



**PAULA TRISTÃO SANTINI**

**PADRÕES ESPAÇO-TEMPORAIS DA  
FISIOLOGIA DA COPA DO CAFEIEIRO**

**LAVRAS – MG**

**2015**

**PAULA TRISTÃO SANTINI**

**PADRÕES ESPAÇO-TEMPORAIS DA FISIOLOGIA DA COPA DO  
CAFEIEIRO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, área de concentração em Fisiologia Vegetal, para a obtenção do título de Mestre.

Orientador

Dr. José Donizeti Alves

**LAVRAS – MG**

**2015**

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca  
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Santini, Paula Tristão.

Padrões espaço-temporais da fisiologia da copa do cafeeiro /  
Paula Tristão Santini. – Lavras : UFLA, 2015.  
54 p. : il.

Dissertação (mestrado acadêmico)–Universidade Federal de  
Lavras, 2015.

Orientador(a): José Donizeti Alves.

Bibliografia.

1. Coffea arabica. 2. copa. 3. global. 4. estimativa. I.  
Universidade Federal de Lavras. II. Título.

**PAULA TRISTÃO SANTINI**

**PADRÕES ESPAÇO-TEMPORAIS DA FISIOLOGIA DA COPA DO  
CAFEIEIRO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, área de concentração em Fisiologia Vegetal, para a obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 31 de julho de 2015.

Dr. José Donizeti Alves

UFLA

Dr. João Paulo Rodrigues Delfino

UFLA

Dra. Milene Alves de Figueiredo Carvalho

EPAMIG

Dr. José Donizeti Alves

Orientador

**LAVRAS – MG**

**2015**

*Aos meus pais pelo apoio e amor incondicional.*

*Aos meus irmãos, pelo amor e amizade.*

*À minha avó Maria, que com sua simplicidade e garra me ensinou  
que precisamos de pouco para nossa trajetória terrena, e sempre a  
acreditar em tudo com fé.*

OFEREÇO

*A minha mãe pelo incentivo nas horas de desânimo,  
consolo nos momentos de tristeza  
e presença nas alegrias das  
minhas conquistas e à minha  
família...*

DEDICO

## **AGRADECIMENTOS**

À Deus, pela proteção, luz e por guiar meu caminho.

À minha família, pelo incentivo e apoio essenciais para a realização deste sonho.

Aos meus irmãos, por encherem minha vida de alegria e por serem as pessoas mais importantes na minha vida.

À CAPES, pela concessão da bolsa de estudos, à UFLA, pela oportunidade de estudo e ao Setor de Fisiologia Vegetal, pelo crescimento profissional e pessoal.

Aos Professores do Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal e a todos outros, por me guiarem na busca pelo aprendizado profissional e de conhecimento intelectual.

Ao orientador, Prof. Dr. José Donizeti Alves, pelos ensinamentos, confiança e apoio durante o desenvolvimento deste trabalho.

Ao Prof. Dr. João Paulo Rufino Alves Delfino Barbosa, pela disposição e apoio ao longo de nosso trabalho, pela sabedoria que me passou e por me motivar a seguir a carreira de pesquisadora.

Aos membros da banca, pela disponibilidade e contribuição intelectual.

À Kamila e Cinthia pela amizade sempre, companheirismo, disponibilidade e ajuda para a realização e escrita deste trabalho. À Ian, Helbert, Lorena, Jéssica e demais membros do laboratório pela ajuda na condução dos experimentos.

Aos amigos Suelen, Cris, Jaiane, Flávia, Marisa, Hugo que fizeram meus dias em Lavras mais felizes.

Aos amigos Luciano, Murilo Paschoalatto, pela força nos momentos difíceis e distração em momentos de alegria.

Ao Marcão, Danilo, Carlos, Murilo e aos demais membros do Núcleo de Estudos em Pós Colheita do Café, pela receptividade,

conhecimento teórico e prático sobre a cultura do cafeeiro, e pelos momentos bons de descontração.

Ao colega de pós-graduação, Roniel pela convivência, amizade, apoio no projeto sempre e pelo aprendizado em conjunto.

Ao colega de pós-graduação Fernando pelas palavras que me confortam em tempos de crise, pela amizade, companheirismo, e aprendizado em conjunto.

Aos demais colegas do Programa de Pós Graduação em Agronomia/Fisiologia Vegetal.

Aos funcionários do Setor de Fisiologia vegetal pela disponibilidade em ajudar sempre que necessário.

A todos que de alguma maneira contribuíram para a conclusão desta etapa, minha gratidão.

## **EPÍGRAFE**

“Qualquer trabalho que não exija superação, que não desafie os seus limites, que não cause vontade de desistir em alguns momentos e que seja agradável todo o tempo não proporcionará crescimento.”

Livro Geração de Valor



## **BIOGRAFIA**

Paula Tristão Santini, filha de Paulo Rogério Santini e Rosilda de Fátima Tristão Santini, nasceu em Muzambinho, Minas Gerais, no dia 27 de janeiro de 1991. Coursou o ensino fundamental na Escola Estadual Cesário Coimbra e médio juntamente com o curso técnico em Agroindústria na Escola Agrotécnica Federal de Muzambinho, concluindo-o 2008. Em 2009, foi aprovada no vestibular para o curso de Ciências Biológicas do Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Sul de Minas Gerais- Campus Muzambinho, MG. Em junho de 2012, graduou-se e iniciou o mestrado em Fisiologia Vegetal em junho de 2013, na Universidade Federal de Lavras, MG, encerrando esta etapa profissional com a defesa da presente dissertação.

## RESUMO

SANTINI, Paula Tristão. **Padrões espaço-temporais da fisiologia da copa do cafeeiro**. 2015. 54 p. Dissertação (Mestrado em Agronomia/ Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG. \*

Foram mapeados os parâmetros ecofisiológicos e bioquímicos do metabolismo da copa do cafeeiro. Para isso, as avaliações foram realizadas em cafeeiro (*Coffea arabica* L.) da cultivar Catuaí Vermelho, medindo 1,7 metros de altura. Estabeleceu-se um gradiente vertical (do ápice das plantas até a base da saia) e um gradiente horizontal (ramos plagiotrópicos) para analisar diferentes posições da copa. Assim, no sentido vertical foram analisadas quatro alturas em uma planta: topo, superior, mediano e inferior, e, no sentido horizontal, os ramos plagiotrópicos foram subdivididos em três partes: basal, mediana e apical, sendo a parte basal aquela que recebe menor intensidade luminosa e a apical a que recebe maior. A coleta foi realizada na face leste e oeste da copa, em 4 horas do dia, sendo elas: 6, 9, 12 e 15 horas, totalizando em 24 pontos de coleta, em cada horário. Foram feitas as trocas gasosas, potencial hídrico, análises bioquímicas do teor de pigmentos cloroplastídeos, carboidratos e enzimas do metabolismo antioxidante. As características de trocas gasosas de uma folha individual de café divergem consideravelmente de outras folhas, o que exige cautela ao dimensionar estimativas de fotossíntese da folha ao nível global da copa. É necessário compreender os parâmetros variáveis no interior da copa do cafeeiro, uma vez que a alteração no metabolismo varia de acordo com a profundidade e altura em uma copa. A análise de algumas folhas pontuais não servem para discriminar a dinâmica global de uma copa.

Palavras-chave: *Coffea arabica*. Copa. Global. Estimativas.

---

\* Comitê Orientador: José Donizeti Alves - UFLA (Orientador), João Paulo Rodrigues Alves Delfino Barbosa (Co-orientador)\*.

## ABSTRACT

SANTINI, Paula Tristão. **Spatiotemporal patterns of coffee cup physiology**. 2015. 54 p. Dissertation (MS in Agronomy/ Plant Physiology) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.\*

They have been mapped the eco-physiological and biochemical parameters of the coffee canopy metabolism. For this, the evaluations were conducted in coffee (*Coffea arabica* L.) cultivar Catuaí Vermelho, measuring 1.7 meters in height. It was established a vertical gradient (the apex of the plants to the base of the skirt) and a horizontal gradient (reproductive branches) to analyze different positions of the canopy. Thus, in the vertical direction were analyzed four times in a plant: top, top, middle and bottom, and horizontally, the reproductive branches were subdivided into three parts: basal, middle and apical, with the basal part one that gets smaller light intensity and the apical that receives higher. The gathering was held on the east and west side of the canopy, in four hours of the day, which are: 6, 9, 12 and 15 hours, totaling 24 sampling points in each zone. Gas exchange, water potential, biochemical analysis of chloroplast pigments content, carbohydrates and enzymes of antioxidant metabolism were made. The gas exchange characteristics of an individual coffee leaf differ considerably from other sheets, which requires caution when sizing estimates leaf photosynthesis globally canopy. It is necessary to understand the variable parameters within the coffee cup, since the change in metabolism varies according to the depth and height in a cup. The analysis of certain individual sheets does not serve to discriminate the global dynamics of a canopy.

Keywords: *Coffea arabica*, Cup. Global. Estimate.

---

\*Guidance Committee: José Donizeti Alves (Adviser) - UFLA, João Paulo Rodrigues Alves Delfino Barbosa (Co-adviser).

## SUMÁRIO

1INTRODUÇÃO.....	1
2REFERENCIAL TEÓRICO.....	2
3MATERIAL E MÉTODOS.....	7
3.1 Trocas Gasosas .....	9
3.2 Potencial Hídrico.....	9
3.3 Análises bioquímicas.....	9
3.3.1 Pigmentos cloroplastídicos.....	9
3.3.2 Carboidratos .....	10
3.3.3 Enzimas do metabolismo antioxidante.....	10
3.3.3.1 Peroxidase do ascorbato (APX) .....	11
3.3.3.2 Catalase (CAT).....	11
4RESULTADOS .....	12
5DISCUSSÃO.....	28
6CONCLUSÃO.....	36
REFERÊNCIAS .....	38

## 1 INTRODUÇÃO

O metabolismo do cafeeiro pode ser afetado por fatores bióticos e abióticos que influenciam negativamente na produtividade. Existem diferentes estudos que envolvem as respostas fisiológicas do cafeeiro frente às variações edafoclimáticas. A copa do cafeeiro adquire um dinamismo durante seu desenvolvimento, sendo modificadas as condições ambientais, estrutura física do mesmo, a idade e tipo de folhas (folhas de sol e folhas sombreadas) e a distribuição e translocação dos fotoassimilados entre as diversas partes e alturas da planta. Nesse sentido, ocorrem diferenças intracopa nos níveis de interceptação da radiação solar, interceptação da chuva através das camadas de folhagem, velocidade do vento, temperatura do ar, temperatura interna da copa, umidade, disponibilidade de CO<sub>2</sub>, particionamento de nitrogênio, teor de pigmentos, déficit de pressão de vapor e alterações bioquímicas do metabolismo do cafeeiro. Essas mudanças alteram e interferem na eficiência com que a luz é capturada e utilizada pelos vegetais.

Nesse contexto, relações de arquitetura da copa e interceptação de luz, e à avaliação dos efeitos de práticas culturais na interceptação e utilização da radiação têm recebido pouca atenção. Embora já se tenha descrito o metabolismo de uma copa, de forma pontual, estudos fisiológicos que mapeiem toda a dinâmica de uma copa ainda são inexistentes. Além disso, as características de trocas gasosas de uma folha individual de café podem divergir consideravelmente de outras folhas, o que exige cautela ao dimensionar estimativas de fotossíntese da folha ao nível global da copa. Assim, se faz necessário compreender os parâmetros variáveis no interior da copa do cafeeiro para então realizar um mapeamento das respostas fisiológicas da planta, uma vez que a alteração no metabolismo pode variar de acordo com a profundidade e altura em uma copa. Desta maneira, o presente trabalho teve como objetivo avaliar e mapear as respostas ecofisiológicas e bioquímicas na copa de um cafeeiro.

## 2 REFERENCIAL TEÓRICO

O metabolismo do cafeeiro pode ser afetado por fatores bióticos e abióticos. Existem diferentes estudos que envolvem as respostas fisiológicas do cafeeiro frente às variações edafoclimáticas. No entanto, tais estudos são pontuais, considerando apenas folhas localizadas em pontos específicos da planta, que não representam a interação e a dinâmica das diferentes folhas em toda copa (DAMATTA et al., 2007). Neste contexto, é necessário compreender os parâmetros variáveis no interior da copa do cafeeiro para então realizar um mapeamento das respostas fisiológicas da planta, uma vez que a alteração no metabolismo pode variar de acordo com a profundidade e altura em uma copa (ARAUJO et al., 2008).

De acordo com desenvolvimento da copa, este adquire um certo dinamismo, sendo que não somente são modificadas as condições ambientais, como também a estrutura física do mesmo, a idade das folhas e a distribuição e translocação dos fotoassimilados entre as diversas partes e alturas da planta (RODRÍGUEZ et al., 2011). Existe uma variação intimamente relacionada à exposição a diferentes regimes de luz durante o desenvolvimento foliar (THORNTON; ZIMMERMANN, 2007) que faz com que tenha folhas mais grossas e menores (com menor área foliar específica) no topo da copa e as folhas mais finas e maiores (maior área foliar específica) na parte inferior (KUMAGAI et al., 2006).

Nesse sentido, ocorrem diferenças nos níveis de radiação solar, interceptação da chuva através das camadas de folhagem, velocidade do vento, temperatura do ar, temperatura interna da copa, umidade, disponibilidade de CO<sub>2</sub>, particionamento de nitrogênio e déficit de pressão de vapor (DAMATTA et al., 2007). Essas variações podem levar a diferentes respostas, como modificações fotossintéticas, anatômicas, teor de pigmentos e alterações bioquímicas do metabolismo do cafeeiro (NIINEMETS, 2007).

O cafeeiro adulto possui uma arquitetura adequada e característica para a interceptação da luz, apresentando galhos superiores com ângulos pequenos em relação ao ramo ortotrópico, folhas distribuídas em grandes distâncias verticais e estruturas cônicas, fazendo com que a copa receba uma sombra moderada (CUNHA; VOLPE, 2010). O ambiente onde o cafeeiro se encontra pode influenciar e variar as taxas fotossintéticas, tendo como principais limitações a radiação e a disponibilidade de CO<sub>2</sub> (ZHOU; HAN, 2005).

Entretanto, sabe-se que existe uma maior fotossíntese líquida nas folhas expostas do terço superior da copa (ápice ou topo) em relação às folhas internas sombreadas do terço médio (CUNHA; VOLPE, 2010). Um fator limitante à fotossíntese líquida de folhas sombreadas seria a baixa disponibilidade de luz e não a condutância estomática (ARAUJO et al., 2008). Também há uma diminuição na fotossíntese no período da tarde tem sido associada com o fechamento dos estômatos (RONQUIM et al., 2006) e também à fotoinibição e inibição por acúmulo de açúcares solúveis em folhas (RONQUIM et al., 2006).

As modificações do microclima nas folhas sombreadas geram menor flutuação da temperatura, redução na velocidade do vento e maior umidade relativa do ar, melhorando a eficiência no uso da água. Podendo também acarretar maior abertura estomática, especialmente quando o suprimento hídrico do solo não for limitante (DAMATTA et al., 2007). Essas folhas das camadas internas possuem um microclima mais propício às trocas gasosas, atenuando os efeitos adversos da demanda evaporativa da atmosfera, resultando então em incrementos na eficiência no uso da água (DAMATTA, 2004). A temperatura e a umidade relativa, mas não a irradiância, seriam os fatores ambientais mais importantes envolvidos na regulação estomática do cafeeiro (RICCI; JUNIOR; ALMEIDA, 2013).

Assim, a temperatura de uma planta varia com a radiação, transpiração, convecção e condução térmica. Um decréscimo na assimilação de CO<sub>2</sub> observada em folhas de cafeeiro sob alta radiação tem sido associada

com temperaturas foliares entre 25°C e 35°C, as quais provocam decréscimo na condutância do mesófilo (DAMATTA et al., 2007). A exposição direta das folhas à radiação solar faz com que aumente sua temperatura, intensificando a diferença de pressão de vapor entre o ar e o mesófilo foliar, resultando em taxas mais elevadas de transpiração que por sua vez tem um papel termorregulador (CAVATTE et al., 2012). Nos cafeeiros sombreados, as folhas apresentam-se mais frias, resultando em menor transpiração.

Temperaturas foliares de 15°C ou mesmo 20°C acima da temperatura do ar têm sido registradas em café (ARAUJO et al., 2015), atingindo facilmente valores em torno de, ou superiores a, 40°C. Sendo assim, a fotossíntese líquida é reduzida em função das limitações estomáticas e do aumento substancial da respiração e da fotorrespiração, além da possibilidade de ocorrência de danos diretos à maquinaria fotossintética causados pelas altas temperaturas (DAMATTA, 2004).

A fotossíntese pode variar de acordo com o ambiente onde o cafeeiro se encontra, tendo como suas principais limitações ambientais são a disponibilidade de CO<sub>2</sub> e de radiação (STREIT et al., 2005). Folhas localizadas a pleno sol favorecem as taxas fotossintéticas, enquanto que folhas com 90% de sombreamento provocam uma redução de cerca de 50% na assimilação de CO<sub>2</sub> (BALIZA et al., 2012).

As espécies de cafeeiro têm baixas taxas de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> sob condições de CO<sub>2</sub> e luz saturante, em comparação com muitas outras culturas de árvores tropicais (DAMATTA et al., 2010). As características de trocas gasosas de uma folha individual de café podem divergir consideravelmente de outras folhas (MARUR; FARIA, 2006), o que exige cautela ao dimensionar estimativas de fotossíntese da folha ao nível global da copa (DAMATTA, 2004).

No que diz respeito a capacidade hídrica da planta, a fotossíntese das folhas do cafeeiro não é afetada por potenciais hídricos de até -1,0 MPa, tendo uma redução de 25% quando o potencial cai para -2,0 MPa



(RONCHI et al., 2015). Por outro lado, mesmo com o solo estando na capacidade de campo, nas horas mais quentes do dia o potencial hídrico foliar pode alcançar valores próximos de -1,5 MPa, não diferindo muito de solos com 50% de água disponível. Isso sugere que o cafeeiro é uma espécie relativamente resistente à seca (SILVA; COELHO; SATO, 2008).

Nesse contexto, os estômatos estão abertos geralmente perto no início da manhã em cafeeiros, com condutância estomática atingindo valores tão baixo semelhante aos valores atingidos durante a tarde (CHAVES et al., 2008; DAMATTA et al., 2008). Isto se deve a uma forte sensibilidade estomática ao aumento de pressão de vapor ao longo do dia, que, em grande medida restringem o influxo de CO<sub>2</sub> em folhas, limitando assim a fotossíntese em particular a tarde (BATISTA et al., 2010; OTTO et al., 2013).

A alta eficiência fotossintética pode levar ao incremento de produtividade agrícola, e essa relação está diretamente relacionada com o aproveitamento da radiação disponível por pigmentos fotossintetizantes como clorofilas e carotenoides. (KLUGE; TEZOTTO-ULIANA; SILVA, 2015; JÚNIOR et al., 2014). A clorofila a é utilizada para realizar a fotoquímica, enquanto que os demais pigmentos auxiliam na absorção de luz e na transferência da energia radiante para os centros de reação, sendo assim chamados de pigmentos acessórios (STREIT et al., 2005). Os carotenoides são pigmentos amarelos ou alaranjados, mas normalmente sua coloração é mascarada pelas clorofilas.

Esses pigmentos são responsáveis pela conversão da radiação luminosa em energia, sob a forma de ATP e NADPH (BATISTA et al., 2011). São constantemente sintetizadas e destruídas (foto-oxidação) em presença de luz, mas sob intensidades luminosas muito altas a velocidade de decomposição é maior, sendo o equilíbrio estabelecido a uma concentração mais baixa (KLUGE; TEZOTTO-ULIANA; SILVA, 2015).

A sacarose é um dos principais compostos do fruto do cafeeiro, variando de 5% a 9,5% de matéria seca (LAVIOLA et al., 2007). A síntese de carboidratos ocorre nas folhas (fonte) e são translocados para outras partes da planta (dreno), na forma de sacarose (LEITE et al., 2009). Neste contexto, a relação entre o desenvolvimento de frutos de cafeeiro e o metabolismo de carboidratos tem despertado interesse nos pesquisadores principalmente devido à função que os açúcares desempenham no crescimento vegetal (LAVIOLA et al., 2007). Logo, os principais carboidratos, não-estruturais, acumulados em folhas e frutos e ramos de cafeeiro são o amido e os açúcares solúveis redutores e não-redutores (CHAVES et al., 2012). Entre os açúcares redutores, os principais e mais conhecidos são a glicose e frutose, enquanto o principal açúcar não-redutor é a sacarose, mobilizado nos processos de transporte na direção fonte/dreno (TAIZ e ZEIGER, 2013).

A resposta da planta contra fatores bióticos e abióticos estão relacionados com diferentes mecanismos fisiológicos, tais como a geração de espécies reativas de oxigênio (BAXTER; MITTLER; SUZUKI, 2013), dentre eles o ânion superóxido ( $O_2^-$ ), oxigênio singleto e muitos radicais livres, sendo que o acúmulo desses compostos pode causar danos no DNA, proteínas e lipídeos (DEUNER et al., 2011).

O peróxido de hidrogênio é metabolizado pela CAT (catalase) ou APX (peroxidase do ascorbato) (BAXTER; MITTLER; SUZUKI, 2013). A CAT catalisa o  $H_2O_2$  em  $O_2$  e  $H_2O$ , enquanto que a APX utiliza o ácido ascórbico como um substrato reduzindo e doando elétrons para eliminar o  $H_2O_2$  (SHARMA et al., 2012). As peroxidases são mais eficientes do que a catalase na degradação de  $H_2O_2$ , e funciona de maneira a evitar a peroxidação de lípidos, a principal indicação de danos oxidativos (BARBOSA et al., 2014).

Sugere-se que, ao longo da copa, as diferentes partes tenham valores discrimináveis para diferentes variáveis, devido a fatores bióticos e abióticos.

### 3 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi realizado no Setor de Cafeicultura do Departamento de Agricultura (DAG), da Universidade Federal de Lavras (UFLA), cujas coordenadas geográficas são: 21° 14' S e 45° 00' W, com altitude média de 918 m. Para tanto, as avaliações foram realizadas em cafeeiro (*Coffea arabica* L.) da cultivar Catuaí Vermelho, medindo 1,7 metros de altura. Estabeleceu-se um gradiente vertical (do ápice das plantas até a base da saia) e um gradiente horizontal (ramos plagiotrópicos) para analisar diferentes posições da copa. Assim, no sentido vertical foram analisadas 4 alturas em uma planta: topo, superior, mediano e inferior, e, no sentido horizontal, os ramos plagiotrópicos foram subdivididos em 3 partes: basal, mediana e apical, sendo a parte basal aquela que recebe menor intensidade luminosa e a apical a que recebe maior. A coleta foi realizada na face leste e oeste da copa, em 4 horas do dia, sendo elas: 6, 9, 12 e 15 horas, totalizando em 24 pontos de coleta, em cada horário.

As análises enzimáticas e bioquímicas foram realizadas no Laboratório de Bioquímica e Fisiologia Molecular de Plantas do Setor de Fisiologia Vegetal do Departamento de Biologia/UFLA.

Os dados obtidos foram submetidos à análise geoestatística, utilizando-se o programa estatístico SURFER 8.04 - Surface Mapping System (GOLDEN SOFTWARE, 2004), utilizando o método de krigagem. Os semivariogramas foram calculados a partir dos dados de amostragem, para que um modelo teórico fosse ajustado.

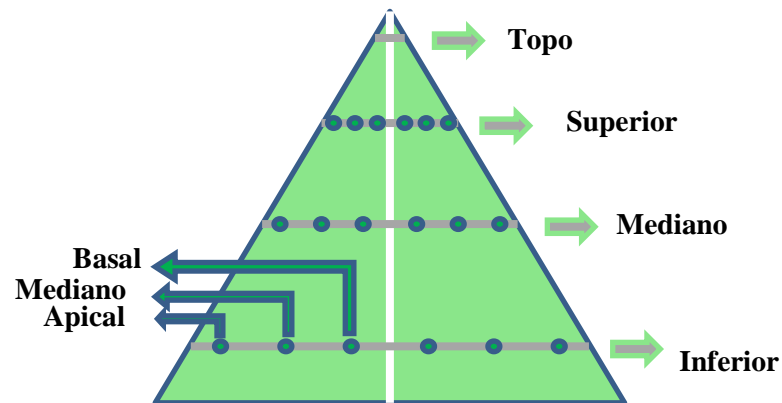


Figura 1: Representação esquemática das posições das folhas coletadas e analisadas.

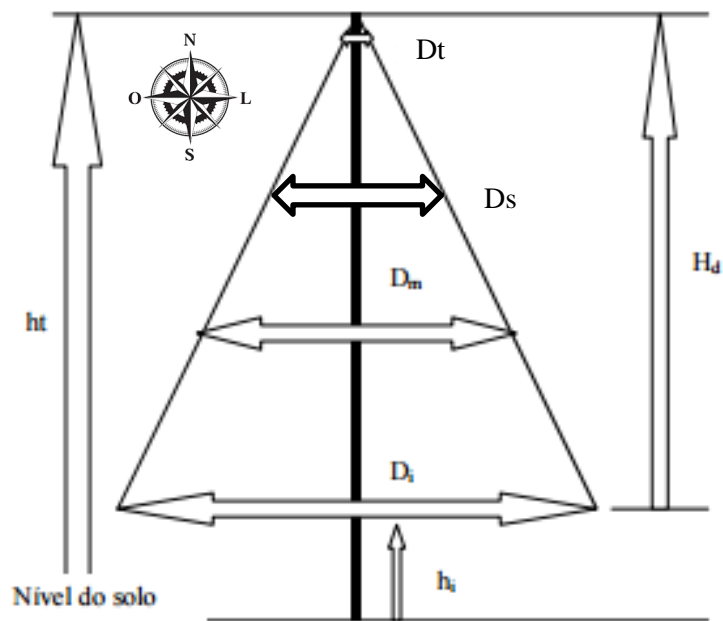


Figura 2: Variáveis da arquitetura de parte aérea da planta de café: ht: altura (m) da planta, Hd: Altura (m) da copa, hi: altura (m) de inserção do primeiro par de ramos plagiotrópicos, Di: diâmetro (m) da seção inferior da copa, Dm: diâmetro (m) da seção média da copa, Ds: diâmetro (m) da seção superior da copa e Dt: diâmetro (m) da seção do topo da copa.

### **3.1 Trocas Gasosas**

As avaliações foram realizadas utilizando-se o analisador de gás por infravermelho (LI-6400XT Portable Photosynthesis System, LI-COR, Lincoln, USA) no terceiro par de folhas completamente expandidas de cada porção.

As características avaliadas foram: taxa fotossintética líquida (A), condutância estomática (gs), carbono interno intercelular, taxa de transpiração, temperatura foliar out e radiação fotossinteticamente ativa externa. Todas as avaliações foram realizadas as 6, 9, 12 e 15 horas (horário solar) com utilização de fonte natural de radiação.

### **3.2 Potencial Hídrico**

O potencial hídrico da planta foi medido as 6, 9, 12 e 15 horas na planta, utilizando uma folha em cada posição do ramo, em quatro alturas na planta, usando uma câmara de pressão (PMS Instruments Company, EE.UU.) (SCHOLANDER et al., 1964; SCHOLANDER et al., 1965)

### **3.3 Análises bioquímicas**

O material coletado para as análises bioquímicas foi acondicionado em nitrogênio líquido e posteriormente armazenados a -80°C até as análises.

#### **3.3.1 Pigmentos cloroplastídicos**

Para a determinação dos teores de pigmentos cloroplastídicos foi utilizado folhas completamente expandidas de plantas de café, às nove horas da manhã. Em seguida, foram macerados 0,1g de tecido foliar em acetona 80%. O volume final foi completado para 10 mL, sendo realizadas as leituras espectrofotométricas a 663,2, 646,3 e 470nm (LICHTENTHALER;

BUSCHMAN, 2001). Os teores de clorofilas a, b e total (a+b) e carotenoides foram expressos em  $\mu\text{g}$  de pigmentos  $\text{g}^{-1}$  de massa fresca.

### **3.3.2 Carboidratos**

Os frutos, ramos e folhas foram coletados às nove horas. Os carboidratos foram extraídos da massa seca de folhas completamente expandidas pela homogeneização de 200 mg de massa seca em 5 mL de tampão fosfato de potássio, 100 mM, pH 7,0, seguido de banho-maria por 30 minutos a 40°C. O homogenato foi centrifugado a 5.000 g por 10 minutos, coletando-se o sobrenadante. O processo foi repetido por duas vezes e os sobrenadantes, combinados.

Para extração do amido, o pellet foi novamente ressuspensionado com 8 mL do tampão acetato de potássio 200 mM, pH 4,8. Em seguida foram adicionadas 16 unidades da enzima amiloglucosidase, incubando-se em banho-maria a 40°C por duas horas. Após a centrifugação a 5.000 g por 20 minutos, o sobrenadante foi coletado e o volume completado para 15 mL.

Para a quantificação do amido e açúcares solúveis totais foi utilizado o método da Antrona (DISCHE, 1962) e para os açúcares redutores o protocolo descrito por Miller (MILLER, 1959), através do método DNS.

### **3.3.3 Enzimas do metabolismo antioxidante**

O extrato enzimático foi obtido pela maceração em nitrogênio líquido de 0,2g de folhas, aos quais foram adicionados 1,5 mL do tampão de extração contendo: tampão fosfato de potássio (400 mM) (pH 7,8), EDTA (10 mM), ácido ascórbico (200 mM) e PVPP. O extrato foi centrifugado a 13.000 g por 10 minutos a 4°C e o sobrenadante foi coletado e armazenado a -20°C durante o período das análises. Os sobrenadantes coletados foram

utilizados nas análises enzimáticas da catalase (CAT) e peroxidase do ascorbato (APX) (BIEMELT; KEETMAN; ALBRECHT, 1998).

#### **3.3.3.1 Peroxidase do ascorbato (APX)**

A atividade da APX foi determinada pelo acompanhamento da taxa de oxidação do ascorbato a 290 nm, a cada 15 segundos, por 3 minutos. Uma alíquota de 5 $\mu$ L do extrato enzimático foi adicionada ao tampão de incubação composto por fosfato de potássio (200 mM) (pH 7,0), de ácido ascórbico (10 mM) e peróxido de hidrogênio (2 mM) (NAKANO; ASADA, 1981).

#### **3.3.3.2 Catalase (CAT)**

A CAT foi avaliada em que uma alíquota de 5 $\mu$ L do extrato enzimático foi adicionada a 175  $\mu$ L do meio de incubação contendo fosfato de potássio (200 mM) (pH 7,0) e de peróxido de hidrogênio (12,5 mM), incubado a 28°C. A atividade desta enzima foi determinada pelo decréscimo na absorbância a 240 nm, a cada 15 segundos, por 3 minutos, monitorado pelo consumo de peróxido de hidrogênio. O coeficiente de extinção molar utilizado foi de 18 mM<sup>-1</sup>cm<sup>-1</sup> (HAVIR; MCHALE, 1987)

#### 4 RESULTADOS

Para a variável radiação às seis horas (Figura 3 A), nota-se que a planta recebe radiação do topo do lado soalheira, nas folhas mais externas, diminuindo a interceptação de luz na copa de acordo com que diminui a altura da planta e avança para a contra face.

Às nove horas (Figura 3 B), observa-se a radiação já se encontra nas porções topo e superior do lado soalheira, chegando ate próximo ao caule do cafeeiro, decaindo conforme se diminui a altura da copa e a contra face da copa.

Ao meio dia (Figura 3 C), nota-se ainda a maior radiação externa nas porções do topo e todo do lado soalheira, mas esta já consegue interceptar toda a copa, tendo menor intensidade nas folhas mais externas da contra face.

Para às 15 horas (Figura 3 D), a maior radiação externa se encontra no topo da contra face e no interior do topo do lado soalheira. Toda a contra face possui interceptação em maior nível quando comparado com o lado soalheira.

Observando-se os quatro horários do dia, nota-se que a maior radiação fotossinteticamente ativa se encontrava nas camadas mais externas da copa.



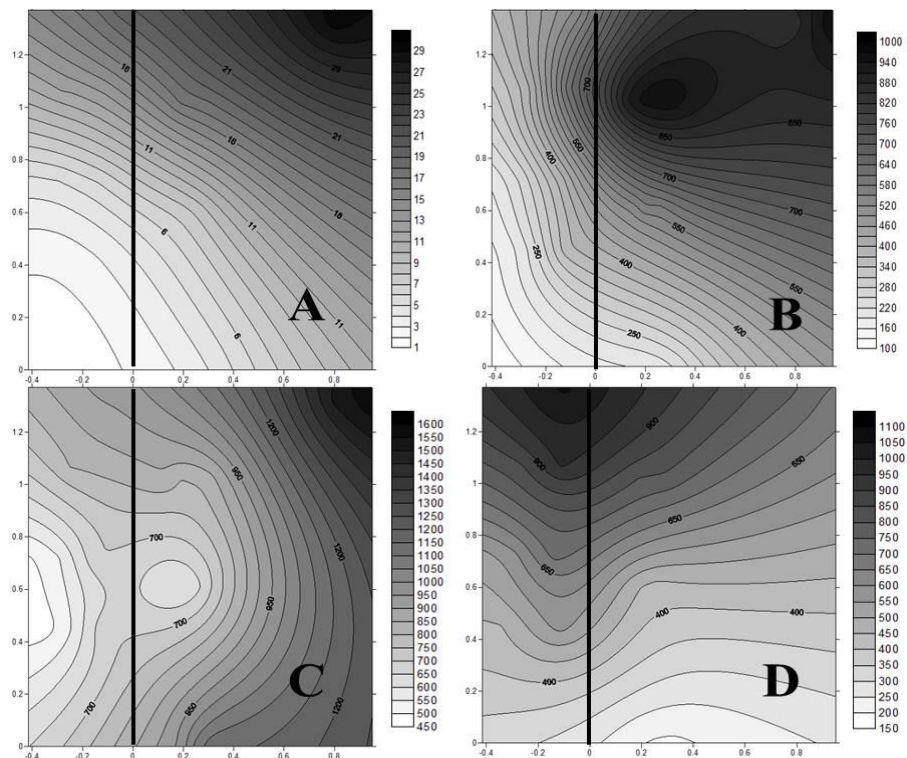


Figura 3 Gráfico de isolinhas da radiação fotossinteticamente ativa incidente ( $RFA_i$ ) na planta de café. Os números nas ordenadas indicam a altura da planta (cm) e nas abscissas o comprimento do ramo plagiotrópico (cm) considerando as coordenadas 0/0 como o ponto de início do sistema caulinar. A linha vertical representa o caule ortotrópico. A:  $RFA_i$  às 6 horas; B:  $RFA_i$  às 9 horas; C:  $RFA_i$  às 12 horas; D:  $RFA_i$  às 15 horas. UFLA, 2014.

Para a variável temperatura foliar, nota-se que às seis horas (Figura 4 A) as folhas exibiam maior temperatura nas porções mediana e inferior da contra face da copa, e nas proximidades ao caule, do lado soalheira. Vale ressaltar que as menores temperaturas da copa encontram-se no topo.

Às nove horas (Figura 4 B), observa-se maior temperatura foliar nas folhas mais externas localizadas no topo da face direita da copa. A contra face, no geral, se apresentou com menor temperatura.

Ao meio dia (Figura 4 C), nota-se ainda maior temperatura nas folhas mais externas localizadas no topo da face direita da copa. A contra face, no geral, se apresentou com menor temperatura.

Às 15 horas (Figura 4 D), observa-se maior temperatura nas folhas em geral no topo da copa, sendo mais elevadas na face esquerda, decaindo substancialmente com a diminuição na altura da copa.

Observando-se os quatro horários, nota-se que a planta teve aumento na temperatura foliar das primeiras horas do dia até o entardecer, onde a maior temperatura foliar se encontram nas folhas mais externas do topo da copa.

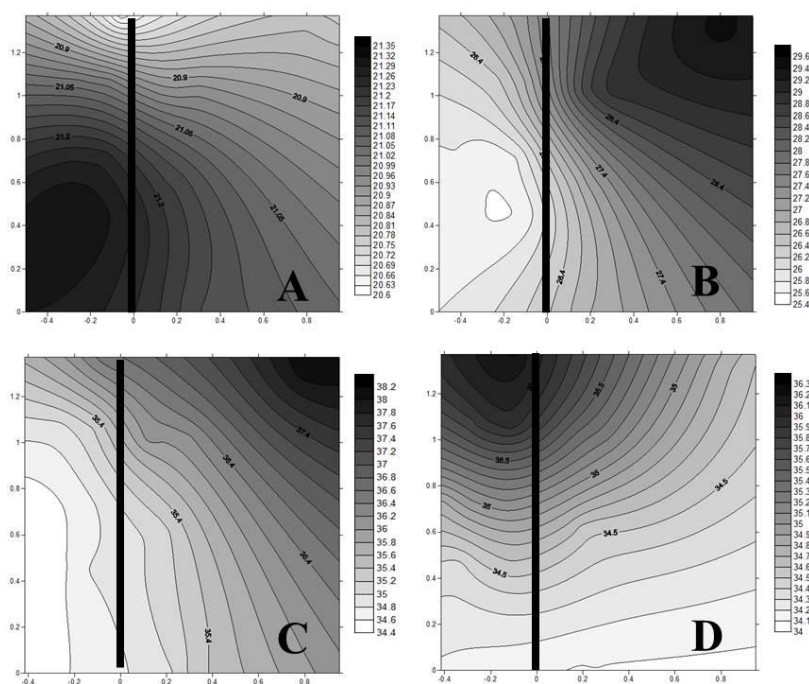


Figura 4 Gráfico de isolinhas da temperatura foliar no cafeeiro. Os números nas ordenadas indicam a altura da planta (cm) e nas abcissas o comprimento do ramo plagiotrópico (cm) considerando as coordenadas 0/0 como o ponto de início do sistema caulinar. A linha vertical representa o caule ortotrópico. A: temperatura foliar às 6 horas; B: temperatura foliar às 9 horas; C: temperatura foliar às 12 horas; D: temperatura foliar às 15 horas. UFLA, 2014.

A dinâmica fotossintética da copa do cafeeiro variou de acordo nas diferentes alturas e localizações, e em diferentes horários de coleta no dia, podendo observar que às seis horas (Figura 5 A) existe uma maior

fotossíntese do lado soalheira independente da altura e profundidade dos ramos plagiotrópicos. No entanto, os ramos localizados no topo e mais externos apresentaram fotossíntese superior aos ramos medianos e inferiores. Variando também da camada mais externa, sendo a maior fotossíntese para a mais interna, com menor fotossíntese. É importante ressaltar que apesar de a taxa fotossintética na contra face ter apresentado valores baixos quando comparada com o lado soalheira, nota-se que a porção interior do ramo inferior próximo à saia apresentou uma taxa fotossintética mais expressiva em comparação às camadas superiores da copa.

Observando as taxas fotossintéticas às nove horas (Figura 5 B) nota-se que há um aumento nos seus valores, nos ramos superiores no geral da contra face, o que não foi observado às seis horas. Porém, os ramos localizados no topo e na porção superior do lado soalheira manteve-se superior em relação às porções localizadas no mediano e inferior da copa. Vale ressaltar que as camadas mais externas das porções mediano e inferior já se destacaram com maiores valores de fotossíntese em relação às camadas mais internas, no lado soalheira.

Ao meio dia (Figura 5 C) pode-se observar uma inversão dos valores de fotossíntese da porção superior do lado soalheira para a porção inferior. Sendo que a fotossíntese na porção inferior apresentou-se maior quando comparada ao restante da copa. Levando em consideração a face esquerda da copa, as porções topo e inferior apresentou fotossíntese maiores em relação à porção mediana. No entanto, a face esquerda ainda se manteve com menores valores em relação à face direita.

Às 15 horas (Figura 5 D), pode-se observar maior taxa fotossintética na porção do topo e superior tanto na face esquerda quando na face direita da copa, quando comparada às demais porções. Assim, nesse horário do dia houve um equilíbrio fotossintético entre o lado soalheira e contra face nas porções do topo e superior. Não foi observado diferença entre as porções internas, medianas e externas entre as alturas.

No geral, para os quatro horários analisados no dia, nota-se que a fotossíntese tinha menor valor nas primeiras horas do dia, aumentando suas taxas até por volta do meio dia. No entanto, na parte da tarde a planta decaiu sua atividade fotossintética.

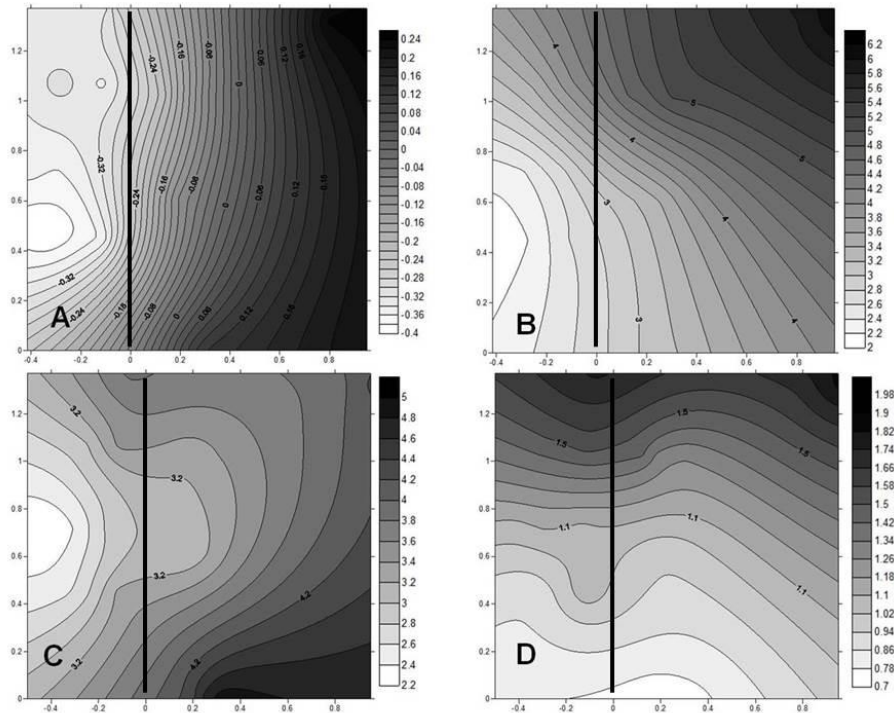


Figura 5 Gráfico de isolinhas da fotossíntese da planta de cafeeiro. Os números nas ordenadas indicam a altura da planta (cm) e nas abcissas o comprimento do ramo plagiotrópico (cm) considerando as coordenadas 0/0 como o ponto de início do sistema caulinar. A linha vertical representa o caule ortotrópico. A linha representa o caule ortotrópico do cafeeiro. A: Fotossíntese às 6 horas; B: Fotossíntese às 9 horas; C: Fotossíntese às 12 horas; D: Fotossíntese às 15 horas. UFLA, 2014.

Para a variável de concentração interna de gás carbônico, observou-se às seis horas (Figura 6 A), maiores valores na porção do topo interna e entre a porção mediana e inferior da face esquerda da copa. Analisando o lado soalheira, nota-se que os maiores valores foram observados na porção interna do topo, quando comparado às outras porções da mesma face.

Ressalta-se ainda que a porção inferior esquerda apresentou maiores valores em relação à porção inferior soalheira.

Às nove horas (Figura 6 B), não se observou diferenças entre as porções e alturas da contra face, sendo que este se sobressaiu com maior concentração de carbono interno em relação ao lado soalheira. Porém, quando se avaliou o lado soalheira observou-se menor concentração de carbono interno na porção superior e topo em relação à porção mediana e inferior. No entanto, a porção interna do topo manteve valores próximos aos da porção mediana e inferior da contra face. Levando em consideração a altura mediana da face direita da copa, nota-se uma maior concentração na camada mais interna em relação à camada mais externa.

No que se diz respeito à concentração de carbono interno ao meio (Figura 6 C) dia, pode-se notar que houve um gradiente decrescente da porção externa inferior da contra face para a porção mais externa do topo do lado soalheira.

Às 15 horas (Figura 6 D), nota-se que não houve uma variação linear entre as faces da planta. Porém, observou-se uma variação entre as porções e alturas. Os maiores valores foram observados na altura inferior próximo a saia para ambas às faces, decrescendo gradativamente com o aumento da altura da copa. No que se refere ao comportamento das porções internas da copa, verificou-se um decréscimo gradativo da mais externa para mais interna.

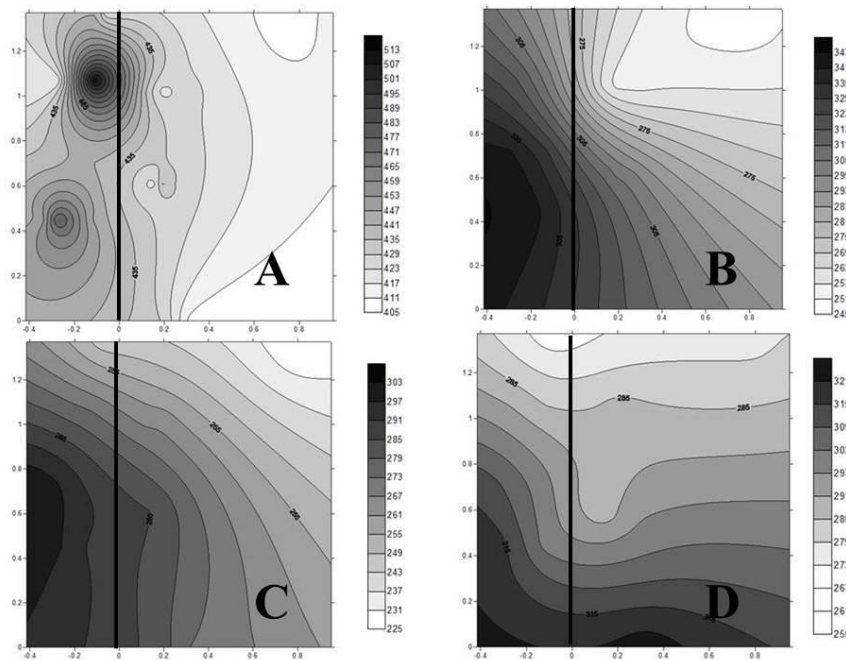


Figura 6 Gráfico de isolinhas do carbono interno de folhas do cafeeiro. Os números nas ordenadas indicam a altura da planta (cm) e as abcissas o comprimento do ramo plagiotrópico (cm) considerando as coordenadas 0/0 como o ponto de início do sistema caulinar. A linha vertical representa o caule ortotrópico. A: carbono interno às 6 horas; B: carbono interno às 9 horas; C: carbono interno às 12 horas; D: carbono interno às 15 horas. UFLA, 2014.

A este respeito, o excesso de luz poderia reduzir a assimilação de  $\text{CO}_2$  do meio-dia em diante, o que poderia ajudar a explicar o padrão típico diurna da fotossíntese das folhas do cafeeiro. Deve ressaltar que, a assimilação de  $\text{CO}_2$  das folhas exteriores da copa de árvores de café é maior em baixa radiação.

Para a variável condutância estomática, às seis horas (Figura 7 A) foi visto que independente da face da planta, esta apresentou maior condutância no topo, em ambas as faces, decaindo gradativamente até a barra da saia.

Já às nove horas (Figura 7 B), pode se verificar que o lado soalheira da planta apresentou uma maior condutância apenas na camada externa do topo e superior e na camada interna mediana e inferior. Para a contra face foi observado no geral uma maior condutância estomática quando

comparada com o lado soalheira, onde a camada mediana e interna da porção mediana se encontra mais expressiva em toda face.

Ao meio dia (Figura 7 C) foi constatado que no que se refere às faces que a contra face apresentou maior condutância quando comparado com a soalheira, nas maiores alturas da copa, porém, na porção mais inferior próximo a barra da saia, no lado soalheira foi onde se constatou a maior condutância estomática de toda copa.

Às 15 horas (Figura 5 D) notou-se uma maior condutância estomática nas camadas mais externas do lado soalheira, decrescendo gradualmente de acordo com a profundidade da copa. A contra face demonstrou menor condutância no geral, sendo mais expressivo próximo à barra da saia.

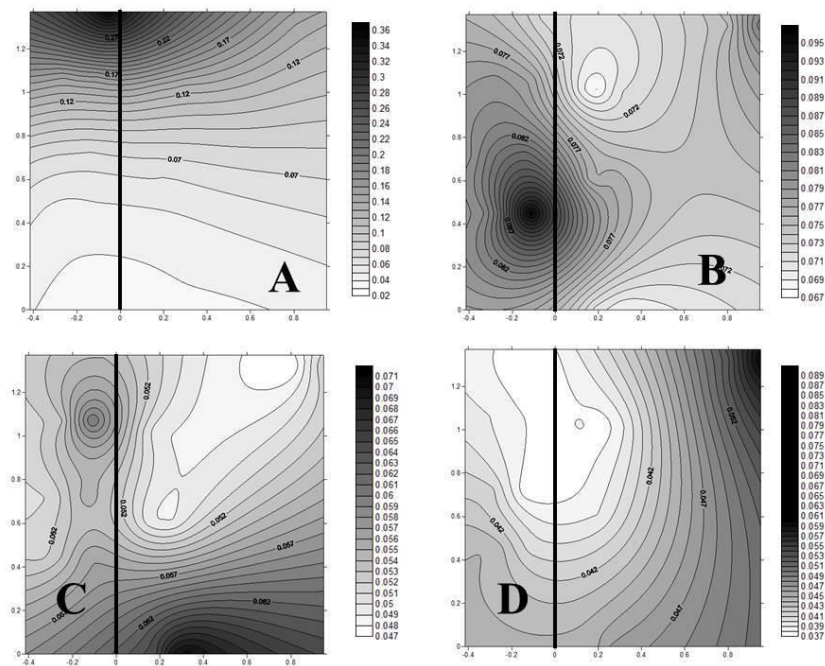


Figura 7 Gráfico de isolinhas da condutância estomática foliar do cafeeiro. Os números nas ordenadas indicam a altura da planta (cm) e as abcissas o comprimento do ramo plagiotrópico (cm) considerando as coordenadas 0/0 como o ponto de início do sistema caulinar. A linha vertical representa o caule ortotrópico. A: condutância estomática às 6 horas; B: condutância estomática às 9 horas; C: condutância estomática às 12 horas; D: condutância estomática às 15 horas. UFLA, 2014.

Às seis horas, para a variável transpiração (Figura 8 A), verificou-se que a planta apresentou taxa transpiratória mais elevada somente no topo da copa em ambos os lados, sendo que nesse ponto, houve um decréscimo linear da camada mais interna para a mais externa. Na contra face da copa, foi visto que apenas a porção mediana apresentou este comportamento.

Às nove horas (Figura 8 B), foi visto que houve um aumento gradativo desta variável, da contra face para o lado soalheira, da barra da saia até o topo.

Ao meio dia (Figura 8 C), pode-se constatar que houve um aumento linear do inferior da contra face para o lado soalheira. Entretanto, também foi visto que a taxa transpiratória foi maior nas porções superiores do lado soalheira quando comparado com a contra face.

Às 15 horas (Figura 8 C) observou-se maior transpiração nas camadas mais internas da copa, na porção inferior em ambos os lados.

Observando-se os quatro horários do dia, pode-se notar que a planta na parte da manhã obteve maiores taxas transpiratórias nas folhas mais externas do topo, decaindo das seis horas até meio dia. Na parte da tarde, nota-se maior taxa transpiratória nas camadas internas e inferiores da copa, onde às 15 horas as folhas internas do cafeeiro atingem maior atividade transpiratória.



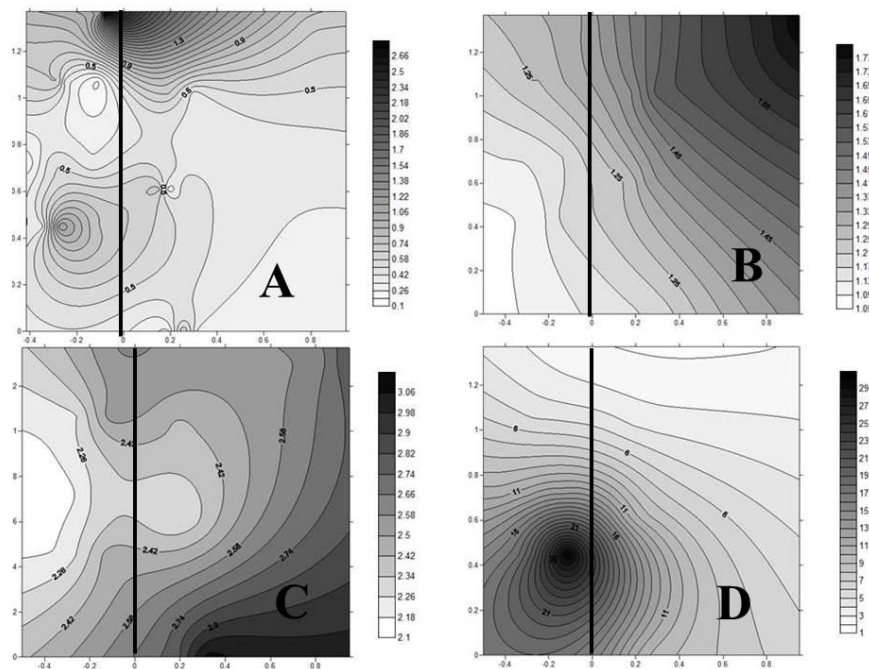


Figura 8 Gráfico de isolinhas da taxa transpiratória foliar do cafeeiro. Os números nas ordenadas indicam a altura da planta (cm) e as abcissas o comprimento do ramo plagiotrópico (cm) considerando as coordenadas 0/0 como o ponto de início do sistema caulinar. A linha vertical representa o caule ortotrópico. A: taxa transpiratória às 6 horas; B: taxa transpiratória às 9 horas; C: taxa transpiratória às 12 horas; D: taxa transpiratória às 15 horas. UFLA, 2014.

No que se diz respeito a variável potencial hídrico, pode-se se observar, às 6 horas (Figura 9 A) que os maiores valores se encontram nas porções mais baixas da copa, principalmente na camada externa inferior, próximo a barra da saia, da contra face. Essas taxas foram decaindo conforme se aproximava do topo da copa, em um gradiente decrescente, não diferenciando entre ambos os lados.

Às 9 horas (Figura 9 B), nota-se um maior potencial hídrico na parte inferior da copa em ambos os lados, e nas camadas externas da contra face. Os menores valores foram encontrados no lado soalheira, entre as porções mediana e superior.

Ao meio dia (Figura 9 C), observou-se maiores valores no inferior e no meio da copa, na contra face, e nas porções internas inferior e mediana do

lado soalheira. À medida que aumentava a altura da copa, os valores decaíam. Vale ressaltar que o topo externo do lado soalheira apresentou a menor taxa no horário.

Às 15 horas (Figura 9 D), nota-se maior potencial hídrico da contra face na porção mediana e inferior, e na porção inferior do lado soalheira. O topo de ambos os lados apresentou os menores valores de potencial hídrico.

No geral, a planta apresentou maior potencial hídrico nas camadas internas e inferiores da copa, obtendo-se potenciais mais negativos no decorrer do dia, do amanhecer ao tardar.

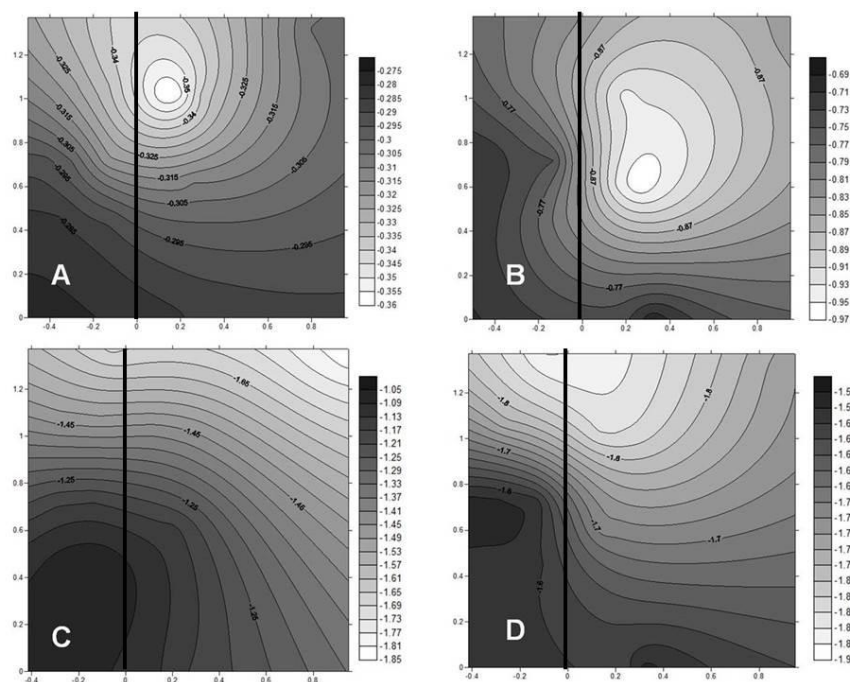


Figura 9 Gráfico de isolinhas do Potencial Hídrico da planta de cafeeiro. Os números nas ordenadas indicam a altura da planta (cm) e as abcissas o comprimento do ramo plagiotrópico (cm) considerando as coordenadas 0/0 como o ponto de início do sistema caulinar. A linha vertical representa o caule ortotrópico. A: Potencial Hídrico às 6 horas; B: Potencial Hídrico às 9 horas; C: Potencial Hídrico às 12 horas; D: Potencial Hídrico às 15 horas. UFLA, 2014.

Às nove horas (Figura 10 B), observou-se um aumento acentuado no teor de carotenoides na face esquerda nas porções superior e topo da copa, sendo que esse aumento também foi notado nas porções mais internas da copa do lado soalheira, próximo ao ramo ortotrópico.

No geral, a maior concentração de carotenoides se encontrava nas folhas mais externas da copa, e no topo, folhas que ficam mais expostas a interceptação de luz, acompanhando o movimento solar.

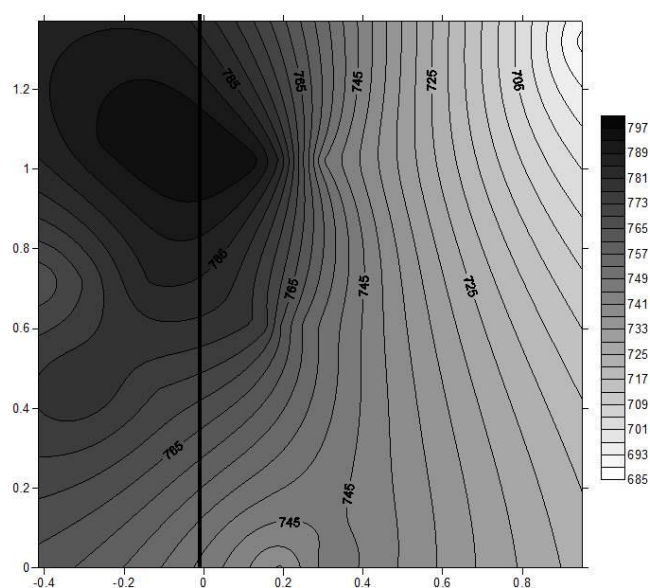


Figura 10 Gráfico de isolinhas da concentração de carotenoides ( $\mu\text{g}$  carotenoides/g) em folha do cafeeiro. Os números nas ordenadas indicam a altura da planta (cm) e as abscissas o comprimento do ramo plagiotrópico (cm) considerando as coordenadas 0/0 como o ponto de início do sistema caulinar. A linha vertical representa o caule ortotrópico. A linha representa o caule ortotrópico do cafeeiro. Teor de carotenóides às 9 horas. UFLA, 2014.

Às nove horas (Figura 11 B), nota-se um aumento da concentração em toda copa, sendo maior do lado soalheira como um todo, estendendo-se até as camadas mais internas do lado soalheira, próximo ao caule.

No geral, a concentração de clorofila total em folhas do cafeeiro apresentam-se em maior concentração dos lados que ficam ao contrário do movimento solar, em função do horário do dia.

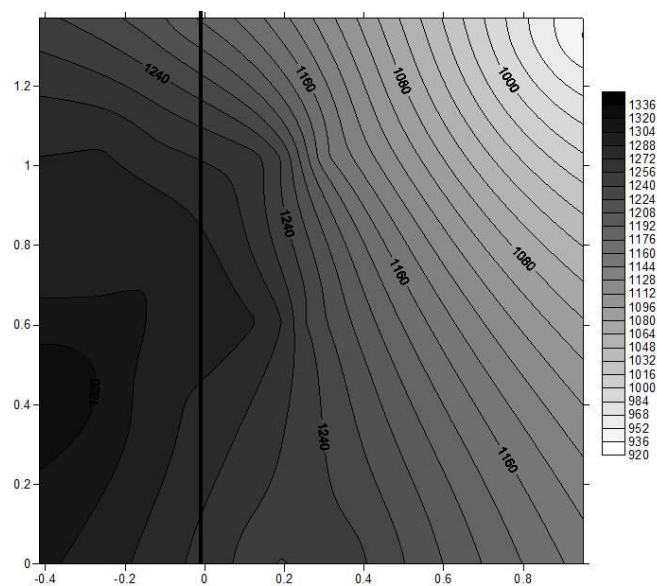


Figura 11 Gráfico de isolinhas da concentração de clorofila total ( $\mu\text{g}$  de clorofila/g) em folha do cafeeiro. Os números nas ordenadas indicam a altura da planta (cm) e as abcissas o comprimento do ramo plagiotrópico (cm) considerando as coordenadas 0/0 como o ponto de início do sistema caulinar. A linha vertical representa o caule ortotrópico. Teor de clorofila total às 9 horas. UFLA, 2014.

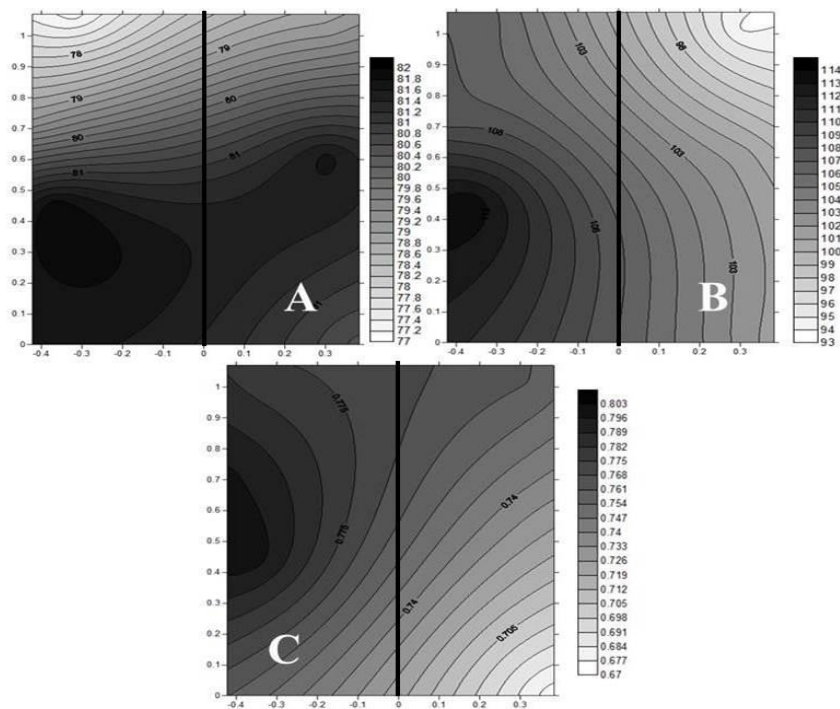


Figura 12 Gráfico de isolinhas do teor de açúcares dos frutos da planta de cafeeiro. Os números no abcissas indicam a altura da planta e as ordenadas indicam os ramos plagiotrópicos em relação/distância (cm) do ramo ortotrópico pontos de amostragem, considerando as coordenadas 0/0 como o ponto de início do sistema caulinar. A linha representa o caule ortotrópico do cafeeiro. A: Teor de amido em frutos de café; B: Teor de açúcares totais em frutos de café; C: Teor de açúcares redutores em frutos de café. UFLA, 2014.

Para o teor de amido concentrados nas folhas do cafeeiro (Figura 13 A), nota-se maior concentração no inferior da contra face estendendo-se até a camada mais interna inferior do lado soalheira. Ainda assim, toda a contra face apresentou valores elevados quando comparado com o lado soalheira da copa. Os menores valores encontram-se na camada externa do topo do lado soalheira.

No que se diz respeito ao teor de açúcares totais na folha (Figura 13 B), observa-se maior teor na porção inferior e nas camadas externas em todas as alturas da contra face, e próximo ao caule do lado soalheira. As menores concentrações são vistas no superior e topo do lado soalheira da copa.

O teor de açúcares redutores em folhas do café (Figura 13 C) encontra-se em maior difundida nas porções mais superiores da copa da contra face, e mais próximo ao ramo ortotrópico superior e topo do lado soalheira. Vale ressaltar que os menores valores são encontrados nas porções inferiores e externas do lado soalheira.

No geral, o teor de carboidratos se encontra difundido nas folhas das camadas mais externas da copa.

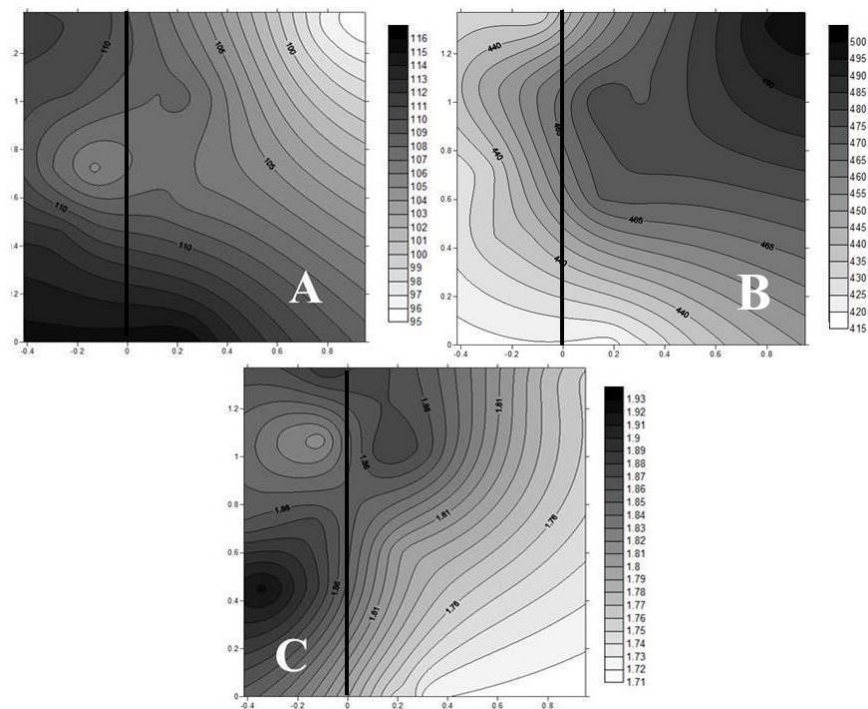


Figura 13 Gráfico de isolinhas do teor de açúcares de folhas da planta de cafeeiro. Os números nas ordenadas indicam a altura da planta (cm) e as abcissas o comprimento do ramo plagiotrópico (cm) considerando as coordenadas 0/0 como o ponto de início do sistema caulinar. A linha vertical representa o caule ortotrópico. A: Teor de amido em folhas de café; B: Teor de açúcares totais em folhas de café; C: Teor de açúcares redutores em folhas de café. UFLA, 2014.

Às nove horas (Figura 14 B), observa-se maior atividade da enzima peroxidase do ascorbato no inferior da copa nas folhas internas e medianas do lado soalheira, decaindo de acordo com que se aumenta a altura da copa neste mesmo lado. O lado soalheira apresentou maior atividade no geral

quando comparado com a contra face. No entanto, esta apresenta maior atividade da enzima nas porções mais inferiores da copa, quando comparado com a parte superior.

Analisando os quatro horários, nota-se que a atividade desta enzima cai em função do horário do dia, do amanhecer ao tardar do dia.

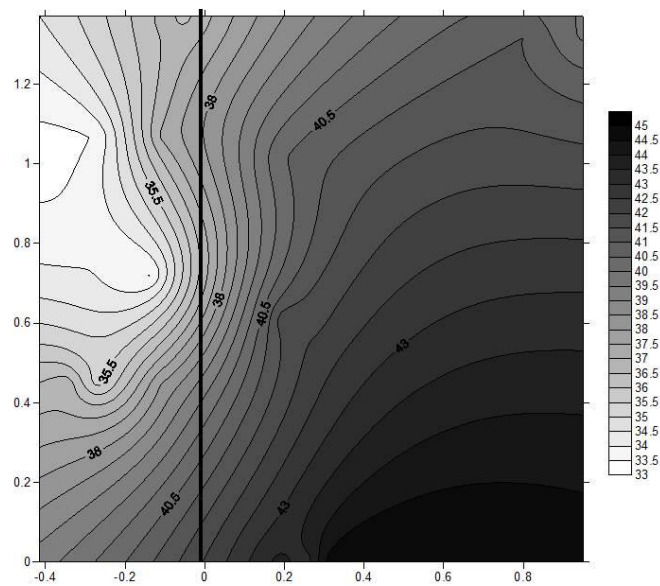


Figura 14 Gráfico de isolinhas da atividade da enzima peroxidase do ascorbato ( $\mu\text{M H}_2\text{O}_2 \text{ min}^{-1} \text{ mg}^{-1} \text{ MF}$ ) de folhas da planta de café. Os números nas ordenadas indicam a altura da planta (cm) e as abcissas o comprimento do ramo plagiotrópico (cm) considerando as coordenadas 0/0 como o ponto de início do sistema caulinar. A linha vertical representa o caule ortotrópico. Atividade da enzima peroxidase do ascorbato em folhas de café às 9 horas. UFLA, 2014.

Às nove horas (Figura 15 B), nota-se maior atividade da enzima no inferior da copa do lado soalheira, decaindo conforme se aumenta a altura da copa. A menor atividade foi vista nas camadas mais próximas do caule no superior e topo do lado soalheira. A contra face manteve um padrão entre suas alturas.

No geral, a atividade da enzima decaiu às nove horas, aumentando nos outros horários.

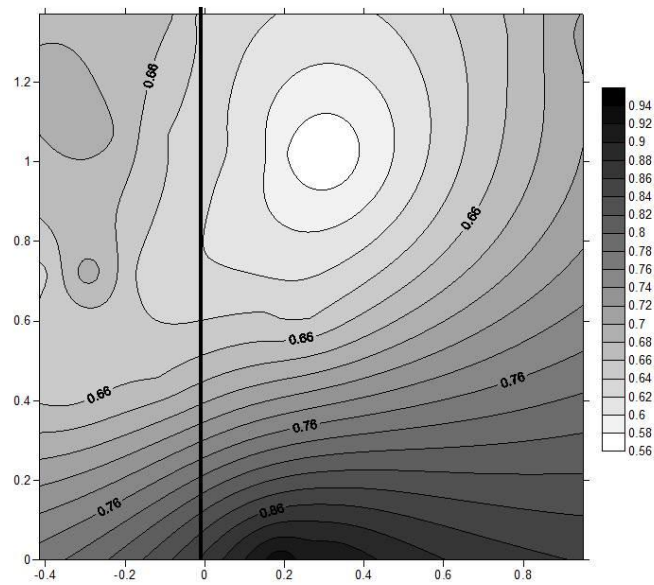


Figura 15 Gráfico de isolinhas da atividade da enzima catalase ( $\mu\text{M H}_2\text{O}_2 \text{ min}^{-1} \text{ mg}^{-1}$ ) de matéria fresca de folhas da planta de café. Os números nas ordenadas indicam a altura da planta (cm) e as abscissas o comprimento do ramo plagiotrópico (cm) considerando as coordenadas 0/0 como o ponto de início do sistema caular. A linha vertical representa o caule ortotrópico. Atividade da enzima catalase em folhas de café às 9 horas. UFLA, 2014.

## 5. DISCUSSÃO



A capacidade fotossintética varia amplamente em diferentes folhas de uma mesma planta, sendo frequentemente limitada por restrições difusivas e bioquímicas. A eficiência fotossintética de uma copa é afetada pela taxa fotossintética por unidade de área foliar e pela forma como a radiação solar é interceptada, pois esta interceptação altera o balanço de radiação e de energia, e depende das características da copa, ou seja, sua arquitetura e dimensão (CUNHA; VOLPE, 2010).

Observou-se que às seis horas a fotossíntese esteve diretamente relacionada com a posição do sol, uma vez que, maiores valores para essa variável foi observado na porção direita da copa, a qual está situada na região leste, onde se inicia o nascer do sol. Entretanto a concentração interna de gás carbônico apresentou-se inversamente aos valores de fotossíntese, devido ao fato de a porção direita estar fotossinteticamente ativa, consumindo assim, maior concentração de CO<sub>2</sub> quando comparado a contra face da copa. Esse resultado se torna mais evidente uma vez que a condutância estomática estava praticamente uniforme entre ambos os lados da copa do cafeeiro. Assim sugere-se que a fotossíntese do topo do cafeeiro da contra face estava sendo limitada pela radiação solar e não por fatores estomáticos, resultados este que condiz com as pesquisas de Araujo et al (2008), os quais observaram que um fator limitante à fotossíntese líquida de folhas sombreadas seria a baixa disponibilidade de luz e não a condutância estomática.

Às nove horas, com início do movimento solar do lado leste para o oeste, os raios solares passam a atingir do topo à barra da saia do lado soalheira da copa e topo da contra face do cafeeiro. A radiação incidente nessas regiões favoreceram a taxa fotossintética do cafeeiro, as quais apresentaram maiores valores para essa variável quando comparadas com regiões voltadas para o lado oeste (contra face) que não haviam recebido radiação suficiente (Figura 3) para impulsionar a fotossíntese. Pode ser observado ainda para esse horário, assim como para as seis horas que, a fotossíntese nas porções das faces voltadas para o oeste que ainda não

havia recebido radiação suficiente, foi menor, sendo, portanto, limitada pela radiação e não por fatores estomáticos (CUNHA; VOLPE, 2010), conforme observado às seis horas. Nesse caso, a condutância estomática na face esquerda, principalmente a esquerda mediana, apresentaram os maiores valores. No entanto, essas regiões do cafeeiro tiveram menores valores de fotossíntese quando comparada ao lado soalheira que estavam recebendo a maior quantidade de radiação. Ressalta-se ainda que, a menor condutância estomática observada no lado soalheira em relação à esquerda se deve ao aquecimento foliar (Figura 3 e 4), causando redução na abertura estomática como um mecanismo de evitar a desidratação, e por consequência dessa redução, menores valores de condutância estomática (BALIZA et al., 2012).

Ao meio dia, horário em que o sol se encontra sobre o topo da copa, emitindo maiores níveis de radiação (Figura 3), a temperatura foliar alcançou valores elevados em torno de 38,2° C na porção topo do lado soalheira, a qual está exposta a radiação solar desde o nascer do sol. Essa elevada temperatura, nessa região, provocou redução substancial na condutância estomática e nas taxas transpiratórias, assim como ocorrido às nove horas, provocando um decréscimo na concentração de carbono interno, ocasionando uma redução nos valores de fotossíntese (ARAUJO et al., 2008).

A maior taxa fotossintética e consumo de carbono interno observados no topo da copa em relação às camadas inferiores às 15 horas pode ser explicada por essas partes estarem recebendo maior intensidade de radiação (Figura 3). No entanto, quando se compara esse horário com as nove horas, nota-se uma redução das taxas fotossintéticas, sendo essa redução ocasionada pelo aumento da temperatura foliar que atingiu maior valor (36°C) no topo da contra face e topo interno do lado soalheira. De fato, redução na fotossíntese e na condutância do mesófilo tem sido observado em folha de cafeeiro sob alta radiação com temperaturas foliares entre 25°C e 35°C (DAMATTA et al., 2007).

No geral, as trocas gasosas do cafeeiro é limitada pela radiação e fatores difusivos (CAVATTE et al., 2012), sendo que às seis horas, a limitação foi imposta pela baixa intensidade luminosa. No entanto às nove horas, com o movimento solar do leste para o oeste, ocorre aumento da intensidade luminosa e a fotossíntese alcança seus valores máximo em relação ao restante do dia. Ao meio dia ocorre decréscimo na fotossíntese, sendo que esse se acentua às 15 horas, estando diretamente ligado com a limitação difusiva, uma vez que nesses horários ocorre um aumento na temperatura foliar e redução na condutância estomática, como mecanismo de evitar a desidratação, pois nesse horário o cafeeiro atinge valores mais negativos de potencial hídrico (Figura 9 C e D). As alterações nas relações hídricas no cafeeiro são de extrema importância, pois mesmo pequenas modificações nas condições hídricas podem reduzir intensamente o crescimento, mesmo não ocorrendo às respostas típicas das plantas nessas condições, como a murcha das folhas (SILVA; COELHO; SATO, 2008). Sob estas condições desfavoráveis, as plantas costumam perder clorofila (Figura 9) ou desviar a luz absorvida a outros processos, como a dissipação térmica para proteger o aparato fotossintético (REDDY; CHAITANYA; VIVEKANANDAN, 2004).

É importante ressaltar que o período de avaliação ocorreu na estação seca, indicando que o déficit hídrico, associado a uma maior demanda evaporativa da atmosfera, limita a fotossíntese do cafeeiro no geral quando há elevada disponibilidade de radiação, principalmente devido ao fechamento estomático. Valores de potencial hídrico até -1,5 MPa parecem não afetar a fotossíntese em condições de campo (DAMATTA et al., 2007). O estresse por seca é normalmente caracterizado por perda de clorofila e um declínio progressivo na capacidade fotossintética das plantas. O que leva a análise dos pigmentos fotossintéticos a ser uma importante ferramenta para avaliação da sanidade e integridade dos aparatos internos da célula durante o processo de fotossíntese (RONG-HUA et al., 2006). No entanto, os resultados do presente estudo indicam que a inibição da fotossíntese em café

durante a tarde não pode ser atribuída a hidratos de carbono por retro-inibição (BATISTA et al., 2011).

Uma vez que o microclima do interior da copa pode ser considerado como mais propício à fotossíntese, os menores valores de assimilação de carbono observados nas folhas sombreadas parecem estar então relacionados aos baixos níveis de radiação observados no presente estudo (5% da radiação observada na condição de pleno sol). A fotossíntese foi menor em folhas internas e do baixeiro, e essa redução foi associada à limitação da fotossíntese pela escassez de radiação. No entanto, comparando-se a folhagem exterior da camada inferior e folhas do topo da copa (folhas da camada inferior interceptando de 50-65% menos irradiância do que folhas do topo do copa), sugere-se a possibilidade de interceptação da luz média pelas folhas de sombra ser baixa para provocar respostas nas folhas (MATOS et al., 2009). Devido a sua origem em habitats protegidos, já se é conhecido que a alta radiação fotossinteticamente ativa (PAR) pode ser prejudicial às plantas de café e causar fotoinibição da fotossíntese (BATISTA et al., 2011).

As concentrações de clorofila a e b e carotenoides diminuí, embora em menor grau, com o aumento da disponibilidade de luz. Além de pigmentos acessórios, os carotenoides desempenham papel essencial na fotoproteção, protegendo o aparelho fotossintético contra o oxigênio singlete, extremamente reativo, que danifica muitos componentes celulares, como lipídeos (TAIZ; ZEIGER, 2013). Portanto, esses pigmentos são importantes na prevenção da indução de danos oxidativos causados por estresse (RONG-HUA et al., 2006). Evidenciando neste estudo que folhas que mantiveram maiores teores desses pigmentos tiveram maior proteção contra foto-oxidação. A diminuição no teor de clorofila foi acompanhado pela diminuição no rendimento quântico da fotossíntese, assim, como expõe LAISK et al. (2005).

Para a variável teor de carboidratos no fruto do cafeeiro, observa-se que o teor de amido (Figura 12 A) foi maior nas porções inferior e mediana em ambos os lados, sendo maior na camada mais externa mediana e inferior

da contra face, e na mais externa mediana do lado soalheira. Vale ressaltar que os menores valores se encontram na camada mais externa do topo da contra face.

Já para a variável teor de açúcares totais nos frutos (Figura 12 B), pode-se observar um acúmulo nas camadas externa mediano da contra face, decaindo radialmente até o topo externo do lado soalheira. Em relação ao teor de açúcares redutores ainda no fruto (Figura 12 C), pode-se notar maior concentração nas camadas externas mediana, superior e todo da contra face, decaindo substancialmente até a porção mais externa inferior do lado soalheira. No geral, encontra-se maior concentração de açúcares redutores na parte superior da copa.

No geral, o teor de carboidratos encontra-se em maior concentração nos frutos que se localizam da contra face da copa. Em relação ao estádio verde do fruto, os maiores teores de açúcares solúveis totais, amido e açúcares redutores foram encontrados a 90% de sombra (Figura 13), assim descrito também por Baliza et al (2014). Em condições de campo, uma regulação da fotossíntese (Figura 5) é associada a um acúmulo de açúcares solúveis nas folhas (Figura 14) durante a tarde em café, sugerido por Batista et al. (2011).

Os maiores teores de açúcares solúveis totais (Figura 14 B) nas folhas observados no lado soalheira da copa, em um gradiente decrescente do topo externo soalheira para o restante da copa pode ser justificado pelo balanço de fotoassimilados. Açúcares solúveis são os principais transportados na planta (TAIZ e ZEIGER, 2013), deste modo, os produtos da fotossíntese são rapidamente reduzidos a açúcares solúveis e esses são transportados para as regiões dreno, podendo ser rapidamente utilizados ou estocados na forma de amido. Assim, sugere-se que a face esquerda da copa, principalmente próximo à barra da saia, as folhas comportavam, de certa forma como um dreno, uma vez que a maior parte do dia a fotossíntese nesses locais era relativamente baixa quando comparada com a face direita e o topo da copa em geral (BALIZA et al., 2014). Além disso, os maiores

valores de amido foram observados na face esquerda e próximo a saia da copa do cafeeiro, sugerindo que os açúcares redutores estavam sendo rapidamente convertidos a açúcares solúveis na face direita em geral, esses estavam sendo transportados e acumulados na forma de amido nas regiões onde ocorreu menor interceptação luminosa e conseqüentemente menores taxas fotossintéticas (KHOURI, 2007).

Conforme a copa se desenvolve, este adquire um certo dinamismo, sendo que não somente são modificadas as condições ambientais, como também a estrutura física do mesmo, a idade das folhas e a distribuição e translocação dos fotoassimilados entre as diversas partes e alturas da planta (RODRÍGUEZ et al., 2011). Logo, a variável carboidratos nos frutos não pode ser relacionadas às outras, pois, não necessariamente onde as folhas estão fotossintetizando mais, estarão os maiores teores de açúcares. A copa do cafeeiro é dinâmica como um todo, e os açúcares são produzidos e exportados por toda planta de acordo com a necessidade.

No topo do lado soalheira da copa, às nove horas nota-se maior fotossíntese devido ao aumento da radiação disponível, uma diminuição na concentração de carbono interno, pois, o carbono que está sendo assimilado nessa região, imediatamente está sendo fixado. Em adicional, há uma diminuição no teor de carotenoides, clorofila, e na atividade da enzima catalase, pois, a captação da energia solar faz com que ocorra a fotooxidação nas moléculas de pigmentos, aumentando a atuação da catalase contra as espécies reativas de oxigênio que estão sendo formadas nesses processos. Sugere-se também que a redução da síntese da CAT se deve porque está é sensível a luz (BURRITT; MACKENZIE, 2003). A fotossíntese está acontecendo, com consumo de  $\text{CO}_2$  e pouca geração de  $\text{H}_2\text{O}_2$ , devido à ação da atividade peroxidase do ascorbato combatendo essa espécie reativa de oxigênio (DEUNER et al., 2008). Sugere-se que a baixa concentração de carotenoides pode estar relacionada ao mecanismo de dissipação térmica para evitar o fotodano (BAXTER; MITTLER; SUZUKI, 2013).

Nas camadas mais inferiores da copa, às nove horas, observa-se uma redução nas taxas fotossintéticas devido a menor interceptação luminosa. Logo, por estar fotossintetizando menos, observa-se maior concentração de carbono interno. Concomitante a esses eventos, vale ressaltar que houve um aumento no teor de clorofila total, na atividade da enzima catalase e peroxidase do ascorbato. Com o início da fotossíntese nas partes inferiores da copa nesse horário, há a ativação dos fotossistemas e maior atividade das enzimas CAT e APX, pois, o excesso de energia com o aumento na concentração de carbono interno está promovendo a geração de espécies reativas de oxigênio (BLOKHINA; FAGERSTEDT, 2010).

No que diz respeito ao topo da copa ao meio dia no lado soalheira da copa, nota-se uma diminuição nas taxas fotossintéticas, na condutância estomática e no carbono interno, diminuição também na atividade da APX. Entretanto, observa-se aumento na atividade da enzima CAT e no teor de clorofila total. Sugere-se que a limitação estomática da fotossíntese está interligada com o aumento na temperatura foliar e no aumento da fotorrespiração, levando assim há um aumento na atividade da CAT, demonstrando que a produção de  $H_2O_2$  está muito elevada no topo da copa do cafeeiro (BURRITT; MACKENZIE, 2003).

Nas porções do baixeiro da copa ao meio dia, observa-se que a interceptação de luz se manteve não variando quando comparado às nove horas, onde se manteve também o teor de clorofila e a temperatura foliar. Porém, nota-se aumento na fotossíntese, condutância estomática, carbono interno e atividade da enzima APX. Entretanto, uma diminuição na atividade da enzima CAT. Com a fotossíntese ainda atuando nessas regiões, os estômatos recebem menor radiação e se mantem abertos, devido ao microclima na copa ocasionado pelo sombreamento que as folhas superiores fazem nas porções inferiores (ARAÚJO et al., 2008).

Observando-se o topo da copa do lado soalheira às 15 horas, nota-se que houve um aumento na radiação, nas taxas fotossintéticas, teor de clorofila total, carotenoides e condutância estomática. Em contrapartida,

houve uma redução no carbono interno. A redução na concentração de carbono interno se deve devido a menor concentração de  $\text{CO}_2$  para ser usado no Ciclo de Calvin, maior quantidade de  $\text{NADP}^+$ , espécies reativas de oxigênio maior atividade na enzima CAT e uma redução na atividade da enzima APX (KLUGE; TEZOTTO-ULIANA; SILVA, 2015).

Em relação às partes baixas da copa nesse horário, observa-se redução nas taxas fotossintéticas, no teor de clorofila total e na atividade da enzima CAT. Porém, nota-se aumento na concentração de carbono interno e na atividade da enzima APX. A variável radiação se mantém em relação aos outros horários. Sugere-se que o aumento na concentração interna de carbono mantém a etapa bioquímica, diminuindo a produção de espécies reativas de oxigênio através da atividade da enzima APX. Como o  $\text{CO}_2$  é substrato para o Ciclo de Calvin, o  $\text{NADP}^+$  é reduzido, gerando uma redução nas espécies reativas de oxigênio. A geração de espécies reativas de oxigênio pode ser induzida pela baixa concentração de  $\text{CO}_2$  interno, devido ao fechamento estomático associado ao estresse hídrico e alta temperatura (BARBOSA et al., 2014), o qual o cafeeiro estava exposto. A limitação da fixação de  $\text{CO}_2$  no Ciclo de Calvin no cafeeiro sob tais condições ambientais diminui a oxidação do NADPH, sendo que deste modo, o elétron da ferredoxina reduzido que seria transferido para o NADP vai para o  $\text{O}_2$ , forma assim a espécie reativa de oxigênio, o oxigênio singleto (AHMAD; SARWAT; SHARMA, 2008).

## **6 CONCLUSÃO**

As características de trocas gasosas de uma folha individual de café divergem consideravelmente de outras folhas, o que exige cautela ao



dimensionar estimativas de fotossíntese da folha ao nível global da copa. Assim, se faz necessário compreender os parâmetros variáveis no interior da copa do cafeeiro para então realizar um mapeamento das respostas fisiológicas da planta, uma vez que a alteração no metabolismo varia de acordo com a profundidade e altura em uma copa. A análise de algumas folhas pontuais não servem para discriminar a dinâmica global de uma copa.

## REFERÊNCIAS

AHMAD, P.; SARWAT, M.; SHARMA, S. Reactive oxygen species, antioxidants and signaling in plants. **Journal Of Plant Biology**, India, v. 51, n. 3, p.167-173, maio 2008.

ARAÚJO, A. V. et al. Microclima e crescimento vegetativo do café conilon consorciado com bananeiras. **Coffee Science**, Lavras, v. 10, n. 2, p.214-222, jun. 2015.

ARAÚJO, W. L. et al. Limitations to photosynthesis in coffee leaves from different canopy positions. **Plant Physiology And Biochemistry**, Viçosa, v. 46, n. 10, p.884-890, out. 2008.

BALIZA, D. P. et al. Metabolismo da sacarose em cafeeiros submetidos a diferentes níveis de sombreamento. **Coffee Science**, Lavras, v. 9, n. 4, p.445-455, dez. 2014.

BALIZA, D. P. et al. Trocas gasosas e características estruturais adaptativas de cafeeiros cultivados em. **Coffee Science**, Lavras, v. 7, n. 3, p.250-258, dez. 2012.

BARBOSA, M. R. et al. Geração e desintoxicação de espécies reativas de oxigênio em plantas. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 44, n. 3, p.453-460, mar. 2014.

BATISTA, K. D. et al. Photosynthetic limitations in coffee plants are chiefly governed by diffusive factors. **Trees**, Viçosa, v. 26, n. 2, p.459-468, 23 ago. 2011.

BATISTA, L. A. et al. Anatomia foliar e potencial hídrico na tolerância de cultivares de café ao estresse hídrico. **Ciência Agrônômica**, Fortaleza, v. 41, n. 3, p.475-481, set. 2010.

BAXTER, A.; MITTLER, R.; SUZUKI, N.. ROS as key players in plant stress signalling. **Journal of Experimental Botany**, Texas, v. 65, n. 5, p.1229-1240, 19 nov. 2013.

BIEMELT, S.; KEETMAN, U.; ALBRECHT, G.. Re-aeration following hypoxia or anoxia leads to activation of the antioxidative defense system in roots of wheat seedlings. **Plant Physiology**, Berlin, v. 116, n. 2, p.651-658, fev. 1998.

BLOKHINA, O.; FAGERSTEDT, K. V.. Oxidative metabolism, ROS and NO under oxygen deprivation. **Plant Physiology And Biochemistry**, Finland, v. 48, n. 5, p.359-373, maio 2010.

BURRITT, D. J.. Antioxidant Metabolism during Acclimation of *Begoniaxerythrophylla* to High Light Levels. **Annals of Botany**, New Zealand, v. 91, n. 7, p.783-794, 3 abr. 2003.

CAVATTE, P. C. et al. Functional analysis of the relative growth rate, chemical composition, construction and maintenance costs, and the payback time of *Coffea arabica* L. leaves in response to light and water availability. **Journal of Experimental Botany**, Viçosa, v. 63, n. 8, p.3071-3082, 29 fev. 2012.

CHAVES, A. R. M. et al. Seasonal changes in photoprotective mechanisms of leaves from shaded and unshaded field-grown coffee (*Coffea arabica* L.) trees. **Trees**, Viçosa, v. 22, n. 3, p.351-361, 14 dez. 2007.

CHAVES, A. R.m. et al. Varying leaf-to-fruit ratios affect branch growth and dieback, with little to no effect on photosynthesis, carbohydrate or mineral pools, in different canopy positions of field-grown coffee trees. **Environmental and Experimental Botany**, Viçosa, v. 77, p.207-218, abr. 2012.

CUNHA, A. R.; VOLPE, C. A.. Relações radiométricas no terço superior da copa de cafeeiro. **Bragantia**, Campinas, v. 69, n. 2, p.263-271, mar. 2010.

DAMATTA, F. M. et al. Ecophysiology of coffee growth and production. **Brazilian Journal Plant Physiology**, Viçosa, v. 19, n. 4, p.485-510, mar. 2007.

DAMATTA, F. M. et al. In field-grown coffee trees source–sink manipulation alters photosynthetic rates, independently of carbon metabolism, via alterations in stomatal function. **New Phytologist**, Viçosa, v. 178, n. 1, p.348-357, jan. 2008.

DAMATTA, F. M.. Ecophysiological constraints on the production of shaded and unshaded coffee: a review. **Field Crops Research**, Viçosa, v. 86, n. 2-3, p.99-114, mar. 2004.

DEUNER, S. et al. Peróxido de hidrogênio e ácido ascórbico influenciando a atividade de enzimas antioxidantes de mudas de cafeeiro. **Ceres**, Lavras, v. 55, n. 2, p.135-140, jan. 2008.

- DEUNER, S. et al. Stomatal behavior and components of the antioxidative system in coffee plants under water stress. **Scientia Agricola**, Lavras, v. 68, n. 1, p.77-85, jan. 2011.
- DISCHE, Z.. General color reactions: Methods in carbohydrate chemistry. **Academic Press**, New York, v. 1, n. 1, p.478-512, jan. 1962.
- HAVIR, E. A.; MCHALE, N. A.. Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalase in Tobacco leaves. **Plant Physiology**, New Haven, v. 84, n. 1, p.450-455, fev. 1987.
- KHOURI, C. R.. **Atividade da redutase do nitrato, teores de nitrogênio e de carboidratos em cafeeiro influenciados pelo sombreamento e estado fenológico**. 2007. 51 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Fitotecnia, Agronomia, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2007.
- KLUGE, R. A.; TEZOTTO-ULIANA, J. V.; SILVA, P. P. M. Aspectos Fisiológicos e Ambientais da Fotossíntese. **Revista Virtual de Química**, Piracicaba, v. 7, n. 1, p.56-73, nov. 2015.
- KUMAGAI, T. et al. Modelling CO<sub>2</sub> exchange over a Bornean tropical rain forest using measured vertical and horizontal variations in leaf-level physiological parameters and leaf area densities. **Journal Of Geophysical Research: Atmosphere**, Anagu, v. 111, n. 10, p.1-16, maio 2006.
- LAISK, A. et al. Adjustment of leaf photosynthesis to shade in a natural canopy: rate parameters. **Plant, Cell And Environment**, Estonia, v. 28, n. 1, p.375-388, jan. 2005.
- LAVIOLA, B. G. et al. Alocação de fotoassimilados em folhas e frutos de cafeeiro cultivado em duas altitudes. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 42, n. 11, p.1521-1530, nov. 2007.
- LEITE, G. H. P. et al. Reguladores vegetais e atividade de invertases em cana-de-açúcar em meio de safra. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 39, n. 3, p.718-725, jun. 2009.
- LICHTENTHALER, H. K. et al. Chlorophyll fluorescence kinetics, photosynthetic activity, and pigment composition of blue-shade. **Photosynthetica Res**, Karlsruhe, v. 117, n. 1-3, p.355-366, 14 maio 2013.
- MARTINS, L. D. et al. Combined effects of elevated [CO<sub>2</sub>] and high temperature on leaf mineral balance in Coffea spp. plants. **Climatic Change**, Viçosa, v. 126, n. 3-4, p.365-379, 23 ago. 2014.

MARUR, C. J.; FARIA, R. T.. Photosynthesis of individual leaves in a coffee plant. **Acta Science Agronomic**, Maringá, v. 28, n. 3, p.331-335, ago. 2006.

MATOS, F. S. et al. Phenotypic plasticity in response to light in the coffee tree. **Environmental and Experimental Botany**, Viçosa, v. 67, n. 2, p.421-427, dez. 2009.

MILLER, G. L.. Use of dinitrosalicylic acid reagent for determination of reducing sugar. **Analytical Chemistry**, Natick, v. 31, n. 3, p.426-428, mar. 1959.

NAKANO, Y.; ASADA, K.. Hydrogen Peroxide is Scavenged by Ascorbate-specific Peroxidase in Spinach Chloroplasts. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v. 22, n. 5, p.867-880, jan. 1981.

NIINEMETS, Ü.. Photosynthesis and resource distribution through plant canopies. **Plant, Cell and Environment**, Honolulu, v. 30, n. 9, p.1052-1071, set. 2007.

OTTO, M. S. G. et al. Fotossíntese, condutância estomática e produtividade de clones de Eucalyptus sob diferentes condições edafoclimáticas. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 37, n. 3, p.431-439, jan. 2013.

REDDY, A. R.; CHAITANYA, K. V.; VIVEKANANDAN, M.. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. **Journal of Plant Physiology**, India, v. 161, n. 11, p.1189-1202, nov. 2004.

RICCI, M. S. F.; C. JUNIOR, D. G.; ALMEIRA, F. F. D.. Condições microclimáticas, fenologia e morfologia externa de cafeeiros em sistemas arborizados e a pleno sol. **Coffee Science**, Lavras, v. 8, n. 3, p.379-388, set. 2013.

RODRÍGUEZ, D. et al. A coffee agroecosystem model: I. Growth and development of the coffee plant. **Ecological Modelling**, Bogotá, v. 222, n. 19, p.3626-3639, out. 2011.

RONCHI, C. P. et al. Respostas ecofisiológicas de cafeeiros submetidos ao deficit hídrico para concentração da florada no Cerrado de Minas Gerais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 50, n. 1, p.24-32, jan. 2015.

RONG-HUA, L. et al. Evaluation of Chlorophyll Content and Fluorescence Parameters as Indicators of Drought Tolerance in Barley. **Agricultural Sciences in China**, China, v. 10, n. 5, p.751-757, out. 2006.

RONQUIM, J. C. et al. Carbon gain in coffea arabica during clear and cloudy days in the wet season. **Experimental Agriculture**, Campinas, v. 42, n. 02, p.147-164, 10 mar. 2006.

SCHOLANDER, P. F. et al. Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and other plants. **Botany**, Connecticut, v. 52, n. 1, p.119-125, maio 1964.

SCHOLANDER, P. F. et al. Sap pressure ins vascular plants: Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. **Science**, California, v. 148, n. 1, p.339-345, abr. 1965.

SHARMA, P. et al. Reactive Oxygen Species, Oxidative Damage, and Antioxidative Defense Mechanism in Plants under Stressful Conditions. **Journal of Botany**, India, v. 2012, n. 1, p.1-26, fev. 2012.

SILVA, A. C. et al. Produtividade e potencial hídrico foliar do cafeeiro Catuaí, em função da época de irrigação. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 12, n. 1, p.21-25, jan. 2008.

STREIT, N. M. et al. As Clorofilas. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 35, n. 3, p.748-755, jun. 2005.

SURFER, Golden Software. Countoring and 3D surface mapping for scientists engineers, users guide. **Golden Software**, New York, v. 1, n. 1, p.462-483, jan. 2004.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.. **Plant Physiology**. 5. ed. Porto Alegre: Porto Alegre, 2013.

THORNTON, P. E.; ZIMMERMANN, N. E.. An Improved Canopy Integration Scheme for a Land Surface Model with Prognostic Canopy Structure. **Journal of Climate**, Colorado, v. 20, n. 15, p.3902-3923, ago. 2007.

ZHOU, Y. M.; HAN, S. J.. Photosynthetic response and stomatal behaviour of Pinus koraiensis during the fourth year of exposure to elevated CO<sub>2</sub> concentration. **Photosynthetica**, China, v. 43, n. 3, p.445-449, jan. 2005.