no escuro.

Fotossíntese líquida (P_N) em função da concentração externa (C_a) e intercelular (C_i) de

CO₂

Foram obtidas curvas P_N-C_a e P_N-C_i sob saturação de PPFD ($1200 \mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$) utilizando um diluidor de gás GD (ADC, Hoddesdon, UK) acoplado ao IRGA LCA-4 (Monteiro & Prado 2006). A equação (I) foi utilizada para ajustar as curvas P_N-C_a e P_N-C_i , trocando o componente PPFD pela concentração de CO₂. Por meio da equação (I) modificada, obteve-se a capacidade fotossintética potencial, $P_{N\text{max}}(\text{CO}_2)$ ($\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$). A equação (II) foi utilizada para obtenção da eficiência aparente de carboxilação (ϵ), através da curva P_N-C_i , como indicado por Monteiro & Prado (2006).

Limitações relativas estomática e mesofílica à fotossíntese líquida (respectivamente L_s e L_m)

L_s e L_m foram calculadas como proposto por Tezara *et al.* (2002) :

$$L_s (\%) = 100 (P_N' - P_N) / P_N' \quad (\text{VII})$$

onde P_N' = fotossíntese líquida quando C_i é equivalente à concentração atmosférica regular de CO₂ (355 ppm) nas curvas P_N-C_i ; e P_N = fotossíntese líquida sob concentração atmosférica regular de CO₂.

$$L_m (\%) = 100 (P_{N(c)} - P_{N(t)}) / P_{N(c)} \quad (\text{VIII})$$

onde $P_{N(c)}$ = fotossíntese líquida foliar das plantas controle sob C_i de 500 ppm; e $P_{N(t)}$ = taxa fotossintética das plantas submetidas aos diferentes tratamentos térmicos, sob mesma C_i .

RESULTADOS

Os maiores valores de $P_{N\text{max}}$ sob concentração atmosférica regular foram observados sob 17 °C em Ouro Verde ($8,3 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e sob 20 °C em Obatã e Catuaí Vermelho, respectivamente 7,8 e 7,1 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Figuras 1 e 2). Em todos os cultivares a

diminuição de P_{Nmax} ocorreu após 20 °C, e sob 32 °C a assimilação de carbono foi inferior a $1,4 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

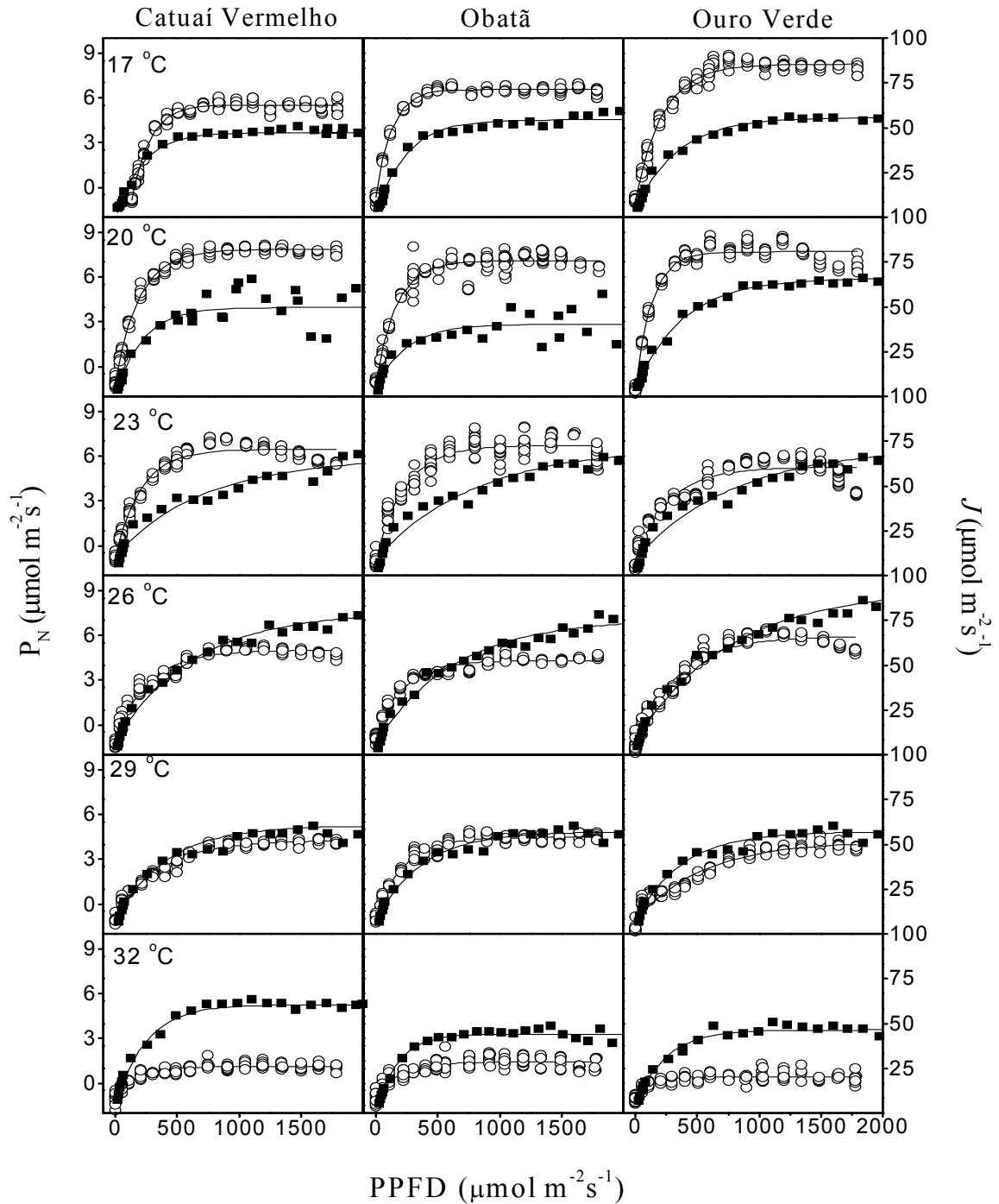


Figura 1. Fotossíntese líquida (P_N , círculos abertos) e taxa de transporte de elétrons (J , quadrados sólidos) em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PPFD), sob concentração atmosférica regular de CO_2 (355 ppm), em cultivares de *Coffea arabica*, Catuaí Vermelho, Obatã, e Ouro Verde após 14 horas em incubadora sob 17 (painéis superiores), 20, 23, 26, 29 e 32 °C (painéis inferiores).

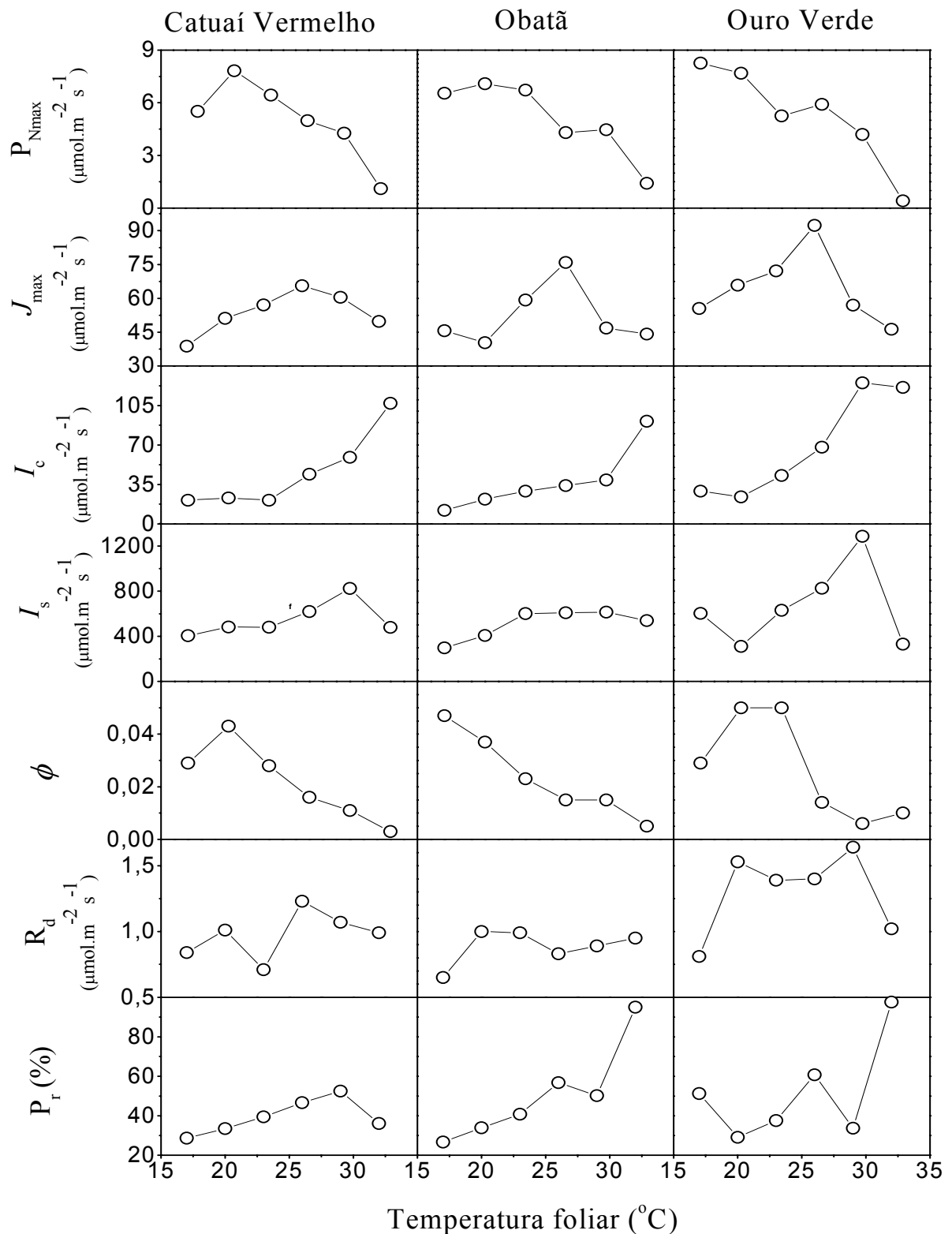


Figura 2. Valores de fotossíntese líquida máxima (P_{Nmax}), taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max}), ponto de compensação à irradiância (I_c), ponto de saturação à irradiância (I_s), eficiência quântica aparente (ϕ), respiração no escuro (R_d), e fotorrespiração como percentagem de P_{Nmax} , após 14 horas em incubadora sob 17, 20, 23, 26, 29 ou 32 °C em *Coffea arabica*, cultivares Catuaí Vermelho, Obatã, e Ouro Verde.

A região de temperatura ótima para J_{\max} situa-se entre 23 e 29 °C em Catuaí Vermelho e entre 23 e 26 °C nos cultivares Obatã e Ouro Verde (Figuras 1 e 2). Estes valores de temperatura ótima para J_{\max} são superiores aos de $P_{N\max}$, registradas entre 17-23 °C. O declínio dos valores de $P_{N\max}$ em resposta ao aumento da temperatura foliar (especialmente acima de 20 °C) foi acompanhado por incrementos no ponto de compensação à irradiância (I_c). Em todos os cultivares a eficiência quântica aparente (ϕ) diminuiu com a elevação da temperatura, acompanhando o decréscimo na assimilação de CO₂ (Figura 2). Houve uma tendência geral até 30 °C de aumento do ponto de saturação à irradiância (I_s), da respiração no escuro (R_d), e da fotorrespiração com a elevação da temperatura. Os valores de I_s estão próximos aos obtidos anteriormente, entre 25-27 °C, por Kumar & Tiezen (1980) e por Fahl *et al.* (1994) em *C. arabica*.

A condutância estomática (g_s) e a transpiração (E) sob PPF_D saturante apresentaram decréscimo com o aumento da temperatura foliar (Figura 3). Os valores de g_s estão em concordância com os valores encontrados por Da Matta *et al.* (1997) em plantas jovens irrigadas do cultivar Catuaí Vermelho durante a estação de crescimento (menores que 0,12 mol m⁻²s⁻¹). A elevação da temperatura não restringiu os valores da relação concentração interna/externa de carbono (C_i/C_a , Figura 3).

A taxa de transporte de elétrons que excede o necessário para assimilação de CO₂ (J_{exc} , figura 4) apresenta tendência de aumento com a temperatura foliar, confirmando o desequilíbrio entre a intensidade dos processos fotoquímicos e bioquímicos da fotossíntese (Figura 1) com o aumento da temperatura. Em condições de saturação de irradiância (PPFD) e CO₂ também ocorreu a diminuição de $P_{N\max}$ com o aumento da temperatura (Figura 5 e Tabela 1). A temperatura ótima para assimilação de carbono do cultivar Catuaí Vermelho aumentou para 26 °C sob concentração saturante de CO₂. Nas curvas P_N -CO₂, *C. arabica* não apresentou incremento nos valores de $P_{N\max}$, pois o máximo obtido (8,5 μmol m⁻²s⁻¹, Catuaí Vermelho

sob 26 °C) é próximo ao valor máximo registrado sob concentração atmosférica regular ($8,3 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, Ouro Verde sob 17 °C). Mesmo sob 1600 ppm de CO_2 , a fotossíntese de *C. arabica* é fortemente inibida a 32 °C, principalmente em Catuaí Vermelho e Obatã (respectivamente $1,6$ e $1,4 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$).

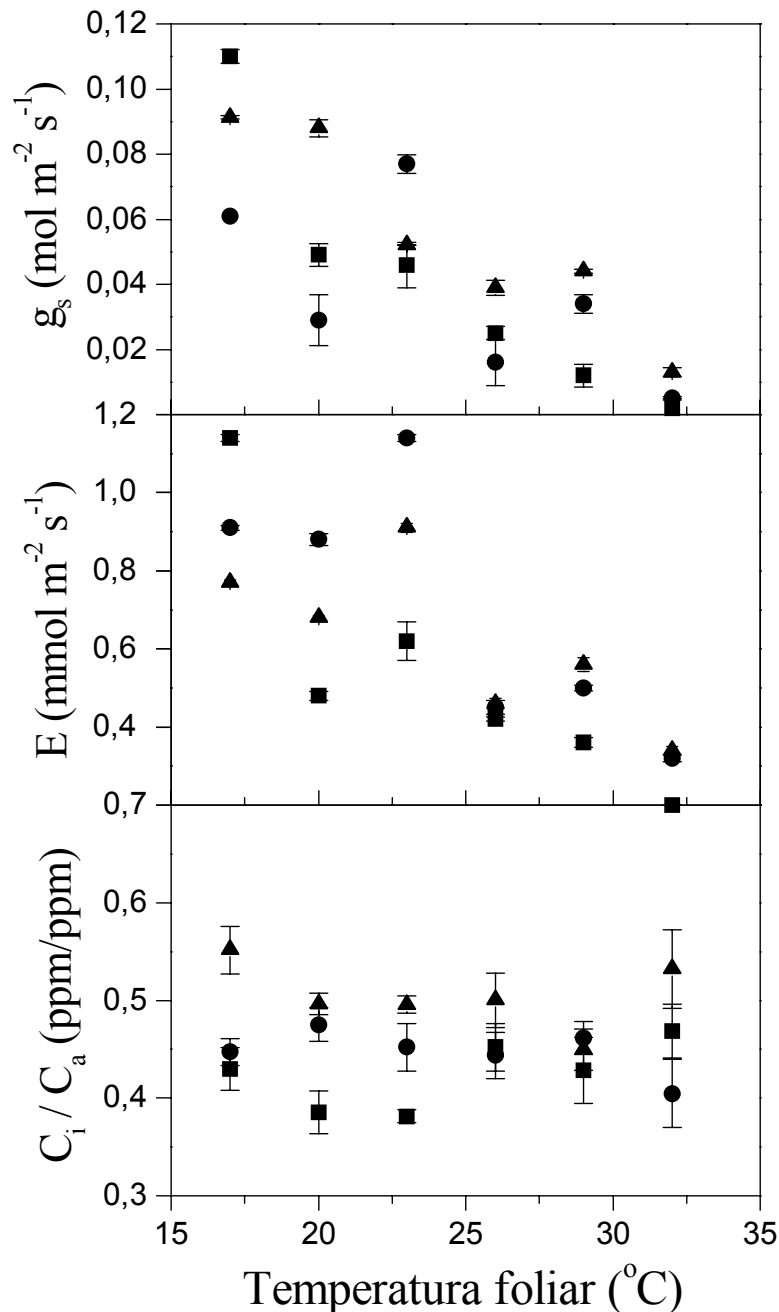


Figura 3. Condutância estomática (g_s), transpiração (E) e razão entre as concentrações interna e externa (C_i/C_a) sob fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PPFD) $\geq 1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ após 14 horas sob diferentes temperaturas, em cultivares de *Coffea arabica*: Catuaí (■), Obatã (●) e Ouro-Verde (▲). Cada símbolo representa o valor médio ($42 \geq n \geq 33$) e as barras representam o erro padrão.

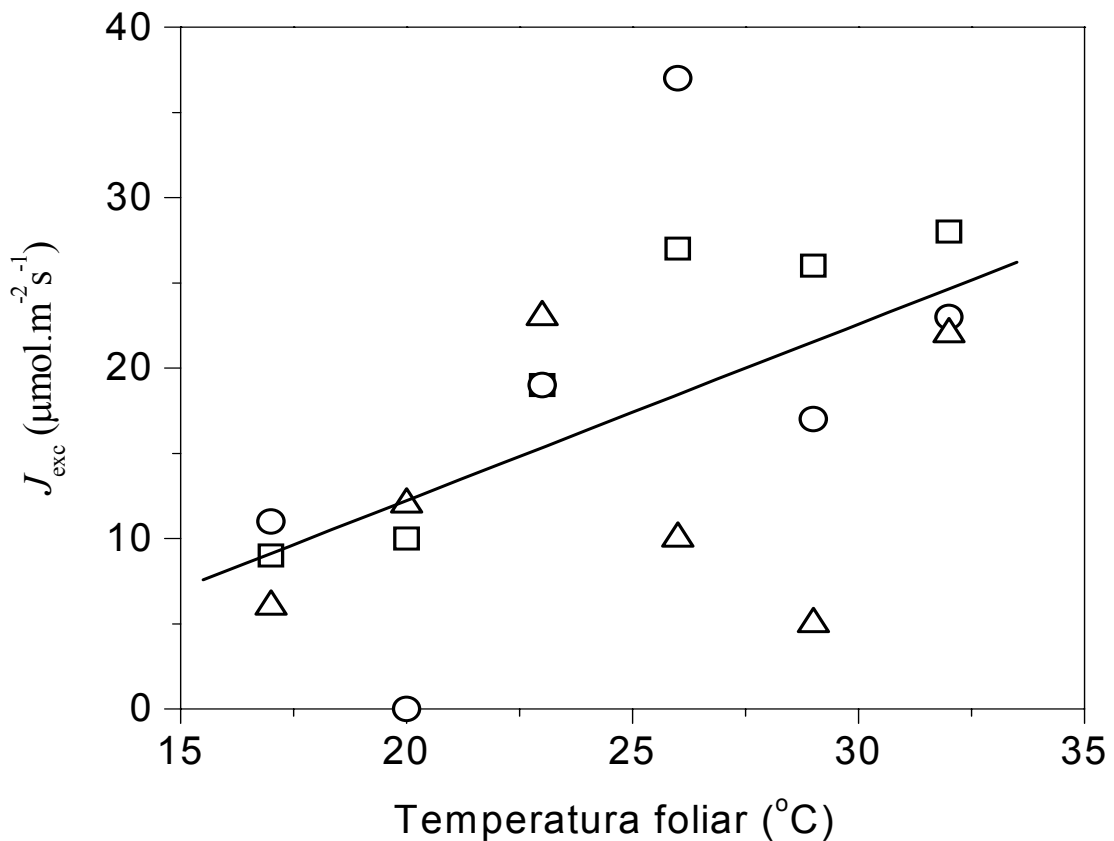


Figura 4. Taxa de transporte de elétrons excedente (J_{exc}) em função da temperatura foliar em *Coffea arabica*, cultivares Catuaí Vermelho (□), Obatã (○), e Ouro Verde (Δ). Dados coletados após 14 horas em incubadora sob 17, 20, 23, 26, 29, ou 32 °C. $r = 0,56$ ($P < 0,05$), $y = -8,47 + 1,03 x$.

A resposta de P_N a C_i (figura 5) demonstra que a eficiência de carboxilação (ϵ) foi afetada negativamente pela elevação da temperatura, principalmente a 32 °C. Apesar da diminuição de g_s com a temperatura (figura 3), a limitação estomática relativa da fotossíntese (L_s) não apresentou aumento significativo (tabela 1), estando de acordo com o comportamento estável dos valores de C_i/C_a sob estresse térmico (figura 3). A limitação mesofílica relativa da fotossíntese (L_m) é superior sob 26 a 32 °C, indicando que L_m tem influência na redução de P_{Nmax} somente sob as temperaturas mais elevadas. Portanto, perante estresse térmico as limitações de origem mesofílica demonstram ser relativamente maiores que as limitações estomáticas à fotossíntese líquida.

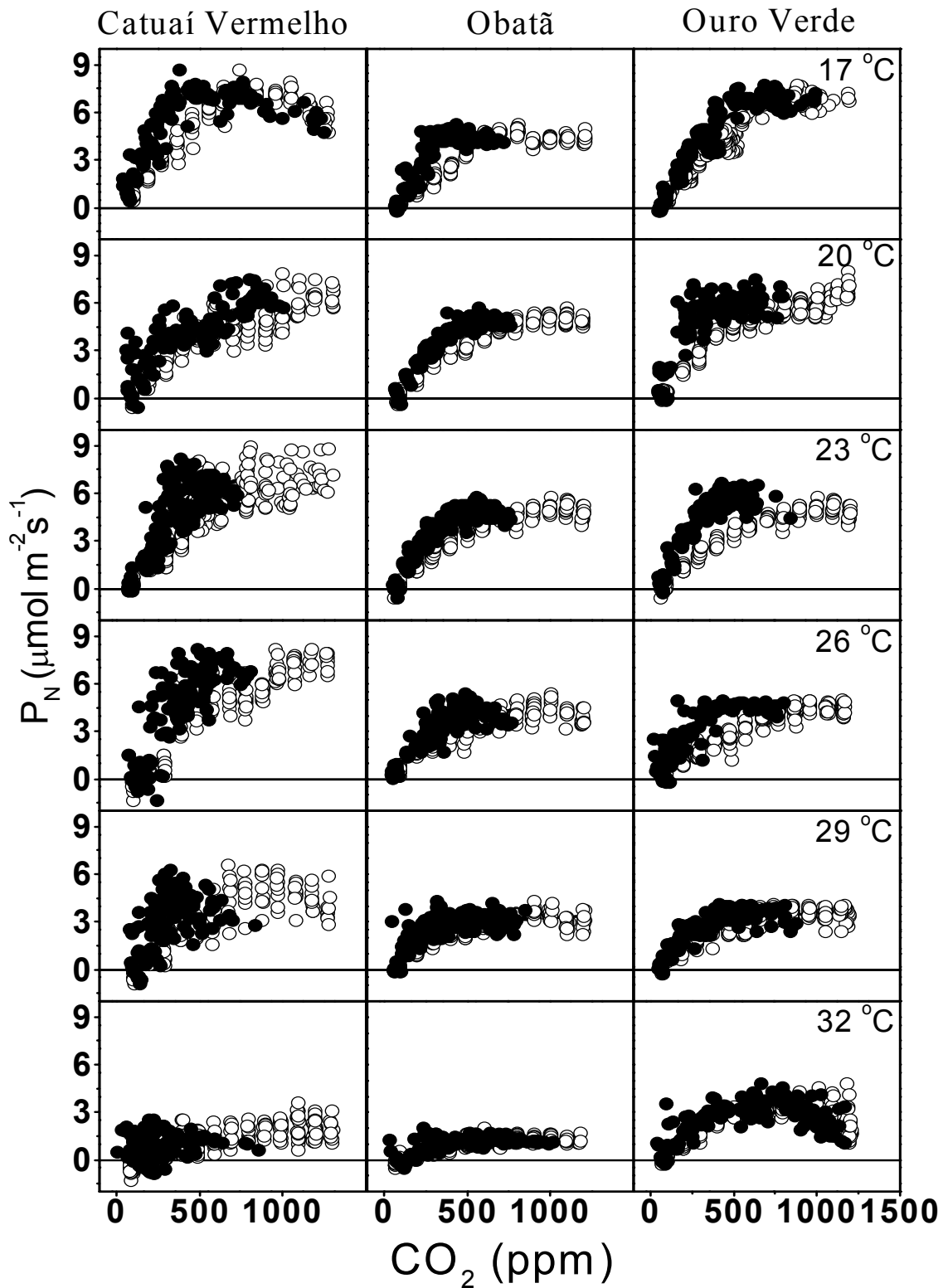


Figura 5. Fotossíntese líquida (P_N) sob fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PPFD) saturante ($1200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) em função da concentração externa (C_a , círculos abertos) e intercelular (C_i , círculos sólidos) de CO_2 , em cultivares de *Coffea arabica*, Catuaí Vermelho, Obatã, e Ouro Verde, após 14 horas em incubadora sob 17, 20, 23, 26, 29 e 32 °C.

Tabela 1. Capacidade fotossintética potencial em função da concentração interna de CO₂, (P_{Nmax} (CO₂), μmol m⁻²s⁻¹), eficiência aparente de carboxilação (ε, mol m⁻²s⁻¹), e limitações relativas estomática (L_s) e mesofílica (L_m) à fotossíntese líquida, em *Coffea arabica* cultivares Catuaí Vermelho, Ouro Verde e Obatã, mantidos durante 14 horas em tratamento térmico sob 17, 20, 23, 26, 29 e 32 ° C.

	cv.	17 °C	20 °C	23 °C	26 °C	29 °C	32 °C
P _{Nmax} (CO ₂)	Catuaí	6,8	7,6	7,2	8,4	3,8	1,6
	Obatã	4,8	5,6	5,3	4,4	3,3	1,4
	Ouro Verde	7,3	6,1	6,3	4,9	3,8	3,0
ε	Catuaí	0,050	0,030	0,029	0,041	0,030	0,014
	Obatã	0,055	0,031	0,040	0,037	0,033	0,008
	Ouro Verde	0,048	0,054	0,057	0,035	0,035	0,021
L _s	Catuaí	35,7	19,1	24,1	36,9	33,9	29,8
	Obatã	32,6	31,5	33,5	27,7	27,4	23,1
	Ouro Verde	27,2	22,2	31,8	42,6	24,9	17,2
L _m	Catuaí	53,7	47,4	56,6	55,9	73,4	82,4
	Obatã	45,7	44,4	43,4	51,5	62,3	86,3
	Ouro Verde	35,1	35,1	38,7	52,8	62,9	68,8

DISCUSSÃO

A inibição de P_N pela elevação da temperatura é geralmente atribuída a taxa reduzida da atividade de transporte de elétrons (Salvucci *et al.*, 2004). Porém, J_{max} não apresentou declínio sob temperaturas que inibem a fixação de CO₂ (Figuras 1 e 2). O desempenho fotossintético de *C. arabica* não foi, portanto limitado substancialmente pela diminuição do fluxo de elétrons entre os dois fotossistemas. Temperaturas que causam a

depressão da fotossíntese líquida atuam primeiramente sobre o PSI, através do fluxo cíclico de elétrons, sem concomitantemente ocasionar efeitos negativos no PSII (Sharkey, 2005). O comportamento apresentado por J_{\max} sugere que a energia de excitação é dissipada por mecanismos alternativos à fotossíntese sob a depressão de P_N . Estes mecanismos, como a via não-fotoquímica, podem contribuir para evitar a fotoinibição crônica (Muraoka *et al.*, 2000). A elevação dos valores de fotorrespiração com o aumento da temperatura foliar (Figura 2) é um indicativo que por meio de P_r grande quantidade de energia de excitação foi dissipada. Este evento possibilita a proteção do sistema fotossintético dos efeitos deletérios da ocorrência de valores elevados de J sob reduzido P_N . Portanto, conjuntamente ao declínio da assimilação líquida de CO_2 ocorre o dreno do fluxo de elétrons excedente através da fotorrespiração.

Temperaturas elevadas limitam a fixação do CO_2 através da alteração na quantidade e no funcionamento da ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), modificando a especificidade da enzima em relação ao substrato (Jordan & Ogren, 1984). O incremento da capacidade competitiva do O_2 pela Rubisco reflete-se na elevação dos valores da fotorrespiração com o aumento da temperatura (Figura 2). Os resultados demonstram que em razão do aquecimento foliar provavelmente ocorre um aumento da afinidade por O_2 pela Rubisco. Nas plantas com metabolismo C_4 , existe uma relação linear entre a atividade do PSII, o transporte de elétrons e a fixação de CO_2 , mas em plantas C_3 esta relação é não-linear e variável, pois a fixação do CO_2 e a fotorrespiração são os maiores drenos para elétrons do PSII (Krall & Edwards, 1992; Harbinson *et al.*, 1990). Apesar da ocorrência dos maiores valores de J_{\max} entre 23-29 °C, *C. arabica* provavelmente não utilizou todo NADPH e ATP produzido nas reações bioquímicas para fixação do CO_2 . Se aceptores de elétrons, como o NADP, não são encontrados, pode ocorrer excesso de elétrons na cadeia de transporte, acarretando fotoinibição (Niyogi, 2000). Nessas condições, a dissipação segura de fótons

absorvidos e elétrons transportados é necessária. A observação dos resultados revela que acima de 23 °C, quando os valores de P_{Nmax} declinam, P_r apresenta aumento (Figura 2).

A diminuição de P_{Nmax} sob o efeito da elevação da temperatura não ocorreu preponderantemente devido a restrição de origem estomática, pois a relação C_i/C_a manteve-se estável, não acompanhando o declínio de g_s , o qual restringiu a perda de água através de redução da transpiração (Figura 3). Portanto, a manutenção da concentração interna de CO_2 acima de 23 °C deveria proporcionar o dreno do fluxo de elétrons excedente verificado nesta faixa de temperatura (Figura 4). Este evento não ocorreu, provavelmente em função da diminuição do estado de ativação da Rubisco, a qual contribuiu para o declínio da taxa fotossintética através de sua redução na atividade de carboxilação da RuBP. A ocorrência de J excedente direciona um aumento na produção de ATP, NADPH e conseqüentemente de RuBP no ciclo de Calvin, a qual nem sempre é acompanhada pelo reajuste fisiológico do aparato fotossintético em direção à manutenção das taxas de fixação de CO_2 (Tezara *et al.* 2002). A atividade da Rubisco e sua capacidade de carboxilação são partes integrantes deste reajuste, porém ao serem afetadas pelo estresse térmico não conseguem responder ao verificado desacoplamento entre as fases fotoquímicas e bioquímicas do processo de fotossíntese.

Elevadas concentrações de CO_2 não incrementam a fotossíntese líquida do cafeeiro (Figura 5) indicando que o aumento da concentração intercelular de carbono não eleva seus valores de ϕ e ε , como previsto anteriormente para outras espécies C_3 (Morison & Lawlor, 1999; Zhang *et al.* 2003). Nesse sentido, alguns relatos prévios também são divergentes. *Triticum aestivum* apresentou somente 10% de incremento em P_{Nmax} sob o dobro da C_a regular, sendo que o aumento de apenas 4 °C sobre a temperatura ambiente diminuiu a capacidade fotossintética e a eficiência de carboxilação (Delgado *et al.* 1994). *Vigna unguiculata* não apresentou ganhos na assimilação líquida de carbono ou outro benefício

direto proveniente do enriquecimento da concentração de CO₂ e sua interação com a temperatura (Ahmed *et al.* 1993).

A ausência do deslocamento da temperatura ótima de P_{Nmax} para os cultivares Obatã e Ouro Verde indica possível ocorrência de limitação mesofílica à fotossíntese líquida. Os valores elevados de L_m verificados sob temperaturas 29-32 °C (Tabela 1) demonstram que a elevação da concentração de CO₂ não amenizou a inibição de P_{Nmax} devido à restrição na difusão mesofílica do carbono. Este impedimento à assimilação ao carbono de origem mesofílica, foi relatado anteriormente para *C. arabica*, como aumentando progressivamente com a elevação da temperatura a partir de 26 °C (Kumar & Tieszen, 1980). Por outro lado, modelos fotossintéticos assumem que a manutenção constante da relação C_i/C_a com a elevação da temperatura (Figura 3) e da concentração atmosférica de CO₂ indica o ajuste em paralelo do funcionamento do aparato estomático e da atividade fotossintética no mesofilo (Morison & Lawlor, 1999). Uma reduzida condutância mesofílica ao CO₂ devido ao estresse de origem abiótica pode ocasionar grandes diferenças entre C_i e a concentração de carbono efetiva no cloroplasto (Bota *et al.*, 2004).

O deslocamento da temperatura ótima de assimilação líquida apenas para o cultivar Catuaí Vermelho não pode ser explicado apenas pelos resultados obtidos neste estudo. Diferenças interespecíficas nas respostas à interação entre temperatura e concentração de CO₂ são esperadas entre genótipos e cultivares devido à diferentes formas de desenvolvimento e expansão de meristemas e órgãos, e o padrão de alocação de assimilados para estes órgãos (Morison & Lawlor, 1999).

A eficiência de carboxilação geralmente está correlacionada com a atividade da Rubisco (von Caemmerer, 2000). Sua atividade diminui quando g_s é inferior a 0,10 mol m⁻²s⁻¹ (Tezara *et al.* 2002, Bota *et al.* 2004). Os presentes resultados indicam que a partir de 17 °C a condutância estomática sempre esteve abaixo desse valor (Figura 3). A ocorrência de

reduzidos valores de g_s pode ajudar a explicar o comportamento de L_S em relação ao aumento da temperatura (Tabela 1). A restrição à difusão estomática já estaria ocorrendo próximo ao seu potencial nas temperaturas amenas, sofrendo menor variação com o estresse térmico. Portanto, com o aumento da temperatura coube à limitação mesofílica responder pela diminuição da atividade da Rubisco e em consequência da depressão de P_{Nmax} de modo relativamente superior a L_S .

Em contraste ao ocorrido nas temperaturas menos elevadas, a inibição de P_{Nmax} sob 32 °C ocorreu em paralelo aos menores valores apresentados de J_{max} (figuras 1 e 2). A menor proporção de irradiância absorvida e utilizada na fotoquímica da fotossíntese (ϕ) também ocorreu no tratamento térmico mais elevado (Figura 2). Este comportamento de *C. arabica* confirma a expectativa de que além de proporcionar o declínio da fixação fotossintética de CO₂, temperaturas elevadas também danificam o processo de transporte de elétrons, particularmente no PSII (He & Lee, 2001). A acentuada redução da eficiência aparente de carboxilação apresentada pelos cultivares sob 32 °C demonstra que a elevação da temperatura foliar a este valor diminui a especificidade da Rubisco ao CO₂ e aumenta a especificidade em favor do oxigênio. Nesta temperatura, portanto, o efeito negativo do aquecimento foliar na assimilação líquida resulta da ocorrência de diversos fatores atuando conjuntamente: diminuição de J_{max} , ϕ , ε ; e aumento de L_m , P_r e J_{exc} .

Em adição, a significativa redução dos valores de P_{Nmax} , $P_{Nmax(CO2)}$ e ε (figura 2 e tabela 1) observados para o cafeeiro sob 32 °C confirma que o estado de ativação da Rubisco é intensamente afetado por temperaturas elevadas. Os presentes resultados estariam de acordo com a hipótese (Sharkey, 2005) de que a seleção natural favorece plantas as quais o estado de ativação da enzima é inibido devido a valores desfavoráveis da razão P_r/P_N sob temperaturas moderadamente altas. A vantagem em diminuir o estado de ativação da Rubisco seria evitar a geração de espécies reativas de oxigênio como H₂O₂ que ocorrem com o

aquecimento foliar, e também evitar danos nas reações que ocorrem no tilacóide e em sua própria estrutura, o que pode ocorrer na ausência da desativação. Neste sentido, a redução da capacidade de assimilação líquida de *C. arabica* pode representar uma resposta regulatória objetivando prevenir os efeitos deletérios da temperatura no aparato fotossintético que ocorrem com a elevação da temperatura foliar.

CONCLUSÕES

Os cultivares de *C. arabica* apresentam maior fixação de carbono entre 17-23 °C, faixa de temperatura onde a eficiência quântica aparente é maior, a taxa de transporte de elétrons não é excessiva, os valores dos componentes negativos do processo fotossintético são reduzidos, e os processos bioquímicos e fotoquímicos estão em equilíbrio. Acima de 23 °C, a fotorrespiração evita (com outros processos paralelos) a ocorrência de fotoinibição crônica pelo excesso de energia de excitação. O cafeeiro não apresenta incremento no ganho de carbono sob condições de saturação de CO₂, porém o cultivar Catuaí Vermelho apresenta deslocamento da faixa de temperatura ótima para valores superiores (23-29 °C). O processo fotossintético do cafeeiro é extremamente inibido sob temperatura foliar de 32 °C, em condições atmosféricas regulares ou de saturação de CO₂, resultante da diminuição da eficiência de carboxilação e de limitação mesofílica, relativamente maior que estomática.

AGRADECIMENTOS - São co-autores Carlos H. B. A. Prado, Paula Novaes e Eugênio C. E. Araújo. Este trabalho foi auxiliado pela CAPES (Júlio C. Ronquim), FAPESP (Paula Novaes), EMBRAPA (Eugênio C. E. Araújo), Fundo Nacional do Meio Ambiente (equipamentos) e Instituto Agrônomo de Campinas (material vegetal). Os autores agradecem Carlos A. Casali pela assistência durante as medições de trocas gasosas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Ahmed, F. E.; Hall, A. E.; Madore, M. A. (1993) Interactive effect of high temperature and elevated carbon dioxide concentration on cowpea [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.]. *Plant, Cell and Environment* 16:835-842.

- Barros, R. S.; Mota, J. W.; DaMatta, F.; Maestry, M. (1997) Decline of vegetative growth in *Coffea arabica* L. in relation to leaf temperature, water potential and stomatal conductance. ***Field Crop Research*** 54:65-72.
- Bauer, H.; Wierer, R.; Hatheway, W. H.; Larcher, W. (1985) Photosynthesis of *Coffea arabica* after chilling. ***Physiologia Plantarum*** 64:449-454.
- Bota, J., Medrano, H. Flexas, J. (2004) Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity na RuBP contente under progressive water stress? ***New Phytologist*** 162:671-681.
- Carvalho, L. M.; Silva, E. A. M.; Mosquim, P. R.; Azevedo, A. A.; Cecon, P. R. (1998) Alterações morfológicas em cafeeiros submetidos a baixas temperaturas. ***Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*** 10:131-136.
- DaMatta, F. M.; Maestri, M.; Mosquim, P. R.; Barros, R. S. (1997) Photosynthesis in coffee (*Coffea arabica* and *C. canephora*) as affected by winter and summer conditions. ***Plant Science*** 128: 43-50.
- DaMatta, F.; Ramalho, J. D. C. (2006) Impacts of drought and temperature stress on coffee physiology and production: a review. ***Brazilian Journal of Plant Physiology*** 18:55-81.
- Delgado, E.; Mitchell, R. A. C.; Parry, M. A. J. Driscoll S. P. Mitchell V. J.; Lawlor D. W. (1994) Interacting effects of CO₂ concentration, temperature and nitrogen supply on the photosynthesis and composition of winter wheat leaves. ***Plant, Cell and Environment*** 17: 1205-1213.
- Fahl, J. I.; Carelli, M. L. C.; Veja, J.; Magalhães, A. C. (1994) Nitrogen and irradiance levels affecting net photosynthesis and growth of young coffee plants (*Coffea arabica* L.). ***Journal of Agriculture Science*** 69:161-169.
- Genty, B.; Briantais, J.V.; Baker, N. R. (1989) The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. ***Biochimica Biophysica Acta*** 990:87-92.
- Harbison, J.; Genty, B.; BAKER, N. R. (1990) The relationship between CO₂ assimilation and electron transport in leaves. ***Photosynthesis Research*** 25:213-224.
- He, J.; Lee, S. (2001) Relationship among photosynthesis, ribulose-1,5-biphosphate carboxylase (Rubisco) and water relations of the subtropical vegetable Chinese broccoli grown in the tropics by manipulation of root-zone temperature. ***Environmental Experimental Botanic*** 46:119-128.

- Jordan, D. B.; Ögren, W. L. (1984) The CO₂/O₂ specificity of ribulose 1,5-biphosphate carboxylase/oxygenase. *Planta* 161:308-313.
- Krall, J. P.; Edwards, G. E. (1992) Relationship between photosystem II activity and CO₂ fixation in leaves. *Physiologia Plantarum* 86:180-187.
- Kumar, D.; Tieszen, L. L. (1980) Photosynthesis in *Coffea arabica* L.: Effects of light and temperature. *Experimental Agriculture* 16:13-19.
- Larcher, W. (2000). Ecofisiologia Vegetal. *Editora RiMa*, São Carlos.
- Monteiro, J. A. F.; Prado, C. H. B. A. (2006) Apparent carboxylation efficiency and relative stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in an evergreen cerrado species during water stress. *Photosynthetica* 44:39-45.
- Morison, J. I. L.; Lawlor, D. W. (1999) Interactions between increasing CO₂ concentration and temperature on plant growth. *Plant, Cell and Environment* 22:659-682.
- Muraoka, H.; Tang, Y.; Terashima, I.; Koizumi, H.; Wasitani, I. (2000) Contributions of diffusional limitation, photoinhibition and photorespiration to midday depression of photosynthesis in *Arisaema heterophyllum* in natural high light. *Plant, Cell and Environment* 23:235-250.
- Niyogi, K. K. (2000) Safety valves for photosynthesis. *Current Opinion in Plant Biology* 3:455-460.
- Oliveira, J. G.; Alves, P. L. C. A.; Magalhães, A. C. (2002) The effect of chilling on the photosynthetic activity in coffee (*Coffea arabica* L.) seedlings. The protective action of chloroplastid pigments. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 14:95-104.
- Pastenes, C.; Horton, P. (1996) Effect of high temperature on photosynthesis in beans. *Plant Physiology* 112:1253-1260.
- Prado, C. H. B. A.; Moraes, J. A. P. V. (1997) Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica* 33:103-112.
- Salvucci, M. E.; Crafts-Brandner, S. (2004) Inhibition of photosynthesis by heat stress: the activation state of Rubisco as a limiting factor in photosynthesis. *Physiologia Plantarum* 120:179-186.
- Sharkey, T. D. (1988) Estimating the rate of photorespiration in leaves. *Physiologia Plantarum* 73:147-152.
- Sharkey, T.D. (2005) Effects of moderate heat stress on photosynthesis: importance of

thylakoid reactions, Rubisco deactivation, reactive oxygen species, and thermotolerance provided by isoprene. *Plant, Cell and Environment* 28:269-277.

Tezara, W.; Mitchell, V.; Driscoli, S. P.; Lawlor, D.W. (2002) Effects of water deficit and its interaction with CO₂ supply on the biochemistry and physiology of photosynthesis in sunflower. *Journal of Experimental Botany* 53:1781-1791.

Wise, R. R.; Olson, A. J.; Schrader, S. M.; Sharkey, T. D. (2004) Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in field-grown *Pima cotton* plants at high temperature. *Plant, Cell and Environment* 27:717-724.

Zang, C. J.; Prado, C. H. B. A.; Zu, Y. G.; Guo, J. Q.; Ronquim, C. C. (2003) Effect of overnight temperature on leaf photosynthesis in seedlings of *Swietenia macrophylla* King. *Journal of Forestry Research* 14: 130-134.