

FOTOSSÍNTESE E METABOLISMO DO CARBONO EM FOLHAS DE *Coffea arabica* L. EM DIFERENTES RAZÕES ÁREA FOLIAR/Nº DE FRUTOS

Agnaldo Rodrigues de Melo Chaves¹, Fábio Murilo DaMatta², Samuel Cordeiro Vitor Martins³, Ricardo Wolfgramm⁴, Werner Camargos Antunes⁵, Paulo Roberto Cecon⁶, Raimundo Santos Barros⁷

¹ Pesquisador, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, Viçosa-MG, agnaldoufv@yahoo.com.br

² Professor, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, Viçosa-MG, fdamatta@ufv.br.

³ Estudante de Agronomia, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa-MG, samuelmartins25@yahoo.com.br

⁴ Mestrando Fisiologia Vegetal, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa-MG, ricardo_wolfgramm@yahoo.com.br

⁵ Doutorando Fisiologia Vegetal, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, Viçosa-MG, wcantunes@yahoo.com

⁶ Professor, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, Viçosa-MG, cecon@dpi.ufv.br

⁷ Professor, Ph. D., Universidade Federal de Viçosa, Viçosa-MG, rsbarros@ufv.br

RESUMO: Neste trabalho, foram investigadas alterações nas trocas gasosas e no metabolismo de carboidratos em folhas de ramos de plantas de café cultivadas em renques orientados na posição norte-sul, sob condições de campo, ao longo de dois anos. Foram realizadas avaliações em ramos em três classes de razão área foliar/número de frutos (RAF) [0 a 6 (R1); 6,1 a 14 (R2); >14 cm² fruto⁻¹ (R3)], em 2006-2007, e RAF >20 cm² fruto⁻¹, em 2007-2008, nas posições leste inferior (LI), leste superior (LS), oeste inferior (OI) e oeste superior (OS) da copa. As avaliações de trocas gasosas e metabolismo do carbono foram realizadas em março de 2007 e em março de 2008. Em 2007, a taxa fotossintética e a condutância estomática não variaram muito entre os tratamentos analisados, entretanto apresentaram queda ao longo do dia. Em contrapartida, em 2008 a taxa fotossintética e a condutância estomática decresceram apenas às 16:00 h, em todos os tratamentos avaliados. Nenhuma alteração substancial nas atividades de enzimas-chave associadas ao metabolismo do carbono e na concentração de carboidratos foi verificada entre os tratamentos analisados, nos dois anos. Registra-se, ainda, que a manutenção das trocas gasosas, ao longo do dia, pode estar muito mais associada a baixas demandas evaporativas da atmosfera do que propriamente com retroinibição da fotossíntese. Nesse sentido, os estômatos parecem responder fortemente ao aumento do déficit de pressão de vapor; porém, ritmos endógenos também podem estar associados ao fechamento estomático, especialmente no fim da tarde.

Palavras-chaves: trocas gasosas, posições na copa, fotoinibição

PHOTOSYNTHESIS AND CARBON METABOLISM IN LEAVES OF *Coffea arabica* L. IN RESPONSE TO VARYING LEAF-TO-FRUIT RATIO

ABSTRACT: In this work, changes in gas exchange and carbohydrate metabolism were investigated in leaves of coffee trees grown (north-south orientation) under field conditions along two years. Samplings and measurements were conducted using outer leaves from the upper and lower strata from east- and west-faced sides of a coffee hedgerow in branches of three classes of leaf-to-fruit ratio (0 to 6; 6.1 to 14; > 14 cm² fruit⁻¹) in 2006-2007 and leaf-to-fruit ratio > 20 cm² fruit⁻¹ in 2007-2008. Evaluations of gas exchange and carbon metabolism were accomplished in March 2007 and March 2008. In 2007, photosynthetic rates and stomatal conductance were similar among the treatments; although both decrease along the day. In contrast, photosynthetic rates and stomatal conductance in 2008 decrease only at the end of the day. Substantial alteration in activities of key enzymes associated with carbon metabolism were not found. Maintenance of gas exchange along the day could be largely associated with lower atmospheric demand rather than with feedback inhibition of photosynthesis. In this regard, stomata to be seemed strongly responsive to increasing evaporative demand; however, endogenous rhythms might also be associated with stomatal closure, especially at the end of the afternoon.

Key words: gas exchange, canopy positions, photoinhibition

INTRODUÇÃO

A capacidade fotossintética varia amplamente em diferentes folhas de uma mesma planta, sendo frequentemente limitada por restrições difusivas (estomáticas e mesofílicas) e bioquímicas à maquinaria fotossintética (Kozłowski & Pallardy, 1997). Restrições bioquímicas à fotossíntese, especialmente ao longo do dia, têm sido atribuídas à retroinibição associada ao acúmulo de carboidratos (Stitt, 1994). A regulação da fotossíntese por meio desse processo pode ocorrer, principalmente, via diversas rotas de síntese de produtos finais nas plantas, sendo as rotas da biossíntese da sacarose, do amido e dos aminoácidos as principais (Paul & Pellny, 2003). Usualmente, a relação entre a taxa de assimilação líquida do carbono (A) e o acúmulo de carboidratos é avaliada, valendo-se de experimentos em que a razão fonte:dreno é manipulada. Quando a atividade do dreno decresce, o acúmulo de produtos finais nas folhas-fonte é considerado como a principal causa para o decréscimo em A (Stitt, 1991; Stitt & Krapp, 1999; Paul & Pellny, 2003.).

O cafeeiro apresenta baixas taxas fotossintéticas (Araújo *et al.*, 2008; Chaves *et al.*, 2008; DaMatta *et al.*, 2008a). As taxas máximas registradas situam-se na faixa de 7 a 12 μmol m⁻² s⁻¹, porém, mais frequentemente, esses valores concentram-se em torno de 4-5 μmol m⁻² s⁻¹ (cf. DaMatta *et al.*, 2007). A pleno sol, há considerável flutuação

diurna de A , cujas taxas tendem a ser máximas no início da manhã, podendo alcançar valores negligenciáveis à tarde. Com efeito, em vários estudos conduzidos em Viçosa (Araújo *et al.*, 2008; Chaves *et al.*, 2008; DaMatta *et al.*, 2008a), os decréscimos em A , à tarde, foram fundamentalmente governados por limitações difusivas à fotossíntese.

Em experimentos com café, nos quais a razão fonte:dreno é manipulada, via desfolha, anelamento e/ou desfrutificação, taxas de fotossíntese relativamente maiores têm sido observadas com a redução da razão fonte:dreno (Cannell, 1971; Vaast *et al.*, 2005; Franck *et al.*, 2006; DaMatta *et al.*, 2008a). A explicação clássica para esses resultados é frequentemente centrada na regulação metabólica associada ao acúmulo de produtos finais (Vaast *et al.*, 2005; Franck *et al.*, 2006). Entretanto, recentemente, DaMatta *et al.* (2008a) evidenciaram que o aumento em A com redução da razão fonte:dreno (comparação de ramos sem frutos com ramos frutificados, mas com redução da área foliar à metade) foi largamente dissociado de retroinibição da fotossíntese, uma vez que não houve acúmulo de carboidratos e tampouco alterações nas atividades de enzimas-chave associadas ao metabolismo do carbono; por outro lado, as flutuações em A foram grandemente explicadas pelas variações em g_s . DaMatta *et al.* (2008a) propuseram que o mecanismo pelo qual uma alta carga de frutos induziria aumentos na condutância estomática (g_s) deveria estar relacionado com algum sinal, até o presente não identificado, associado com a força do dreno *per se*. Resta demonstrar se o mesmo padrão de resposta seria observado entre ramos de diferentes posições da copa, com diferentes razões área foliar:fruto, em plantas em condições naturais, i.e., sem manipulação da área foliar ou da carga de frutos. Dessa forma, procurou-se, neste trabalho, avaliar o efeito de diferentes razões área foliar:frutos sobre a fotossíntese, o acúmulo de carboidratos e o metabolismo do carbono em folhas de diferentes posições da copa do cafeeiro ao longo de dois anos.

MATERIAL E MÉTODOS

Plantas de café (*Coffea arabica* L. cv. Catuaí Vermelho – IAC 99), com sete anos de idade, sob espaçamento 2x1 m, vêm sendo cultivadas em renques orientados no sentido norte-sul, sob condições de campo, no município de Coimbra (altitude de 720 metros, 20°51'24" S, 42°48'10" W), no estado de Minas Gerais. Práticas agronômicas usuais recomendadas para a cultura, tem sido observadas e realizadas.

Em 2006-2007, com base na uniformidade e no vigor, foram selecionadas 30 plantas, identificando-se 24 ramos nas posições leste superior (LS), leste inferior (LI), oeste superior (OS) e oeste inferior (OI) do dossel, perfazendo, seis ramos em cada posição por planta, em que foram avaliados o número de frutos e a área foliar em todos os ramos selecionados. Para determinação da área foliar, foram medidas a largura máxima e o comprimento de cada folha e utilizadas as equações descritas em Antunes *et al.* (2008). Com essas informações, foram identificados ramos que apresentavam três diferentes classes de razão área foliar/número de frutos (RAF) [0 a 6 (R1); 6,1 a 14 (R2); >14 cm² fruto⁻¹ (R3)], nas quatro posições avaliadas. Foram utilizados, efetivamente, 72 para a realização das avaliações fisiológicas (carboidratos e atividade das enzimas), em março de 2007 (fase de granação dos frutos), sendo realizadas em folhas do terceiro par a partir do ápice de ramos plagiotrópicos.

Nas mesmas 30 plantas selecionadas em 2006-2007, foram identificados mais 720 ramos em 2007-2008, medindo-se a área foliar e o número de frutos em cada um dos ramos, como descrito acima. Contudo, em 2007-2008, não foi possível classificar ramos com as três RAF's, como no período anterior, devido à baixa carga de frutos. Com isso, apenas pôde-se comparar os ramos com alta RAF (>20 cm² fruto⁻¹) nas duas faces (leste e oeste) e nos dois estratos (superior e inferior) das plantas. Apenas 24 ramos foram utilizados nas avaliações fisiológicas (carboidratos e atividades das enzimas) em março de 2008 (fase de granação dos frutos). As avaliações foram realizadas conforme descritas em 2006-2007.

A radiação fotossinteticamente ativa interceptada (Q_A) pela folha foi medida por um fotômetro/radiômetro (Li-185, Li-Cor, Nebraska, EUA). Além disso, o déficit de pressão de vapor entre o interior e o exterior da folha (δ_e), a taxa de assimilação líquida de carbono (A), a condutância estomática (g_s) e a razão entre a concentração interna e ambiente de CO₂ (C_i/C_a) foram medidas em sistema aberto, sob luz e concentração de CO₂ ambientes, com o analisador de gases a infravermelho portátil (modelo Li-6400, Li-Cor, Nebraska, EUA).

Foram determinadas as concentrações de glicose, frutose, sacarose e amido (Praxedes *et al.*, 2006) em folhas em cada tratamento.

Os dados foram submetidos à análise de variância e as médias foram comparadas pelo teste de Newman-Keuls, a 5% de significância, utilizando-se do Sistema de Análises Estatísticas e Genéticas da UFV (Saeg-UFV 9.1, 2007).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

As trocas gasosas, a concentração de carboidratos e a atividade de algumas enzimas-chave do metabolismo do carbono foram analisadas em duas situações distintas: em março de 2007, em dias ensolarados com altas temperaturas e alto δ_e (Fig. 1) e, de modo oposto, em março de 2008, com dias nublados, temperaturas mais amenas e baixo δ_e (Fig. 3A). Decréscimos em A e g_s , ao longo do dia, principalmente em dias ensolarados, podem estar relacionados a muitos fatores, tais como: excesso de irradiância, o qual pode causar fotoinibição da fotossíntese (DaMatta, 2004); alta temperatura foliar e aumentos em δ_e , acarretando reduções em g_s e limitando o fluxo de CO₂ para a câmara subestomática (Ronquim *et al.*, 2006). Com efeito, como um todo, em 2007, observaram-se baixas taxas fotossintéticas (Fig. 2), mesmo no início da manhã, fato associado à baixa g_s (Fig. 2) e baixa razão entre a concentração interna e ambiente de CO₂ (C_i/C_a) (dados não mostrados) evidenciando forte limitação estomática à fotossíntese. Estes resultados

são similares aos observados por Dias (2006), Araújo *et al.* (2008), Chaves *et al.* (2008) e DaMatta *et al.* (2008a), que avaliaram as trocas gasosas de café arábica em dias claros, nas condições de Viçosa, Minas Gerais. É importante ressaltar que, nesses estudos, não houve qualquer evidência de fotoinibição da fotossíntese. Salienta-se que é fato bem estabelecido que o estômato do cafeeiro arábica exibe alta sensibilidade estomática à demanda evaporativa da atmosfera (Fanjul *et al.*, 1985; Barros *et al.*, 1997; Ronquim *et al.*, 2006; Chaves *et al.*, 2008; DaMatta *et al.*, 2008a), o que impõe forte restrição às trocas gasosas na espécie. Por outro lado, em 2008 (Fig. 3B), observaram-se taxas de fotossíntese relativamente elevadas, mesmo até por volta das 13:00 h, desde que a irradiância não fosse excessivamente baixa (*e.g.*, face leste inferior à tarde), fato associado a alta g_s (Fig. 3C) e, como decorrência, a razão C_i/C_a (dados não mostrados), foi substancialmente maior em 2008 que em 2007, evidenciando, de modo geral, baixas limitações estomáticas à fotossíntese. Em todo o caso, mesmo em 2008, as taxas máximas de A observadas ($\sim 9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) foram muito inferiores à capacidade fotossintética potencial do cafeeiro ($30\text{-}40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; DaMatta *et al.*, 2007), o que tem sido explicado por uma baixa condutância mesofílica dessa espécie (Araújo *et al.*, 2008).

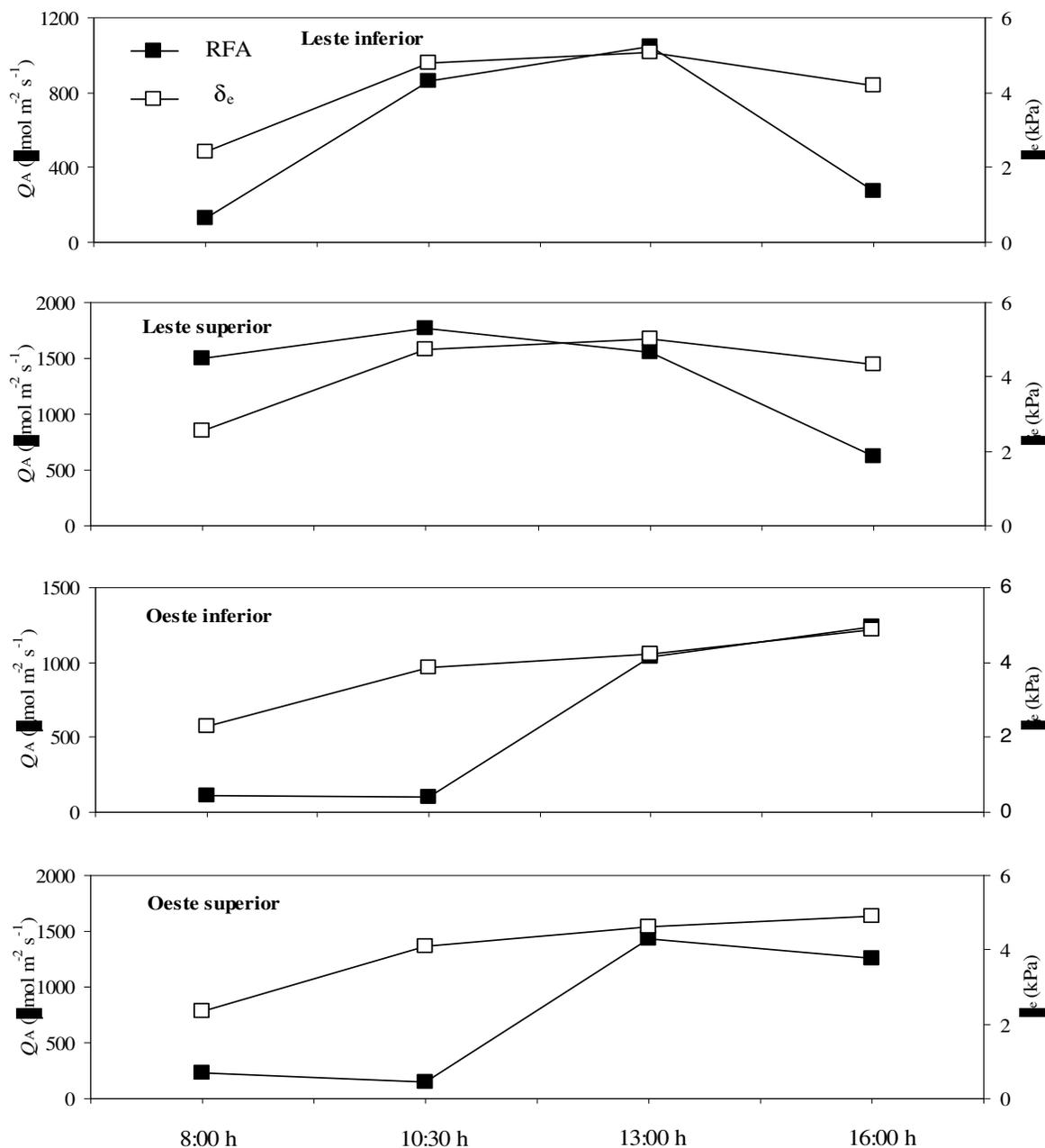


Fig. 1. Curso diário da radiação fotossinteticamente ativa interceptada (Q_A = símbolos cheios) e do déficit de pressão de vapor entre a folha e a atmosfera (δ_e = símbolos vazios), nas posições leste inferior, leste superior, oeste inferior e oeste superior de plantas de café cultivadas em campo, obtidos em março de 2007. Foram avaliados ramos com razão área

foliar/número de frutos (RAF) de 0 a 6 $\text{cm}^2 \text{fruto}^{-1}$, de 6,1 a 14 $\text{cm}^2 \text{fruto}^{-1}$ e $>14 \text{cm}^2 \text{fruto}^{-1}$. Cada ponto representa a média das três RAF's em cada posição ($n=18$).

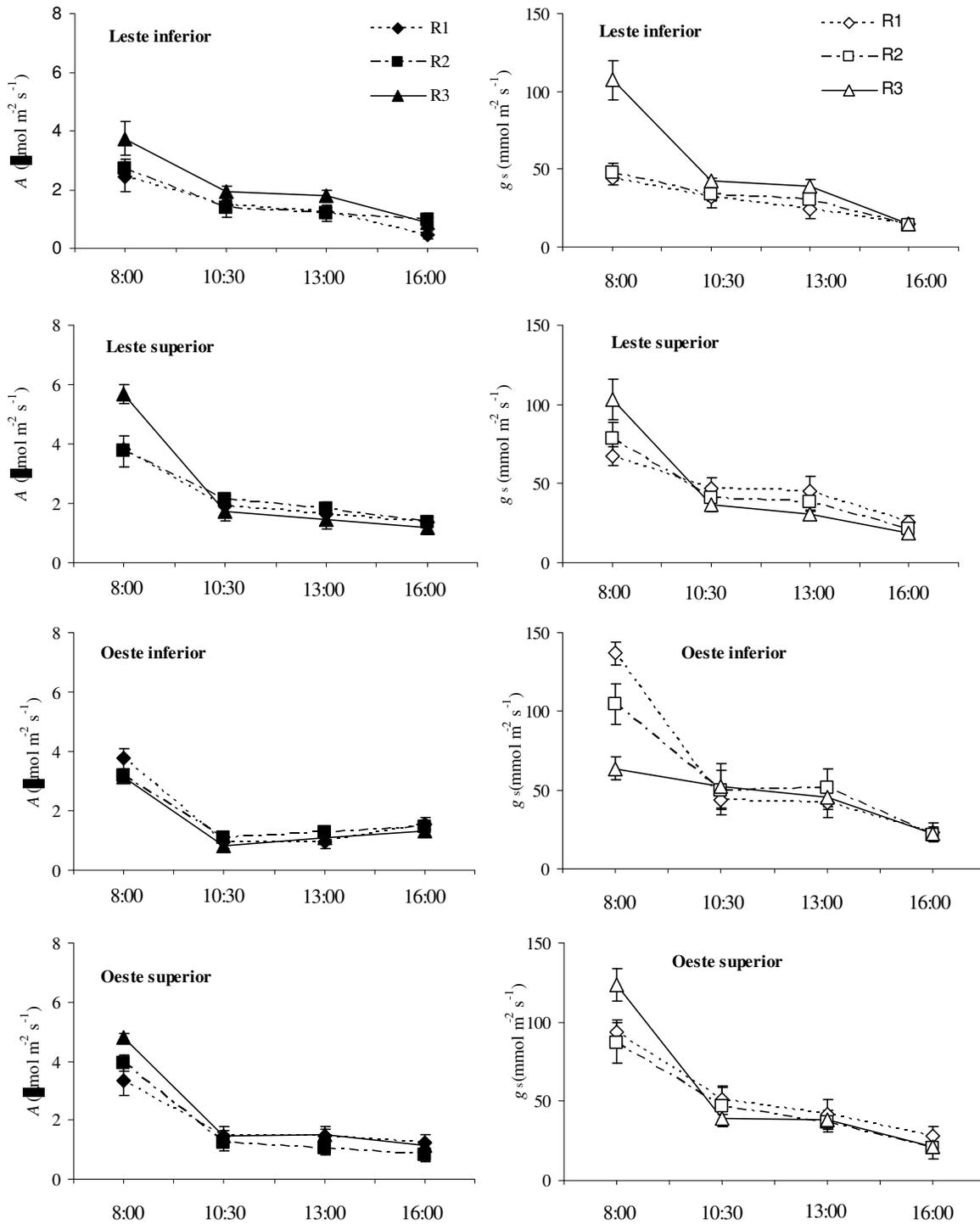


Fig. 2. Curso diário da taxa de assimilação líquida de carbono (A) [símbolos cheios] e da condutância estomática (g_s) [símbolos vazios] nas posições leste inferior, leste superior, oeste inferior e oeste superior de plantas de café cultivadas em campo, obtido em março de 2007. Foram avaliados ramos com razão área foliar/número de frutos (RAF) de 0 a 6 $\text{cm}^2 \text{fruto}^{-1}$ (R1 = losango), de 6,1 a 14 $\text{cm}^2 \text{fruto}^{-1}$ (R2 = quadrado) e $>14 \text{cm}^2 \text{fruto}^{-1}$ (R3 = triângulo). Cada ponto representa a média \pm erro padrão ($n=6$). Quando não visível, a barra de erro-padrão é menor que o símbolo.

Avaliando-se os dados nas Fig. 3B e 3C, percebe-se uma queda expressiva tanto em A como em g_s às 16:00 h, respectivamente. É pouco provável que esta queda esteja associada à fotoinibição da fotossíntese, uma vez que as medições foram feitas em dias nublados e a irradiância, às 16:00 h, foi inferior a $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Também é pouco provável que a queda citada seja função de variações em δ_e , haja vista que as flutuações diurnas desse parâmetro, em 2008, foram pequenas; inclusive, na posição oeste (inferior e superior); δ_e às 16:00 h foi menor que às 13:00 h, horário em que A atingiu seu máximo. Em todo o caso, é presumível que as baixas taxas de A , às 16:00 h, tenham sido resultantes fundamentalmente de baixa g_s , que, por seu turno, não foi reflexo, provavelmente, de fotoinibição nem de variações em δ_e . Portanto, ritmos endógenos em g_s , até o presente não estudados em café, podem estar associados ao decréscimo da abertura estomática no cafeeiro, particularmente no fim da tarde, ainda que a demanda evaporativa da atmosfera seja relativamente baixa.

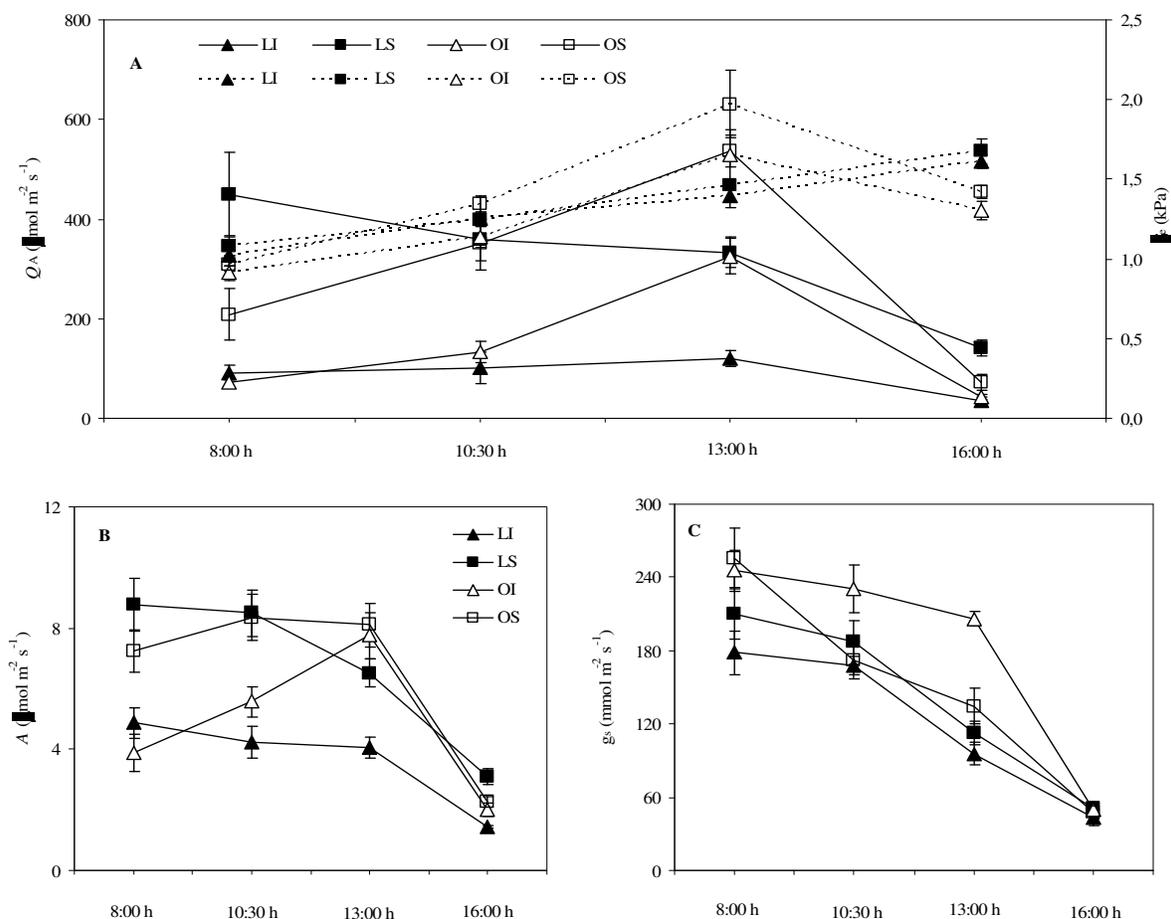


Fig. 3. Curso diário da radiação fotossinteticamente ativa interceptada ($Q_A =$ linhas cheias) e do déficit de pressão de vapor entre a folha e a atmosfera ($\delta_e =$ linhas pontilhadas) [A], da taxa de assimilação líquida de carbono (A) [B] e da condutância estomática (g_s) [C], nas posições leste inferior (triângulo cheio), leste superior (quadrado cheio), oeste inferior (triângulo vazio) e oeste superior (quadrado vazio), de plantas de café cultivadas em campo, obtido em março de 2008. Foram avaliados ramos com razão área foliar/número de frutos (RAF) $>20 \text{ cm}^2 \text{ fruto}^{-1}$ nas faces leste e oeste e nos estratos superior e inferior do dossel. Cada ponto representa a média \pm erro padrão ($n = 6$). Quando não visível, a barra de erro-padrão é menor que o símbolo.

O padrão diurno das trocas gasosas aqui apresentado é similar ao observado por Ronquim *et al.* (2006), que avaliaram, no estado de São Paulo, as trocas gasosas de café arábica em dias nublados e em dias ensolarados. Esses autores postularam que o cafeeiro, por ser uma espécie originalmente de sombra, teria as suas trocas gasosas maximizadas sob condições de sombreamento ou em dias nublados. Entretanto, é necessário enfatizar que as trocas gasosas, medidas tanto no experimento de Ronquim *et al.* (2006) como neste experimento, o foram em folhas próximas ao ápice dos ramos plagiotrópicos, portanto, mais expostas à alta irradiância. Em função do intenso auto-sombreamento na copa do cafeeiro, especialmente em espaçamentos mais adensados, é muito provável que as folhas mais internas na copa, apesar de se situarem num ambiente propício à manutenção de altas taxas de trocas gasosas, teriam a sua fotossíntese limitada pela baixa disponibilidade de luz (DaMatta, 2004; DaMatta *et al.*, 2007, 2008b). Nesse contexto, é

pouco provável, pelo menos em regiões ótimas ou sub-ótimas à cafeicultura, que o sombreamento resultaria em benefícios apreciáveis à produção do cafeeiro (DaMatta, 2004; DaMatta *et al.*, 2007, 2008b).

Em 2007, a concentração de hexoses, sacarose e amido não apresentaram alterações entre os tratamentos avaliados, enquanto em 2008, a concentração de hexoses, sacarose e amido não apresentaram padrão consistente de variação ao compararem-se cada estrato entre as duas faces avaliadas (dados não mostrados). Não foi observado um padrão claro na atividade das enzimas sintase da sacarose-fosfato, pirofosforilase da ADP-glicose, invertase ácida e sintase da sacarose entre os tratamentos analisados em 2007, enquanto em 2008, a atividade das enzimas analisadas foram maiores em LS em comparação a LI, mas sem variar estatisticamente entre OS e OI (Dados não mostrados).

CONCLUSÃO

Em suma, a queda em A e g_s , ao longo do dia, em 2007, esteve provavelmente mais associada a altos valores de δ_c e temperaturas ambiente e foliar do que por uma possível ocorrência de fotoinibição ou retroinibição da fotossíntese; de modo inverso, em 2008, a manutenção das trocas gasosas, em grande parte do dia, pôde estar ligada a uma menor demanda evaporativa da atmosfera. De modo geral, em função da provável perda de autonomia dos ramos, em situações de alta demanda por assimilados pelos frutos, não se verificaram alterações na magnitude das trocas gasosas, em resposta às diferentes RAF's, fato acompanhado por similaridade nas concentrações de carboidratos e nas atividades de algumas enzimas-chave do metabolismo do carbono.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Antunes, W.C.; Pompelli, M.F.; Carretero, D.M.; DaMatta, F.M. Allometric models for non-destructive leaf area estimation in coffee (*Coffea arabica* and *C. canephora*). **Annals of Applied Biology**, v.153, p.33-40, 2008.
- Araújo, W.L.; Dias, P.C.; Moraes, G.A.B.K.; Celin, E.F.; Cunha, R.L.; Barros, R.S.; DaMatta, F.M. Limitations to photosynthesis in coffee leaves from different canopy positions. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.46, p.884-890, 2008.
- Barros, R.S.; Mota, J.W.S.; DaMatta, F.M.; Maestri, M. Decline of vegetative growth in *Coffea arabica* L. in relation to leaf temperature, water potential and stomatal conductance. **Field Crops Research**, v.54, p.65-72, 1997.
- Cannell, M.G.R. Effects of fruiting, defoliation and ring-barking on the accumulation of dry matter in branches of *Coffea arabica* L. in Kenya. **Experimental Agriculture**, v.7, p.63-74, 1971.
- Chaves, A.R.M.; Ten Caten, A.; Pinheiro, H.A.; Ribeiro, A.; DaMatta, F.M. Seasonal changes in photoprotective mechanisms of leaves from shaded and unshaded field-grown coffee (*Coffea arabica* L.) trees. **Trees**, v.22, p.351-361, 2008.
- DaMatta, F.M. Ecophysiological constraints on the production of shaded and unshaded coffee trees: a review. **Field Crops Research**, v.86, p.99-114, 2004.
- DaMatta, F.M.; Ronchi, C.P.; Maestri, M.; Barros, R.S. Ecophysiology of coffee growth and production. **Brazilian Journal of Plant Physiology** v.19, p.485-510, 2007.
- DaMatta, F.M.; Cunha, R.L.; Antunes, W.C.; Martins, S.C.V.; Araújo, W.L.; Fernie, A.; Moraes, G.A.B.K. In field-grown coffee trees source-sink manipulation alters photosynthetic rates, independently of carbon metabolism, via alterations in stomatal function. **New Phytologist**, v.178, p.348-357, 2008a.
- DaMatta, F.M.; Carvalho, C.H.S.; Rena, A.B. Aspectos fisiológicos do crescimento e da produção do cafeeiro. In: Carvalho, C.H.S. (Ed), **Cultivares de café: origem, características e recomendações**. Embrapa Café, Brasília, p57-66, 2008b.
- Dias, P.C. **Variação espacial da fotossíntese e de mecanismos de fotoproteção no cafeeiro (*Coffea arabica* L.)**. Viçosa, UFV, Tese (MS), 49p, 2006.
- Fanjul, L.; Arreola-R, R.; Mendez-C, M.P. Stomatal responses to environmental variables in shade and sun grown coffee plants in Mexico. **Experimental Agriculture** v.21, p.249-258, 1985.
- Franck, N.; Vaast, P.; Génard, M.; Dauzat, J. Soluble sugars mediate sink feedback down-regulation of leaf photosynthesis in field-grown *Coffea arabica*. **Tree Physiology** v.26, p.517-525, 2006.
- Kozlowski, T.T.; Pallardy, S.G. **Physiology of Woody Plants**. San Diego: Academic Press, 411p, 1997.
- Paul, M.J.; Pellny, T.K. Carbon metabolite feedback regulation of leaf photosynthesis and development. **Journal of Experimental Botany** v.54, p.539-547, 2003.
- Praxedes, S.C.; DaMatta, F.M.; Loureiro, M.E.; Ferrão, M.A.G.; Cordeiro, A.T. Effects of long-term soil drought on photosynthesis and carbohydrate metabolism in mature robusta coffee (*Coffea canephora* Pierre var *kouillou*) leaves. **Environmental and Experimental Botany** v.56, p.263-273, 2006.
- Ronquim, J.C.; Prado, C.H.B.A.; Novaes, P.; Fahl, J.I.; Ronquim, C.C. Carbon gain in *Coffea arabica* during clear and cloudy days in the wet season. **Experimental Agriculture** v.42, p.147-164, 2006.
- SAEG- **Sistema para Análises Estatísticas**. 2007. *Version 9.1*. Viçosa, Brasil.
- Stitt, M. Rising CO₂ levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. **Plant, Cell and Environment** v.14, p.741-762, 1991.
- Stitt, M. Manipulation of carbohydrate partitioning. **Current Opinion in Biotechnology** v.5, p.137-143, 1994.

Stitt, M.; Krapp, A. The interaction between elevated carbon dioxide and nitrogen nutrition: the physiological and molecular background. **Plant, Cell & Environment** v.22, p.583-621, 1999.

Vaast, P.; Angrand, J.; Franck, N.; Dauzat, J.; Génard, M. Fruit load and branch ring-barking affect carbon allocation and photosynthesis of leaf and fruit of *Coffea arabica* in the field. **Tree Physiology** v.25, p.753-760, 2005.