

EMERSON ALVES DA SILVA

**PERIODICIDADE DO CRESCIMENTO VEGETATIVO EM
Coffea arabica L.: RELAÇÕES COM A FOTOSSÍNTESE EM
CONDIÇÕES DE CAMPO**

Tese Apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, para obtenção do Título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
JUNHO – 2000

EMERSON ALVES DA SILVA

**PERIODICIDADE DO CRESCIMENTO VEGETATIVO EM
Coffea arabica L.: RELAÇÕES COM A FOTOSSÍNTESE EM
CONDIÇÕES DE CAMPO**

Tese Apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, para obtenção do Título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 18 de fevereiro de 2000.

Prof. Adair José Regazzi
(Conselheiro)

Prof. Paulo Roberto Mosquim

Prof. Moacyr Maestri

Dr^a Maria Luiza C. Carelli

Prof. Fábio Murilo Da Matta
(Orientador)

Aos meus pais, Ari e Luzia.

Aos meus irmãos, Adriana e João.

À minha namorada, Andréa.

AGRADECIMENTO

A Deus.

À Universidade Federal de Viçosa, em especial ao Departamento de Biologia Vegetal, pela oportunidade concedida para a realização do curso.

A Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão de bolsa de estudos.

Ao professor Fábio Murilo Da Matta, pela orientação segura e pela amizade.

A todos os demais professores do curso de Pós-graduação em Fisiologia Vegetal, pelos conhecimentos transmitidos.

Aos professores Raimundo Santos Barros, Adair José Regazzi e Paulo Roberto Mosquim, pelos ensinamentos, pelas críticas e pelas sugestões.

Aos técnicos Carlos Raimundo e Osvaldo, pelo auxílio prestado.

Aos amigos e colegas de curso, pela amizade, pelo apoio e pela saudável convivência em Viçosa.

BIOGRAFIA

EMERSON ALVES DA SILVA, filho de Ari Antonio da Silva e Luzia Alves Souza da Silva, nasceu em Três Lagoas-MS, no dia 7 de setembro de 1974.

Em dezembro de 1994, ingressou no Curso de Ciências Biológicas na Universidade Federal de Mato Grosso do Sul-MS, onde atuou durante dois anos, como aluno de iniciação científica em Fisiologia Vegetal, graduando-se em 1997.

Em fevereiro de 1998, iniciou o Curso de Fisiologia Vegetal, em nível de Mestrado, na Universidade Federal de Viçosa, Viçosa-MG, tendo defendido tese em 18 de fevereiro de 2000.

CONTEÚDO

	Página
EXTRATO	vii
ABSTRACT	ix
1. INTRODUÇÃO	1
2. MATERIAL E MÉTODOS	5
2.1. Material vegetal e condições de cultivo	5
2.2. Características do ambiente	6
2.3. Parâmetros de crescimento	6
2.4. Trocas gasosas	6
2.5. Parâmetros de fluorescência	7
2.6. Discriminação isotópica do carbono	8
2.7. Amido foliar	8
2.8. Análises estatísticas	9
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	10
3.1. Relação entre temperatura do ar e crescimento, fotossíntese e níveis de amido	10
3.2. Interações entre parâmetros de fluorescência, temperatura do ar, crescimento e fotossíntese	20

	Página
4. RESUMO E CONCLUSÕES	25
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	27

EXTRATO

ALVES da SILVA, Emerson. Universidade Federal de Viçosa, M.S., junho de 2000. **Periodicidade do crescimento vegetativo em *Coffea arabica* L.: relações com a fotossíntese em condições de campo.** Orientador: Fábio Murilo Da Matta. Conselheiros: Adair José Regazzi e Raimundo Santos Barros.

A periodicidade do crescimento vegetativo das plantas de café (*Coffea arabica* L. cv. Catuaí Vermelho), estudada de outubro de 1998 a setembro de 1999, em Viçosa-MG, acompanhou, de modo geral, as curvas de temperatura. Foram observadas correlações significativas entre o crescimento de ramos e as médias de temperatura máxima durante o período quente e úmido e as médias de temperaturas médias e mínimas durante o período seco e frio. Os padrões de crescimento de ramos e a taxa de assimilação líquida do carbono (A) mostraram tendências semelhantes e acompanharam os declínios na temperatura do ar, com correlações significativas entre esses parâmetros. Por outro lado, as variações nas taxas de evolução do oxigênio fotossintético foram de amplitude relativamente pequena, não mostrando qualquer correlação com a temperatura e o crescimento. A discriminação isotópica do carbono em folhas em expansão, mas não nas

recém-expandidas, correlacionou-se negativamente com o crescimento e com a *A*. Os níveis de amido foliar aumentaram a partir de abril, alcançando os maiores teores no início de julho, quando as taxas de crescimento já apresentavam valores negligíveis. As flutuações nos teores de amido apresentaram correlações significativas com a temperatura do ar ao longo do experimento, como também com a *A*, porém somente na época fria. Os parâmetros da análise de extinção da fluorescência apresentaram variações relativamente pequenas, em geral correlacionando-se, significativamente, com as temperaturas médias e mínimas, o crescimento e a fotossíntese.

ABSTRACT

ALVES da SILVA, Emerson, Universidade Federal de Viçosa, M.S., June 2000.
Periodicity of vegetative growth in *Coffea arabica* L.: relationships with photosynthesis under field conditions. Adviser: Fábio Murillo Da Matta.
Committee Members: Adair José Regazzi and Raimundo Santos Barros.

This work was carried out from October 1998 to September 1999 in Viçosa, Minas Gerais State, in order to examine the relationship between periodicity of vegetative growth and photosynthesis in *Coffea arabica* L. cv. Red Catuaí plants. In general, growth accompanied temperature curves; it were found positive, significant correlations between branch growth and maximum temperatures during the wet, warm season, and also with mean and minimum temperatures throughout the cool, dry season. Branch growth patterns and net carbon assimilation rate (A) showed similar trends, both following up declines in air temperature. On the other hand, photosynthetic oxygen evolution varied only slightly, not being correlated with air temperature and growth. The carbon isotope discrimination in expanding leaves, but not in the youngest expanded ones, was negatively correlated with growth and A . Leaf starch increased by early April onwards; the greatest starch levels occurred by early July when growth rates had

already been strongly depressed. Fluctuations in leaf starch correlated significantly with air temperature throughout the experiment, and also with A during the cool period, but not with growth. Parameters from fluorescence quenching analysis varied slightly, being correlated with growth, A and mean and minimum temperatures, in general. However, no consistent relation between growth and fluorescence parameters could be stressed.

1. INTRODUÇÃO

A periodicidade do crescimento vegetativo do cafeeiro está associada a diversos fatores ambientes, como temperatura, fotoperíodo, irradiância, suprimento de água e de nutrientes e crescimento reprodutivo (SYLVAIN, 1958). Como regra, desde que a temperatura seja favorável, o crescimento do cafeeiro exibe periodicidade estreitamente associada à distribuição das chuvas (MAESTRI e BARROS, 1977; KUMAR, 1979; RENA et al., 1994). Em certos casos, contudo, o reinício do crescimento ativo pode preceder o início das chuvas, como ocorre no sul da Índia (MAYNE, 1944) e em Santa Tecla, El Salvador (REEVES e VILLANOVA, 1948), apesar de os surtos de crescimento serem mais marcantes no início da estação chuvosa. Por outro lado, em algumas regiões cafeeiras com chuvas regularmente distribuídas e temperatura do ar sem grandes flutuações, como na Costa Rica e na Colômbia, é provável que a sazonalidade do crescimento seja determinada por pequenas variações na intensidade da radiação solar (ALVIM, 1964).

Em Viçosa, Minas Gerais, a fase ativa do crescimento vegetativo do cafeeiro ocorre de setembro a março, período em que as temperaturas são relativamente altas, as chuvas são abundantes e os fotoperíodos são maiores; a fase quiescente, por sua vez, acompanha o período seco e frio e os fotoperíodos

declinantes e se estende de março a setembro (BARROS e MAESTRI, 1974), com taxas de crescimento negligíveis a partir de fins de maio (MOTA et al., 1997). No entanto, a estiagem parece não ser o fator primário da regulação do ritmo de crescimento do café em Viçosa, em face de a irrigação, durante o período seco e frio, não alterar as taxas de crescimento (MOTA et al., 1997). BARROS e MAESTRI (1974) sugeriram, a princípio, que as diminuições no fotoperíodo iniciadas em meados de março, em Viçosa, poderiam estar envolvidas na redução do crescimento. Não obstante, é mais provável que o declínio do crescimento do cafeeiro seja fortemente modulado por baixas temperaturas, em particular, com o aumento dos períodos diários com temperaturas inferiores a 16° C (BARROS et al., 1997). AMARAL (1991) observou correlações altamente significativas entre o crescimento do cafeeiro e as temperaturas mínimas e médias, à medida que as menores taxas de crescimento coincidiram com as menores temperaturas; de modo oposto, a retomada do crescimento ativo, em início de setembro, ocorreu concomitantemente à elevação das temperaturas mínimas. Por outro lado, decréscimos temporários no crescimento, de janeiro a fevereiro, parecem estar associados às elevadas temperaturas e às fortes intensidades de radiação solar. De fato, temperaturas médias anuais abaixo de 16 e superiores a 23°C mostram-se inadequadas ao crescimento do cafeeiro Arábico, cuja faixa térmica ótima, de acordo com ALÈGRE (1959), varia de 18 a 21° C.

Apesar de vários estudos terem tentado relacionar o periodismo do crescimento do cafeeiro com fatores ambientais, as relações extraíveis desses estudos são, ordinariamente, circunstanciais. Em bases fisiológicas, o controle do início, da manutenção e do fim das fases de crescimento ativo e quiescente parece bastante complexo e pouco compreendido (BARROS et al., 1997). Os autores mostraram, no entanto, um estreito paralelismo entre redução da condutância estomática e decréscimo das taxas de crescimento, a partir de fins de março, em Viçosa. Resta verificar se esses parâmetros estão de fato correlacionados e se, por extensão, a fotossíntese corrente também estaria associada à redução do

crescimento na época fria. Cumpre ressaltar que no inverno, geralmente, observa-se redução na eficiência fotoquímica do fotossistema (FS) II, avaliada por meio da razão entre fluorescências variável e máxima (F_v/F_m), que pode refletir-se quantitativamente na fotossíntese e no crescimento de várias espécies (BALL et al., 1994). Em muitas delas, as menores taxas de crescimento correlacionam-se com decréscimos na razão F_v/F_m auferidos na antemanhã, o que indica efeitos de fotoinibição crônica induzida por baixas temperaturas. No cafeeiro, tanto as taxas de fotossíntese como a eficiência fotoquímica do FSII são bastante reduzidas durante o inverno (DA MATTA et al., 1997a), mas nenhuma relação com crescimento, até o presente, parece ter sido estabelecida.

Os valores instantâneos da capacidade fotossintética e de taxas de crescimento nem sempre se correlacionam significativamente, o que se deve ao fato de as mensurações instantâneas da fotossíntese geralmente serem feitas em uma posição foliar específica, em um único estágio de desenvolvimento, sob alta irradiância e temperatura constante, além de, freqüentemente, serem feitas sob condições de laboratório (ZELITCH, 1982). É notório que as folhas individuais em um dossel apresentam grandes variações na capacidade fotossintética, em função da irradiância interceptada, do balanço hídrico, da temperatura e da taxa respiratória. Por conseguinte, as medidas instantâneas da fotossíntese, ainda que seja considerada a planta como um todo, não são integradas ao longo de um certo período de tempo, podendo resultar em baixas correlações com taxas de crescimento.

A discriminação isotópica do carbono (Δ), considerada uma medida integrada dos eventos bioquímicos da planta e das condições ambientes preponderantes, geralmente, correlaciona-se com a taxa fotossintética e com o crescimento de espécies C_3 de interesse agrônômico (CONDON et al., 1987; FARQUHAR et al., 1989; JOHNSON et al., 1990). Dos dois isótopos estáveis do carbono, ^{13}C e ^{12}C , o pesado, em virtude dos efeitos de massa, difunde-se e reage (carboxilação pela Rubisco) em velocidades menores em relação ao isótopo ^{12}C . Portanto, as plantas podem discriminar o ^{13}C durante a fixação fotossintética

do CO₂, em relação ao reservatório de carbono na atmosfera (FARQUHAR et al., 1989). Pode-se inferir, assim, que Δ é influenciada pela condutância estomática e também pela capacidade fotossintética do mesófilo, as quais, por sua vez, são influenciadas por variáveis ambientais, morfológicas e fisiológicas ao longo do tempo (JEFFERIES e MACKERRON, 1996). Em suma, se o crescimento do cafeeiro se relaciona com a condutância estomática (BARROS et al., 1997) e, por extensão, com a fotossíntese, uma correlação mais consistente poderia existir entre a taxa de crescimento e a Δ .

Portanto, o presente estudo teve como objetivo determinar uma possível relação entre a periodicidade do crescimento vegetativo e a fotossíntese em *Coffea arabica* L.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Material vegetal e condições de cultivo

Foram utilizadas plantas de *C. arabica* L. cv. Catuaí Vermelho, com aproximadamente oito anos de idade, cultivadas a pleno sol, sob espaçamento de 3,0 x 2,0 m, com uma planta por cova. Os frutos foram removidos antes do início do experimento, que foi conduzido em uma área experimental da Universidade Federal de Viçosa, em Viçosa – MG, localizada a uma altitude aproximada de 650 m e nas coordenadas geográficas de 20°45'S e 42°15'W. Foram realizadas adubações com 150 g por cova da mistura comercial N-P-K (25-05-20), em setembro e novembro de 1998 e em janeiro, março e agosto de 1999. Em outubro de 1998 foi feita uma calagem superficial, à base de 150 g de calcário dolomítico por cova. Em setembro e dezembro de 1998 as plantas receberam aplicações foliares de $ZnSO_4$ (0,2%), H_3BO_3 (0,2%), $CuCl_2 \cdot 3CuO \cdot 4H_2O$ (0,2%) e KCl (0,2%) e em março de 1999 uma nova pulverização foi feita, utilizando-se $CuCl_2 \cdot 3CuO \cdot 4H_2O$ (0,8%) e $NH_2(SO_4)_2$ (0,6%). As plantas foram irrigadas regularmente e mantidas sem competição com plantas invasoras.

2.2. Características do ambiente

Os dados de temperatura foram tomados de uma estação meteorológica, situada a cerca de 500 m da área experimental.

2.3. Parâmetros de crescimento

Foram realizadas medidas quinzenais de comprimento de ramos plagiotrópicos primários e contagem do número de entrenós. A taxa de expansão da área foliar por ramo foi determinada pela equação $L = 0,667 X$, em que a variável independente é o retângulo circunscrito à folha, conforme BARROS et al. (1973). Para tal, foram utilizadas dez plantas, tendo sido marcados três ramos do terço superior da copa por planta, para medidas de comprimento de ramos; em um dos três ramos, foram tomados os dados relativos ao número de entrenós e de expansão da área foliar.

2.4. Trocas gasosas

A taxa de assimilação líquida do carbono (A) foi medida em sistema aberto, sob luz saturante artificial, por volta das 9 horas, com analisador de gases a infravermelho portátil (LCA4, ADC, Kings Lynn, Reino Unido), conforme DA MATTA et al. (1997b). A evolução do oxigênio fotossintético, que expressa a capacidade fotossintética máxima ($A_{máx}$), foi medida sob luz saturante e 5% de CO_2 , com um eletrodo de oxigênio de fase gasosa (LD2, Hansatech, Norfolk, Reino Unido), em discos foliares de 1.000 mm^2 , conforme descrito por DA MATTA e MAESTRI (1997). As folhas utilizadas, assim que destacadas da planta, tiveram seus pecíolos rapidamente imersos em água e, então, foram transferidas para o laboratório, para as determinações. As medições de fotossíntese foram feitas em folhas do terceiro par a partir do ápice de ramos plagiotrópicos do terço médio da copa.

2.5. Parâmetros de fluorescência

Os parâmetros de fluorescência foram medidos em folhas totalmente expandidas do terceiro par a partir do ápice de ramos plagiotrópicos, utilizando-se um fluorômetro com amplitude de pulso modulado (FMS2, Hansatech, Norfolk, Reino Unido). As folhas, previamente adaptadas ao escuro por 30 min, foram inicialmente expostas a um fraco pulso de luz vermelho-distante ($1-2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), para determinação da fluorescência mínima emitida, quando todos os centros de reação do FSII estão na forma oxidada. Em seguida, um pulso de luz saturante, com irradiância de $14.400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e duração de 1 s foi aplicado para promover, temporariamente, a máxima redução do aceptor primário de elétrons do FSII (Q_a), determinando-se, assim, a fluorescência máxima emitida pelas amostras adaptadas ao escuro. Subseqüentemente, as folhas foram irradiadas com luz actínica durante 240 s, à irradiância de $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, para obtenção do nível de fluorescência constante. Em seguida, outro pulso de luz saturante foi aplicado, para obtenção da fluorescência máxima emitida pelas amostras na presença de luz. A luz actínica foi desligada e as amostras foram irradiadas com luz vermelho-distante, para determinação da fluorescência mínima emitida na presença de luz. Foram estimadas, então, a fração da energia solar convertida em produtos fotossintéticos (coeficiente de extinção fotoquímica – qP); a fração da energia solar dissipada como radiação térmica (coeficiente de extinção não-fotoquímica – qNP); a eficiência fotoquímica do FSII, estimada por meio da razão entre fluorescências variável e máxima (F_v/F_m) e fluorescências variável e inicial (F_v/F_0); o rendimento quântico do transporte de elétrons (Φ_{FSII}); e a taxa de transporte de elétrons (TTE), conforme GENTY et al. (1989). A nomenclatura dos parâmetros de fluorescência segue as recomendações de VAN KOOTEN e SNEL (1990).

2.6. Discriminação isotópica do carbono

Folhas com aproximadamente metade da expansão máxima e as folhas jovens recém-expandidas foram coletadas mensalmente, ao longo do experimento. Após coletadas, elas foram secas a 60° C em estufa com ventilação forçada, por 72 h, e finamente moídas. As amostras foram enviadas para o Laboratório de Isótopos Estáveis Ambientais do Departamento de Física e Biofísica da UNESP (Botucatu-SP), onde foi determinada a abundância relativa dos isótopos ^{13}C e ^{12}C , utilizando um espectrômetro de massa de baixa resolução (DELTA-S, Finnigan MAT, Bremen, Alemanha). Com esses dados, estimou-se a discriminação isotópica do carbono (Δ), por meio da seguinte equação:

$$\Delta = (\delta_a - \delta_p) / (1 + \delta_p)$$

em que δ_a e δ_p representam a composição isotópica do ar (-8‰) e da planta, respectivamente. Em adição, calculou-se a razão entre a pressão interna e a pressão atmosférica de CO_2 (p_i/p_a), conforme a equação:

$$p_i/p_a = (\Delta - a) / (b - a)$$

em que a corresponde à discriminação resultante da difusão mais lenta do $^{13}\text{CO}_2$ no ar (4,4‰) e b , a discriminação líquida na carboxilação ($\approx 27‰$) pela atividade da Rubisco (FARQUHAR et al., 1982). A composição isotópica do carbono foi expressa em relação ao padrão Pee Dee Belemnite (FARQUHAR et al., 1989).

2.7. Amido foliar

Para avaliação do amido, discos de 9 mm de diâmetro foram retirados de folhas recém-colhidas do terceiro par, a partir do ápice de ramos plagiotrópicos do terço superior das mesmas plantas utilizadas para as medições das trocas

gasosas. Os discos, coletados por volta de 8 horas, foram imediatamente imersos em etanol 80% a quente e mantidos a -20°C, até as análises. O amido foi quantificado conforme McCREADY et al. (1950) e expresso como equivalente de glicose multiplicado por 0,9.

2.8. Análises estatísticas

Os dados obtidos foram analisados por meio de correlações simples (Pearson), entre parâmetros de crescimento e de fotossíntese, correlacionando-se, também, esses parâmetros com as médias das temperaturas mínimas, médias e máximas. Foi utilizado o teste “t” de Student, para avaliar a significância das correlações. Todas as análises foram feitas com o uso do programa SAS, versão 6.12 (SAS Institute 1993, Cary, NC, EUA).

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1. Relação entre temperatura do ar e crescimento, fotossíntese e níveis de amido

A temperatura do ar mostrou tendência de aumento a partir do início de novembro e, posteriormente, de queda, lenta e gradual, a partir da segunda quinzena de março até meados de maio, com valores relativamente baixos até metade de agosto, quando então aumentou (Figura 1). De modo geral, o crescimento vegetativo do cafeeiro (Figura 2) acompanhou as curvas de temperaturas médias e mínimas (Figura 1), com o menor crescimento de ramos e ganho de área foliar coincidindo com as menores médias de temperaturas mínimas e médias. Com efeito, correlações significativas foram observadas entre o crescimento de ramos e as médias de temperaturas mínimas ($r = 0,721$) e médias ($r = 0,510$) e entre o ganho de área foliar e as médias das temperaturas máximas ($r = 0,730$), mínimas ($r = 0,692$) e médias ($r = 0,805$) (Quadro 1). Ressalte-se que o ganho de área foliar, mensurado a partir de abril (Figura 2), guardou estreito paralelismo com o crescimento de ramos, a exemplo do observado por BARROS e MAESTRI (1974), BARROS et al. (1997) e DA MATTA et al. (1999). Por outro lado, os decréscimos nas taxas de crescimento de ramos, de novembro

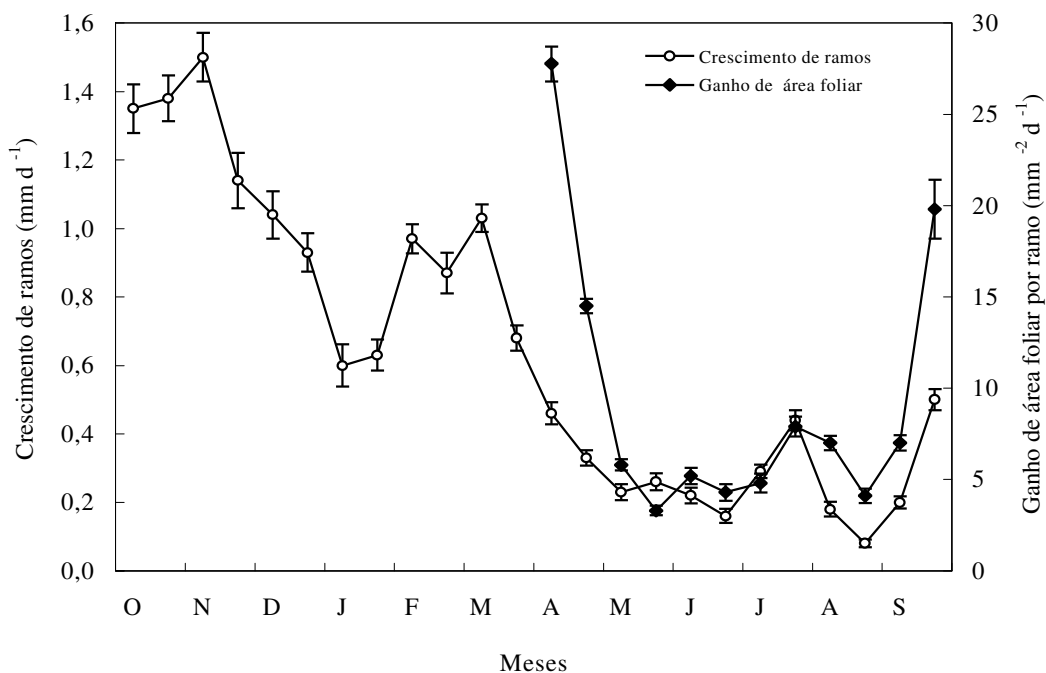


Figura 1 - Médias quinzenais das temperaturas máximas, médias e mínimas observadas em Viçosa-MG, de outubro de 1998 a setembro de 1999.

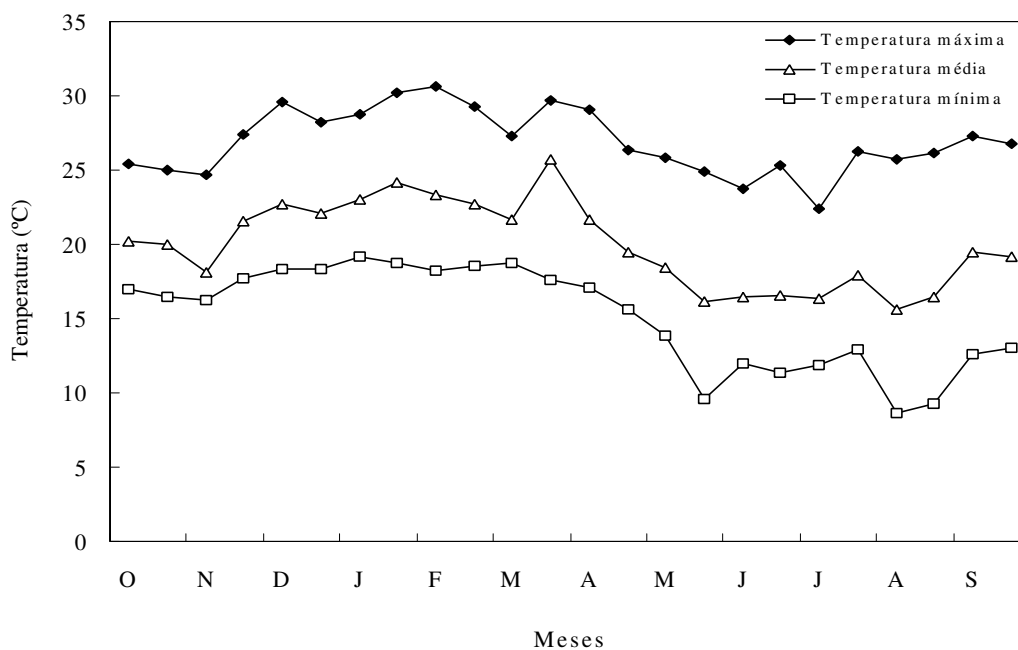


Figura 2 - Crescimento e ganho de área foliar de ramos plagiotrópicos primários de plantas de *C. arabica* L. cv. Catuaí Vermelho cultivadas em campo, de outubro de 1998 a setembro de 1999. Crescimento de ramos e ganho de área foliar correspondem à média de 30 e 10 ramos, respectivamente. As barras indicam o desvio-padrão da média.

Quadro 1 - Estimativas das correlações entre temperatura do ar, crescimento de ramos, fotossíntese, parâmetros de fluorescência e teores de amido de plantas de *C. arabica* L. cv. Catuaí-Vermelho cultivadas em campo, de outubro de 1998 a setembro de 1999

Parâmetros	Crescimento	¹ Temperaturas			Fotossíntese	
		T _{máx}	T _{mín}	T _{méd}	A	A _{máx}
Crescimento	-	0,240 ns	0,721 ***	0,510 **	0,772 ***	0,123 ns
Área foliar	(0,760) **	(0,730) **	(0,692) **	(0,805) ***	(0,684) *	-
² A	0,772 ***	0,450 *	0,810 ***	0,650 ***	-	0,430 *
³ A _{máx}	0,123 ns	0,068 ns	0,320 ns	0,177 ns	0,430 *	-
⁴ Δ	-0,751 **	-0,716 *	-0,840 ***	-0,840 ***	-0,844 ***	-
⁵ Δ	-0,531 ns	-0,718 *	-0,781 **	-0,794 **	-0,352 ns	-
⁶ p _i /p _a	-0,740 **	-0,710 *	-0,830 ***	-0,830 ***	-0,852 ***	-
⁷ p _i /p _a	-0,458 ns	-0,674 *	-0,723 **	-0,740 **	-0,260 ns	-
⁸ F _v /F _m	(0,700) **	0,378 *	(0,813) ***	(0,770) **	(0,699) **	(0,663) *
⁹ F _v /F _o	(0,720) ***	0,500 *	(0,790) **	(0,770) **	(0,690) **	0,064 ns
¹⁰ qP	0,306 ns	-0,160 ns	0,165 ns	0,008 ns	0,030 ns	0,034 ns
¹¹ qNP	-0,680 ***	-0,180 ns	-0,643 ***	-0,432 *	-0,578 **	-0,336 ns
¹² TTE	0,544 **	0,416 *	0,678 ***	0,627 ***	0,425 *	0,126 ns
¹³ ΦFSII	0,440 *	0,080 ns	0,432 ns	0,298 ns	0,212 ns	0,234 ns
Amido foliar	-0,200 ns	-0,602 ***	-0,620 ***	-0,636 ***	-0,484 **	-0,101 ns

Coefficientes de correlação entre parênteses dizem respeito apenas à época fria, de abril a setembro de 1999.

* Significativo em nível de $P \leq 0,05$.

** Significativo em nível de $P \leq 0,01$.

*** Significativo em nível de $P \leq 0,001$ pelo teste t de Student.

ns, Não-significativo em nível de $P > 0,05$.

¹T_{máx}, T_{mín} e T_{méd}, = temperaturas máxima, mínima e média, respectivamente.

²A = taxa de assimilação líquida do carbono.

³A_{máx} = taxa de evolução do O₂ fotossintético.

⁴Δ e ⁵Δ = discriminação isotópica do carbono de folhas em expansão e recém-expandidas, respectivamente.

⁶p_i/p_a e ⁷p_i/p_a = razão entre a pressão interna e atmosférica de CO₂ de folhas em expansão e recém-expandidas, respectivamente.

⁸F_v/F_m e ⁹F_v/F_o = eficiência fotoquímica do fotossistema II (FSII).

¹⁰qP = coeficiente de extinção fotoquímica.

¹¹qNP = coeficiente de extinção não-fotoquímica.

¹²TTE = taxa de transporte de elétrons.

¹³ΦFSII = rendimento quântico do transporte de elétrons através do FSII.

a janeiro, foram acompanhados de incrementos na formação de entrenós (Quadro 2). Portanto, a redução do crescimento de ramos aí observada parece ter sido uma consequência da diminuição da expansão dos entrenós, e não de sua formação. Não obstante, na época fria, a redução concomitante do número de entrenós e de sua expansão parece estar envolvida na limitação do crescimento de ramos e de área foliar, conforme observado por MOTA et al. (1997).

Quadro 2 - Número de entrenós de *C. arabica* L. cv. Catuaí-Vermelho surgidos em dez ramos plagiotrópicos primários nos intervalos indicados, de outubro de 1998 a setembro de 1999

Período	Nº de Entrenós	Período	Nº de Entrenós
14/10 - 30/10	16	09/04 - 24/04	05
30/10 - 13/11	01	24/04 - 08/05	03
13/11 - 28/11	07	08/05 - 21/05	08
28/11 - 12/12	15	21/05 - 05/06	02
12/12 - 27/12	10	05/06 - 19/06	05
27/12 - 13/01	09	19/06 - 02/07	04
13/01 - 29/01	13	02/07 - 17/07	04
29/01 - 12/02	03	17/07 - 31/07	04
12/02 - 27/02	10	31/07 - 14/08	05
27/02 - 11/03	09	14/08 - 28/08	02
11/03 - 27/03	07	28/08 - 11/09	03
27/03 - 09/04	07	11/09 - 25/09	05

À primeira vista, o curso das taxas de crescimento não estaria correlacionado às variações das médias de temperatura máxima (Quadro 1). No entanto, a relação de dependência do crescimento em função das temperaturas pode ser mais bem analisada, avaliando-se, isoladamente, as fases ativa e quiescente de crescimento do cafeeiro. Assim, na época quente, as correlações significativas entre crescimento de ramos e médias das temperaturas máximas ($r = -0,840$; $P = 0,0006$) e médias ($r = -0,900$; $P < 0,0001$) poderiam explicar os decréscimos temporários no crescimento de ramos ocorridos em meados de janeiro e fevereiro. Estes resultados confirmam os obtidos por BARROS e

MAESTRI (1974) e BARROS et al. (1997), que atribuíram as reduções no crescimento, durante a fase ativa, a altas temperaturas, associadas a altos déficits da pressão de vapor e à alta radiação solar. Na fase quiescente, por outro lado, o crescimento de ramos correlacionou-se significativamente com as médias de temperaturas mínimas ($r = 0,675$; $P = 0,016$) e médias ($r = 0,659$; $P = 0,0197$), mas não com a média das temperaturas máximas (dados não mostrados). Tal fato pode ser tomado como indicativo de que as reduções drásticas das taxas crescimento observadas na época fria são moduladas por baixas temperaturas, como foi sugerido por DA MATTA et al. (1999).

De modo geral, os padrões de crescimento de ramos (Figura 2) e A (Figura 3) mostraram tendências semelhantes e acompanharam os declínios nas médias de temperaturas (Figura 1). Correlações significativas entre A e crescimento de ramos ($r = 0,772$) e entre A e médias de temperaturas máximas ($r = 0,450$), mínimas ($r = 0,810$) e médias ($r = 0,650$) foram observadas (Quadro 1). No entanto, a despeito da significância da correlação entre A e crescimento, pode-se presumir que a relação entre essas variáveis tenha sido circunstancial, pois os decréscimos no crescimento nem sempre acompanharam as reduções em A . Os declínios no crescimento, no início de novembro de 1998 e em março de 1999, precederam as reduções em A ; ademais, o surto de crescimento observado em fevereiro não foi acompanhado por incrementos em A . Em adição, os aumentos nas taxas fotossintéticas em abril não se traduziram em incrementos no crescimento de ramos. Contudo, A , além de tratar-se de mensurações pontuais, pode ter sido em parte modulada pelas variações nos níveis de amido, o que poderia explicar a ausência de paralelismo entre A e taxas de crescimento nas ocasiões supracitadas. Quanto a $A_{máx}$, suas variações foram de amplitude relativamente pequena (Figura 3), não mostrando qualquer correlação com o crescimento. Portanto, é pouco provável que as variações em $A_{máx}$ tenham sido suficientes para explicar o comportamento do crescimento vegetativo do cafeeiro Arábico. Cumpre ressaltar que $A_{máx}$ foi determinada sob condições ótimas de luz, temperatura e CO_2 , não sendo,

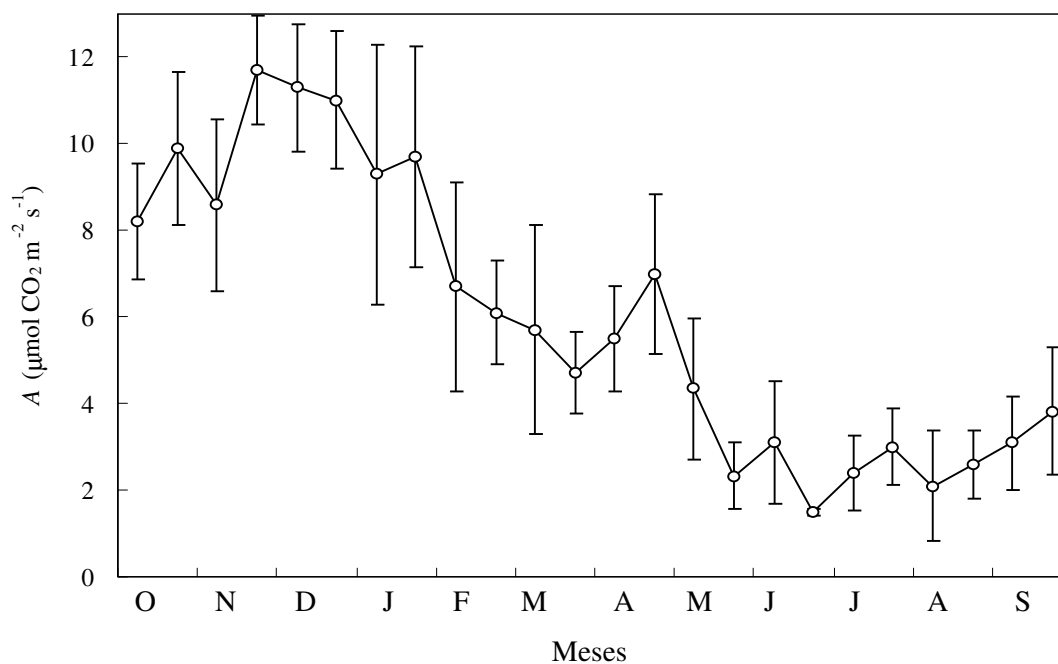
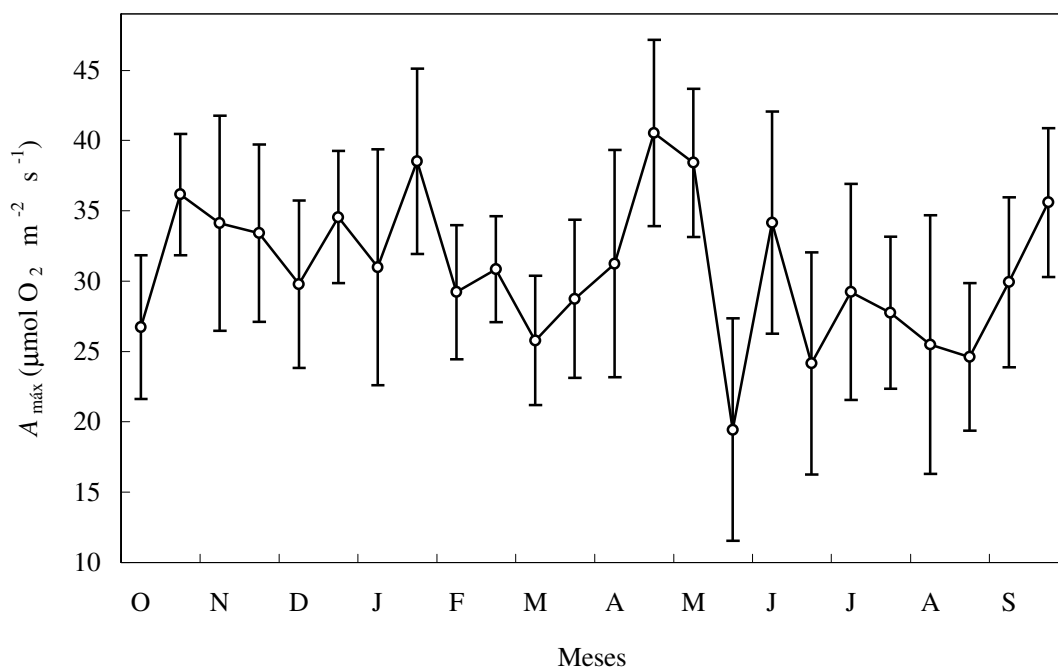


Figura 3 - Taxas de assimilação líquida do carbono (A) e evolução do oxigênio fotossintético ($A_{\text{máx}}$) de *C. arabica* L cv. Catuaí Vermelho medidas de outubro de 1998 a setembro de 1999. Cada ponto corresponde à média de sete repetições. As barras indicam o desvio-padrão da média.

portanto, surpreendente a falta de relação daquele parâmetro com as taxas de crescimento.

Além da capacidade fotossintética, *per se*, outras características fisiológicas, dentre as quais a relação entre a fotossíntese e a respiração, a partição de assimilados dentro da planta e a quantidade de folhagem produzida, também determinam o crescimento (KOSLOWSKI e PALLARDY, 1997). De qualquer modo, Δ , uma medida das trocas gasosas da planta integrada ao longo do tempo, também correlacionou-se significativamente com o crescimento de ramos ($r = -0,751$), A ($r = -0.844$) e temperatura do ar (Quadro 1). Ressalte-se que esses coeficientes de correlação dizem respeito a Δ de folhas ainda não completamente expandidas. Com relação às folhas recém-expandidas, foram observadas correlações significativas apenas com temperatura, mas não com o crescimento ou A (Quadro 1), o que, provavelmente, deveu-se ao fato de parte do carbono estocado naquelas folhas ter sido importado e, ou, assimilado em período anterior àquele em que foi avaliada a taxa de crescimento. Por outro lado, a alta correlação entre Δ e A pode ser explicada pelo fato de que boa fração do carbono presente nas folhas em expansão proveio da assimilação por folhas completamente expandidas, nas quais foram medidas as trocas gasosas (MEINZER et al., 1992).

Há um forte componente de dependência de Δ em relação à razão p_i/p_a (FARQUHAR et al., 1989). Essa razão representa um balanço entre as taxas de difusão do CO_2 , controladas pelas condutâncias estomática e mesofílica, e as taxas de assimilação do CO_2 , governadas fundamentalmente pela capacidade redutiva do ciclo de Calvin. As variações em Δ e na razão p_i/p_a (Figura 4) seguiram de perto, mas inversamente, as flutuações nas taxas de crescimento e em A , o que evidencia que Δ pode ser tomada como um critério para explicar, pelo menos em parte, as variações sazonais do crescimento do cafeeiro. Deste modo, os resultados ora apresentados permitem concluir que a periodicidade do crescimento é controlada, em boa extensão, por variações na capacidade fotossintética corrente. Adicionalmente, em café, Δ também parece correlacionar-

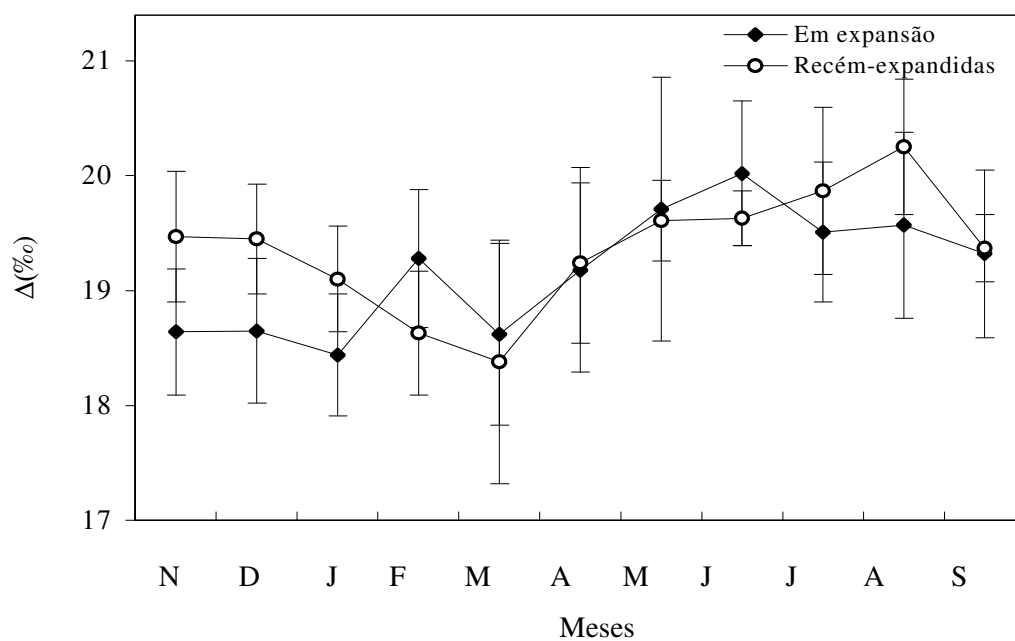
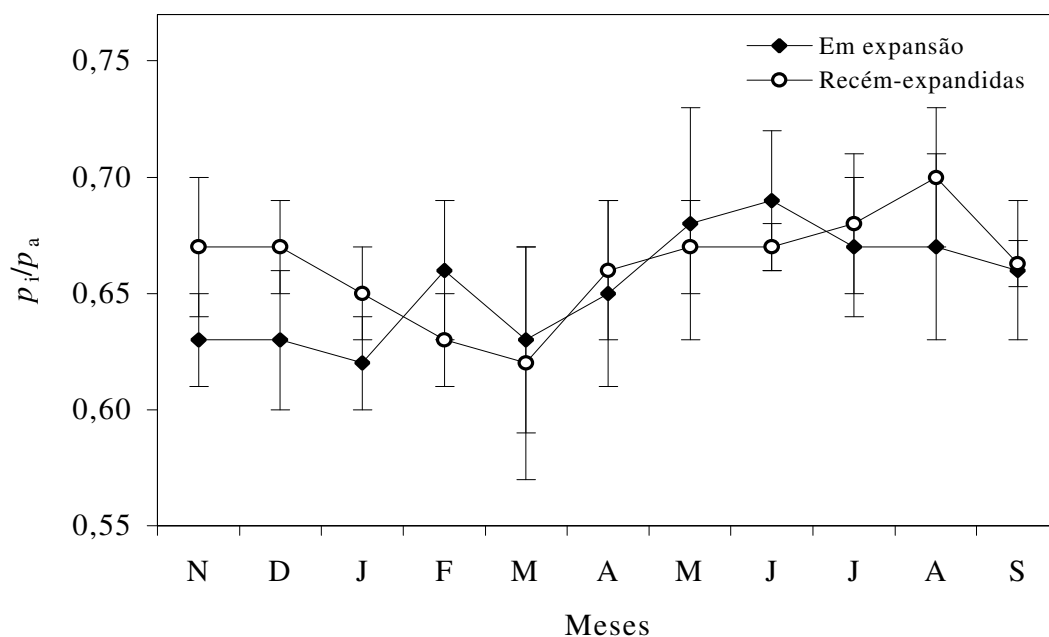


Figura 4 - Discriminação isotópica do carbono ($\Delta\text{‰}$) e razão entre a pressão interna e atmosférica de CO_2 (p_i/p_a) em folhas em expansão e recém-expandidas de *C. arabica* L. cv. Catuaí Vermelho, de novembro de 1998 a setembro de 1999. Os pontos correspondem à média de cinco repetições e as barras indicam o desvio-padrão da média.

se com a produção (MEINZER et al., 1991), a tolerância à seca (MEINZER et al., 1990) e a irradiância (CARELLI et al., 1999), demonstrando ser aquele parâmetro um indicador sensível da resposta do cafeeiro a limitações ambientais. Pode-se sugerir, também, que os aumentos em Δ e na razão p_i/p_a , particularmente na época fria, tenham sido resultantes da menor capacidade de assimilação do CO_2 , à medida que A e $A_{\text{máx}}$ foram positivamente correlacionadas ($r = 0,716$; $P = 0,0088$) (Quadro 1) e nenhuma variação consistente na condutância estomática foi observada ao longo do experimento (dados não mostrados). Salienta-se que $A_{\text{máx}}$ foi determinada sob CO_2 saturante; portanto, pode-se assumir que as resistências difusivas ao CO_2 até os sítios de carboxilação tenham sido suprimidas. Em suma, a menor capacidade fotossintética do café durante a época fria parece ter sido consequência, principalmente, de limitações bioquímicas à maquinaria fotossintética, a exemplo do proposto por BAUER et al. (1985) e DA MATTA et al. (1997a).

As variações nas concentrações de amido foliar não se correlacionaram com o curso do crescimento vegetativo do cafeeiro (Quadro 1). Observa-se que os teores de amido aumentaram a partir de fins de abril (Figura 5), alcançando os maiores níveis em início de julho, quando as taxas de crescimento (Figura 2) já apresentavam valores negligíveis. Com efeito, AMARAL (1991), trabalhando também em condições de campo, observou que as reduções nas taxas de crescimento de cafeeiros Catuaí, iniciadas em março, foram acompanhadas, *a posteriori*, por incrementos dos níveis de amido. Por outro lado, as flutuações nos teores de amido apresentaram correlações significativas com a temperatura do ar e com A durante a época fria (Quadro 1). Nota-se um certo paralelismo entre incrementos nas temperaturas (Figura 1) e nas taxas fotossintéticas (Figura 3), com reduções nos teores de amido (Figura 9) na época quente, sendo o oposto também observado para a época fria. Tais resultados corroboram os de HUANG et al. (1989) e PEÑA-V. et al. (1994), que mostraram alta correlação entre inibição da fotossíntese e acúmulo de carboidratos em folhas de espécies sensíveis a baixas temperaturas. De fato, sabe-se que o acúmulo de carboidratos

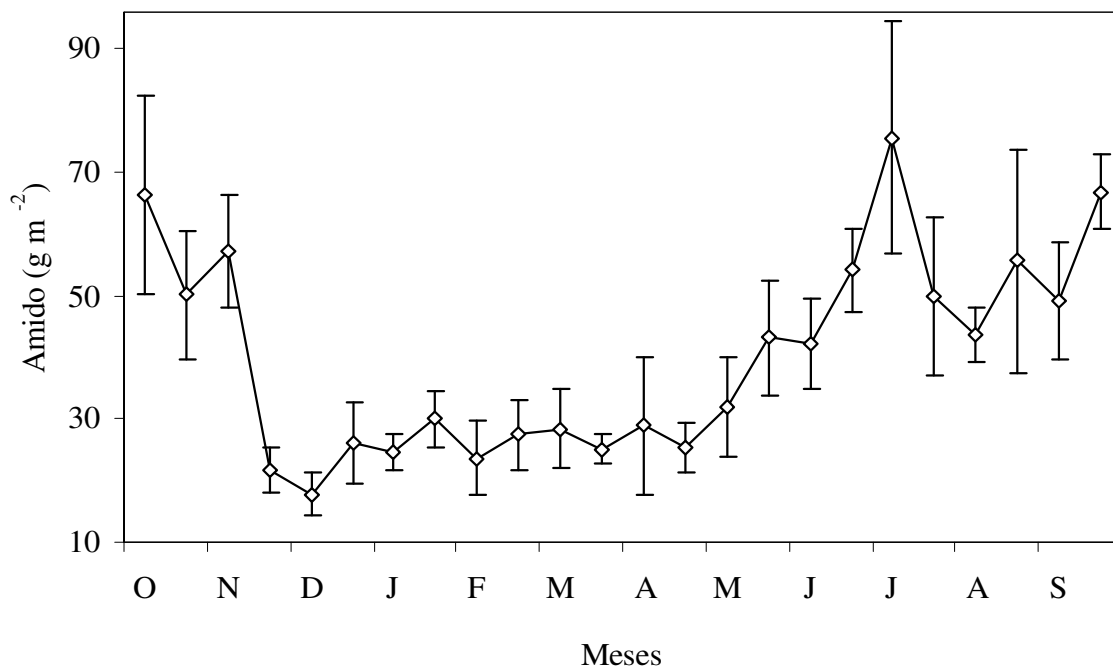


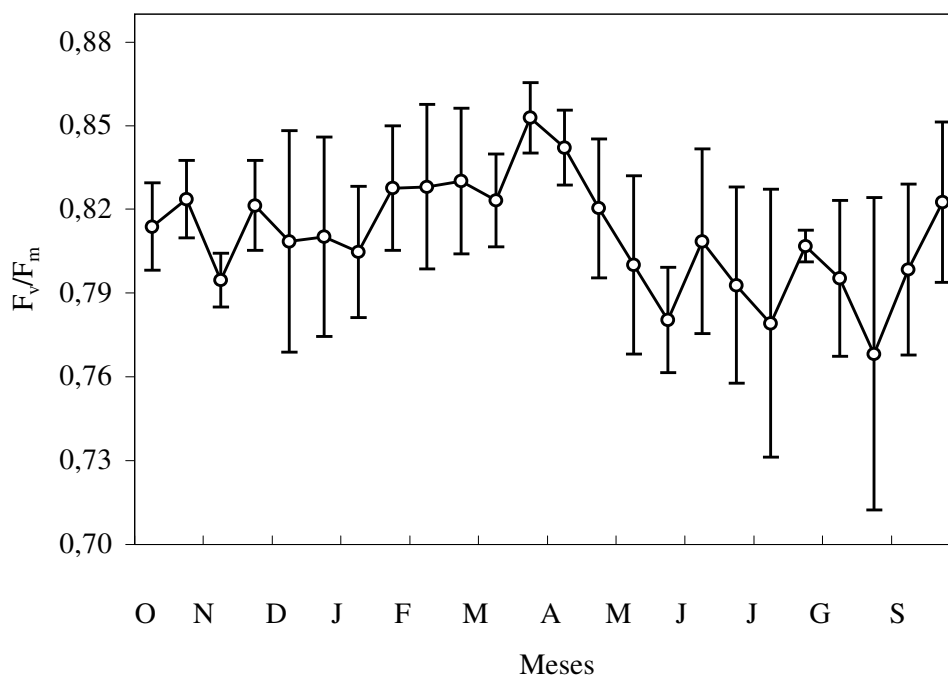
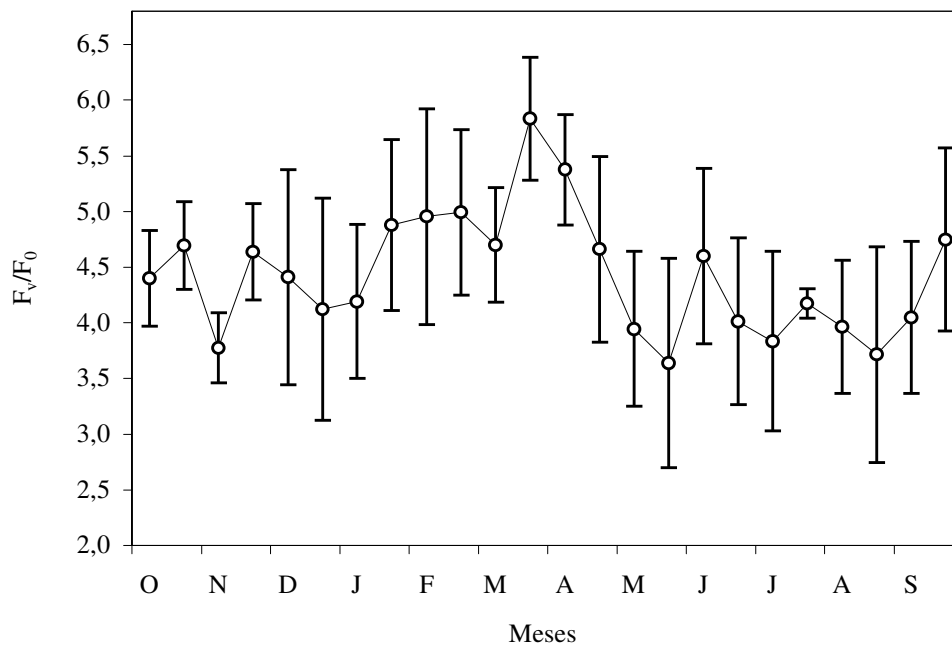
Figura 5 - Variações sazonais na concentração do amido foliar de plantas de *C. arabica* L. cv. Catuaí Vermelho cultivadas em campo, entre outubro de 1998 a setembro de 1999. Cada ponto corresponde à média de sete repetições e as barras indicam o desvio padrão da média.

em folhas-fonte, em decorrência de diminuições na demanda por assimilados nos drenos, pode causar uma retroinibição da fotossíntese a baixas temperaturas (AZCÓN-B., 1983; CHAUMONT et al., 1994; MORCUENDE et al., 1996; HIGUCHI et al., 1998). A formação de amido nos cloroplastos e o desvio do CO₂ fixado para a síntese de amido podem causar, respectivamente, decréscimo na atividade catalítica da rubisco (GRUB e MÄCHLER, 1990) e inibição da síntese de sacarose citossólica, que, por sua vez, limitaria a fotossíntese por meio da restrição de fóstato para os cloroplastos (FOYER, 1987; LABATE e LEEGOOD, 1988; GOLDSCHIMIDT e HUBER, 1992). Assim, pode-se considerar que o acúmulo de amido observado em folhas do cafeeiro durante a época fria seria uma consequência da redução nas taxas de crescimento e uma importante causa da inibição da fotossíntese.

3.2. Interações entre parâmetros de fluorescência, temperatura do ar, crescimento e fotossíntese

A razão F_v/F_m , que tem forte correlação com as variações na eficiência quântica da fixação do CO_2 e na evolução do oxigênio fotossintético (BALL et al. 1994; HALDIMANN et al. 1996), apresentou correlações significativas com as médias de temperatura máxima durante o período quente e com as médias de temperaturas mínima e média, crescimento de ramos, A e $A_{máx}$, durante a época fria (Quadro 1). Observa-se que os declínios em F_v/F_m , iniciados em fins de março (Figura 6), coincidem com a queda nas médias de temperaturas mínimas e médias (Figura 1) e de crescimento (Figura 2), bem como com baixos valores de A e $A_{máx}$ (Figura 3) observados a partir de maio, o que evidencia, portanto, um efeito negativo das baixas temperaturas no desempenho fotossintético das plantas de café. No entanto, as variações observadas em F_v/F_m , nas condições deste experimento, foram relativamente pequenas e não parecem estar associadas a efeitos de fotoinibição causados por baixas temperaturas. Ademais, a razão F_v/F_0 (Figura 6), geralmente considerada um indicador mais sensível das variações nas taxas de conversão fotossintética que a razão F_v/F_m , por responder mais sensivelmente a qualquer variação em F_0 (fluorescência inicial) e, ou, em F_v (fluorescência variável) (BABANI e LICHTENTHALER, 1996), exibiu comportamento semelhante ao da razão F_v/F_m , com coeficientes de correlação similares àqueles observados para a razão F_v/F_m com as variáveis de crescimento, A e temperaturas (Quadro 1).

Valores de Φ_{FSII} e TTE (Figura 7) e qNP (Figura 8) também se correlacionaram com temperatura, crescimento e A (Quadro 1). Nota-se, inclusive, que o maior valor de qNP e os menores de TTR e Φ_{FSII} coincidiram, no tempo, com as menores médias de temperaturas mínimas e médias (Figura 1) e de crescimento (Figura 2), ocorridas em agosto. De qualquer modo, os aumentos observados em qNP durante a estação fria indicam aumento na dissipação da energia de excitação por processos não-fotoquímicos, como



Figuras 6 - Variações sazonais nas razões de fluorescência variável/máxima (F_v/F_m) e fluorescência variável/inicial (F_v/F_0) de plantas de *C. arabica* L. cv. Catuaí Vermelho cultivadas em campo, de outubro de 1998 a setembro de 1999. Cada ponto corresponde à média de sete repetições e as barras indicam o desvio-padrão da média.

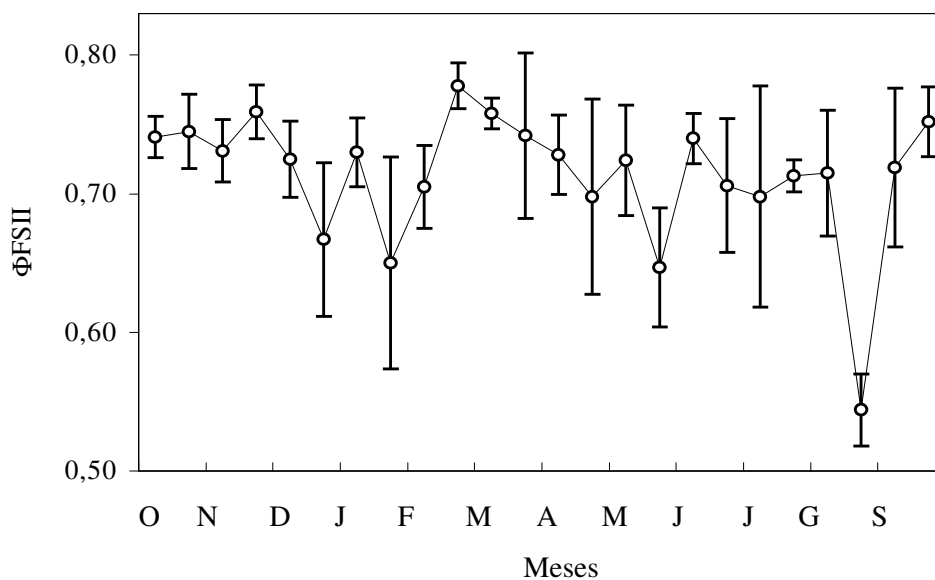
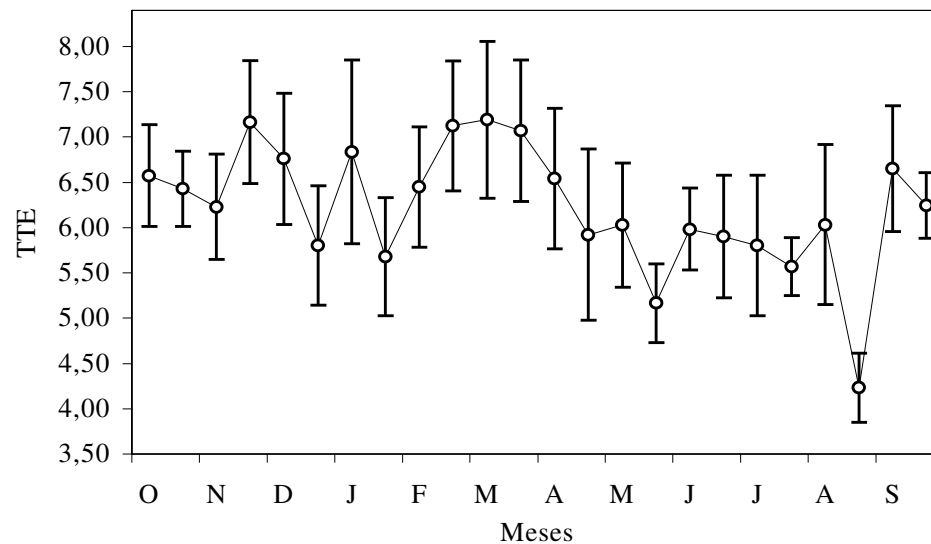


Figura 7 - Variações sazonais no rendimento quântico do transporte de elétrons (Φ_{FSII}) e das taxas de transporte de elétrons (TTE) de plantas de *C. arabica* L. cv. Catuaí Vermelho medidas em campo, de outubro de 1998 a setembro de 1999. Cada ponto corresponde à média de sete repetições e as barras indicam o desvio-padrão da média.

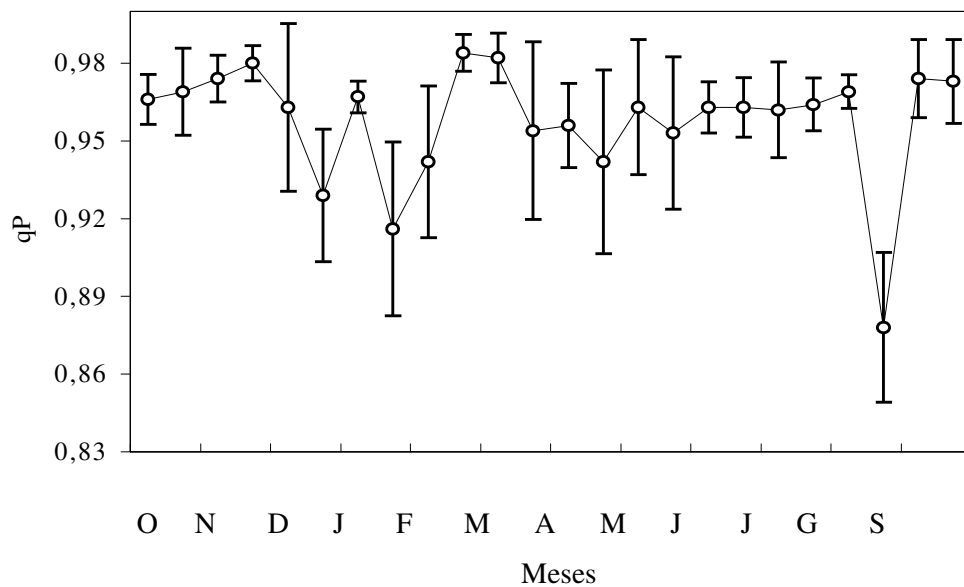
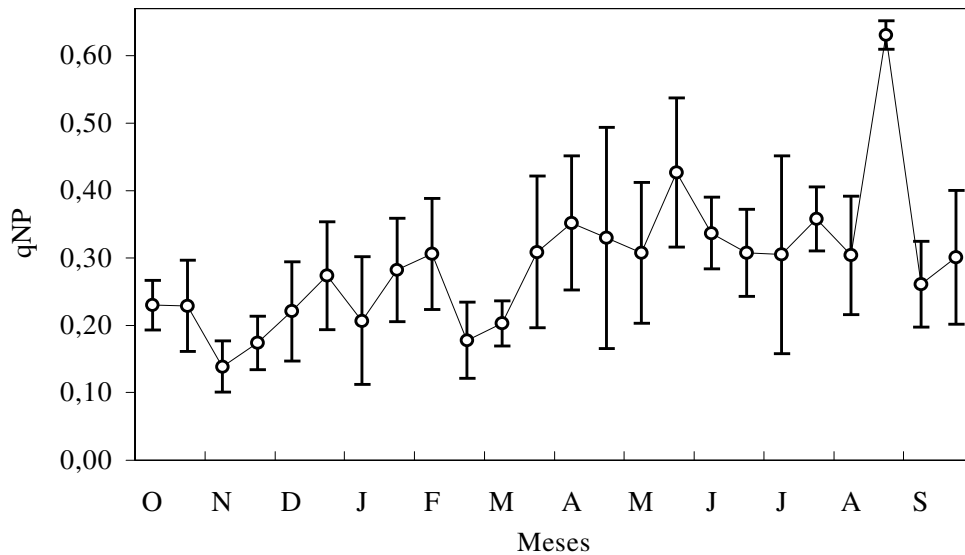


Figura 8 - Coeficientes de extinção fotoquímica (qP) e não-fotoquímica (qNP) de plantas de *C. arabica* L. cv. Catuaí Vermelho cultivadas em campo, de outubro de 1998 a setembro de 1999. Cada ponto corresponde à média de sete repetições e as barras indicam o desvio-padrão da média.

forma de proteger os centros de reação fotossintéticos contra alta excitação, em função de diminuições na atividade do ciclo de Calvin, devido a baixas temperaturas (MARTINDALE e LEEGOOD, 1997; EBRAHIM et al., 1998). Apesar das correlações significativas entre Φ_{FSII} e TTE com crescimento e A , é pouco provável que o transporte de elétrons tenha limitado apreciavelmente a fotossíntese e, por extensão, o crescimento. Tal fato fica evidente quando são considerados os decréscimos proporcionalmente maiores em A que em Φ_{FSII} e TTE. Para reforçar essa sugestão, verifica-se que as variações em qP , uma estimativa da fração de centros de reação do FSII no estado oxidado, foram relativamente pequenas, com valores altos mesmo durante a época fria (Figura 8). Tal resultado pode ser tomado com indicativo de manutenção da capacidade de transporte de elétrons através dos fotossistemas (GENTY et al., 1989). Resultados semelhantes foram observados em plantas de milho por HALDIMANN et al. (1996), em que qP pouco respondeu aos decréscimos na temperatura, mantendo valores altos mesmo a temperaturas muito baixas, o que foi explicado pelo aumento na capacidade de dissipação da energia de excitação via processos não-fotoquímicos.

Em resumo, as variações nos parâmetros de extinção de fluorescência parecem estar associadas, fundamentalmente, à aclimação da maquinaria fotossintética, durante a estação fria, às baixas temperaturas aí ocorrentes, via dissipação da energia de excitação por processos térmicos e, ou, não-radiativos. É pouco provável que a fotoquímica tenha limitado a fotossíntese, em face da amplitude relativamente pequena das flutuações dos parâmetros de fluorescência. Como conseqüência, torna-se difícil estabelecer qualquer relação consistente entre crescimento do cafeeiro e dados de fluorescência.

4. RESUMO E CONCLUSÕES

Nas condições em que foram obtidos os presentes resultados, pôde-se observar que a queda nas taxas de crescimento de *C. arabica* durante a fase ativa, entre janeiro e fevereiro, esteve associada a altas temperaturas, enquanto na fase quiescente as reduções no crescimento estiveram associadas a baixas temperaturas. O crescimento de ramos e as taxas de assimilação líquida do carbono mostraram tendências semelhantes e acompanharam os declínios na temperatura do ar, tendo sido fortemente correlacionados. Ao contrário, as variações nas taxas de evolução do oxigênio fotossintético foram de amplitude relativamente pequena, não mostrando qualquer correlação com o crescimento. A discriminação isotópica do carbono correlacionou-se significativamente com o crescimento de ramos, as taxas de assimilação líquida do carbono e a temperatura do ar, o que sugere que as trocas gasosas podem explicar, em boa extensão, as variações sazonais do crescimento do cafeeiro. As variações nas concentrações de amido foliar não se correlacionaram com o curso do crescimento vegetativo; porém, correlações significativas foram observadas com as temperaturas do ar e as taxas fotossintéticas durante o período frio, sendo provável que o acúmulo de amido nas folhas do cafeeiro durante a época fria seja uma conseqüência da redução nas taxas de crescimento e uma importante causa da inibição da fotossíntese. Os parâmetros de análise da extinção de fluorescência exibiram

variações relativamente pequenas, não evidenciando efeitos de fotoinibição causada por baixas temperaturas. Tais variações pareceram estar associadas, principalmente, com a aclimação da maquinaria fotossintética durante a estação fria. De modo geral, apesar das correlações significativas entre aqueles parâmetros e o crescimento e a fotossíntese, nenhuma relação consistente entre dados de fluorescência e crescimento pôde ser estabelecida.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALÈGRE, C. Climates et caféiers d'Arabie. **Agron. Trop.**, v.14, p.23-58, 1959.
- ALVIM, P.T. Tree growth periodicity in tropical climates. In: ZIMMERMANN, M.H. (Ed.) **Formation of wood in forest trees**. New York: Academic Press, p.479-495, 1964.
- AMARAL, J.A.T. **Crescimento vegetativo estacional do cafeeiro e suas inter-relações com fontes de nitrogênio, fotossíntese e assimilação do nitrogênio**. Viçosa-MG: UFV, 139p. 1991. Tese (Doutorado em Fitotecnia) - Universidade Federal de Viçosa, 1991.
- AZCÓN-B., J. Inhibition of photosynthesis by carbohydrates in wheat leaves. **Plant Physiol.**, v.73, p.681-686, 1983.
- BABANI, F., LICHTENTHALER, H.K. Light-induced and age-dependent development of chloroplast in etiolated barley leaves as visualized by determination of photosynthetic pigments, CO₂ assimilation rates and different kinds of chlorophyll fluorescence ratios. **J. Plant Physiol.**, v.148, p.555-566, 1996.
- BALL, C.M., BUTTERWORTH, J.A., RODEN, J.S., CHRISTIAN, R., EGERTON, J.J.G. Applications of chlorophyll fluorescence to forest ecology. **Aust. J. Plant Physiol.**, v.22, p.311-319, 1994.
- BARROS, R.S., MAESTRI, M., VIEIRA, M., BRAGA, L.J. Determinação da área das folhas do café (*Coffea arabica* L. cv. Bourbon Amarelo). **Rev. Ceres**, v.20, p.44-52, 1973.

- BARROS, R.S., MAESTRI, M. Influência dos fatores climáticos sobre a periodicidade do crescimento vegetativo do café (*Coffea arabica* L.). **Rev. Ceres**, v.21, p.268-279, 1974.
- BARROS, R.S., MOTTA, J.W.S., DA MATTA, F.M., MAESTRI, M. Decline of vegetative growth in *Coffea arabica* L. in relation to leaf temperature, water potential and stomatal conductance. **Field Crops Res.**, v.54, p.65-72, 1997.
- BAUER, H., WIERER, R., HATHEWAY, H., LARCHER, W. Photosynthesis of *Coffea arabica* L. after chilling. **Physiol. Plant.**, v.64, p.449-454, 1985.
- CARELLI, M.L.C., FAHL, J.I., TRIVELIN, P.C.O., QUEIROZ-V., R.B. Carbon isotope discrimination and gas exchange in *Coffea* species grown under different irradiance regimes. **Rev. Bras. Fis. Veg.**, v.11, n.2, p.63-68, 1999.
- CHAUMONT, M., MOROT-G., J.F., FOYER, C.H. Seasonal and diurnal changes in photosynthesis and carbon partitioning in *Vitis vinifera* leaves in vines with and without fruit. **J. Exp. Bot.**, v.45, p.1235-1243, 1994.
- CONDON, A.G., RICHARDS, R.A., FARQUHAR, G.D. Carbon isotope discrimination is positively correlated with grain yield and dry matter production in field-grown wheat. **Crop Sci.**, v.27, p.996-1001, 1987.
- DA MATTA, F.M., MAESTRI, M. Photoinhibition and recovery of photosynthesis in *Coffea arabica* and *C. canephora*. **Photosynthetica**, v.34, p.439-446, 1997.
- DA MATTA, F.M., MAESTRI, M., BARROS, R.S. Photosynthetic performance of two coffee species under drought. **Photosynthetica**, v.34, p.257-264, 1997b.
- DA MATTA, F.M., MAESTRI, M., MOSQUIM, P.R., BARROS, R.S. Photosynthesis in coffee (*Coffea arabica* and *C. canephora*) as affected by winter and summer conditions. **Plant Sci.**, v.128, p.43-50, 1997a.
- DA MATTA, F.M., AMARAL, J.A.T., RENA, A.B. Growth periodicity in trees of *Coffea arabica* L. in relation to nitrogen supply and nitrate reductase activity. **Field Crops Res.**, v.60, p.223-229, 1999.
- EBRAHIM, M.K.H., VOGG, G., OSMAN, M.N.E.H., KOMOR, E. Photosynthetic performance and adaptation of sugarcane at suboptimal temperatures. **J. Plant Physiol.**, v.153, p.587-592, 1998.

- FARQUHAR, G.D., O'LEARY, M.H., BERRY, J.A. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. **Aust. J. Plant Physiol.**, v.9, p.121-137, 1982.
- FARQUHAR, G.D., EHLERINGER, J.R., HUBIK, K.T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. **Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.**, v.40, p.503-537, 1989.
- FOYER, C.H. The basis for source-sink interaction in leaves. **Plant Physiol. Biochem.**, v.25, p.649-657, 1987.
- GENTY, B., BRIANTAIS, J.M., BAKER, N.R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochim. Biophys. Acta**, v.990, p.87-82, 1989.
- GOLDSCHMIDT, E.E., HUBER, S.C. Regulation of photosynthesis by end-product accumulation in leaves of plants storing starch, sucrose and hexose sugars. **Plant Physiol.**, v.99, p.1443-1448, 1992.
- GRUB, A., MÄCHLER, F. Photosynthesis and light activation of ribulose 1,5 biphosphate carboxylase in the presence of starch. **J. Exp. Bot.**, v.41, p.1293-1301, 1990.
- HALDIMANN, P., FRACHEBOUD, Y., STAMP, P. Photosynthetic performance and resistance to inhibition of *Zea mays* L. leaves grown at sub-optimal temperature. **Plant Cell Environ.**, v.19, p.85-92, 1996.
- HIGUCHI, H., HUTSONOMIYA, N., SAKURATANI, T. Effects of temperature on growth, dry matter production and CO₂ assimilation in cherimoya (*Annona cherimolla* Mill.) and sugar apple (*Annona squamosa* L.) seedlings. **Sci. Hort.**, v.73, p.89-97, 1998.
- HUANG, K.L., WONG, S.C., TERASHIMA, I., ZHANG, X., LIN, D.X., OSMOND, C.B. Chilling injury in mature leaves of rice. I. Varietal differences in the effects of chilling on canopy photosynthesis under simulated dry cold dew wind conditions experienced in South-East China. **Aust. J. Plant Physiol.**, v.16, p.312-337, 1989.
- JEFFERIES, R.A., MACKERRON, D.K.L. Carbon isotope discrimination in irrigated and droughted potato (*Solanum tuberosum* L.). **Plant Cell Environ.**, v.20, p.124-130, 1996.

- JOHNSON, D.A., ASAY, K.H., TIESEN, L.L., EHLERINGER, J.R., JEFFERSON, P.G. Carbon isotope discrimination: potential in screening cool-season grasses for water-limited environments. **Crop Sci.**, v.30, p.338-343, 1990.
- KOSLOWSKI, T.T., PALLARDY, S.G. **Physiology of woody plants**. 2.ed. New York: Academic Press, 1997. 411p.
- KUMAR, D. Some aspects of the physiology of *Coffea arabica* L.: a review. **Kenya Coffee**, v.44, p.4-47, 1979.
- LABATE, C.A., LEEGOOD, R.C. Limitation of photosynthesis by changes in temperatures. Factors affecting the response of carbon dioxide assimilation to temperature in barley leaves. **Planta**, v.172, p.519-527, 1988.
- MAESTRI, M., BARROS, R.S. Coffee. In: ALVIM, P.T., KOZLOWSKI, T.T. (Eds.) **Ecophysiology of tropical crops**. New York: Academic Press, p.249-278, 1977.
- MARTINDALE, W., LEEGOOD, R. Acclimation of photosynthesis to low temperature in *Spinacea oleracea* L. I. Effects of acclimation on CO₂ assimilation and carbon partitioning. **J. Exp. Bot.**, v.48, p.1865-1872, 1997.
- MAYNE, W.W. The growth and bearing habits of *Coffea arabica* L. under South India conditions. **Plant. Chron.**, v.39, p.284-286, 1944.
- McCREADY, R.M., GUGGLOZ, J., SILVEIRA, V., OWENS, H.S. Determination of starch and amylose in vegetables: applications to peas. **Anal. Chem.**, v.22, p.1156-1158, 1950.
- MEINZER, F.C., GOLDSTEIN, G., GRANTS, D.A. Carbon isotope discrimination in coffee genotypes grown under limited water supply. **Plant Physiol.**, v.92, p.130-135, 1990.
- MEINZER, F.C., INGAMELLS, J.L., CRISOSTO, C. Carbon isotope discrimination correlates with bean yield of diverse coffee seedling populations. **HortSci.**, v.26, p.1413-1414, 1991.
- MEINZER, F.C., SALIENDRA, N.Z., CRISOSTO, C.H. Carbon isotope discrimination and gas exchange in *Coffea arabica* during adjustment to different soil moisture regimes. **Aust. J. Plant Physiol.**, v.19, p.171-184, 1992.

- MORCUENDE, R., PEREZ, P., MARTÍNEZ-C, R., MARTÍN del MOLINO, I., de la PUENTE, L.S. Long and short-term responses of leaf carbohydrates levels and photosynthesis to decreased sink demand in soybean. **Plant Cell Environ.**, v.19, p.976-982, 1996.
- MOTA, J.W.S., DA MATTA, F.M., BARROS, R.S., MAESTRI, M. Vegetative growth in *Coffea arabica* as affected by irrigation, daylength and fruiting. **Trop. Ecol.**, v.38, p.73-79, 1997.
- PEÑA-V., C.B., PERALES-R., H.R., LAGUNES-E., L.C. Chilling effects on leaf photosynthesis and seed yield of *Phaseolus vulgaris*. **Can. J. Bot.**, v.72, p.1403-1411, 1994.
- REEVES, R.G., VILLANOVA, T. Estudio preliminar acerca del crecimiento periódico de los cafetos. **Café de El Salvador**, v.18, p.1085-1092, 1948.
- RENA, A.B., BARROS, R.S., MAESTRI, M., SÖNDAHL, M.R. Coffee. In: SCHAFFER, B., ANDERSEN, P.C. (Eds.) **Handbook of environmental physiology of fruit crops**. Vol. 2., **Subtropical and tropical crops**. Boca Raton: CRC Press, p.101-122, 1994.
- SAS USER'S GUIDE: STATISTICS. 1993. Version 6.12, 4th ed. SAS Institute Inc., Cary, NC, EUA.
- SYLVAIN, P.G. **El ciclo de crecimiento de *Coffea arabica***. Turrialba: IICA. 1958. 14p. (mimeo.).
- VAN KOOTEN, O., SNEL, J.F.H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. **Photosynth. Res.**, v.25, p.147-150, 1990.
- ZELITCH, I. The close relationship between net photosynthesis and crop yield. **Bio-Sci.**, v.32, p.796-802, 1982.