

ANÁLISE DE CRESCIMENTO EM *Coffea arabica* SOB DIFERENTES INTENSIDADES DE LUZ E DISPONIBILIDADE HÍDRICA – CNPq¹

Josimar Vieira dos Reis²; Paulo César Cavatte³; Lucas Felisberto Pereira²; Lilian Maria Vincis Pereira Sanglard⁴; Eduardo Ferreira Medina⁵; Fábio Murilo DaMatta⁶

¹ Trabalho financiado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq

² Graduando em Agronomia da Universidade Federal de Viçosa - UFV

³ Doutorando em Fisiologia Vegetal da Universidade Federal de Viçosa - UFV

⁴ Graduanda em Ciências Biológicas da Universidade Federal de Viçosa - UFV

⁵ Mestrando em Fisiologia Vegetal da Universidade Federal de Viçosa – UFV

⁶ Professor do Departamento de biologia Vegetal da Universidade Federal de Viçosa - UFV

RESUMO: Três hipóteses gerais, e contraditórias em suas essências, têm sido propostas, no que respeita aos impactos combinados da disponibilidade de luz e de água sobre o crescimento e desenvolvimento das plantas. Na primeira, postula-se que, sob limitada disponibilidade de luz, a deficiência hídrica deve ter menor impacto sobre o desempenho da planta. A hipótese contrária prediz que a seca do solo poderá ser cada vez mais prejudicial às plantas sob sombreamento. Na terceira hipótese, postula-se que os efeitos de sombra e escassez de água são independentes. A maioria das variáveis analisadas relacionadas com o crescimento mostrou interação fraca ou insignificante nas suas respostas aos níveis dos fatores luz e água. Estes resultados suportam a hipótese de efeitos independentes da interação luz × água no crescimento do café, i.e. o sombreamento reduziu o crescimento na mesma proporção que o fez o déficit hídrico.

Palavras-chave: análise de crescimento, *Coffea arabica*, luz, disponibilidade hídrica

GROWTH ANALYSIS IN *Coffea Arabica* UNDER DIFFERENT LIGHT AND WATER AVAILABILITIES

ABSTRACT: Three general and contradictory hypotheses have been proposed with regard to the combined impacts of light and water availabilities on the plant growth and development. In the first hypothesis, water deficit should have little, if any, impact on plant performance under shade. The alternative hypothesis predicts that drought could be more harmful to plants under shade. In the third hypothesis, it has been postulated that the effects of shade and water shortages would be independent from each other. Most traits associated with coffee growth herein analyzed showed weak or insignificant interactions in their responses to light and water availabilities. These results support the hypothesis that the coffee tree's responses to availability of light and water are independent, i.e. shade did impair growth at the same extent as did water deficit.

Key words: growth analysis, *Coffea arabica*, light, water availability

INTRODUÇÃO

A extensão dos efeitos do déficit hídrico nas espécies vegetais depende da sua intensidade, duração e da capacidade genética das plantas em responder às mudanças do ambiente (Chaves, 1991). Para avaliar-se como as espécies irão responder a mudanças na disponibilidade de água, é necessário entender como elas estão se adaptando à seca. Atualmente, duas principais estratégias de adaptação à seca têm sido propostas, cada uma com suas especificidades: (i) tolerância à seca e (ii) evitação à seca. Tolerância à seca é caracterizada pela manutenção contínua dos processos fisiológicos sob baixa disponibilidade hídrica. Evitação à seca pode ser alcançada maximizando-se o acesso à água e minimizando-se a transpiração.

A resposta funcional das plantas aos efeitos combinados de luz e seca envolve mudanças estruturais, fisiológicas e bioquímicas nas folhas, raízes e em nível de planta inteira (Aranda et al., 2005). Três hipóteses gerais, e contraditórias em suas essências, têm sido propostas, no que respeita aos impactos combinados da disponibilidade de luz e de água sobre o crescimento e desenvolvimento das plantas. Na primeira, postula-se que, sob limitada disponibilidade de luz (principal limitação), a falta de outro recurso, como a água, deve ter menor impacto sobre o desempenho da planta (Canham et al., 1996). Outros estudos reforçam a hipótese de que o sombreamento pode reduzir os efeitos do déficit hídrico em espécies lenhosas (Holmgren, 2000; Prider e Facelli, 2004; Duan et al., 2005; Quero et al., 2006). Assim, de acordo com a intensidade da seca, os efeitos negativos da limitação por luz poderão ser compensados por seus benefícios, como: redução da temperatura das folhas e do ar, menor déficit de pressão de vapor, como forma de contribuir para a manutenção do status hídrico das plantas, e redução da radiação incidente, reduzindo a

possibilidade de ocorrência do estresse oxidativo (Holmgren, 2000; Castro et al., 2004; Gómez-Aparicio et al., 2004; Prider e Facelli, 2004). Inversamente, as plantas sob alta irradiância, quando submetidas à deficiência hídrica, sofrem uma redução mais drástica na fotossíntese líquida, e podem ser mais predispostas à fotoinibição, em comparação com as plantas sombreadas (Holmgren, 2000).

A hipótese contrária prediz que a seca do solo poderá ser cada vez mais prejudicial às plantas sob sombreamento, devido à dicotomia entre as exigências simultâneas para alocação de biomassa em reposta às limitações de recursos acima e abaixo da superfície do solo. Por exemplo, o conflito de requisitos para tolerância à sombra (aumento da alocação de biomassa em folhas) e tolerância à seca (investimento de biomassa em raízes) não pode ser conciliado simultaneamente em plantas que apresentam um pequeno saldo positivo de carbono (Smith e Huston, 1989; Kubiske e Pregitzer, 1996; Niinements e Valladares, 2006). Assim, a capacidade de crescer sob baixa luminosidade e de resistir à seca seriam incompatíveis (Valladares e Pearcy, 2002).

Na terceira hipótese, postula-se que os efeitos de sombra e escassez de água são independentes, isto é, os seus impactos são ortogonais (Sack e Grubb, 2002; Sack, 2004; Markesteijn e Poorter, 2009).

No cafeeiro, uma vez que se atinja a irradiância de saturação (~600 μmol (fótons) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em folhas expostas), a fotossíntese pode prosseguir sem decréscimos substanciais até cerca 1400 μmol $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Ramalho et al., 2000). Isso pressupõe que o café tenha mecanismos eficientes para dissipar o excesso da energia incidente. Todavia, se a fotossíntese e a fotorrespiração não utilizarem a maior fração do poder redutor gerada na fase fotoquímica, pode ocorrer uma sobre-redução da cadeia de transporte de elétrons do cloroplasto. Nessa condição, elétrons podem daí escapar e serem usados para reduzir o oxigênio molecular, levando à formação de espécies reativas de oxigênio potencialmente capazes de resultar em danos fotooxidativos (Lima et al., 2002; Pinheiro et al., 2004). A ocorrência de tais danos é exacerbada sob certas condições, como déficit hídrico, quando a utilização fotoquímica da energia radiante diminui e os mecanismos de defesa da planta podem não ser suficientes para dissipar a energia excedente. O sombreamento, nesse contexto, poderia minimizar a ocorrência desses danos (DaMatta, 2004).

Experimentos fatoriais constituem-se numa ferramenta importante para explorarem-se as respostas a diferentes condições hídricas, lumínicas e aos efeitos combinados desses fatores, como forma de dissociarem-se os efeitos de cada um deles. No caso particular do cafeeiro, que, em condições de campo, é frequentemente submetido aos efeitos concomitantes dos estresses hídrico e luminoso, a compreensão de suas respostas ecofisiológicas a esses estresses reveste-se de alta complexidade. Em um experimento de campo, Matos et al. (2009) demonstraram que o cafeeiro apresenta plasticidade fenotípica considerável em algumas características foliares, em resposta a diferentes níveis de luz, sugerindo que a espécie possui habilidade para ser cultivada à sombra ou a pleno sol, embora à custa de um uso ineficiente de recursos, particularmente a pleno sol. Considerando-se essa plasticidade à luz, e que aumentos de irradiância estão associados com aumentos de temperatura, elevação da demanda evaporativa da água, e, portanto, maior estresse hídrico (Niinements e Valladares, 2004), sugere-se, aqui, que o cafeeiro apresente respostas independentes aos efeitos da disponibilidade de luz e de água. Especificamente, procedeu-se à determinação de características de crescimento em resposta a cada desses fatores e aos seus efeitos combinados, para se avaliar os efeitos da interação luz x água sobre o desempenho ecofisiológico de plantas de *C. arabica*.

MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido em Viçosa (20°45'S, 42°54'W, 650 m altitude), Minas Gerais. Utilizou-se de plantas de *Coffea arabica* L. cv 'Catuaí Vermelho IAC 44', propagadas por semente, cultivadas em vasos com 30 litros de substrato, constituído de uma mistura de solo, esterco de curral curado e areia (4:1:1, v/v/v). A mistura foi adubada e teve o pH corrigido, de acordo com análise de solo e recomendações técnicas usuais para a cultura. Quarenta (40) mudas foram plantadas em fevereiro de 2009. Metade dessas mudas (20) foi cultivada a pleno sol (fenótipos de sol) e a outra metade (20) foi cultivada sob sombreamento, i.e. 10% da radiação solar, empregando-se, para tal, telas de poliolefinas (fenótipos de sombra). As plantas foram mantidas nessas condições por dez meses. Após a emissão do oitavo par de ramos plagiotrópicos, 10 plantas de cada fenótipo foram colhidas e caracterizadas morfológicamente. Os fenótipos de sol e de sombra apresentavam diferenças típicas de plantas de sol e de sombra, e.g. plantas do fenótipo de sombra com folhas maiores (25%) e maior razão parte aérea / sistema radicular (53%) que as plantas do fenótipo de sol (dados não mostrados). Os 10 indivíduos remanescentes do cultivo a pleno sol e à sombra, foram, então, combinados com dois níveis de água disponível no solo (déficit hídrico, DH, e capacidade de campo, CC, aqui definidos como sendo 30 e 100% de água disponível no solo, respectivamente, conforme descrito abaixo). Portanto, 20 plantas foram distribuídas em quatro tratamentos (cinco plantas por tratamento), em esquema fatorial 2x2 (dois níveis de irradiância x dois níveis de água disponível), impostos durante 120 dias, quando, então, as plantas foram colhidas. O experimento foi montado e analisado sob delineamento inteiramente casualizado. A unidade experimental foi composta por uma planta por vaso.

A água disponível (AD) foi calculada observando-se os valores de umidade volumétrica na curva de retenção de água no solo para CC (determinada na tensão de -0,010 MPa) e para o ponto de murcha permanente (PMP) (determinado na tensão de -1,5 MPa), utilizando-se da seguinte expressão: $AD = CC - PMP$. Previamente, o peso de todos os vasos foi padronizado. Posteriormente, procedeu-se à elevação do teor de umidade do substrato até atingir-se a CC, determinada pela curva de retenção, com posterior pesagem dos vasos. Uma vez estabelecido o peso dos vasos na

CC e, considerando-se a quantidade de AD, foi estabelecido o peso dos vasos com 30% de AD. O estabelecimento e o controle dos níveis de umidade do substrato em cada tratamento foram realizados pelo acompanhamento do peso dos vasos. O ajuste do peso dos vasos foi feito quinzenalmente, devido ao incremento propiciado pelo crescimento das plantas.

Em cada amostragem, as plantas foram separadas em caule, folhas, ramos (ortotrópico e plagiotrópicos) e raízes. A área foliar total foi estimada a partir do comprimento e largura de cada folha, conforme Antunes et al. (2008). As raízes foram lavadas com água de torneira sobre uma peneira de 0,5 mm. Os tecidos das plantas foram secos até atingirem peso constante; posteriormente, o peso seco de folhas, caules e raízes foi obtido, para determinação das seguintes características de crescimento: biomassa total (g); fração de massa foliar, FMF, fração de massa radicular, FMR, fração de massa da parte aérea, FMPA e razão de área foliar, RAF. Após a última avaliação destrutiva, calcularam-se a taxa de crescimento relativo, TCR, taxa assimilatória líquida, TAL e área foliar específica, AFE, conforme Hunt et al. (2002). Para avaliar-se a importância relativa de cada um dos parâmetros de crescimento, os coeficientes de resposta de crescimento (CRC) foram calculados, considerando-se dois níveis de disponibilidade de recursos: alta (A; CC e pleno sol) e baixa (B; DH e sombra), conforme a equação: $CRC_X = (\ln X_A - \ln X_B) / (\ln TCR_A / TCR_B)$. CRC_X é definido como o aumento relativo do parâmetro de crescimento X dividido pelo aumento relativo de TCR (Hunt, 1982; Poorter e Nagel, 2000).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Analisando-se as variáveis relacionadas com o crescimento, plantas cultivadas à sombra, independentemente do nível de AD, apresentaram menor TCR, TAL e FMR, contudo, maior AFE, FMF, FMPA e RAF em relação às plantas cultivadas a pleno sol (Tabela 1). Nestas, DH causou redução em TCR (34%) e em TAL (51%). Nas plantas à sombra, alterações não significativas em FMR (acréscimo) e FMF (redução) causadas pelo DH foram acompanhadas por aumento (5%) significativo em AFE (Tabela 1).

Tabela 1: Análise de crescimento [taxa de crescimento relativo (TCR), taxa assimilatória líquida (TAL), área foliar específica (AFE), fração de massa foliar (FMF), fração de massa caulinar (FMC), fração de massa radicular (FMR), fração de massa da parte aérea (FMPA) e razão de área foliar (RAF)] em plantas de *Coffea arabica* submetidas à combinação de condições contrastantes de luz (**pleno sol** e **sombra**) e água [**capacidade de campo** (CC) e **déficit hídrico** (DH)]. Todos os valores representam a média \pm erro padrão ($n = 5$).

Variáveis	CC		DH	
	Pleno sol	Sombra	Pleno sol	Sombra
TCR ($\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$)	10,5 \pm 0,5 a*	5,8 \pm 0,9 a	6,9 \pm 0,2 b*	4,6 \pm 0,3 a
TAL ($\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	7,98 \pm 0,68 a*	0,39 \pm 0,09 a	3,92 \pm 0,21 b*	0,24 \pm 0,02 a
AFE ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$)	12,3 \pm 0,4 a*	17,4 \pm 1,8 b	12,6 \pm 0,3 a*	18,2 \pm 1,4 a
FMF (g g^{-1})	0,39 \pm 0,01 a*	0,48 \pm 0,03 a	0,35 \pm 0,01 a*	0,42 \pm 0,01 a
FMR (g g^{-1})	0,35 \pm 0,02 a*	0,26 \pm 0,02 a	0,37 \pm 0,01 a*	0,29 \pm 0,01 a
FMPA (g g^{-1})	0,65 \pm 0,02 a*	0,73 \pm ,02 a	0,63 \pm 0,02 a*	0,72 \pm 0,03 a
RAF ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$)	4,33 \pm 0,33 a*	7,36 \pm 0,39 a	4,81 \pm 0,07 a*	7,35 \pm 0,41 a

Médias seguidas pela mesma letra minúscula não diferem significativamente entre os regimes hídricos, dentro de um mesmo nível de luz. Asterisco representa diferença significativa entre os níveis de luz, dentro de um mesmo regime hídrico. As médias foram comparadas entre si pelo teste F ($P < 0,05$).

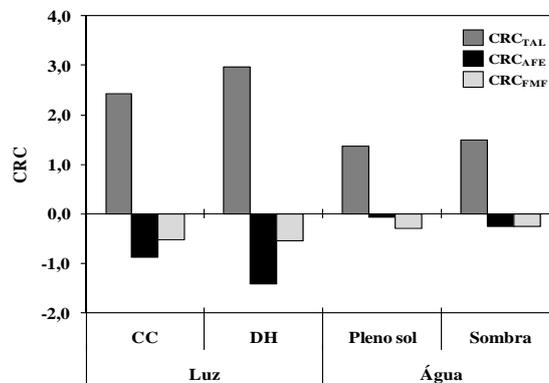


Figura 2: Coeficientes de resposta do crescimento (CRC) em plantas de *Coffea arabica* submetidas à combinação de condições contrastantes de luz (**pleno sol** e **sombra**) e água [**capacidade de campo** (CC) e **déficit hídrico** (DH)]. Taxa assimilatória líquida (TAL), área foliar específica (AFE), fração de massa foliar (FMF).

Reduções em TCR, em todas as condições experimentais, foram majoritariamente associadas a reduções em TAL, conforme sugerem seus valores elevados e positivos dos CRC e maiores valores de AFE, i.e. valores negativos de

CRCs. A AFE teve efeito mais acentuado para as plantas cultivadas em diferentes níveis de luz, principalmente sob DH (Figura 2). A hipótese de competição entre tolerância à seca e tolerância à sombra, com base em uma dicotomia na alocação de recursos acima e abaixo do solo, postulada por Smith e Huston (1989), foi insignificante para os resultados deste estudo, na medida em que apenas ligeiras variações foram observadas entre FMR e FMF em plantas cultivadas à sombra sob DH. Independentemente dos tratamentos, diferenças em TCR foram principalmente associadas com ajustes fisiológicos (ou seja, TAL) em vez de com alterações morfológicas. No geral, os dados não suportam a hipótese de que maior TCR esteja intimamente relacionada com diferenças na alocação de biomassa. Estes resultados estão de acordo com os de Poorter e Nagel (2000) que, revisando observações de literatura, destacaram que a redução em TCR em função da redução da disponibilidade de água e/ou luz foram causadas principalmente por mudanças em TAL e, em menor escala, por mudanças em variáveis morfológicas (FMF e AFE).

CONCLUSÕES

A maioria das variáveis analisadas relacionadas com o crescimento mostrou interação fraca ou insignificante nas suas respostas aos níveis dos fatores luz e água. Estes resultados suportam a hipótese de efeitos independentes da interação luz \times água no crescimento do café, i.e. o sombreamento reduziu o crescimento na mesma proporção que o fez o déficit hídrico.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Antunes WC, Pompelli MF, Carretero DM, DaMatta FM** (2008) Allometric models for non-destructive leaf area estimation in coffee (*Coffea arabica* and *C. canephora*). *Annals of Applied Biology* **153**: 33-40.
- Aranda I, Castro L, Pardos M, Gil L, Pardos JA** (2005) Effects of the interaction between drought and shade on water relations, gas exchange and morphological traits in cork oak *Quercus suber* L. seedlings. *Forest Ecology and Management* **210**: 117-129.
- Canham CD, Berkowitz AR, Kelly VR, Lovett GM, Ollinger SV, Schnurr J** (1996) Biomass allocation and multiple resource limitation in tree seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* **26**: 1521-1530.
- Castro J, Zamora R, Hódar JA, Gómez JM** (2004) Seedling establishment of a boreal tree species *Pinus sylvestris* at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal, Mediterranean habitat. *Journal of Ecology* **92**: 266-277.
- Chaves MM** (1991) Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany* **42**:1-16.
- DaMatta FM** (2004) Ecophysiological constraints on the production of shaded and unshaded coffee: a review. *Field Crops Research* **86**: 99-114.
- Duan B, Lu Y, Yin C, Junttila O, Li C** (2005) Physiological responses to drought and shade in two contrasting *Picea asperata* populations. *Physiologia Plantarum* **124**: 476-484.
- Gómez-Aparicio L, Zamora R, Gómez JM, Hódar JA, Castro J, Baraza E** (2004) Applying plant facilitation to forest restoration in Mediterranean ecosystems: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* **14**: 1128-1138.
- Holmgren M** (2000) Combined effects of shade and drought on tulip poplar seedlings: trade-off in tolerance or facilitation? *Oikos* **90**: 67-78.
- Hunt R, Causton DR, Shipley B, Askew AP** (2002) A modern tool for classical plant growth analysis. *Annals of Botany* **90**: 485-488.
- Hunt R** (1982) *Plant growth curves. The functional approach to growth analysis*. London, Edward Arnold.
- Karpinski S, Reynolds H, Karpinska B, Wingsle G, Creissen G, Mullineaux P** (1999) The role of hydrogen peroxide and antioxidants in systemic acclimation to photo-oxidative stress in *Arabidopsis*. In: Smallwood MF, Calvert CM, Bowles DJ, eds. *Plant Responses to Environmental Stress*. Oxford, BIOS Scientific Publishers, pp 25-32.
- Kubiske ME, Pregitzer KS** (1996) Effects of elevated CO₂ and light availability on the photosynthetic response of trees of contrasting shade tolerance. *Tree Physiology* **16**: 351-358.
- Lima ALS, DaMatta FM, Pinheiro HA, Totola MR, Loureiro ME** (2002) Photochemical responses and oxidative stress in two clones of *Coffea canephora* under water deficit conditions. *Environmental and Experimental Botany* **47**: 239-247.
- Matos FS, Wolfgramm R, Gonçalves FV, Cavatte PC, Ventrella MC, DaMatta FM** (2009) Phenotypic plasticity in response to light in the coffee tree. *Environmental and Experimental Botany* **67**: 421-427.
- Niinemets Ü, Valladares F** (2006) Tolerance to shade, drought and waterlogging of temperate, northern hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs* **76**: 521-547.
- Pinheiro HA, DaMatta FM, Chaves ARM, Fontes EPB, Loureiro ME** (2004) Drought tolerance in relation to protection against oxidative stress in clones of *Coffea canephora* subjected to long-term drought. *Plant Science* **167**: 1307-1314.
- Poorter H, Nagel O** (2000) The role of biomass allocation in the growth responses of plants to different levels of light, CO₂ and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology* **27**:595-607.

- Prider JN, Facelli JM** (2004) Interactive effects of drought and shade on three arid zone chenopod shrubs with contrasting distributions in relation to tree canopies. *Functional Ecology* **18**:67-76.
- Quero JL, Villar R, Marañón T, Zamora R** (2006) Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: physiological and structural leaf responses. *New Phytologist* **170**: 819-834.
- Ramalho JC, Pons TL, Groenewald HW, Azinheira HG, Nunes MA** (2000) Photosynthetic acclimation to high light conditions in mature leaves of *Coffea arabica* L.: role of xanthophylls, quenching mechanisms and nitrogen nutrition. *Australian Journal of Plant Physiology* **27**: 43-51.
- Sack L, Grubb PJ** (2002) The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. *Oecologia* **131**:175-185.
- Sack L** (2004) Responses of temperate woody seedlings to shade and drought: do trade-offs limit potential niche differentiation? *Oikos* **107**:110-27.
- Smith TM, Huston ML** (1989) A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. *Vegetatio* **83**:49-69.
- Tyree MT, Engelbrecht BMJ, Vargas G, Kursar TA** (2003) Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama. Relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiology* **132**:1439-1447.
- Valladares F, Pearcy RW** (2002) Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photoinhibition in a Californian shrub during a dry el Niño year. *Plant, Cell & Environment* **25**: 749-759..