

## PLASTICIDADE MORFO-ANATÔMICA DE FOLHAS DE *Coffea arabica* L. EM RESPOSTA À IRRADIÂNCIA

Fábio Santos Matos<sup>1</sup>, Diego Martins Carretero<sup>2</sup>, Samuel Martins<sup>3</sup>, Agnaldo Chaves<sup>4</sup>, Paulo C. Cavatte<sup>1</sup>, Fábio M. DaMatta<sup>5</sup>

<sup>1</sup> Doutorando-UFV- [fabio.agronomia@hotmail.com](mailto:fabio.agronomia@hotmail.com).

<sup>2</sup>M.Sc-UFV

<sup>3</sup> Mestrando-UFV

<sup>4</sup> Bolsista de iniciação científica-UFV

<sup>5</sup> Professor adjunto-UFV

**RESUMO:** Examinaram-se parâmetros morfológicos, fisiológicos e bioquímicos, em folhas do cafeeiro submetidas a diferentes níveis de irradiância (folhas que interceptaram, em média, ao longo do dia, 30, 75, 300 e 750  $\mu\text{mol}$  fótons  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , correspondendo aos tratamentos T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub>, T<sub>3</sub> e T<sub>4</sub>, respectivamente). Morfologicamente, a área foliar unitária e, particularmente, a área foliar específica (AFE), aumentaram nas folhas mais sombreadas. Sob baixa irradiância, as folhas do cafeeiro exibiram parênquimas paliádico e lacunoso menos desenvolvidos que nas folhas de sol, e maior abundância de espaços intercelulares, resultando em folhas mais finas e menos densas e, portanto, com maior AFE. Os resultados sugerem que o cafeeiro apresenta algumas características morfo-anatômicas com plasticidade fenotípica adequada para lhe permitir ajustar-se à disponibilidade de luz.

**Palavras-chave:** Café, sombra, irradiância

## MORFO-ANATOMICAL PLASTICITY OF LEAVES OF *Coffea arabica* L. IN RESPONSE TO IRRADIANCE.

**ABSTRACT:** Morphological parameters were examined in coffee leaves from different canopy positions. Four classes of leaves were chosen based on the mean diurnal intercepted photosynthetically active radiation. These classes (treatments) comprised leaves intercepting 30, 75, 300, 750  $\mu\text{mol}$  photons  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , hereafter referred to T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub>, T<sub>3</sub>, and T<sub>4</sub>, respectively. Morphologically, the single leaf area, and particularly the specific leaf area (SLA), increased in leaves under deep shade. Compared to sunlit leaves, shade leaves showed less differentiated palisade and spongy parenchyma with greater abundance of intercellular spaces, leading to thinner and less dense leaves with a higher SLA. Results suggest that coffee leaves display some morpho-anatomical traits with adequate phenotypic plasticity allowing the coffee tree to adjust itself to the light availability.

**Key words:** Coffee, shade, radiation

## INTRODUÇÃO

As características morfológicas e fisiológicas foliares variam com a posição na copa, uma vez que diferentes posições estão associadas a ambientes lumínicos distintos (Hollinger, 1989; Ishida et al., 1999). O desempenho fotossintético das plantas deve ser, pois, maximizado, mediante modificações morfológicas e fisiológicas ao ambiente luminoso (Poorter, 2001), desde o nível subcelular até níveis macroscópicos (Balaguer et al., 2001). Obviamente, não apenas a irradiância interceptada, mas também a temperatura foliar deve variar ao longo do dossel, com possíveis reflexos sobre o comportamento estomático e a fotossíntese. Assim, a capacidade fotossintética varia amplamente em diferentes folhas de uma mesma planta, sendo freqüentemente limitada por restrições difusivas e bioquímicas (Kozlowski & Pallardy, 1997).

O café é originário de florestas tropicais da África, onde é encontrado em estado espontâneo como vegetação de sub-bosque, desenvolvendo-se, portanto, permanentemente sob sombra. A cultura do café expandiu-se e adaptou-se às mais variadas condições ecológicas da faixa tropical e sub-tropical. No Brasil, por exemplo, os cafezais vêm sendo conduzidos quase exclusivamente a pleno sol, enquanto em muitos países da América Central, por exemplo, a espécie é mais freqüentemente cultivada sob sistemas arborizados.

Em café, as irradiâncias de saturação para folhas de sol e sombra são aproximadamente 600 e 300  $\mu\text{mol}$  de (fótons)  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente (Kumar & Tieszen, 1980; Fahl et al., 1994). Irradiâncias superiores àquelas necessárias para saturar a fotossíntese podem causar fotoinibição da fotossíntese.

Apesar de a grande maioria dos trabalhos indicarem que o cafeeiro exhibe folhas com características de sombra, sua fotossíntese pode ser maior a pleno sol que à sombra, desde que a abertura estomática não seja limitante (DaMatta & Rena, 2002). Na maioria dos trabalhos em que se observa maior taxa de fotossíntese líquida (A) à sombra que a pleno

sol, menor condutância estomática ( $g_s$ ) para folhas expostas parece explicar, pelo menos em parte, essas observações (e.g. Kumar & Tieszen, 1980; Paiva et al., 2001; Freitas et al., 2003). Em todo caso, sob condições não-estressantes, o cafeeiro pode exibir outras características indicativas de aclimação/adaptação a altas irradiâncias. Sob alta disponibilidade lumínica, observa-se, comumente, redução da área foliar específica (AFE), aumento da espessura da cutícula, incrementos na densidade estomática, cloroplastos com menos *grana* e menos tilacóides por *granum* (Fahl et al., 1994) e reversão da fotoinibição relativamente rápida (DaMatta & Maestri, 1997), todas características adaptativas à plena irradiância. Em espécies evoluídas em ambientes sombreados, é comum observar-se uma alta plasticidade morfológica da maquinaria fotossintética, em resposta à disponibilidade de luz (Niinemets, 2007). Essa asserção, pelo menos aparentemente, é aplicável ao café, conforme especulado por Araújo et al. (2008) e Chaves et al. (2008). Todavia, nos estudos desses autores, as folhas “de sombra” interceptaram irradiâncias relativamente elevadas (cerca de 35-50% da fração de luz interceptada pelas folhas “de sol”). Portanto, folhas sob sombra intensa, comum no interior da copa do cafeeiro, não têm sido avaliadas e, desse modo, não se tem um quadro claro sobre a real plasticidade fenotípica do cafeeiro à disponibilidade de luz. Pretendeu-se, portanto, avaliar uma gama de variáveis morfológicas em folhas que diferem largamente quanto à interceptação total da irradiância, com o intuito de se avaliar a plasticidade foliar do cafeeiro às variações da disponibilidade de luz.

## MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido em campo, com plantas de café (*Coffea arabica* L. cv Catuaí Vermelho IAC 44), com aproximadamente 13 anos de idade, em Cachoeirinha, Viçosa (20°45'S, 42°15'W, 650 m de altitude), Minas Gerais. As plantas vêm sendo cultivadas a pleno sol, sob espaçamento de 3,0 x 1,0 m, com uma planta por cova. O cafezal foi renovado, por meio de esqueletamento, em setembro de 2006. Inicialmente, em outubro de 2007, foi feita uma classificação de folhas de 30 plantas, com base na radiação fotossinteticamente ativa (RFA) soma diurna interceptada (média de cinco dias com medidas a cada duas horas aproximadamente, começando às 07:00 h e finalizado por volta das 17:00 h). A RFA foi medida com um fotômetro/radiômetro (Li-185, LI-COR, Lincoln, EUA), no mesmo ângulo de inserção das folhas totalmente expandidas. Foram avaliados quatro tratamentos (distribuídos num delineamento inteiramente casualizado), que corresponderam à RFA média ( $\pm$  desvio padrão) interceptada de  $30 \pm 5$   $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $75 \pm 11$   $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $300 \pm 67$   $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e  $750 \pm 179$   $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Esses tratamentos serão doravante designados, respectivamente, como T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub>, T<sub>3</sub> e T<sub>4</sub>. As variáveis foram submetidas à análise de variância segundo delineamento inteiramente casualizado, com seis repetições por tratamento.

Foram calculadas as áreas específica e unitária e densidade de folhas do terceiro ou quarto par a partir do ápice de ramos plagiotrópicos. Folhas foram também coletadas e posteriormente fixadas em FAA<sub>50</sub>, por 48 h (Johansen, 1940) e estocadas em etanol 70%. Desse material, amostras da região mediana foram incluídas em metacrilato (Historesin-Leica), segundo as recomendações do fabricante, procedendo-se ao corte transversal em micrótomo de avanço automático, com 7  $\mu\text{m}$  de espessura, e corados com azul de toluidina (O'Brien et al. 1965). Para a determinação das características anatômicas em seção transversal, as imagens foram digitalizadas e analisadas mediante o software Image Pro-Plus (Version 4.5, Media Cybernetics, Silver Spring, EUA). Foram avaliadas as espessuras: (i) da lâmina foliar; (ii) dos parênquimas paliçádico (PP) e lacunoso (PL); (iii) da epiderme nas faces abaxial e adaxial, além da área dos espaços intercelulares.

Calculou-se o índice de plasticidade (IP) fenotípica associado com os parâmetros bioquímicos, fisiológicos e morfo-anatômicos. Esse índice, que varia de 0 a 1, foi calculado baseado na distância relativa (RD) entre os valores dos tratamentos (RDPI), de acordo com Valladares et al. (2006). Para cálculo do RDPI utilizou-se da seguinte fórmula:

$$\text{RDPI} = \sum (d_{ij} \rightarrow i'j' / (x_{i'j'} + x_{ij})) / n$$

Em que i, j, n referem-se aos tratamentos, repetições e número total de repetições respectivamente.  $d_{ij} \rightarrow i'j'$  é a distância relativa entre os tratamentos com os valores das repetições tomados aos pares com i diferente de i' (dois tratamentos submetidos a diferentes níveis de irradiância) e valor absoluto obtido pela diferença  $x_{i'j'} - x_{ij}$ . Portanto, a distancia relativa,  $rd_{ij} \rightarrow i'j'$  é definida como  $d_{ij} \rightarrow i'j' / (x_{i'j'} + x_{ij})$  para todos os pares de repetições dos tratamentos associados aos diferentes níveis de irradiância.

Os dados de plasticidade fenotípica foram transformados para seguir uma distribuição normal, usando-se, para isso, o teste de Kolmogorov-Smirnov. Diferenças entre as médias dos tratamentos foram analisadas pelo teste de Newman-Keuls, a 5% de probabilidade, enquanto as diferenças no índice de plasticidade fenotípica para as variáveis mensuradas foi analisado utilizando-se do teste de Scott-Knott, também a 5% de probabilidade.

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

As variáveis morfo-anatômicas analisadas são mostradas na Tabela 1. A área foliar unitária foi menor (~21%) nas plantas de T<sub>4</sub> em relação à das plantas dos outros tratamentos, enquanto a AFE se reduziu com o aumento de irradiância, porém sem diferença estatística entre plantas de T<sub>3</sub> e T<sub>4</sub>. Uma resposta inversa foi observada para a densidade foliar, que aumentou, portanto, com o incremento da irradiância interceptada. As espessuras das epidermes

adaxial e abaxial das folhas foram significativamente diferentes, sendo a primeira mais espessa em folhas submetidas às maiores irradiâncias ( $T_4$ ), enquanto a segunda foi mais espessa nas folhas mais sombreadas ( $T_1$ ). A espessura do parênquima paliçádico foi maior nas folhas de  $T_4$  (~78  $\mu\text{m}$ ) em comparação com as de  $T_1$  (~39  $\mu\text{m}$ ), ao passo que as folhas de  $T_2$  e  $T_3$  mostraram valores intermediários. Diferenças na espessura do parênquima paliçádico estiveram associadas com o maior comprimento das células, sem haver aumento do número de camadas (Figura 1). O parênquima lacunoso, que ocupou aproximadamente 2/3 do volume do mesofilo, apresentou espessura similar entre os tratamentos analisados. Portanto, variações na espessura total da lâmina foliar foram, fundamentalmente, decorrentes de variações na espessura do parênquima paliçádico. Ressalte-se, ainda, que a área de espaços de ar foi maior (~19%) nas folhas de  $T_1$  em relação à das folhas dos demais tratamentos. Algumas variáveis mostraram-se altamente plásticas em resposta aos diferentes níveis de irradiância, merecendo destaque a espessura do parênquima paliçádico (~0,20).

A área foliar unitária e, particularmente, a AFE, aumentaram nas folhas mais sombreadas. O incremento da superfície foliar pode ser atribuído tanto ao aumento do número de células, devido ao aumento das divisões celulares, quanto ao maior volume celular (Fahn et al., 1990). Nesse sentido, nas folhas das plantas cultivadas à sombra, a expansão celular pode ter sobrepujado as divisões celulares que acarretam aumento do número de células. Apesar do fato de o número de divisões celulares ser controlado geneticamente (Nadeau & Sack, 2003), o ambiente pode exercer forte pressão e alterar esse padrão; dessa forma, folhas sombreadas, freqüentemente, apresentam incremento do número de divisões celulares, como forma de aumentar a área foliar, conforme descrito para *Populus* sp. (Ceulemans et al., 1995). Em alguns casos, tanto o número de divisões celulares quanto a área média das células podem ser aumentados com a diminuição da intensidade luminosa (Salisbury, 1927; Friend & Pomeroy, 1970; Yano & Terashima, 2001). Sob baixa irradiância, a folha do cafeeiro exibe características típicas de folhas de sombra, com parênquimas paliçádico e lacunoso menos desenvolvidos que em folhas de sol, e com maior abundância de espaços de ar, resultando em folhas mais finas e menos densas e, portanto com maior AFE, i.e., aumento da área por unidade de massa. A espessura do parênquima paliçádico, que variou em aproximadamente 100%, quando se confronta as folhas sob menor e maior nível de irradiância, é uma evidência anatômica de que as folhas do cafeeiro possuem alta plasticidade a diferentes níveis de irradiância. Saliente-se que, em café, o aumento da AFE com o aumento do sombreamento tem sido relatado por outros autores (e.g., Morais et al., 2004; Araújo et al., 2008). Em todo o caso, a maior proporção de parênquima lacunoso nas folhas de sombra concorre para aumentar o espalhamento interno da luz no mesofilo e, pois, aumentando a absorvância foliar (Lambers et al., 1998) e, em última instância, aumentando a eficiência do uso da irradiância.

**Tabela 1.** Características morfo-anatômicas [área foliar unitária, área foliar específica (AFE), densidade foliar, espessura das epidermes adaxial e abaxial, espessuras do parênquima paliçádico (PP), lacunoso (PL) e total da lâmina foliar, razão PP / PL e área de espaços intercelulares no PL] de folhas de *Coffea arabica* L. distribuídas em quatro tratamentos, correspondendo à irradiância média interceptada de 30  $\mu\text{mol}$  fótons  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $T_1$ ), 75  $\mu\text{mol}$  fótons  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $T_2$ ), 300  $\mu\text{mol}$  fótons  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $T_3$ ) e 750  $\mu\text{mol}$  fótons  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $T_4$ ).

Parâmetros	Tratamentos			
	$T_1$	$T_2$	$T_3$	$T_4$
Área foliar unitária ( $\text{cm}^2$ )	56,83 $\pm$ 3,30 <sup>A</sup>	57,15 $\pm$ 5,90 <sup>A</sup>	53,13 $\pm$ 3,93 <sup>A</sup>	44,14 $\pm$ 5,50 <sup>B</sup>
AFE ( $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ )	20,79 $\pm$ 0,77 <sup>A</sup>	16,31 $\pm$ 1,23 <sup>B</sup>	12,90 $\pm$ 0,80 <sup>C</sup>	12,12 $\pm$ 0,48 <sup>C</sup>
Densidade foliar ( $\text{kg m}^{-3}$ )	216,91 $\pm$ 9,85 <sup>B</sup>	250,69 $\pm$ 10,50 <sup>AB</sup>	297,09 $\pm$ 7,15 <sup>A</sup>	299,21 $\pm$ 9,80 <sup>A</sup>
Espessura da epiderme adaxial ( $\mu\text{m}$ )	25,53 $\pm$ 1,19 <sup>B</sup>	27,55 $\pm$ 0,53 <sup>AB</sup>	28,00 $\pm$ 1,27 <sup>AB</sup>	30,11 $\pm$ 0,48 <sup>A</sup>
Espessura da epiderme abaxial ( $\mu\text{m}$ )	25,03 $\pm$ 1,98 <sup>A</sup>	19,06 $\pm$ 0,80 <sup>B</sup>	15,79 $\pm$ 0,75 <sup>B</sup>	15,06 $\pm$ 0,65 <sup>B</sup>
Espessura parênquima paliçádico ( $\mu\text{m}$ )	38,92 $\pm$ 2,62 <sup>C</sup>	54,10 $\pm$ 7,27 <sup>B</sup>	65,16 $\pm$ 2,80 <sup>AB</sup>	78,40 $\pm$ 3,18 <sup>A</sup>
Espessura Parênquima lacunoso ( $\mu\text{m}$ )	135,88 $\pm$ 10,33 <sup>A</sup>	144,04 $\pm$ 5,15 <sup>A</sup>	152,52 $\pm$ 9,13 <sup>A</sup>	154,05 $\pm$ 5,99 <sup>A</sup>
Espessura total ( $\mu\text{m}$ )	224,18 $\pm$ 6,68 <sup>C</sup>	244,57 $\pm$ 4,97 <sup>AB</sup>	261,49 $\pm$ 11,70 <sup>AB</sup>	277,63 $\pm$ 2,33 <sup>A</sup>
PP/PL	0,29 $\pm$ 0,02 <sup>B</sup>	0,37 $\pm$ 0,03 <sup>AB</sup>	0,43 $\pm$ 0,01 <sup>AB</sup>	0,51 $\pm$ 0,03 <sup>A</sup>
Espaços intercelulares no PL ( $\mu\text{m}^2$ )	425,10 $\pm$ 4,50 <sup>A</sup>	359,39 $\pm$ 3,14 <sup>B</sup>	353,64 $\pm$ 6,15 <sup>B</sup>	343,35 $\pm$ 12,62 <sup>B</sup>

Valores representam a média  $\pm$  erro-padrão ( $n=6$ ). Médias seguidas por uma mesma letra dentro de cada linha não diferem entre si, a 5% de probabilidade, pelo teste de Newman-Keuls.

**Tabela 2.** Índice de plasticidade de características morfo-anatômicas: área foliar unitária, área foliar específica (AFE), densidade foliar, superfícies adaxial e abaxial da epiderme, parênquima paliçádico (PP), parênquima lacunoso (PL), espessura total, razão entre parênquima paliçádico e lacunoso e espaços de ar no PL.

Parâmetros	Índice de plasticidade
<b>Morfológicos</b>	
Área foliar unitária	0,12 <sup>B</sup>
AFE	0,15 <sup>B</sup>
Densidade foliar	0,13 <sup>B</sup>
superfície adaxial da epiderme	0,06 <sup>C</sup>
Superfície abaxial da epiderme	0,15 <sup>B</sup>
Parênquima Paliçádico	0,20 <sup>A</sup>
Parênquima lacunoso	0,07 <sup>C</sup>
Espessura total	0,06 <sup>C</sup>
PP:PL	0,17 <sup>B</sup>
Espaços de ar no PL	0,07 <sup>C</sup>
<b>Média dos valores</b>	<b>0,12</b>

## CONCLUSÕES

Os resultados demonstram que o cafeeiro apresenta algumas características morfo-anatômicas com plasticidade fenotípica adequada para lhe permitir ajustar-se à disponibilidade de luz.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Araujo, W. L.; Dias, P. C.; Moraes, G. A. B. K.; Celin, E. F.; Cunha, R. L.; Barros, R. S.; DaMatta, F. M. (2008) Limitations to photosynthesis in coffee leaves from different canopy positions. *Plant Physiology and Biochemistry* (doi: 10.1016/j.plaphy.2008.05.005).
- Balaguer, L.; Martínez-Ferri, E.; Valladares, F.; Pérez-Corona, M. E.; Baquedano, F. J.; Castillo, F. J.; Manrique, E. (2001) Population divergence in the plasticity of the response of *Quercus coccifera* to the light environment. *Functional Ecology* **15**: 124-135.
- Chaves, A. R. M.; Ten-Caten, A.; Pinheiro, H. A.; Ribeiro, A.; DaMatta, F. M. (2008) Seasonal changes in leaf photoprotective mechanisms of leaves from shaded and unshaded field-grown coffee (*Coffea arabica* L.) trees. *Trees: Structure and Function* **22**: 351-361.
- Ceulemans, R.; Praet, L. V.; Jiang, X. N. (1995) Effects of CO<sub>2</sub> enrichment, leaf position and clone on stomatal index and epidermal cell density in poplar (*Populus*). *New Phytologist* **131**: 99-107.
- DaMatta, F. M.; Maestri, M. (1997) Photoinhibition and recovery of photosynthesis in *Coffea arabica* and *C. canephora*. *Photosynthetica* **34**: 439-446.
- DaMatta, F. M.; Rena, A. B. (2002) Ecofisiologia de cafezais sombreados e a pleno sol. In Zambolim, L. ed, O estado da arte de tecnologias na produção de café. UFV, Viçosa, pp. 93-135.
- 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.
- Fahn, A. (1990) *Plant Anatomy*. 2nd edition. Butterworth Heinemann, Oxford, USA, 588p.

- Freitas, R. B.; Oliveira, L. E. M.; Delú-Filho, N.; Soares, A. M.** (2003) Influência de diferentes níveis de sombreamento no comportamento fisiológico de cultivares de café (*Coffea arabica* L.). *Ciência e Agrotecnologia* **27**: 804-810.
- Friend, D. J.; Pomeroy, M. E.** (1970) Changes in cell size and number associated with the effects of light intensity and temperature on the leaf morphology of wheat. *Canadian Journal of Botany* **48**: 85-90.
- Hollinger, D. Y.** (1989) Canopy organization and foliage photosynthetic capacity in a broadleaved evergreen montane forest. *Functional Ecology* **3**: 52-62.
- Ishida, A.; Nakano, T.; Matsumoto, Y.; Sakoda, M.; Ang, L. H.** (1999) Diurnal changes in leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence in tropical tree species with contrasting light requirements. *Ecological Research* **14**: 77-88.
- Johansen, D. A.** (1940) *Plant Microtechnique*. McGraw-Hill Book Co Inc, New York, USA, 423p.
- Kozłowski, T. T.; Pallardy, S. G.** (1997) *Physiology of Woody Plants*. Academic Press, San Diego, USA, 411p.
- Kumar, D.; Tieszen, L. L.** (1980) Photosynthesis in *Coffea arabica*. L. Effects of light and temperature. *Experimental Agriculture* **16**: 13-19.
- Lambers, H.; Chapin III, F. S.; Pons, T. L.** (1998) *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, New York, USA, 539p.
- Morais, H.; Medri, M. E.; Marur, C. J.; Caramori, P. H.; Ribeiro, A. M. D.; Gomes, J. C.** (2004) Modifications on leaf anatomy of *Coffea arabica* caused by shade of pigeonpea (*Cajanus cajan*). *Brazilian Archives of Biology and Technology* **47**: 863-871.
- Nadeau, J. A.; Sack, F. D.** (2003) Control of stomata distribution on the *Arabidopsis* leaf surface. *Science* **296**: 1697-1700.
- Niinemets, U.** (2007) Photosynthesis and resource distribution through plant canopies. *Plant, Cell and Environment* **30**: 1052-1071.
- O'Brien, T. P.; Feder, N.; McCully, M. E.** (1965) Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue. *Protoplasma* **59**: 368-373.
- Paiva, L. C.; Guimarães, R. J.; Souza, C. S.** (2001) Aspectos fisiológicos de mudas de cafeeiro (*Coffea arabica*) formadas a pleno sol. In *Simpósio de Pesquisa de Cafés do Brasil, II, 2001, Vitória. Resumos...* Embrapa Café, Brasília, pp.11.
- Poorter, L.** (2001) Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. *Functional Ecology* **15**: 113-123.
- Valladares, F.; Sanchez-Gomez, D.; Zavala, M. A.** (2006) Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology* **94**: 1103-1116.