

PAULO CEZAR CAVATTE

**MORFOLOGIA, RELAÇÕES HÍDRICAS E FOTOSSÍNTESE EM DUAS  
CULTIVARES DE *Coffea canephora* SUBMETIDAS AO DÉFICIT HÍDRICO**

Dissertação apresentada à Universidade  
Federal de Viçosa, como parte das  
exigências do Programa de Pós-Graduação  
em Fisiologia Vegetal, para obtenção do  
título de *Magister Scientiae*

VIÇOSA  
MINAS GERAIS – BRASIL  
2007

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e  
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

T

C377m  
2007

Cavatte, Paulo Cezar, 1982-

Morfologia, relações hídricas e fotossíntese em duas cultivares de *coffea canephora* submetidas ao déficit hídrico / Paulo Cezar Cavatte. - Viçosa: UFV, 2007. xi, 41f.: il. (algumas col.); 29cm.

Orientador: Fábio Murilo DaMatta.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Referências bibliográficas: f. 37-41.

1. Café - Morfologia. 2. Café - Condições hídricas. 3. Café - Irrigação. 4. Fotossíntese. 5. Fotoquímica. 6. Fisiologia Vegetal. 7. *Coffea canephora*. I. Universidade Federal de Viçosa. II. Título.

CDD 22.ed. 633.73

PAULO CEZAR CAVATTE

**MORFOLOGIA, RELAÇÕES HÍDRICAS E FOTOSÍNTESE EM DUAS  
CULTIVARES DE *Coffea canephora* SUBMETIDAS AO DÉFICIT HÍDRICO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, para obtenção do título de *Magister Scientiae*

APROVADA: 21 de março de 2007

---

Prof. Raimundo Santos Barros  
(Co-Orientador)

---

Prof. José Augusto Teixeira do Amaral

---

Dr. Rogério Ferreira Ribas

---

Dr. Roberto Lisboa Cunha

---

Prof. Fábio Murilo DaMatta  
(Orientador)

*Aos meus pais, Aivaldo e Helenice,  
pelo incentivo, confiança e exemplo de vida*

*A minha esposa, Rithiely,  
pelo amor, companhia e por tudo o que significa para mim*

*Dedico*

*A Heloisa, Júlio e Cristiane, meus irmãos;*

*Aos meus sobrinhos;*

*A todos familiares,*

*Ofereço*

## AGRADECIMENTOS

A Deus.

À Universidade Federal de Viçosa, de maneira especial ao Departamento de Biologia Vegetal e ao programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, pela oportunidade e ajuda para a realização deste curso.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, pela concessão da bolsa de estudos.

Ao Prof. Fábio, pela amizade, orientação e pelo enorme empenho e dedicação na realização deste trabalho.

A todos os amigos conquistados durante o curso Técnico em Agropecuária e durante o curso de graduação em Agronomia, meu agradecimento por sempre terem-me ajudado da melhor maneira possível.

Aos meus amigos de graduação e de sempre Bruno, Cláudio, Flávio, João Batista, João Henrique, Leandro, Leonardo, Heder, Murilo, Raul, Rodrigo e Senilo, pelas brincadeiras, incentivos e, por dividirmos uma parte de nossa vida.

Aos professores, Marco Aurélio Pedron Silva, Juraci Alves e José Cambraia, pelos ensinamentos transmitidos durante este curso.

Ao pesquisador Cláudio Pagotto Ronchi e aos professores Marcelo Ehler Loureiro e Raimundo Santos Bastos, pelos conhecimentos e incentivos.

Ao professor José Augusto Teireira do Amaral e aos doutores Rogério Ferreira Ribas e Roberto Lisboa Cunha, pela colaboração, pelas orientações e sugestões para a melhoria deste trabalho.

A todos os integrantes do ‘Grupo Café’, Ângela, Agnaldo, Diego, Elaine, Fábio (baiano), Fábio (RU), Gustavo, Karine, Marcelo, Paulo Cesar (PCI), Ricardo, Roberto, Samuel e Wagner, pela ajuda, por fazer parte deste grupo e ter todos como amigos.

A todos os colegas de curso, pela força, companheirismo e apoio.

A todos os irmãos da Igreja Cristã Maranata de Viçosa, pelas orações.

## **BIOGRAFIA**

PAULO CEZAR CAVATTE, filho de Adivaldo Cavatte e Helenice Maria da Rocha, nasceu em São Gabriel da Palha, Estado do Espírito Santo, no dia 07 de junho de 1982. Em dezembro de 2000, concluiu o Curso de Técnico em Agropecuária, na Escola Agrotécnica Federal de Colatina, em Colatina - ES. Em março de 2001, iniciou o curso de Agronomia, no Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal do Espírito Santo (CCA-UFES), em Alegre - ES, concluindo-o em agosto de 2005. Em agosto de 2005, ingressou no curso de Mestrado do Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal da Universidade Federal de Viçosa (UFV), Viçosa - MG, submetendo-se à defesa de tese em 21 de março de 2007.

## CONTEÚDO

<b>RESUMO</b> .....	vi
<b>ABSTRACT</b> .....	viii
<b>1.0. INTRODUÇÃO</b> .....	1
<b>2.0. REVISÃO DE LITERATURA</b> .....	4
<b>3.0. MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	9
3.1. Generalidades.....	9
3.2. Características morfológicas.....	10
3.3. Relações hídricas.....	10
3.4. Trocas gasosas.....	11
3.5. Parâmetros de fluorescência.....	12
3.6. Pigmentos e danos celulares.....	12
3.7. Procedimentos estatísticos.....	12
<b>4.0. RESULTADOS</b> .....	13
4.1. Morfologia.....	13
4.2. Potencial hídrico e curvas pressão-volume.....	19
4.3. Trocas gasosas.....	23
4.4. Parâmetros de fluorescência e pigmentos fotossintéticos.....	28
4.5. Extravasamento de eletrólitos.....	29
<b>5.0. DISCUSSÃO</b> .....	31
<b>6.0. REFERÊNCIAS</b> .....	37

## RESUMO

CAVATTE, Paulo Cezar, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, março de 2007.  
**Morfologia, relações hídricas e fotossíntese em duas cultivares de *Coffea canephora* submetidas ao déficit hídrico.** Orientador: Fábio Murilo DaMatta. Co-Orientadores: Cláudio Pagotto Ronchi, Marcelo Ehlers Loureiro e Raimundo Santos Barros.

Neste estudo, investigaram-se as estratégias morfológicas e fisiológicas envolvidas na tolerância diferencial à seca em *Coffea canephora*, utilizando-se duas cultivares, Apoatã e Clone 120, respectivamente das variedades *robusta* e *kouillou*. As plantas foram cultivadas em vasos, em casa de vegetação. Após um ano de cultivo, aplicaram-se dois tratamentos: plantas permanentemente irrigadas (plantas-controle) e plantas submetidas à desidratação, imposta pela suspensão da irrigação (déficit hídrico), até que as plantas desidratadas atingissem um potencial hídrico na antemanhã ( $\Psi_{am}$ ) de, aproximadamente, -3,5 MPa, quando foram então reirrigadas. Foram medidos o potencial hídrico da folha, as trocas gasosas e a fluorescência da clorofila *a*, a condutância hidráulica entre o solo e a folha ( $K_L$ ) e o extravazamento de eletrólitos, a cada duas dias. Curvas pressão-volume foram obtidas a  $\Psi_{am}$  próximos de -2,0 MPa e -3,5 MPa. As cultivares estudadas exibiram diferenças morfológicas marcantes: Apoatã, com copa mais aberta, acumulou mais biomassa (45%), teve copa mais alta (11 cm), e área foliar maior (60%), em relação ao Clone 120. A razão área foliar/superfície radicular foi 21% superior no Apoatã em relação à do Clone 120. O déficit hídrico severo ( $\Psi_{am} = -3,5$  MPa) foi atingido aos 10 e 14 dias após a suspensão da irrigação, no Apoatã e no Clone 120, respectivamente. Observou-se ajustamento osmótico no Clone 120, mas não no Apoatã. O déficit hídrico acarretou aumentos no módulo global de elasticidade ( $\epsilon$ ) em ambas as cultivares. Contudo,  $\epsilon$  foi maior (70%) no Clone 120 que no Apoatã. As plantas-controle do Apoatã exibiram maiores valores de  $K_L$ , taxa transpiratória ( $E$ ), taxa líquida de assimilação de  $CO_2$  ( $A$ ), condutância estomática ( $g_s$ ) e condutância mesolífica ( $g_m$ ). Ao longo do ciclo de desidratação, os decréscimos em  $A$ ,  $g_s$  e em  $g_m$  foram mais pronunciados no Apoatã que no Clone 120. A maior sensibilidade estomática



do Apatã à redução de  $\Psi_{am}$  não se traduziu em maiores decréscimos em  $E$ . Os tratamentos aplicados afetaram somente ligeiramente algumas variáveis de fluorescência da clorofila  $a$ . Os danos celulares aumentaram em 20% nas plantas estressadas do Apatã em relação aos das plantas estressadas do Clone 120. Observou-se, ao fim do experimento, desfolhamento substancial (~50%), porém apenas nas plantas estressadas do Apatã. A menor tolerância à seca, no Apatã, em relação ao Clone 120, foi associada a maiores valores absolutos de  $g_s$  e  $K_L$ , sistema radicular menos profundo e maior razão parte aérea/sistema radicular, bem como, maior vulnerabilidade à cavitação e danos celulares para um dado potencial hídrico.

## ABSTRACT

CAVATTE, Paulo Cezar, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, march, 2007. **Morphology, relations water and photosyntheses in two cultivate of *Coffea canephora* submitted the of water déficit.** Adviser: Fábio Murilo DaMatta. Co-adviser: Cláudio Pagotto Ronchi, Marcelo Ehlers Loureiro and Raimundo Santos Barros.

In this study we aimed to expand our earlier understanding on the mechanisms associated with drought tolerance within *Coffea canephora*. Two cultivars of *C. canephora*, robusta (drought-sensitive) and kouillou (drought-tolerant) were grown in 24-L pots until 12-month old, when an irrigation and a drought treatment were applied. Plants were droughted until predawn water potential ( $\Psi_{pd}$ ) reached  $-3.5$  MPa, when they were re-watered. Physiological variables were evaluated over the course of drying whereas morphological traits were assessed at the end of the experiment. Under control conditions, robusta showed less dense crowns with larger leaf area (60%), larger biomass accumulation (45%), and larger leaf area to root surface ratio (21%) than kouillou. Internal water stress developed faster in robusta than in kouillou after withholding irrigation. Kouillou, but not robusta, was able to adjust osmotically, although both cultivars showed decreased tissue elasticity (chiefly in kouillou) under drought. Under control conditions, apparent hydraulic conductance  $K_L$ , long-term transpiration rate ( $E$ ), rate of net carbon assimilation ( $A$ ), stomatal conductance ( $g_s$ ) and mesophyll conductance ( $g_m$ ) all were larger in robusta than in kouillou. During the course of drying, decreases in  $A$ ,  $g_s$  and  $g_m$  were stronger in the former. However, the larger stomatal sensitivity to decreasing  $\Psi_{pd}$  in robusta was not translated into larger decreases in  $E$ . Regardless of cultivars and treatments, changes in  $g_m$  paralleled those of  $g_s$ . Treatments affected only slightly some of the chlorophyll *a* fluorescence parameters. Cellular damages were more pronounced in droughted plants of robusta than in those of kouillou. Leaf area was halved, but only in stressed plants of robusta. The lower drought tolerance of robusta in comparison to kouillou was associated with higher absolute values of  $g_s$ ,  $E$  and  $K_L$ , shallower

root system and larger shoot-to-root ratio, larger vulnerability towards cavitation and cellular damages for a given water potential.

## 1. INTRODUÇÃO

A tolerância à seca é o resultado de numerosas características anatômicas, morfológicas e fisiológicas, de natureza constitutiva ou indutiva, que se interagem, permitindo, assim, a manutenção de processos de crescimento e desenvolvimento, sob condições edáficas e climáticas que levam à deficiência hídrica (Steponkus et al., 1980).

A conservação da turgescência, na medida em que o potencial hídrico ( $\Psi_w$ ) do solo decresce, representa um mecanismo efetivo de tolerância à seca (Kramer e Boyer, 1995). A manutenção da turgescência tem sido explicada, por um lado, pelo fechamento eficiente dos estômatos e, por outro, por incrementos na capacidade de extração da água do solo. Baixos valores de  $\Psi_w$  no solo podem ser compensados por decréscimos proporcionalmente maiores em  $\Psi_w$  global da planta, via ajustes elásticos ou osmóticos, mantendo, desse modo, um gradiente de energia livre favorável à absorção de água (Kramer e Boyer, 1995; Schulte, 1993; Turner, 1986). Deve-se ressaltar, contudo, que, sob déficit hídrico severo, maior capacidade de extração de água do solo pode ser mais largamente governada pela profundidade do sistema radicular, com pouco efeito de ajustes elásticos e/ou osmóticos. Nesse contexto, uma maior capacidade de absorção de água pode não ser suficiente para manter a turgescência foliar, se a abertura estomática não for substancialmente reduzida (DaMatta, 2003).

Plantas adaptadas à seca são freqüentemente caracterizadas por um profundo e vigoroso sistema radicular (DaMatta, 2004), de maneira que a profundidade e o comprimento do sistema radicular e a resistência ao fluxo de água dentro do sistema radicular podem ser importantes atributos sob baixa disponibilidade hídrica (Monneveux e Belhassen, 1997). A maior profundidade do sistema radicular é uma característica largamente associada à

manutenção de um status hídrico mais favorável em clones de *Coffea canephora* tolerantes à seca submetidos ao déficit hídrico (Pinheiro et al., 2005). A combinação de mecanismos que restrinjam a perda d'água, associados a sistemas radiculares profundos, devem ser decisivos para a sobrevivência e/ou relativa estabilidade da produção de plantas tolerantes à seca, quando cultivadas em ambientes sujeitos a estiagens prolongadas (Pinheiro et al., 2005).

A taxa de assimilação líquida de carbono ( $A$ ) é determinada pelas características bioquímicas, fisiológicas e morfológicas da maquinaria fotossintética (De Lucia et al., 2003), que variam com as condições ambientais preponderantes durante o crescimento, tais como irradiância, temperatura e suprimento de água e nutrientes (Mohotti e Lawlor, 2002). Sob condições de deficiência hídrica moderada, o fechamento estomático restringe fortemente  $A$ , de forma que o controle estomático tem sido apontado como a fração principal da limitação total da fotossíntese (Cornic, 2000). Além da condutância estomática ( $g_s$ ), a condutância mesofílica ( $g_m$ ) pode limitar grandemente o processo fotossintético. Sabe-se hoje que uma redução suficientemente pequena em  $g_m$  pode reduzir significativamente a concentração de  $CO_2$  nos sítios de carboxilação em relação àquela dos espaços intercelulares, reduzindo, assim, a fotossíntese (Evans et al., 1994; Loreto et al., 1992; von Caemmerer et al., 1994). Com efeito, as baixas taxas fotossintéticas em algumas espécies lenhosas, como em *C. arabica*, podem ser atribuídas, fundamentalmente, a baixas  $g_m$  e  $g_s$  (Araújo, 2006).

Embora exista grande número de espécies de café, somente *C. arabica* e *C. canephora* têm importância econômica no mercado mundial. Cultivares de *C. canephora* podem ser agrupadas em dois grandes grupos, *kouillou*, originado em regiões mais quentes e secas, e *robusta*, de regiões de temperaturas relativamente mais amenas e úmidas. Comparativamente, cultivares do grupo *kouillou* parecem exibir maior tolerância à seca, porém menor tolerância a doenças, que cultivares do grupo *robusta* (Coste, 1992). Tais observações são largamente empíricas, e parecem refletir a disponibilidade hídrica nos centros de origem desses grupos. Com efeito, observações de campo no norte do Espírito Santo evidenciaram que materiais do grupo *kouillou* podem suportar satisfatoriamente períodos de 90-120 dias de seca, enquanto materiais do grupo *robusta* usualmente morrem se não irrigados, após 40-60 dias sem chuva. Sugere-se, portanto, que a variedade *robusta*, sob condições de déficit hídrico, mesmo possuindo um sistema radicular vigoroso (Alfonsi, et al., 2005) apresentaria desempenho fotossintético e crescimento afetados mais marcadamente que a variedade *kouillou*, devido ao controle deficiente da transpiração. Materiais das variedades *robusta* e *kouillou* foram, pois, contrastados para explorarem-se suas respostas fisiológicas ao déficit hídrico.

O objetivo deste trabalho foi, pois, fornecer subsídios para melhor se compreender os mecanismos de tolerância à seca em *C. canephora*. Especificamente, pretendeu-se avaliar os

efeitos do déficit hídrico sobre as relações hídricas e a fotossíntese em cultivares de *C. canephora* provenientes de regiões geográficas distintas no que concerne à disponibilidade hídrica.

## 2. REVISÃO DE LITERATURA

Não apenas no Brasil, como em diversos países produtores de café, a seca é considerada como o principal estresse ambiente capaz de afetar a produção do cafeeiro (DaMatta, 2004). A solução mais comum para a escassez de água é o uso da irrigação, que, além de apresentar custos elevados, não permite sua implantação em todas as regiões, devido, principalmente, à topografia desfavorável. Sendo assim, é necessário que a utilização da irrigação se dê de forma adequada, sem causar danos ambientais e apresentando viabilidade econômica. Dessa forma, a compreensão das relações hídricas das culturas passa a ser de suma importância, na medida em que pode fornecer subsídios úteis ao melhoramento visando a tolerância à seca (DaMatta e Rena, 2001).

As respostas das plantas às variações no status hídrico podem ocorrer em curto espaço de tempo, incluindo-se alterações morfológicas, fisiológicas, bioquímicas e moleculares (Passioura, 1997). Com efeito, tais mudanças não são necessariamente adaptativas e, de certo modo, podem contribuir para processos produtivos com vistas à diminuição do impacto do déficit hídrico na produção (Passioura, 1997). Em adição, as respostas à disponibilidade hídrica limitada são altamente variáveis, tanto em função da espécie, como da severidade e da duração do déficit hídrico (Müller e Whitsitt, 1997).

Para manter os processos fisiológicos ativos, as células vivas devem manter uma pressão hidrostática positiva, e o componente osmótico pode ajustar-se para reduzir  $\Psi_w$ , auxiliando, assim, na manutenção da turgescência (Lambers et al., 1998). O ajustamento osmótico consiste na acumulação de solutos no interior das células sob condições de estresse (DaMatta et al., 2003), de maneira a conservar um gradiente de  $\Psi_w$  necessário à manutenção do fluxo de água durante os períodos de seca, o que poderia contribuir para a manutenção da

turgescência e, desse modo, mediará processos como crescimento e fotossíntese. O ajustamento osmótico e a manutenção da turgescência celular na região de crescimento também seriam importantes para sustentar o crescimento radicular a baixos potenciais hídricos (Blum, 1997). Ressalte-se que associações positivas entre ajustamento osmótico e produção sob déficit hídrico têm sido observadas em várias culturas (Blum, 1997).

Reduções substanciais nos valores de  $\Psi_w$  da planta, com déficits internos de água relativamente baixos, podem também ser obtidos por meio de ajustes elásticos, mantendo, desse modo, um gradiente de energia livre favorável à absorção de água (Kramer e Boyer, 1995). O ajuste elástico, analisado pelo módulo global de elasticidade ( $\epsilon$ ), expressa a relação entre as variações no potencial de pressão e variações no volume de água do simplasma: quanto maior esse módulo maior a rigidez da parede celular (DaMatta e Rena, 2001). Assim, pequenas reduções no volume de água da planta acarretariam grandes reduções em seu  $\Psi_w$ , mantendo o gradiente de energia livre da água entre a planta e o solo. Contudo, decréscimos em  $\epsilon$  levam à manutenção da turgescência celular, na medida em que a parede acompanha a redução do volume do simplasma, sob condições de seca. Não obstante, em café, a manutenção da fotossíntese e de outros processos fisiológicos parece depender mais da manutenção do volume protoplasmático, em vez da turgescência (Meinzer et al., 1990) *per se*.

O declínio na capacidade fotossintética provocada pelo déficit hídrico pode ser devido tanto ao efeito direto da desidratação sobre a maquinaria fotossintética, quanto a um efeito indireto, associado ao fechamento estomático (Chaves, 1991; Kanechi et al., 1996; Lawlor e Cornic, 2002), culminando, assim, em reduções na produtividade. Tem-se observado, em variedades de *C. arabica* cultivadas em vaso, uma redução gradual na capacidade fotossintética máxima ( $A_{max}$ ) a partir  $\Psi_{am}$  em torno de -1,0 MPa (Rodrigues, 1988). Entretanto, Almeida e Maestri (1997), avaliando quatro cultivares dessa mesma espécie, relataram comportamento exponencial de  $A_{max}$ , verificando a ocorrência de decréscimos com  $\Psi_{am}$  próximo de -0,5 MPa. Uma vez que  $A_{max}$  é determinada sob concentração saturante de  $CO_2$  e, portanto, independente de efeitos estomáticos, pode-se concluir que a redução nas taxas fotossintéticas seria determinada, em grande extensão, por menor eficiência carboxilativa ou por maior resistência à difusão de  $CO_2$ , desde as cavidades sub-estomáticas até os cloroplastos (DaMatta e Rena, 2002). A identificação de um valor limiar de  $\Psi_w$  em que o processo fotossintético começaria a declinar seria de grande relevância, pois determinaria uma escala do *status* hídrico do solo e da planta que resultaria, provavelmente, em grandes reduções de produtividade biológica. Contudo, na maioria dos estudos com café,  $A$  apresenta redução curvilínea à medida que  $\Psi_w$  é reduzido (DaMatta e Ramalho, 2006). Esse fato



ênfatiza a dificuldade para estabelecer-se um limiar de  $\Psi_w$  a partir do qual a fotossíntese começaria a diminuir, devido à variabilidade do genótipo, às condições de crescimento, à taxa de progresso do déficit hídrico e as condições ambientais no momento que as avaliações são conduzidas (DaMatta, 2003).

Se a fotossíntese e a fotorrespiração não utilizarem a maior fração do poder redutor gerada na fase fotoquímica, poderá ocorrer uma sobre-redução da cadeia de transporte de elétrons do cloroplasto e, nessa condição, elétrons podem reduzir o oxigênio molecular, levando à formação de espécies reativas de oxigênio, potencialmente capazes de causar peroxidação de lipídios (Lima et al., 2002) e desnaturação de proteínas (Asada, 1999). Além disso, a peroxidação de lipídios de membrana pode resultar na perda de compartimentalização celular, fato facilmente observado pelo conseqüente extravasamento de eletrólitos (Asada, 1999, Lima et al., 2002). Como conseqüência final, danos oxidativos traduzem-se nas folhas pelo aparecimento de áreas cloróticas que, em muitos casos, evoluem para a necrose, culminando na abscisão foliar, fenômeno popularmente conhecido como escaldadura (DaMatta e Rena, 2001).

A absorção de água do solo e sua ascensão no xilema ocorrem, em parte, por causa da coesão entre as moléculas da água, formando uma coluna líquida contínua, desde a parte aérea até as raízes. Em função da tensão a que essa coluna está submetida, pode haver entrada de ar através da membrana das pontuações dos elementos condutores do xilema; o aparecimento de bolhas de ar dentro do vaso xilemático pode acarretar, portanto, em ruptura da coluna d'água. A ocorrência desse fenômeno, conhecido como cavitação, tende a aumentar quando a disponibilidade hídrica no solo diminui e, geralmente, quando a diferença de  $\Psi_w$  entre as folhas e as raízes atinge um limiar (Meinzer et al., 2001). Como conseqüência, a condutividade hidráulica é reduzida e, assim, menos água chega à parte aérea, aumentando aquela diferença e acarretando, em última análise, um incremento na cavitação, especialmente se a transpiração prosseguir a taxas elevadas (DaMatta e Rena, 2001). Conforme Tardieu (1996), essa seqüência de eventos catastróficos precisa ser "evitada" pela planta de modo tal que a tensão no xilema não atinja um limiar para a cavitação. O processo de cavitação ocorre primeiramente em ramos e folhas, causando, até mesmo, a perda dessas estruturas durante a seca, reduzindo o processo transpiratório, de modo a proteger caules maiores e raízes, fenômeno conhecido como segmentação hidráulica. Segmentação hidráulica e baixa vulnerabilidade do xilema à cavitação são mais comuns em plantas que apresentam condutância hidráulica reduzida, baixa taxa de uso da água e gradiente elevado de  $\Psi_w$  durante a transpiração (Meinzer et al., 2001). Em condições adequadas de disponibilidade hídrica, a planta (raiz e parte aérea) representa a principal resistência ao fluxo de água. A resistência do

solo começa a predominar após certo grau de secamento (Brunini e Angelocci, 1998). Se a capacidade hidráulica estiver sendo limitada pelas resistências impostas pela planta e pelo solo seco, pode ocorrer uma redução acentuada em  $\Psi_w$  foliar, culminando com o processo de cavitação, resultando no fechamento estomático e limitação da transpiração e da fotossíntese (Meinzer et al., 2001). Assim, a maior vulnerabilidade do xilema à cavitação pode refletir-se em maior grau de susceptibilidade à seca, podendo ser usada para discriminar cultivares com tolerância diferencial ao déficit hídrico.

A regulação do processo transpiratório em cafeeiros (*C. arabica*) parece depender mais da arquitetura hidráulica que do comportamento estomático (Tausend et al., 2000a). Esses autores observaram que a transpiração permaneceu constante em cultivares de café, examinados após 40% de desfolha. Visto que  $g_s$  também permaneceu constante, um aumento compensatório da transpiração foliar deve ter ocorrido, em consequência da elevação do acoplamento entre a copa das plantas e a atmosfera. A correlação forte entre transpiração total com a condutância hidráulica sugere que cultivares de café com condutância hidráulica mais reduzida devem esgotar a água do solo mais vagorosamente quando o suprimento hídrico estiver prontamente disponível, conservando por mais tempo a umidade do solo. Contudo, plantas que possuem condutância hidráulica mais elevada apresentam a desvantagem de secar mais rapidamente o solo, restringindo seu cultivo em regiões sujeitas a déficit hídrico severo. Porém, o cultivo desses materiais se torna vantajoso, se associado à irrigação suplementar, devido ao maior crescimento vegetativo (DaMatta e Ramalho, 2006). Em todo o caso, condutância hidráulica elevada pode atenuar variações em  $\Psi_w$ , evitando a cavitação e limitações fotossintéticas (Tausend et al., 2000b), além de manter uma pressão hidrostática interna elevada, permitindo, assim, o crescimento. Maior acúmulo de biomassa tem sido associado com elevada condutância hidráulica em clones de *C. canephora* (Pinheiro et al., 2005).

Os fatores externos influenciam a transpiração, na medida em que alteram a diferença de pressão de vapor entre a superfície da planta e o ar que a envolve. O processo transpiratório é intensificado com a redução da umidade relativa e com o aumento da temperatura do ar. Os processos de trocas entre uma superfície com vegetação e o ar atmosférico são governados, principalmente, por trocas turbulentas (Marin, 2003). O vento remove o volume gasoso da camada limítrofe, situada acima da epiderme foliar, que é saturada com vapor d'água, substituindo esse ar por outro não saturado. Dessa forma, dentro de uma densa cobertura vegetal ou de uma copa densa, a velocidade do vento é fortemente reduzida e a transpiração deve ser menos intensa. O controle estomático da transpiração pode diminuir substancialmente quando a densidade de folhas em uma planta for aumentada.

Enquanto a folha transpira, o vapor de água tende a umedecer o ar próximo à epiderme foliar, reduzindo a condutância da camada limítrofe, desacoplando a pressão de vapor da superfície da folha em relação à do ar atmosférico (Jarvis e Mcnaughton, 1986). Dentro de *C. arabica* e *C. canephora*, há grandes diferenças genótípicas na morfologia da copa e da superfície total de folha de uma planta. O tamanho, a estrutura e a densidade de folhas são variáveis relacionadas com a condutância da camada limítrofe e com características aerodinâmicas da planta (DaMatta e Ramalho, 2006).

Geograficamente, *C. canephora* tem distribuição bastante ampla, ocorrendo na faixa ocidental, centro-tropical e subtropical do continente africano, especificamente da Guiné à República Democrática do Congo. A maioria dos genótipos de *C. canephora* é encontrada espontaneamente em uma região quente, úmida e de baixa altitude, mas alguns materiais podem ser encontrados em regiões com até 1300 m de altitude. Ressalte-se que *C. canephora* apresenta dois grupos distintos, em função da região de ocorrência: o grupo Guineano, que engloba as plantas da Guiné, Libéria e Costa do Marfim, e o grupo Congolês, que compreende plantas da região que se estende de Angola, Zaire, Congo, Gabão até Camarões (Dussert et al., 1999). Em todo o caso, em razão de sua forma natural de reprodução (alogamia) e da grande diversidade genética, é bastante difícil a caracterização de variedades dentro de *C. canephora* (Berthaud e Charrier, 1988; Dussert et al., 1999). Têm-se agrupado os diferentes acessos do germoplasma dessa espécie de acordo com certas características agronômicas e morfológicas (Charrier e Berthaud, 1988). Assim, na variedade denominada *kouillou* (Guineano), enquadram-se cultivares que apresentam hábito de crescimento arbustivo, caules ramificados e folhas menores que os dos demais cultivares da espécie. Em uma segunda variedade, a *robusta* (Congolês), enquadram-se cultivares que se caracterizam por apresentar um ótimo vigor, hábito de crescimento ereto, caules de maior diâmetro e pouco ramificados, sistema radicular robusto e folhas relativamente grandes (Charrier e Berthaud, 1988). Salienta-se que plantas da variedade *robusta* são caracterizadas por um vigoroso sistema radicular, o que lhe confere alta capacidade de absorção da água do solo (Alfonsi, et al., 2005); porém, aparentemente, tais plantas parecem apresentar um controle estomático deficiente da transpiração (Fahl et al., 2001), o que concorreria para uma rápida exaustão da água do solo e, pois, baixa tolerância à seca. Por outro lado, em *kouillou*, apesar do grande poliformismo no que respeita a tolerância à seca (DaMatta e Rena 2001; DaMatta, 2004; DaMatta e Ramalho, 2006), parece haver um controle estomático da transpiração, em bases relativas, mais eficiente que em *robusta* (DaMatta e Rena, 2001). Pouco se sabe sobre os mecanismos de regulação da transpiração entre essas variedades.

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1. Generalidades

O experimento foi conduzido em casa de vegetação, em Viçosa (20°45'S, 42°51'W, 650 m altitude), Minas Gerais. Foram utilizadas duas cultivares de café (*Coffea canephora* Pierre): **Clone 120** e **Apoatã**, sendo materiais das variedades *kouillou* e *robusta*, respectivamente. Em novembro de 2005, mudas dessas cultivares, com quatro pares de folhas, provenientes do enraizamento de estacas de ramos ortotrópicos, obtidas no Instituto Capixaba de Assistência Técnica e Extensão Rural (INCAPER), foram plantadas e cultivadas em vasos de polipropileno de 24 dm<sup>3</sup>, contendo substrato constituído de uma mistura de solo, esterco bovino e areia (3:1:1, v/v/v). A adubação e a correção do pH do substrato foram feitas seguindo-se as recomendações da Comissão de Fertilidade do Solo do Estado de Minas Gerais (1990). As plantas receberam irrigação até completarem 12 meses de idade. A irrigação foi realizada, procurando-se manter a umidade do solo próxima à capacidade de campo. Mensalmente, as plantas eram casualizadas dentro da casa de vegetação. Após a última irrigação, adicionou-se cobertura morta a todos os vasos, de modo a evitar perda de água por evaporação.

Em novembro de 2006, as plantas das duas cultivares foram submetidas a regimes hídricos diferenciais: plantas permanentemente irrigadas, de forma que a umidade do solo permanecesse próxima à capacidade de campo (**plantas-contrôle**), e plantas submetidas à desidratação, imposta pela suspensão da irrigação (**déficit hídrico**). Uniformizaram-se as plantas quanto à área foliar, dentro de cada genótipo. Assim, todas as folhas de todas as plantas tiveram seu maior comprimento e maior largura mensurados, permitindo a obtenção de sua área foliar, conforme Barros (1972). Todas as avaliações e amostragens foram

realizadas nas folhas mais novas, totalmente expandidas, do terceiro ou quarto par, a partir do ápice de ramos plagiotrópicos. As avaliações foram realizadas a cada dois dias, até que as plantas desidratadas atingissem um potencial hídrico na antemanhã de, aproximadamente -3,5 MPa. As plantas desidratadas foram reirrigadas (aproximadamente às 18:00 h), medindo-se, então, o potencial hídrico da folha, as trocas gasosas, a condutância hidráulica entre o solo e a folha e o extravazamento de eletrólitos em dois dias sucessivos (aproximadamente 12 e 36 h após a reirrigação).

As metodologias utilizadas ao longo do experimento estão descritas abaixo:

### 3.2. Características morfológicas (Determinadas no final do experimento)

**Parte aérea:** Os caracteres morfológicos da parte aérea (copa) foram avaliados determinando-se as seguintes características: (i) altura de planta, medida do colo ao ápice do ramo ortotrópico; (ii) número e comprimento de ramos plagiotrópicos; (iii) comprimento dos entrenós; (iv) espaçamento entre folhas; (v) número total de folhas; (vi) área média de cada folha; (vii) área foliar total; (viii) massa seca da parte aérea (folhas e ramos).

**Sistema radicular:** O sistema radicular foi retirado, lavado sobre peneira, de modo a minimizar perdas de raízes. Após a lavagem, as raízes foram enxugadas em papel toalha, para efetuar-se a medição da profundidade do sistema radicular e do volume total de raízes (método de descolamento do volume de água). Subseqüentemente, enxugaram-se novamente as raízes em papel-toalha para obtenção de sua massa fresca. De cada planta, retirou-se uma amostra de, aproximadamente, 5% da massa fresca de raízes, para a estimativa do comprimento total radicular pelo método da interceptação de linha (Tennant, 1975). Com o comprimento de raiz e o diâmetro médio, calculou-se a superfície radicular, segundo Bohm (1979). Após essas avaliações, determinou-se a massa seca de todo o sistema radicular.

Para a obtenção da massa seca, as amostras de material vegetal foram colocadas a 70°C, até obtenção de massa constante.

### 3.3. Relações hídricas

**Potencial hídrico (MPa):** O potencial hídrico foliar foi determinado em folhas individuais com uma bomba de pressão tipo Scholander, na antemanhã ( $\Psi_{am}$ ) e ao meio-dia ( $\Psi_{md}$ ).

**Transpiração ( $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ):** A transpiração diária ( $E_d$ ) foi estimada por gravimetria, mediante a diferença do peso dos vasos ( $\Delta PV$ ), determinada na antemanhã, após um período de aproximadamente 24 h. Este valor foi dividido pela área foliar total de cada planta (AF), pelo peso molecular da água (PM) e pelo intervalo de tempo ( $\Delta t$ ) entre a pesagem dos vasos. Vasos contendo a mesma quantidade de substrato, cobertos com a mesma quantidade de

cobertura morta, porém sem plantas, foram utilizados para estimar-se a quantidade de água perdida por evaporação (EV).

$$E_d = [(\Delta PV - EV) / (AF \cdot PM \cdot \Delta t)] \cdot 1000$$

**Condutância hidráulica ( $\text{mmol H}_2\text{O MPa}^{-1} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ):** A condutância hidráulica entre o solo e a folha ( $K_L$ ) foi calculada a partir da transpiração das plantas no período da antemanhã ao meio-dia ( $E$ ), e a diferença de potencial hídrico ( $\Delta \Psi_w$ ) [variação do potencial hídrico entre a antemanhã e o meio dia ( $\Psi_{md} - \Psi_{am}$ )], observada nesse intervalo.

$$K_L = E / \Delta \Psi_w$$

**Curvas pressão-volume:** As curvas pressão-volume foram obtidas após as plantas serem submetidas a somente um ciclo de desidratação. Folhas de cada tratamento foram coletadas quando o potencial hídrico na antemanhã atingiu valores de aproximadamente -2,0 e -3,5 MPa, déficit hídrico considerado moderado e severo, respectivamente. Todo o material vegetal foi levado para o laboratório, onde foram obtidas as relações pressão-volume, conforme detalhado por DaMatta et al. (1993) e Pinheiro et al. (2005). Durante o processo de desidratação das folhas (transpiração livre), o peso fresco e  $\Psi_w$  correspondente foram tomados a curtos intervalos de tempo, até que o  $\Psi_w$  atingisse aproximadamente -3,5 MPa. O peso seco de cada folha foi determinado para calcular-se o teor relativo de água. A partir das curvas pressão-volume, foram estimados: o potencial osmótico global médio em turgescência plena ( $\Psi\pi_{100}$ ), o potencial osmótico global médio em turgescência nula incipiente ( $\Psi\pi_0$ ), o teor relativo de água no ponto de perda de turgescência ( $R_p$ ) e o módulo global de elasticidade ( $\epsilon$ ).

### 3.4. Trocas gasosas

A taxa de assimilação líquida do carbono ( $A$ ), a condutância estomática ( $g_s$ ) e a razão entre a concentração interna e ambiente de  $\text{CO}_2$  ( $C_i/C_a$ ) foram medidas às 09:00-10:00 horas, em sistema aberto, sob luz saturante ( $750 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e concentração ambiente de  $\text{CO}_2$ , com um analisador de gases a infravermelho (LCpro+, Analytical Development Company, Hoddesdon, Reino Unido). A condutância mesofílica ( $g_m$ ) foi determinada conforme Bernacchi et al. (2002), a partir dos dados de  $A$ , taxa de respiração escura ( $R_d$ ) e da taxa de transporte de elétrons, TTE (ver item 3.5). Esse método também requer que o fator de especificidade da rubisco para  $\text{CO}_2$  e  $\text{O}_2$ , dependente do ponto de compensação de  $\text{CO}_2$  na ausência de  $R_d$  ( $\Gamma^*$ ), seja conhecido. A resposta de  $\Gamma^*$  à temperatura, previamente descrita em Bernacchi et al. (2001), foi então considerada. Os parâmetros de trocas gasosas foram calculados sempre em uma mesma folha da planta, durante todos os dias de avaliação.

### 3.5. Parâmetros de fluorescência

Os parâmetros de fluorescência da clorofila *a* foram medidos, usando-se de um fluorômetro com amplitude de pulso modulado (FMS2, Hansatech, Norfolk, Reino Unido). A fluorescência inicial ( $F_0$ ), a fluorescência máxima ( $F_m$ ), a eficiência fotoquímica máxima do FSII ( $F_v/F_m$ ), a eficiência de captura de energia de excitação pelos centros de reação abertos do FSII ( $F_v'/F_m'$ ), o coeficiente de extinção fotoquímica ( $q_p$ ), o rendimento quântico do transporte de elétrons ( $\Phi_{\text{FSII}}$ ) e o coeficiente de extinção não-fotoquímica (NPQ) foram medidos às 09:00-10:00 horas sob irradiância de  $900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , estimados exatamente como descrito em DaMatta et al. (2002) e Lima et al. (2002).

Para calcular-se a taxa de transporte de elétrons (TTE), considerou-se que o fotossistema II e o fotossistema I absorvem quantidades iguais de luz; a absorvância foliar foi calculada a partir da concentração de clorofila por unidade de área (Evans, 1993). Assim, TTE foi estimada como:

$$\text{TTE} = [\text{RFA interceptada pela folha}] \times [\text{absortância foliar}] \times \Phi_{\text{FSII}} \times 0,5$$

### 3.6. Pigmentos e danos celulares

Clorofilas e carotenóides totais foram extraídos em acetona/água (80%; v/v) e estimados espectrofotometricamente (Lichtenthaler, 1987). Os danos celulares foram estimados pelo extravazamento de eletrólitos (Lima et al., 2002), imediatamente após a coleta de discos foliares, feita ao meio-dia.

### 3.8. Procedimentos estatísticos

O experimento foi instalado e analisado segundo o delineamento experimental em blocos casualizados, em esquema fatorial  $2 \times 2$  (duas cultivares x dois regimes hídricos), com seis repetições. Cada unidade experimental consistiu de uma planta por vaso. Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância, e as médias foram comparadas entre si pelos testes de Newman-Keuls e F, a 5% de probabilidade. Análises de regressão foram usadas e testadas pelo Teste F a 5% de probabilidade, para examinarem-se as relações entre variáveis ambientes e/ou fisiológicas. Todas as análises estatísticas foram realizadas utilizando-se do Sistema de Análises Estatísticas e Genéticas da UFV (SAEG-UFV, 1997).

## 4. RESULTADOS

### 4.1 Morfologia

Em razão de os tratamentos terem sido impostos num tempo relativamente curto, não se observaram diferenças nas características morfológicas avaliadas, dentro de cada cultivar, em resposta à seca. Os dados foram, pois, agrupados e apresentados como tal (Tabela 1). A única exceção foi a área foliar, que foi reduzida apenas nas plantas do Apatã sob déficit hídrico (ver à frente). Todavia, como a queda das folhas ocorreu apenas no final do experimento (portanto, diferenças nas trocas gasosas das plantas não poderiam ser atribuídas a diferenças na área foliar), os dados de área de folhas caídas foram considerados e adicionados à área foliar remanescente (Tabela 1).

As cultivares estudadas exibiram diferenças morfológicas marcantes, apresentando as plantas da variedade *robusta* (Apatã) copa bem distinta em relação à da variedade *kouillou* (Clone 120) (Tabela 1 e Figura 1). A biomassa acumulada foi maior (45%) no Apatã, que teve também copa mais alta (11 cm) e maior área foliar (60%) que o Clone 120. Da biomassa total acumulada em Apatã, 75% foram alocados na parte aérea, e 25% no sistema radicular, sendo a massa da parte aérea distribuída em folhas (69%), ramos ortotrópicos (15%) e ramos plagiotrópicos (16%). Da massa seca total da parte aérea do Clone 120 (72%), 71% foram distribuídos nas folhas, 14% nos ramos ortotrópicos e 15% nos ramos plagiotrópicos. A proporção de biomassa alocada na parte aérea desse genótipo foi inferior à do Apatã, em função da maior alocação de biomassa no sistema radicular (28%). A relação entre a massa das raízes e da parte aérea foi maior (18%) no Clone 120.

Plantas do Apatã possuíam, em média, 2861 m de raízes distribuídos em uma profundidade de 38 cm, enquanto o Clone 120 apresentou comprimento de suas raízes 43%



menor, distribuídas em uma profundidade de 46 cm. A razão do comprimento das raízes não diferiu significativamente entre as cultivares, porém o comprimento específico de raiz e a superfície radicular foram maiores no Apoatã, evidenciando um sistema radicular com raízes mais finas (Figura 2). A relação entre área foliar e superfície radicular foi 21% superior no Apoatã em relação à do Clone 120, indicando que, proporcionalmente, o Apoatã apresenta uma maior superfície transpirante e uma menor superfície responsável pela absorção de água do solo.

As duas cultivares apresentaram número similar de ramos plagiotrópicos e de folhas (aproximadamente, 20 ramos e 235 folhas); contudo, Apoatã apresentou seus ramos distribuídos em 73 cm de altura de copa e o Clone 120, em 62 cm, apresentando, dessa forma, menor comprimento de entrenós (Tabela 1 e Figura 1). As folhas do Apoatã apresentaram maiores dimensões (comprimento e largura) e, conseqüentemente, maior área foliar unitária (41%), e foram distribuídas em, aproximadamente, 7 m de ramos plagiotrópicos, enquanto no Clone 120 quantidade similar de folhas foi distribuída em 5,7 m de ramos plagiotrópicos, caracterizando, nesse clone, uma menor distância (43%) entre pares de folhas (Tabela 1), além de maior densidade de folhas (Figura 1B).

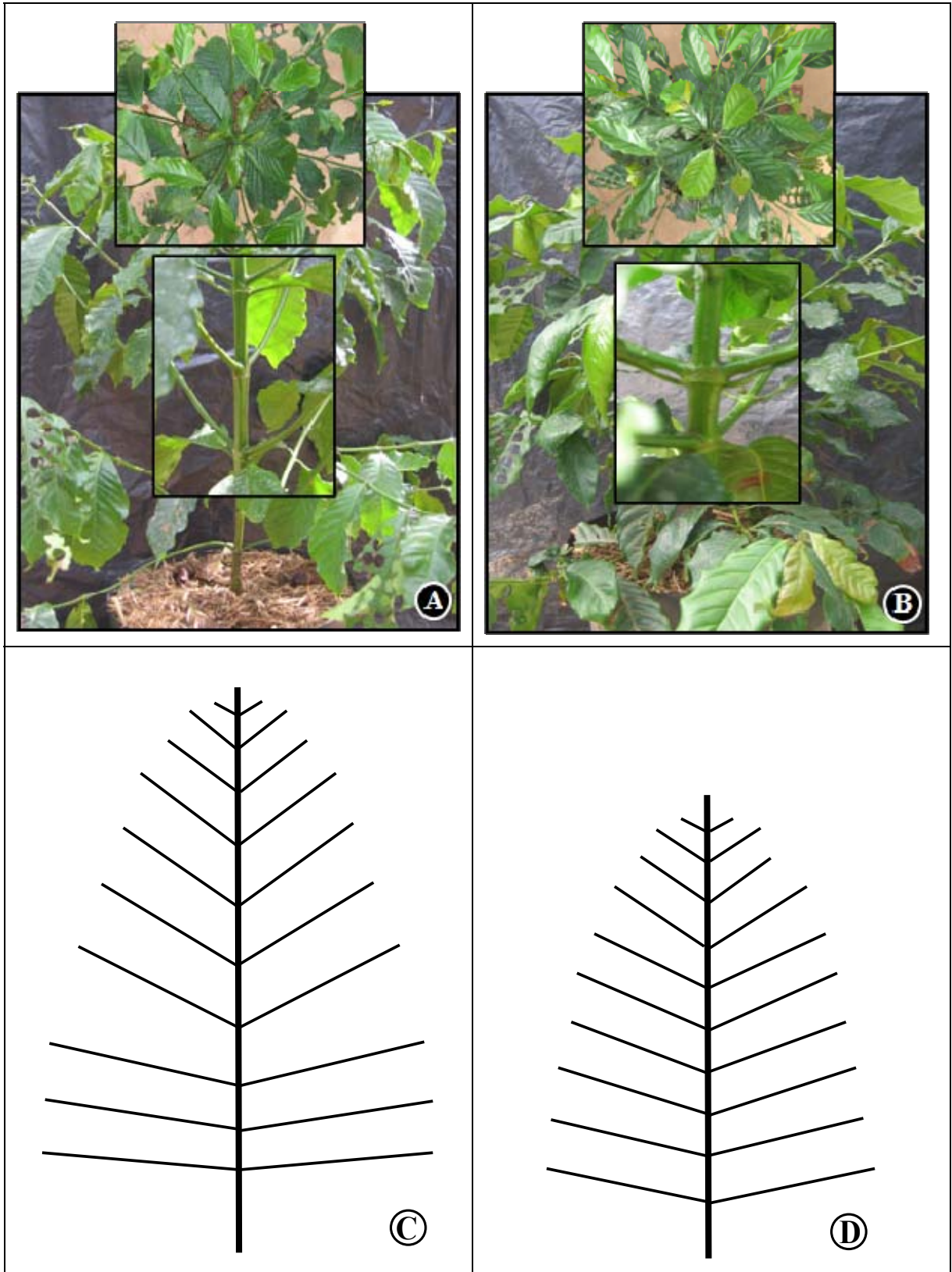
Apoatã apresentou copa com ramos plagiotrópicos maiores (18%), inseridos no ramo ortotrópico mais verticalmente, em relação às plantas do Clone 120 (Figura 1). Os primeiros três pares de ramos plagiotrópicos, do Apoatã, apresentaram inserção mais horizontal, devido ao maior comprimento e carga de folhas. A porção mediana da copa desse genótipo apresentou uma grande abertura (Figura 1C). Tomando-se como referência a superfície do vaso, observou-se que a copa do Clone 120 cobre melhor o solo (não se visualizando a superfície do vaso), em função de uma maior sobreposição das suas folhas (auto-sombreamento), apresentando, em última análise, uma copa mais uniforme, fechada e compacta (Figura 1D).

Plantas estressadas de Apoatã apresentaram, em média, 50% de desfolha, ao final do experimento (Figura 3), enquanto no Clone 120 não se observou desfolha aparente. A abscisão ocorreu somente em folhas mais velhas, que, ao caírem, apresentavam sintomas característicos de escaldadura.

**Tabela 1:** Características morfológicas de duas cultivares de *Coffea canephora*

Parâmetros	Cultivares	
	Apoatã	Clone 120
Biomassa (g)	248,8 ± 14,7*	171,7 ± 5,6
Altura (cm)	73,1 ± 1,7*	61,7 ± 0,9
Área foliar (m <sup>2</sup> )	1,31 ± 0,07*	0,82 ± 0,02
Razão de área foliar (m <sup>2</sup> kg <sup>-1</sup> )	5,292 ± 0,196*	4,770 ± 0,121
Razão da massa da parte aérea (g g <sup>-1</sup> )	0,752 ± 0,013*	0,719 ± 0,010
Razão da massa radicular (g g <sup>-1</sup> )	0,248 ± 0,013*	0,281 ± 0,011
Razão da massa foliar (g g <sup>-1</sup> )	0,519 ± 0,011	0,506 ± 0,011
Razão da massa do ramo ortotrópico (g g <sup>-1</sup> )	0,111 ± 0,005	0,101 ± 0,005
Razão da massa dos ramos plagiotrópicos (g g <sup>-1</sup> )	0,122 ± 0,005*	0,112 ± 0,003
Relação entre massa foliar e massa radicular (g g <sup>-1</sup> )	2,173 ± 0,150*	1,849 ± 0,125
Relação raiz/parte aérea (g g <sup>-1</sup> )	0,334 ± 0,023*	0,395 ± 0,019
Comprimento do sistema radicular (m)	2860 ± 252*	1994 ± 85
Profundidade do sistema radicular (m)	0,38 ± 0,04*	0,46 ± 0,05
Razão do comprimento das raízes (m kg <sup>-1</sup> )	11,39 ± 0,62	11,60 ± 0,32
Comprimento específico de raiz (m kg <sup>-1</sup> )	45,95 ± 1,13*	41,77 ± 1,53
Superfície radicular (m <sup>2</sup> )	27,6 ± 2,4*	19,7 ± 3,2
Razão entre área foliar e superfície radicular (m <sup>2</sup> m <sup>-2</sup> )	0,051 ± 0,004*	0,042 ± 0,002
Número de ramos plagiotrópicos	20 ± 1,2	21 ± 0,3
Comprimento dos ramos plagiotrópicos (m)	6,98 ± 0,68*	5,73 ± 0,31
Número de folhas	219 ± 68	251 ± 15
Área média de cada folha (cm <sup>2</sup> )	58,8 ± 5,2*	34,5 ± 2,2
Comprimento dos entrenós (cm)	7,54 ± 0,9*	5,86 ± 0,4
Espaçamento entre folhas (cm)	6,5 ± 0,3*	4,58 ± 0,2

Valores representam as médias ± erro-padrão de doze repetições. Asterisco representa diferença significativa entre as cultivares (Teste F,  $P \leq 0,05$ ).



**Figura 1:** Caracterização da copa de duas cultivares de *Coffea canephora*. Copa do Apoatã (A e C), copa do Clone 120 (B e D).



**Figura 2:** Sistema radicular de duas cultivares de *Coffea canephora*. Sistema radicular do Apoatã (A e B). Sistema radicular do Clone 120 (C e D).

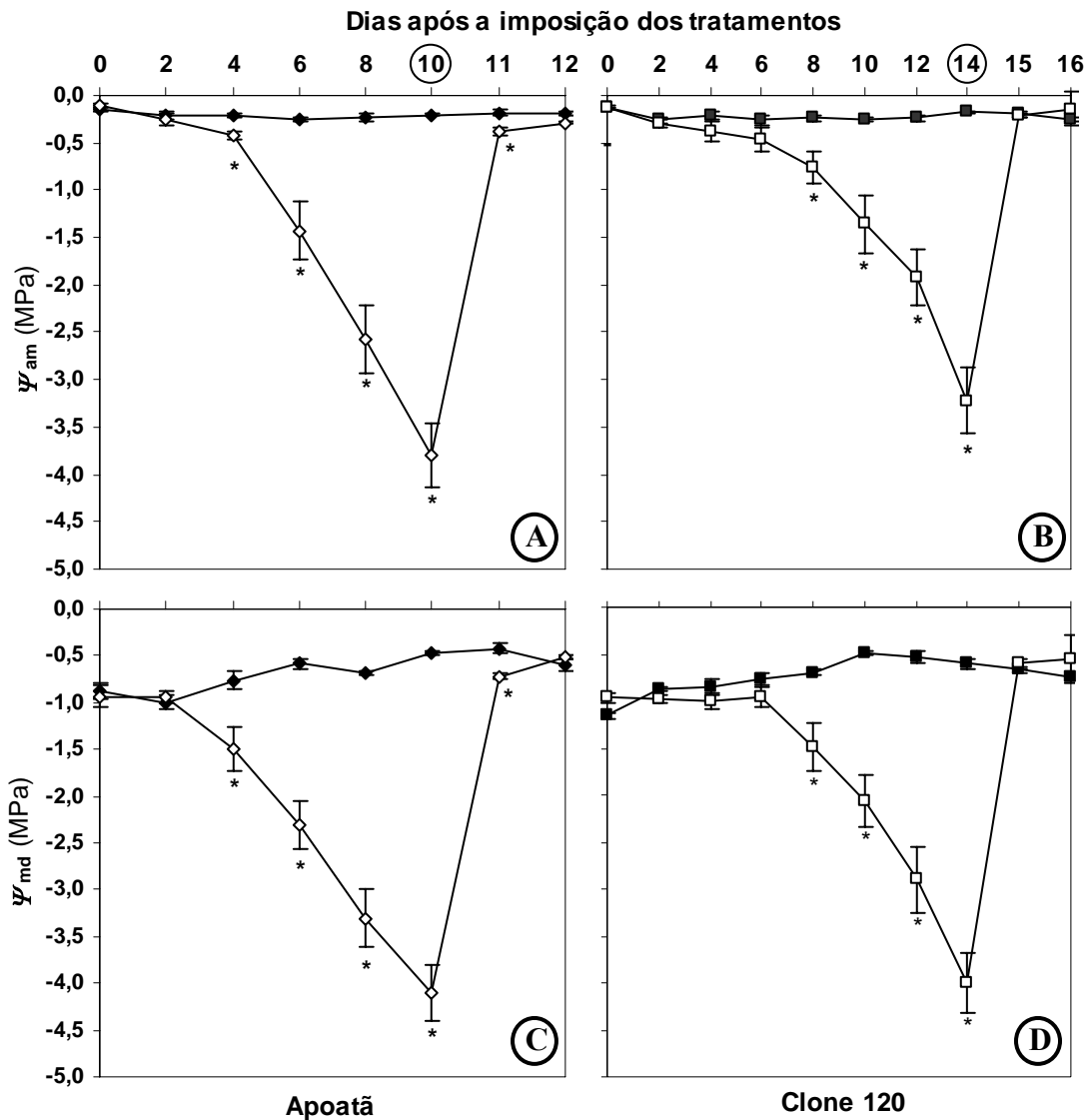


**Figura 3:** Copa do Apotã antes da imposição do déficit hídrico (A) e após a reirrigação (B), depois de as plantas serem submetidas à desidratação até atingirem  $\Psi_{am} = -3,5$  MPa.

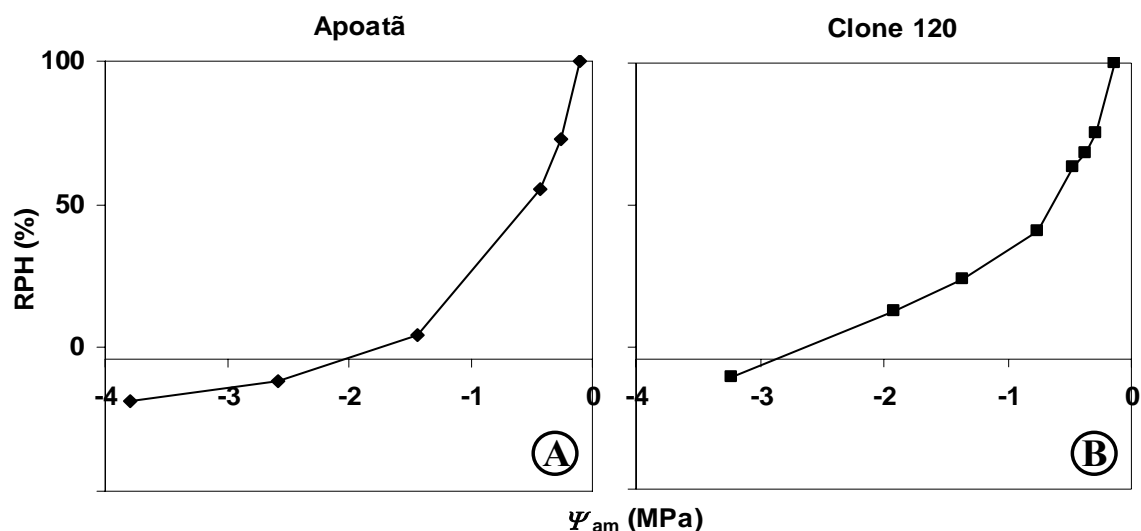
## 4.2 Potencial Hídrico e Curvas pressão-volume

Nas plantas-controle de ambas as cultivares, o potencial hídrico na antemanhã ( $\Psi_{am}$ ) foi sempre superior a -0,25 MPa. Nessas plantas, o potencial hídrico ao meio-dia ( $\Psi_{md}$ ), em média, foi estatisticamente menor (11%) no Clone 120 que no Apatã, apresentando, respectivamente, -0,74 e -0,66 MPa (Figura 4). Houve uma diferença considerável entre as cultivares quanto às capacidades em manter o status hídrico foliar ao longo de um ciclo de desidratação. Quatro dias após a suspensão de irrigação,  $\Psi_{am}$  reduziu-se acentuadamente no Apatã (Figura 4A), atingindo, no décimo dia,  $-3,79 \pm 0,34$  MPa. O decréscimo em  $\Psi_{am}$  no Clone 120 ocorreu mais lentamente (Figura 4B); decréscimos significativos em  $\Psi_{am}$  foram verificados após oito dias de imposição dos tratamentos. Aos quatorze dias sob seca do solo, as plantas do Clone 120 atingiram  $\Psi_{am}$  de  $-3,22 \pm 0,35$  MPa. Um comportamento semelhante entre as cultivares, mas caracterizado por valores mais negativos, foi observado para  $\Psi_{md}$ . O Clone 120 apresentou uma recuperação mais rápida de  $\Psi_{am}$ , cujos valores foram iguais aos das plantas-controle 12 h após a reirrigação, enquanto no Apatã esse fato somente foi observado 36 h após a reirrigação.

Durante o período noturno era verificada uma recuperação do potencial hídrico (RPH), (Figura 5). A RPH diminuiu curvilinearmente com o progresso do déficit (redução de  $\Psi_{am}$ ), sendo essa redução mais acentuada no Apatã que no Clone 120. Nos quatro primeiros dias de avaliação do experimento, com  $\Psi_{am}$  superior a -0,5 MPa, as duas cultivares apresentavam uma RPH superior a 50%. Para  $\Psi_{am}$  inferiores a -0,5 MPa, observou-se uma redução mais acentuada em RPH no Apatã. O Clone 120 pôde obter alguma RPH até valores de  $\Psi_{am}$  próximos a -3,0 MPa, enquanto esse fenômeno somente ocorreu no Apatã até  $\Psi_{am}$  próximos a -2,0 MPa (Figura 5 A e B).



**Figura 4:** Potencial hídrico na antemã ( $\Psi_{am}$ ) (A e B) e ao meio-dia ( $\Psi_{md}$ ) (C e D) em duas cultivares de *Coffea canephora* continuamente irrigadas (símbolos cheios) e sob condição de seca do solo (símbolos vazios). Nas abscissas, números dentro de círculos indicam o momento em que foi reiniciada a irrigação. Valores são médias  $\pm$  erro-padrão de seis repetições. Asteriscos indicam diferença significativa entre regimes hídricos, dentro de um mesmo genótipo (Teste F,  $P \leq 0,05$ ).

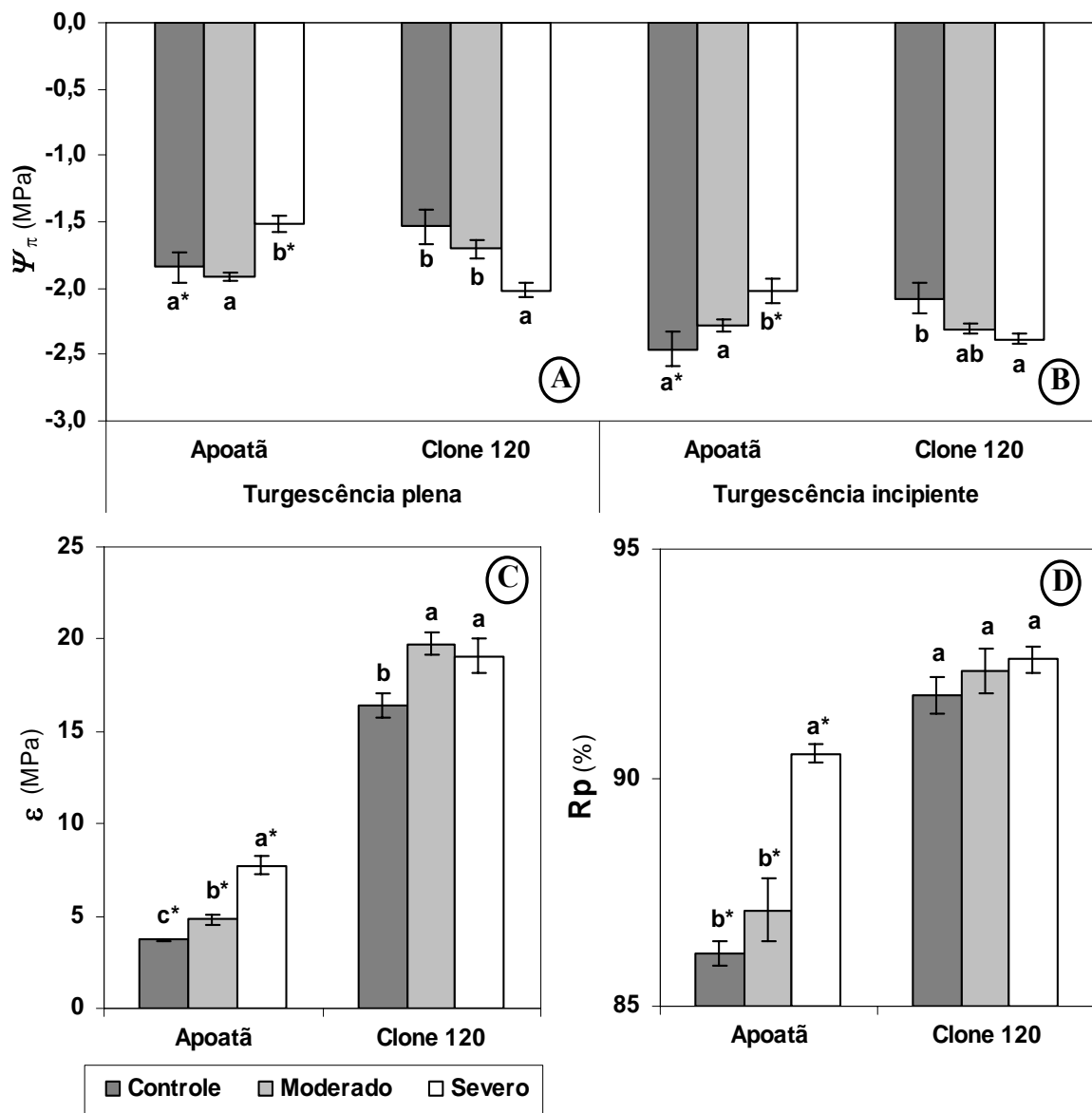


**Figura 5:** Recuperação do  $\Psi_w$  (RPH) em função do potencial hídrico na antemanhã ( $\Psi_{am}$ ) em duas cultivares (A: Apoatã; B: Clone 120) de *Coffea canephora* submetidas à seca do solo. Valores são médias obtidas de seis repetições.  $RPH (\%) = [(\Psi_{md^*} - \Psi_{am}) / \Psi_{md^*}] * 100$ , em que: RPH = Recuperação do potencial hídrico;  $\Psi_{md^*}$  = Potencial hídrico ao meio-dia do dia anterior;  $\Psi_{am}$  = Potencial hídrico na antemanhã.

No Apoatã, houve um aumento significativo em  $\Psi\pi_{100}$  e  $\Psi\pi_0$  sob déficit hídrico severo, em relação aos respectivos valores obtidos nas plantas-controle ou sob seca moderada, caracterizando a ausência de ajuste osmótico. Registre-se que plantas-controle desse genótipo apresentaram menores valores de  $\Psi\pi_{100}$  e  $\Psi\pi_0$  em relação aos das plantas-controle do Clone 120. Ao contrário do Apoatã, o Clone 120 respondeu ao déficit hídrico reduzindo tanto  $\Psi\pi_{100}$  como  $\Psi\pi_0$ , evidenciando um ajustamento osmótico (Figura 6 A e B).

O déficit hídrico acarretou aumentos em  $\varepsilon$  em ambas as cultivares, porém, mais particularmente no Apoatã (Figura 6C). Saliente-se que, independentemente do status hídrico,  $\varepsilon$  e  $R_p$  foram significativamente maiores no Clone 120 que no Apoatã. Especialmente no Apoatã, os aumentos em  $\varepsilon$  foram acompanhados por incrementos em  $R_p$  (Figura 6D).





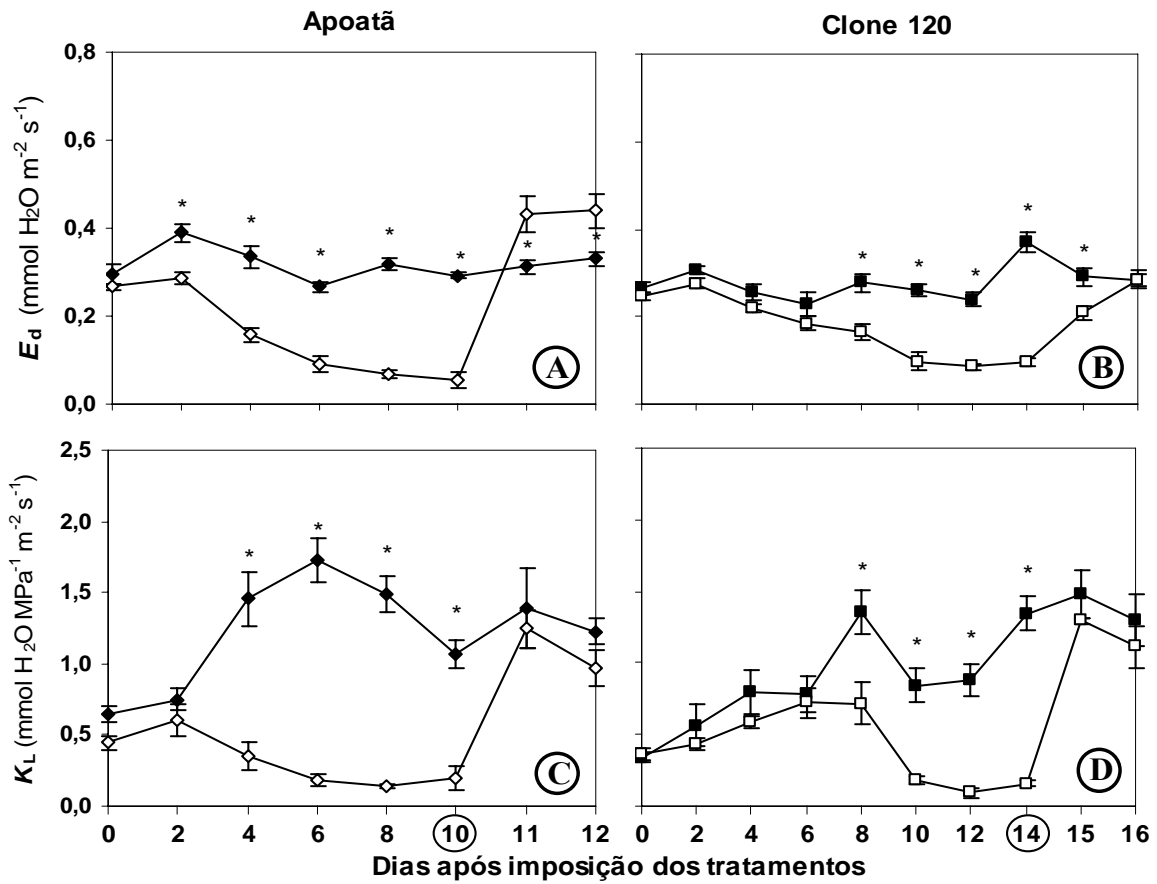
**Figura 6:** Potencial osmótico global médio ( $\Psi_{\pi}$ ) em turgescência plena (A) e em turgescência nula incipiente (B), módulo global de elasticidade ( $\epsilon$ ) (C) e teor relativo de água no ponto de perda de turgescência ( $R_p$ ) (D) em duas cultivares de *Coffea canephora* submetidas a diferentes regimes hídricos [controle ( $\Psi_{am} = -0,2$  MPa), moderado ( $\Psi_{am} = -2,0$  MPa) e severo ( $\Psi_{am} = -3,5$  MPa)]. Valores são médias  $\pm$  erro-padrão de seis repetições. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre regimes hídricos em cada genótipo, e asterisco indica diferenças entre cultivares dentro de cada regime hídrico (Teste de Newman-Keuls,  $P \leq 0,05$ ).

### 4.3. Trocas gasosas

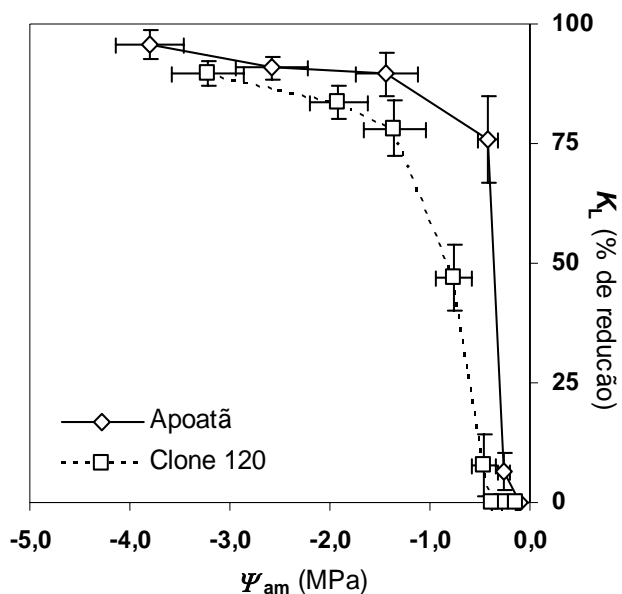
Em razão de o déficit hídrico severo ter sido alcançado em períodos de tempo diferentes, o comportamento entre as duas cultivares só pode ser rigorosamente comparado até o décimo dia de imposição dos tratamentos, quando as plantas de ambas estavam sujeitas às mesmas condições ambientais. Dessa forma, quando não especificado, as comparações feitas entre plantas irrigadas de cada genótipo referem-se aos dez primeiros dias de imposição dos tratamentos; após este período, comparações foram feitas apenas entre plantas estressadas e plantas-controle, dentro de cada genótipo.

Nas plantas-controle do Apoatã, em média,  $E_d$  foi  $0,32 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , 20% maior que no Clone 120 (Figura 7 A e B). O processo transpiratório foi afetado, na medida em que a seca se foi acentuando, sendo severamente reduzido a partir de dois ou oito dias após a suspensão da irrigação, respectivamente no Apoatã e no Clone 120. Quando as plantas de ambas cultivares atingiram déficit hídrico severo,  $E_d$  era aproximadamente 80% menor que nas respectivas plantas-controle. Do total de água transpirada pelas plantas estressadas [Apoatã =  $3,66 \text{ kg H}_2\text{O planta}^{-1}$  ao longo de 10 dias; Clone 120 =  $3,52 \text{ kg H}_2\text{O planta}^{-1}$  ao longo de 14 dias (dados não mostrados)], 80% foram perdidos nos quatro primeiros dias no Apoatã, enquanto, aproximadamente, essa mesma proporção, no Clone 120, foi alcançada somente no oitavo dia de seca do solo. O comportamento de  $K_L$  foi semelhante ao de  $E_d$  (Figura 7 C e D), sendo aquela variável superior nas plantas-controle do Apoatã em relação às do Clone 120. Ressalte-se que, em Apoatã, após o segundo dia de imposição dos tratamentos,  $K_L$  das plantas-controle era significativamente superior à das plantas desidratadas, enquanto no Clone 120 essa diferença ocorreu somente após o sexto dia, com uma redução acentuada após o oitavo dia de imposição dos tratamentos. Observa-se recuperação de  $K_L$  nas duas cultivares 12 h após a retomada da irrigação. A  $E_d$  foi restabelecida nas primeiras 12 h após a reirrigação no Apoatã, alcançando, inclusive, valores superiores ao das plantas-controle; no Clone 120, porém,  $E_d$  somente alcançou valores similares aos das plantas-controle 36 h após a reirrigação.

Reduções acentuadas de  $K_L$  ocorreram quando  $\Psi_{am}$  ainda era relativamente elevado. No Apoatã, redução de aproximadamente 75% em  $K_L$  ocorreu quando  $\Psi_{am}$  era superior a  $-0,5 \text{ MPa}$ , enquanto no Clone 120 uma redução da mesma magnitude ocorreu quando  $\Psi_{am}$  era de aproximadamente  $-1,5 \text{ MPa}$  (Figura 8).



**Figura 7:** Transpiração diária ( $E_d$ ) (A e B) e condutância hidráulica aparente entre a folha e o solo ( $K_L$ ) (C e D) em duas cultivares de *Coffea canephora* continuamente irrigadas (símbolos cheios) e sob condição de seca do solo (símbolos vazios). Nas abscissas, números dentro de círculos indicam o momento em que foi reiniciada a irrigação. Valores são médias  $\pm$  erro-padrão de seis repetições. Asteriscos indicam diferença significativa entre regimes hídricos dentro de um mesmo genótipo (Teste F,  $P \leq 0,05$ ).



**Figura 8:** Condutância hidráulica aparente entre a folha e o solo ( $K_L$ ) (% de redução em relação ao controle) em função do potencial hídrico na antemanhã ( $\Psi_{am}$ ) de duas cultivares de *Coffea canephora* sob condição de seca do solo. Valores são médias  $\pm$  erro-padrão de seis repetições.

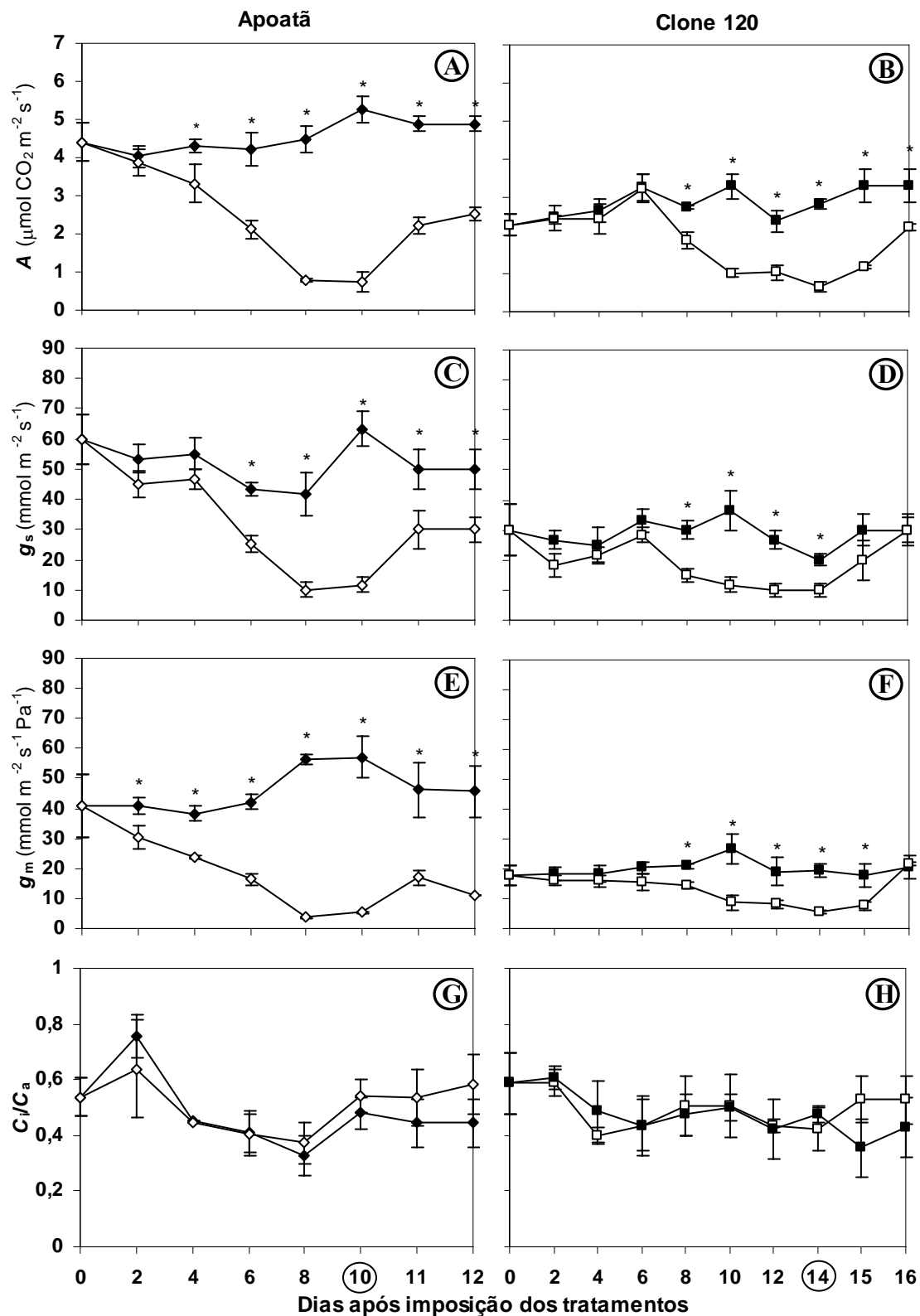
Plantas-controle de Apatã apresentaram, em média,  $A = 4,45 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  valor 37% superior ao das plantas-controle do Clone 120. Em média, o déficit hídrico acarretou decréscimos de 55% em  $A$  nos dois cultivares, que começaram a ocorrer de forma significativa aos quatro ( $\Psi_{\text{am}} = -0,42 \text{ MPa}$ ) e oito ( $\Psi_{\text{am}} = -0,76 \text{ MPa}$ ) dias de imposição dos tratamentos, respectivamente no Apatã e no Clone 120. Decorridas 36 h após a reirrigação dos vasos, Apatã apresentava  $A$  58% inferior à das plantas-controle, enquanto uma diferença menor (48%) foi observada no Clone 120 (Figura 9 A e B).

A  $g_s$  média das plantas-controle do Apatã foi  $52 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , aproximadamente 45% superior à observada no Clone 120. Sob déficit hídrico, as duas cultivares apresentaram uma redução média de 40% em  $g_s$ , em relação às respectivas plantas-controle. Após seis e oito dias de imposição dos tratamentos,  $g_s$  das plantas-controle foi superior à das plantas estressadas, respectivamente em Apatã e no Clone 120. Mesmo após a reirrigação das plantas desidratadas (36 h),  $g_s$  não se recuperou completamente no Apatã, sendo 67% inferior à  $g_s$  das plantas-controle, enquanto no Clone 120 houve completa recuperação de  $g_s$  (Figura 9 C e D).

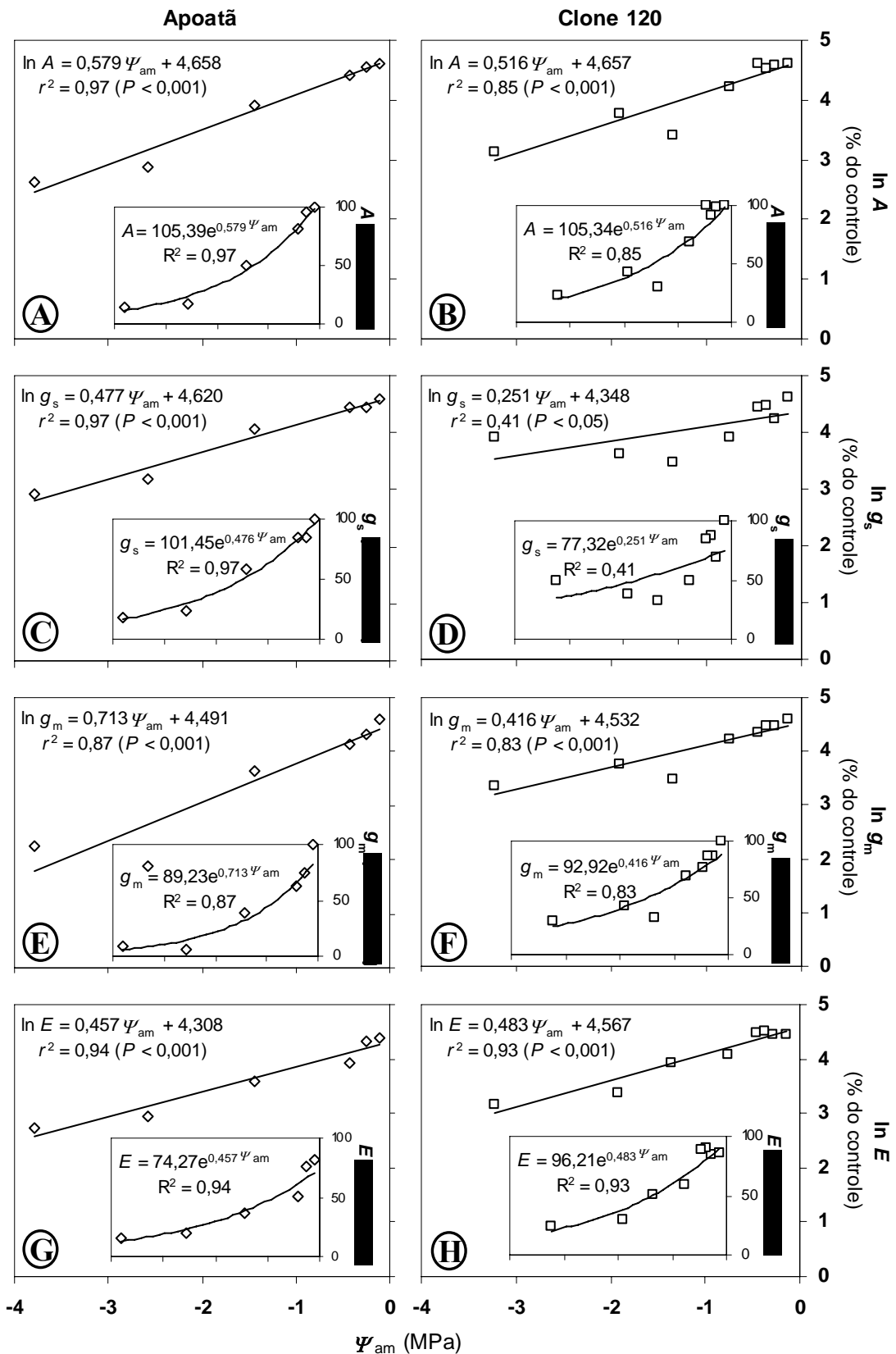
Plantas continuamente irrigadas do Apatã apresentaram, até o décimo dia de imposição dos tratamentos,  $g_m$  média de  $46 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ Pa}^{-1}$ , valor 56% superior ao das plantas do Clone 120 no mesmo período. O déficit hídrico acarretou uma redução média em  $g_m$  de 60% e 37%, respectivamente em Apatã e no Clone 120. Tais reduções começaram e se manifestar aos dois (Apatã) e oito (Clone 120) dias após a suspensão da irrigação. No Apatã, não houve recuperação de  $g_m$  36 h após a reirrigação, cujos valores, nessa condição, foram 75% inferiores aos das plantas-controle. O Clone 120 apresentou completa recuperação de  $g_m$  (Figura 9 E e F).

Não houve diferenças significativas na razão  $C_i/C_a$  entre os cultivares e entre os regimes hídricos. Porém, em ambos cultivares, houve uma tendência para maiores valores daquela razão nas plantas reirrigadas em relação às plantas-controle (Figura 9 G e H).

Ao longo do ciclo de desidratação, os decréscimos em  $A$ ,  $g_s$  e em  $g_m$  foram mais pronunciados no Apatã que no Clone 120 (Figura 10), a julgar-se pelas declividades significativamente maiores das relações entre aquelas variáveis e  $\Psi_{\text{am}}$ . Contudo, houve uma tendência de maior redução em  $E_d$  no Clone 120 que no Apatã, na medida em que o  $\Psi_{\text{am}}$  era reduzido.



**Figura 9:** Taxa de assimilação líquida de carbono (A) (A e B), condutância estomática ( $g_s$ ) (C e D), condutância mesofílica ( $g_m$ ) (E e F) e razão entre concentração interna e ambiente de  $\text{CO}_2$  ( $C_i/C_a$ ) (G e H) em duas cultivares de *Coffea canephora* continuamente irrigadas (símbolos cheios) e sob condição de seca do solo (símbolos vazios). Nas abscissas, números dentro de círculos indicam o momento em que foi reiniciada a irrigação. Valores são médias  $\pm$  erro-padrão de seis repetições. Asteriscos indicam diferença significativa entre regimes hídricos dentro de um mesmo genótipo (Teste F,  $P \leq 0,05$ ).



**Figura 10:** Relação entre taxa de assimilação líquida de carbono ( $A$ ) (A e B), condutância estomática ( $g_s$ ) (C e D), condutância mesofílica ( $g_m$ ) (E e F) e transpiração ( $E$ ) (G e H) com o potencial hídrico na antemanhã ( $\Psi_{am}$ ) em duas cultivares de *Coffea canephora* sob condição de seca do solo. Internamente nas figuras está representado o comportamento de cada variável em função do  $\Psi_{am}$ , para os dados não transformados. Valores são médias  $\pm$  erro-padrão de seis repetições.

#### 4.4 Parâmetros de fluorescência e pigmentos fotossintéticos

Os tratamentos aplicados afetaram somente ligeiramente algumas variáveis de fluorescência da clorofila *a*, mas apenas em Apoatã. Neste genótipo, houve reduções na eficiência fotoquímica máxima do FSII (avaliada pela razão  $F_v/F_m$ ) e na eficiência de captura de excitação pelos centros abertos do FSII (estimada pela razão  $F_v'/F_m'$ ) nas plantas sob déficit hídrico severo, porém sem alterações correspondentes em  $q_p$ , NPQ e em  $\Phi_{FSII}$ . Em adição, também não se observaram alterações significativas nas concentrações de clorofilas *a* e *b* (dados não mostrados). Após as plantas serem reirrigadas, a TTE, no Apoatã, apresentou valores inferiores aos observados nas plantas dos outros regimes hídricos, e também inferior aos das plantas reirrigadas do Clone 120.

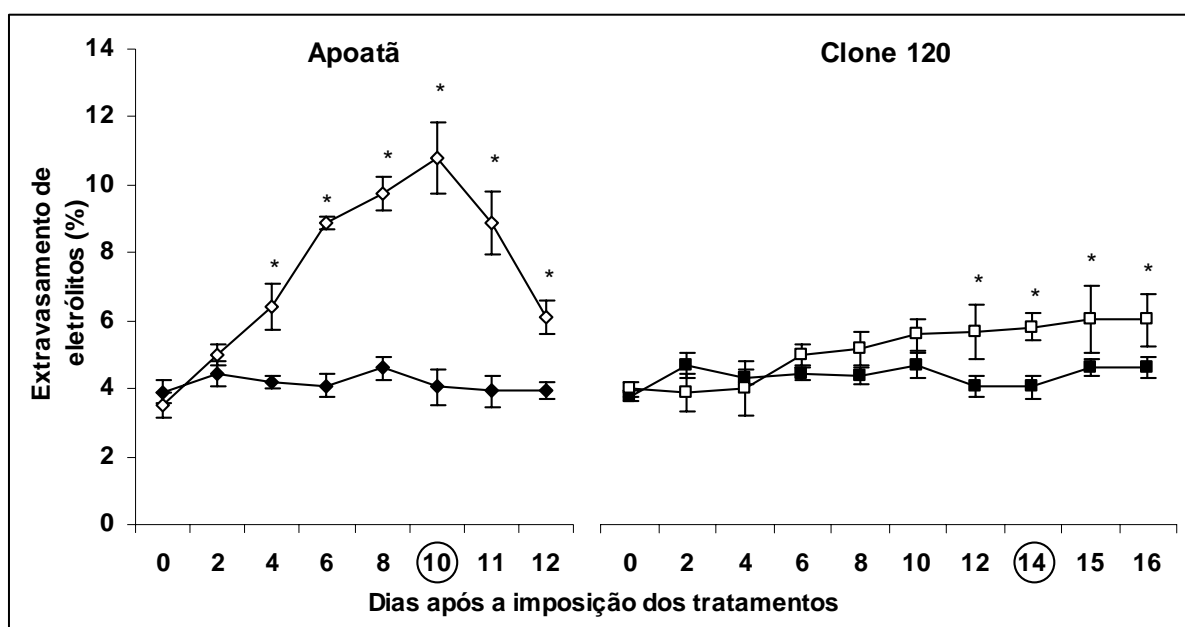
**Tabela 2:** Variações percentuais, em relação às plantas controle, da razão entre a fluorescência variável e máxima ( $F_v/F_m$ ), eficiência de captura de excitação pelos centros de reações abertos do FSII ( $F_v'/F_m'$ ), eficiência quântica do transporte de elétrons do FSII ( $\Phi_{FSII}$ ), coeficiente quântico fotoquímico ( $q_p$ ) e não fotoquímico (NPQ) e taxa de transporte de elétrons [TTE ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )] de duas cultivares de *Coffea canephora* submetidas a déficit hídrico moderado ( $\Psi_{am} = -2,0$  MPa), severo ( $\Psi_{am} = -3,5$  MPa) e 12 h após a reirrigação das plantas estressadas.

Parâmetros	Apoatã			Clone 120		
	Moderado	Severo	Reirrigação	Moderado	Severo	Reirrigação
$F_v/F_m$	102,92 Aa	97,01 Bb*	95,26 Bb*	97,86 Ba	98,42 Aa	99,57 Aa
$F_v'/F_m'$	109,86 Aa	89,18 Ab*	92,82 Bb*	100,91 Aa	97,44 Aa	108,36 Aa
$\Phi_{FSII}$	89,41 Aa	87,79 Aa	79,23 Aa	91,56 Aa	89,04 Aa	84,97 Aa
$q_p$	78,93 Aa	88,19 Aa	81,75 Aa	90,58 Aa	88,76 Aa	85,17 Aa
NPQ	90,03 Aa	101,98 Aa	83,11 Aa	85,97 Aa	85,28 Aa	82,54 Aa
TTE	89,31 Aa	81,52 Aa	76,14 Bb*	96,64 Aa	87,49 Aa	91,92 Aa

Nas plantas-controle, os valores médios de  $F_v/F_m$ ,  $F_v'/F_m'$ ,  $\Phi_{FSII}$ ,  $q_p$ , NPQ e TTE foram respectivamente: (Apoatã: 0,845; 0,656; 0,315; 0,481; 1,449 e 108,67) (Clone 120: 0,858; 0,661; 0,320; 0,484; 1,677 e 98,34). Diferenças estatísticas entre as médias obtidas em cada regime hídrico, em relação ao controle, são indicadas com asterisco. Letras maiúsculas denotam diferenças significativas entre as médias das cultivares, dentro de um mesmo regime hídrico. Letras minúsculas representam diferenças significativas entre médias de cada parâmetro, dentro de cada cultivar (Newman-Keuls,  $P \leq 0,05$ ). Valores são médias de seis repetições.

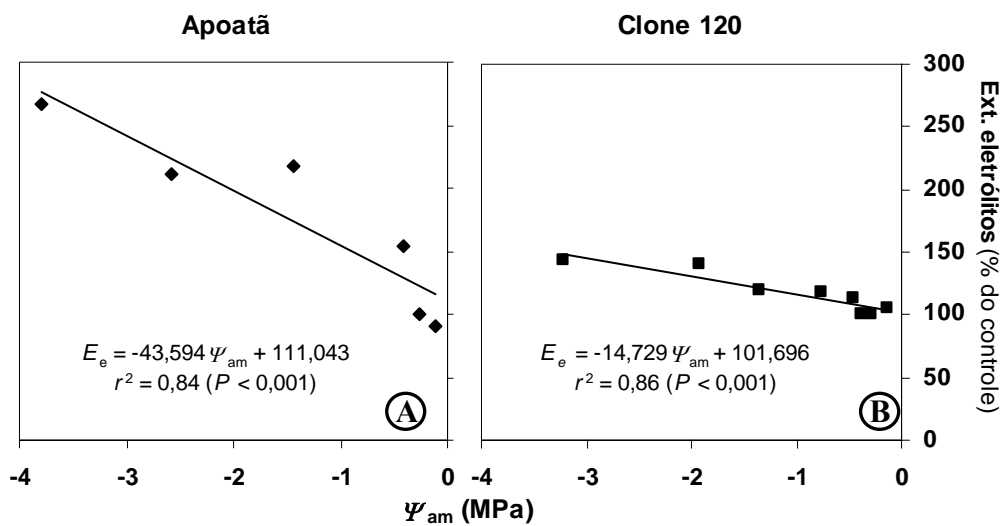
#### 4.7 Extravasamentos de eletrólitos

A extensão de danos celulares, estimada pelo extravasamento de eletrólitos, aumentou em 70% nas plantas estressadas do Apoatã em relação aos respectivos controles, sendo 55% maior naquelas plantas que nas plantas estressadas do Clone 120. O extravasamento aumentou já aos quatro dias de imposição dos tratamentos em Apoatã, e apenas aos doze dias, no Clone 120 (Figura 11). Com efeito, Apoatã apresentou maior sensibilidade a danos celulares, à medida que o  $\Psi_{am}$  foi reduzido (Figura 12). Em todo o caso, a extensão do extravasamento foi significativamente maior nas plantas estressadas após a reirrigação, em ambas as cultivares (Figura 11). Cabe lembrar que cerca da metade das folhas do Apoatã sofreram abscisão, folhas estas com sinais nítidos de estresse fotooxidativo. Portanto, em nível de planta inteira, é lícito presumir-se que a extensão de danos no Apoatã tenha sido bem maior do que os dados da Figura 11 sugerem.



**Figura 11:** Extravasamento de eletrólitos (%) em duas cultivares de *Coffea canephora* continuamente irrigadas (símbolos cheios) e sob condição de seca do solo (símbolos vazios). Nas abscissas, números dentro de círculos indicam o momento em que foi reiniciada a irrigação. Valores são médias  $\pm$  erro-padrão de seis repetições. Asteriscos indicam diferença significativa entre regimes hídricos, dentro de um mesmo genótipo (Teste F,  $P \leq 0,05$ ).





**Figura 12:** Relação entre extravazamento de eletrólitos ( $E_e$ ) (% do controle) e potencial hídrico na antemanhã ( $\Psi_{am}$ ) em duas cultivares de *Coffea canephora* sob condição de seca do solo. Valores são médias  $\pm$  erro padrão de seis repetições.

## 4. DISCUSSÃO

As diferenças de morfologia exibidas pelas cultivares estudadas parecem refletir as condições preponderantes de seus centros de origem. Assim, a variedade *robusta* (Apoatã), originária de florestas equatoriais sempre-verdes (grau elevado de sombreamento e clima chuvoso - portanto, luz, e não a água, seria uma limitação mais importante ao desenvolvimento), deve ter evoluído de modo a maximizar a absorção de luz, mediante o desenvolvimento de uma copa mais alta e aberta, resultante de ramos plagiotrópicos maiores, entrenós mais compridos e folhas com maiores dimensões. Ademais, a maior alocação de biomassa na parte aérea, a maior razão de área foliar e a maior razão entre área foliar/superfície radicular são atributos normalmente associados a plantas de ambientes sombreados (Lambers et al., 1998). Obviamente, os valores relativamente elevados de  $K_L$  e  $g_s$ , que culminariam em uma baixa habilidade de controlar a perda de água, associados a maior razão parte aérea/sistema radicular, não seriam problemáticos numa região caracterizada por alta disponibilidade hídrica. De modo oposto, na variedade *kouillou* (Clone 120), originária de regiões de transição entre florestas tropicais e as savanas africanas, portanto relativamente mais secas e quentes (Matiello, 1998), o desenvolvimento de uma copa mais fechada e uniforme resultaria num maior desacoplamento da pressão de vapor na superfície da folha com a do ar atmosférico, de modo a diminuir a condutância da camada limítrofe, resultando em menor  $E$  para um dado valor de  $g_s$ . Em adição, suas folhas menores permitiriam maiores taxas de troca de calor sensível, podendo refrigerar-se mais eficientemente, sem que isso ocorra às expensas de taxas elevadas de transpiração. Portanto, a arquitetura da copa do Clone 120, aliada a uma menor razão parte aérea/sistema radicular, deve concorrer para menores taxas do uso da água e melhor tolerância à seca, em relação ao Apoatã. Tomadas em conjunto,

essas características explicariam, em parte, o sucesso do cultivo do Clone 120, mas não do Aboatã, em regiões sujeitas a veranicos e secas prolongadas.

Comparativamente ao Clone 120, o Aboatã, além de apresentar uma maior superfície transpirante associada a uma menor quantidade relativa de raízes para suprir as perdas transpiratórias, deve, provavelmente, apresentar uma capacidade maior de absorção de água por volume de solo, em face de possuir raízes mais finas e maior superfície radicular. Todavia, o Aboatã deve possuir uma capacidade menor para explorar o perfil do solo, devido a menor profundidade relativa de seu sistema radicular. Essas informações poderiam ajudar a explicar maior  $K_L$  do Aboatã sob irrigação, e a redução mais acentuada dessa variável, quando o solo começa a secar. Como um todo, essas características, associadas com maiores valores de  $g_s$ , colaboram para o esgotamento mais rápido da água disponível no solo. Em contraste, maior  $K_L$  (e menor  $\varepsilon$ ) pode auxiliar na manutenção de uma pressão hidrostática maior, favorecendo, assim, a expansão celular e, conseqüentemente, o crescimento. Esse comportamento, em conjunto com as maiores taxas de  $A$ , explicaria o maior acúmulo de biomassa do Aboatã. Por conseguinte, na ausência de limitações hídricas, o Aboatã apresentaria um desenvolvimento superior ao do Clone 120, e responderia mais eficientemente à suplementação da água via irrigação (DaMatta, 2004).

O sistema radicular mais profundo do Clone 120, permitindo melhor exploração do perfil do solo, juntamente com menor relação área foliar/superfície radicular e menor  $g_s$  (e presumivelmente menor condutância da camada limítrofe), resultaria na manutenção de um status hídrico favorável por mais tempo, em relação ao do Aboatã, na medida em que a seca progride. Registre-se que o fato de o Clone 120 ter raízes mais grossas e, presumivelmente, menor condutividade hidráulica radial, reduziria a absorção de água por unidade de comprimento de raiz. Isso poderia ser compensado, dentre certos limites, pelo  $\varepsilon$  substancialmente maior no Clone 120 que no Aboatã, na medida em que pequenos déficits hídricos na raiz resultariam em decréscimos relativamente expressivos em  $\Psi_w$  (Kramer e Boyer, 1995). O estabelecimento de um gradiente amplo de  $\Psi_w$  entre a raiz e o solo, *per se*, tenderia a aumentar a absorção de água, a despeito das resistências radiculares. Cumpre ressaltar que baixa condutividade hidráulica radial, normalmente uma característica indesejável sob suprimento hídrico abundante, pode reduzir potenciais perdas de água, da raiz para o solo, ao longo de ciclos de desidratação. Com efeito, maior RPH no Clone 120, na medida em que o  $\Psi_{am}$  era reduzido, em relação ao Aboatã, pode ser largamente explicada pelas diferenças de morfologia do sistema radicular, como também pelo ajustamento osmótico e maior  $\varepsilon$ . Em contraste, menor RPH, apresentada pelo Aboatã, pode explicar as reduções mais acentuadas em  $K_L$ , com o progresso do déficit hídrico. Em café, perda de  $K_L$  a valores

relativamente altos de  $\Psi_w$  tem sido associada a alta vulnerabilidade à cavitação e baixa tolerância à seca (Tausend et al., 2000b). Contudo, a recuperação rápida de  $K_L$  após a reirrigação sugere que a perda de condutividade hidráulica do xilema, devido à seca do solo, pode ser largamente reversível (Meinzer, et al., 2001). Isso explicaria a rápida recuperação do status hídrico foliar, após ciclos de desidratação. Estes resultados, tomados em conjunto, explicariam, em parte, a rápida retomada do crescimento e do desenvolvimento de cafeeiros, após eventos prolongados de seca, quando recebem irrigação suplementar ou após as primeiras chuvas (DaMatta e Ramalho, 2006). Em todo o caso, na medida em que maior  $K_L$  está associado a maiores taxas do uso da água, a recomendação de cultivares de café com  $K_L$  elevados deve ser feita apenas para regiões que não apresentam períodos prolongados de seca, ou quando se utiliza irrigação suplementar (DaMatta e Ramalho, 2006).

As reduções observadas em  $\Psi\pi_{100}$  e  $\Psi\pi_0$ , no Clone 120, podem ser consideradas um ajuste de curto-prazo, e tendem a ser mais expressivas em condições de campo, em que o déficit hídrico é imposto de forma mais lenta (Kubiske e Abrams, 1991). A associação do ajuste osmótico com uma baixa elasticidade da parede celular contribuiria para uma maior conservação do volume do simplasto, fato ilustrado pelos maiores valores de  $R_p$  no Clone 120 em relação aos do Aipoatã. Conquanto, em café, a manutenção de  $g_s$  (e de  $A$ ) parece depender mais diretamente da conservação do volume do simplasto, em vez da turgescência (Meinzer, et al., 1990), sugere-se que a alteração das relações hídricas do Clone 120, sob seca, explicaria, em parte, a menor sensibilidade de  $g_s$  às variações de  $\Psi_{am}$ . No Aipoatã, o aumento em  $\Psi\pi_{100}$  e do  $\Psi\pi_0$ , associado a um aumento de  $\epsilon$ , sob déficit hídrico severo, sugere uma redução tanto na quantidade absoluta como na concentração de solutos por célula (Kramer e Boyer, 1995). Essas características podem estar associadas a sua menor capacidade de rehidratação. Em contrapartida, no Clone 120, reduções em  $\Psi\pi_{100}$  e em  $\Psi\pi_0$ , e maiores  $\epsilon$ , que devem concorrer para reduzir mais acentuadamente  $\Psi_w$  durante a desidratação, concorrem também para aumentar o gradiente de  $\Psi_w$  entre o solo e a planta, maximizando a absorção de água após a reirrigação e, pois, reduzindo o tempo para a rehidratação dos tecidos.

A maior sensibilidade estomática do Aipoatã à redução de  $\Psi_{am}$  não se traduziu em maiores decréscimos em  $E$ , na medida em que  $\Psi_{am}$  diminuía, porquanto os valores absolutos de  $g_s$  eram maiores no Aipoatã que no Clone 120. Ademais, a copa mais aberta do Aipoatã (maior condutância da camada limítrofe) favorece maiores taxas de transpiração para um dado valor de  $g_s$ . Cumpre ressaltar que, nas plantas desidratadas desse genótipo, após a reirrigação, houve aumentos significativos em  $E$  associados a menor  $g_s$ , quando comparados às plantas-controle. Possivelmente, a queda considerável de folhas deve ter contribuído para um

aumento da condutância da camada limítrofe, de modo a reduzir a importância do estômato no controle da transpiração (DaMatta, 2003). Alternativamente, em função da desfolha, a razão área foliar/área superficial de raiz reduziu-se substancialmente, o que se traduziria por aumento relativo na capacidade de absorção de água para sustentar maiores taxas transpiratórias.

Nas plantas continuamente irrigadas, os maiores valores de  $g_s$  e  $g_m$  poderiam explicar os maiores valores de  $A$  no Apoatã em relação ao Clone 120. Ao longo do período de imposição do déficit hídrico, nas duas cultivares avaliadas, apesar de  $g_s$  e  $g_m$  terem reduzido-se marcadamente, especialmente no Apoatã, a razão  $C_i/C_a$  foi similar entre plantas irrigadas e desidratadas, indicando que tanto limitações difusivas (estomáticas e mesofilicas) e bioquímicas responderam pelos decréscimos em  $A$ . Após a retomada da irrigação,  $g_s$  e  $g_m$  recuperam-se parcialmente (Apoatã) ou completamente (Clone 120), fato associado, porém, a uma tendência de aumento da razão  $C_i/C_a$ , sem que a fotossíntese se recuperasse completamente. É digno de neste o fato de, no Apoatã, TTE ter sido menor que nas plantas-controladas após a reirrigação, porém os decréscimos em TTE foram muito maiores que os de  $A$ . Assim, sugere-se que a fotossíntese, em ambas as cultivares, tenha sido limitada, fundamentalmente, por fatores bioquímicos, e não difusionais ou fotoquímicos, após a reirrigação.

Apesar de  $A$  apresentar baixos valores após alguns dias de seca do solo, tais alterações não foram acompanhadas de reduções na eficiência fotoquímica máxima do FSII ( $F_v/F_m$ ), que apresentou valores médios superiores a 0,80. Estes dados indicam que não houve fotoinibição da fotossíntese, confirmando relatos prévios (Almeida e Maestri, 1997; DaMatta et al., 1997; Lima et al., 2002; Pinheiro et al., 2005; Praxedes et al., 2005) de que as reações fotoquímicas do café não são substancialmente afetadas pelo déficit hídrico. Paralelamente, não se verificaram alterações no coeficiente de extinção fotoquímico ( $q_p$ ), no coeficiente de extinção não-fotoquímico (NPQ) e tampouco na eficiência quântica do transporte de elétrons pelo FSII ( $\Phi_{FSII}$ ), em resposta à seca. Isso sugere que, a despeito dos baixos valores de  $A$ , rotas alternativas, como a fotorrespiração e a reação de Mehler, devem ter papel de destaque para consumir o excesso de ATP e NADPH gerados na fase fotoquímica da fotossíntese (Asada, 1999). Registre-se que a severidade da seca está relacionada intimamente com a taxa de progressão do déficit hídrico. Se estabelecido de forma rápida, a habilidade de a maquinaria fotossintética aclimatar-se a condições estressantes é reduzida, aumentando, potencialmente, a ocorrência de danos celulares (Lima et al., 2002). Nesse contexto, cumpre ressaltar que as reduções em  $A$ , no Apoatã, foram acompanhadas, inversamente, de incremento no extravasamento de eletrólitos. Entretanto, o fato de não ter havido decréscimos

correspondentes em  $q_p$  e em  $\Phi_{FSII}$ , ou aumento em NPQ, pode ser tomado como indicativo de que a maior extensão de danos celulares no Apoatã seja reflexo de um sistema antioxidante menos eficiente que o do Clone 120. DaMatta e Ramalho (2006) propuseram que um sistema antioxidante mais eficiente pode representar papel decisivo na tolerância à seca e ao estresse oxidativo em café, resultando em uma menor produção de espécies reativas de oxigênio, de modo a limitar a ocorrência de danos celulares. Saliente-se que a maior extensão de danos celulares, para um dado  $\Psi_{am}$ , no Apoatã, pode estar relacionada com a desfolha considerável desse genótipo.

A redução da área foliar, via abscisão, pode constituir-se num mecanismo para limitar a transpiração (Tardieu, 1997). Contudo, conforme tem sido observado em café (DaMatta e Rena, 2001; DaMatta, 2004; DaMatta e Ramalho, 2006), a abscisão mais parece uma consequência do déficit hídrico que um mecanismo de proteção hidráulica. De fato, a elevada abscisão foliar no Apoatã ocorreu ao final do experimento, quando as folhas já tinham alcançado  $\Psi_w$  substancialmente baixos. Além de contribuir para a redução da fotossíntese em nível de planta inteira, a abscisão, ao aumenta o desacoplamento entre a copa e o ambiente, pode resultar em maior  $E$  por unidade de área foliar, conforme observado. Com efeito, tem-se verificado que cultivares de *C. canephora* tolerantes à seca retardam ou reduzem a abscisão foliar, na medida em que o déficit hídrico avança, a exemplo do observado no Clone 120 em condições de campo (DaMatta et al., 2003). Isso é particularmente importante para manter a produção em áreas sujeitas à seca, uma vez que a planta não necessitaria de alocar assimilados para recuperar a área foliar após a reirrigação, podendo, pois, investir esses recursos no crescimento reprodutivo (DaMatta e Ramalho, 2006).

Cumprе ressaltar que, devido ao maior acúmulo de biomassa e à maior área foliar, as taxas absolutas de uso da água no Apoatã foram maiores que no Clone 120, fatos que, *per se*, levariam a um maior consumo da água disponível nos vasos. Nesse contexto, a queda mais rápida de  $\Psi_w$  no Apoatã, e a sua menor tolerância à seca, conforme aqui preconizado, poderiam ser artefatos das condições experimentais impostas pelo volume limitado dos vasos. Não obstante, as evidências apresentadas indicam, a despeito dessas considerações, que o Apoatã é de fato menos tolerante à seca que o Clone 120, em função de suas características associadas ao maior consumo de água disponível (copa mais aberta e maior condutância da camada limítrofe, maiores valores absolutos de  $g_s$  e  $K_L$ ) sem aumentos correspondentes na capacidade de absorção da água (sistema radicular menos profundo e maior razão área foliar/superfície de raiz, menor  $\varepsilon$  e ausência de ajuste osmótico). A maior vulnerabilidade à cavitação e a maior extensão de danos celulares para um dado  $\Psi_w$  também concorrem para a menor tolerância relativa à seca no Apoatã. Finalmente, os resultados indicam, e observações

de campo comprovam, que Apatã é muito produtivo quando a disponibilidade hídrica é adequada, mas seu desempenho é muito limitado em regiões sujeitas à seca. Nessas regiões materiais com maior estabilidade de produção, como o Clone 120 (Ferrão et al., 2000), devem ser recomendados, especialmente quando não se dispõem de recursos para implantar a irrigação.

#### 4. REFERÊNCIAS

Alfonsi EL, Fahl JI, Carelli MLC, Fazuoli LC (2005). Crescimento, fotossíntese e composição mineral em cultivares de *Coffea* com potencial para utilização como porta enxerto. *Bragantia* 64:1-13.

Almeida AAF, Maestri M (1997). Photosynthetic oxygen evolution by four *Coffea arabica* genotypes subjected to a dehydration/rehydration cycle. *Journal of Horticultural Science* 72: 593-599.

Araújo WL (2006). *Limitações da fotossíntese e metabolismo do carbono em folhas de diferentes posições da copa do cafeeiro (Coffea arabica L.)*. Tese (Mestrado em Fisiologia Vegetal), Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 39p.

Asada K (1999). The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygen and dissipation of excess photons. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 50: 601-639.

Barros RS (1972). *Influência dos fatores climáticos sobre a periodicidade de crescimento vegetativo do café (Coffea arabica L.)*. Tese (Mestrado em Fisiologia Vegetal), Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 52 p.

Bernacchi CJ, Portis AR, Nakano H, von Caemmerer S, Long SP (2002). Temperature response of mesophyll conductance. Implications for the determination of Rubisco enzyme kinetics and for limitation to photosynthesis in vivo. *Plant Physiology* 130: 1992-1998.

Bernacchi CJ, Singaas EL, Pimentel C, Portis AR, Long SP (2001). Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* 24: 253-259.

Berthaud L, Charrier A (1988). Genetic resources of *Coffea*. In: Clarke RJ, Macrae R (Eds.). *Coffea: Agronomy*, 44. London, Elsevier Applied Science. p.1-44.

Brunini O, Angelocci LR (1998). Resistência ao fluxo de água no sistema solo-planta e recuperação do potencial da água na folha após estresse hídrico em mudas de cafeeiro. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 10: 45-50.



- Blum A (1997). Crop responses to drought and interpretation of adaptation. In: Belhassen E (Ed.). *Drought Tolerance in Higher Plants: Genetical, Physiological and Molecular Biological Analysis*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers. p. 57-70.
- Bohm W (1979). *Methods of Studying Root Systems*. Springer Verlag, New York. 188 p.
- Charrier A, Berthaud J (1985). Botanical classification of *Coffea*. In: Clinffort MN, Willson KC (Eds.). *Coffee: Botany, Biochemistry and Production of Bean and Beverage*. London, Croom Helm. p. 167-195.
- Chaves MM (1991). Effects of water deficit on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany* 42: 1-16.
- Cornic G (2000). Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture: not by affecting ATP synthesis. *Trends in Plant Science* 5: 187-188.
- Coste R (1992). *Coffee: The Plant and the Product*. London, Macmillan. 328p.
- DaMatta FM (2003). Drought as a multidimensional stress affecting photosynthesis in tropical tree crops. In: Hemantaranjan E (Ed.). *Advances in Plant Physiology*, 5. Jodhpur, Scientific Publishers. p. 227-265.
- DaMatta FM (2004). Exploring drought tolerance in coffee: a physiological approach with some insights for plant breeding. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 16: 1-6.
- DaMatta FM, Ramalho JDC (2006). Impacts of drought and temperature stress on coffee physiology and production: a review. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 18: 55-81.
- DaMatta FM, Rena AB (2001). Tolerância do café à seca. In: Zambolim L (Ed.). *Tecnologias de Produção de Café com Qualidade*. Viçosa, Universidade Federal de Viçosa. p. 65-100.
- DaMatta FM, Rena AB (2002). Relações hídricas no cafeeiro. In: Encarnação RO, Afonso Jr PC, Rufino JLS (Eds.). *I Simpósio de Pesquisa dos Cafés do Brasil: Palestras*. Brasília, EMBRAPA Café. p.9- 44.
- DaMatta FM, Maestri M, Barros RS (1997). Photosynthetic performance of two coffee species under drought. *Photosynthetica* 34: 257-264.
- DaMatta FM, Loos RA, Silva EA, Loureiro ME (2002). Limitations to photosynthesis in *Coffea canephora* as a result of nitrogen and water availability. *Journal of Plant Physiology* 159: 975-981.
- DaMatta FM, Maestri M, Barros RS, Regazzi AJ (1993). Water relations of coffee leaves (*Coffea arabica* and *C. canephora*) in response to drought. *Journal of Horticultural Science* 68: 741-746.
- DaMatta FM, Chaves ARM, Pinheiro HA, Ducatti C, Loureiro ME (2003). Drought tolerance of two field-grown clones of *Coffea canephora*. *Plant Science* 164:111-117.

De Lucia EH, Whitehead D, Clearwater MJ (2003). The relative limitation of photosynthesis by mesophyll conductance in co-occurring species in a temperate rainforest dominated by the conifer *Dacrydium cupressinum*. *Functional Plant Biology* 30: 1197-1204.

Dussert S, Lashermes P, Anthoey F, Montagnon C, Trouslot P, Combes MC, Berthaud L, Noirot M, Hamon S (1999). Le caféier *Coffea canephora*. In: Hamon P, Seguin M, Perrier X, Glaszmann JC (Eds.). *Diversité Génétique des Plantes Tropicales Cultivées*. Montpellier, CIRAD. p. 175-194.

Evans JR (1993). Photosynthetic acclimation and nitrogen partitioning within a Lucerne canopy. II. Stability through time and comparison with a theoretical optimum. *Australian Journal of Plant Physiology* 20: 69-82.

Evans JR, von Caemmerer S, Setchell BA, Hudson GS (1994). The relationship between CO<sub>2</sub> transfer conductance and leaf anatomy in transgenic tobacco with a reduced content of Rubisco. *Australian Journal of Plant Physiology* 21: 475-495.

Fahl JI, Carelli MLC, Menezes HC, Gallo PB, Travelin PCO (2001). Gas exchange, growth, yield and beverage quality of *Coffea arabica* cultivars grafted onto *C. canephora* and *C. congensis*. *Experimental Agriculture* 37: 241-252.

Ferrão RG, Fonseca AFA, Ferrão MAG, Santos LP (2000). Avaliação de clones elites de café Conilon em condição de estresse hídrico no estado do Espírito Santo. In: I Simpósio de Pesquisa dos Cafés do Brasil, I, 2000, Poços de Caldas, MG: Resumos Expandidos... Brasília: EMBRAPA Café e MINASPLAN. p.402- 404.

Jarvis PG, McNaughton KG (1986). Stomatal control of transpiration: scaling up from leaf to region. *Advances in Ecological Research* 15:1-49.

Kanechi M, Uchida NU, Yasuda T, Yamaguchi T (1996). Non-stomatal inhibition associated with inactivation of Rubisco in dehydrated coffee leaves under unshaded and shaded conditions. *Plant and Cell Physiology* 37: 455-460.

Kramer PJ, Boyer JS (1995). *Water Relations of Plants and Soils*. San Diego, Academic Press. 495 p.

Lawlor DW, Cornic G (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment* 25: 275-294.

Lichtenthaler HK (1987). Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods of Enzymology* 148: 350-381.

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.

Loreto F, Harley PC, Marco GD, Sharkey TD (1992). Estimation of mesophyll conductance to CO<sub>2</sub> flux by three different methods. *Plant Physiology* 98: 1437-1443.

Lambers H, Chapin III FS, Pons TL (1998). *Plant Physiological Ecology*. New York, Springer-Verlag. 540p.

Marin F R (2003). *Evapotranspiração e transpiração máxima em cafezal adensado*. Tese (Doutorado em Agronomia), Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba. 118p.

Matiello JB (1998). *Café Conillon: Como Plantar, Tratar, Colher, Preparar e Vender*. Rio de Janeiro, MM Produções Gráficas. 162p.

Meinzer FC, Clearwater MJ, Goldstein G (2001). Water transport in trees: current perspectives, new insights and some controversies. *Environmental and Experimental Botany* 45: 239-262.

Meinzer FC, Grantz DA, Goldstein G, Saliendra NZ (1990). Leaf water relations and maintenance of gas exchange in coffee cultivars grown in drying soil. *Plant Physiology* 94: 1781-1787.

Mohotti AJ, Lawlor DW (2002). Diurnal variation of photosynthesis and photoinhibition in tea: effects of irradiance and nitrogen supply during growth in the field. *Journal of Experimental Botany* 53: 313-322.

Monneveux P, Belhassen E (1997). The diversity of drought adaptation in the wide world . In: Belhassen E (Ed.). *Drought Tolerance in Higher Plants: Genetical, Physiological and Molecular Biological Analysis*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers. p.7-14.

Müller J E, Whitsitt M S (1997). Plant cellular responses to water deficit. In: Belhassen E (Ed.). *Drought Tolerance in Higher Plants: Genetical, Physiological and Molecular Biological Analysis*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers. p. 41-46.

Niinemets Ü, Kull O (2001). Sensitivity of photosynthetic electron transport to photoinhibition in a temperate deciduous forest canopy: Photosystem II center openness, non-radiative energy dissipation and excess irradiance under field conditions. *Tree Physiology* 21: 899-914.

Passioura JB (1997). Drought and drought tolerance. In: Belhassen E (Ed.). *Drought Tolerance in Higher Plants: Genetical, Physiological and Molecular Biological Analysis*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers. p. 1-6.

Pinheiro HA, DaMatta FM, Chaves ARM, Fontes EPB, Loureiro M.E (2004). Drought tolerance as related to protection against oxidative stress in clones of *Coffea canephora* subjected to long-term drought. *Plant Science* 167: 1307-1314.

Pinheiro HA, DaMatta FM, Chaves ARM, Loureiro ME, Ducatti C (2005). Drought tolerance is associated with rooting depth and stomatal control of water use in clones of *Coffea canephora*. *Annals of Botany* 96: 101-108.

Praxedes SC, DaMatta FM, Loureiro ME, Ferrão MAG, Cordeiro AT (2005). Effects of long-term soil drought on photosynthesis and carbohydrate metabolism in mature robusta coffee (*Coffea canephora* Pierre var. *kouillou*) leaves. *Environmental and Experimental Botany* 56: 263-273.

Rodrigues O (1988). *Efeito da deficiência hídrica na fotossíntese, na resistência estomática, na atividade da redutase do nitrato e no acúmulo de prolina livre em Coffea arabica L.* Tese (Mestrado em Fisiologia Vegetal), Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 52p.

Schulte PJ (1993). Tissue hydraulic properties and the water relations of desert shrubs. In: Smith JAC, Griffiths H (Eds.). *Water Relations: Plant Responses from Cell to Community*. Oxford, Bios Scientific Publishers. p. 177-192.

Sistema de Análises Estatísticas e Genéticas, SAEG (1997). versão 7.1. Viçosa, Fundação Arthur Bernardes.

Steponkus PL, Cutler JM, O'toole JC (1980). Adaptation to water stress in rice. In: Turner NC, Kramer PJ (Eds.). *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. New York, Wiley Interscience. p. 401-418.

Tardieu F (1997). Drought perception by plants. Do cells of droughted plants experience water stress? In: Belhassen E (Ed.). *Drought Tolerance in Higher Plants: Genetical, Physiological and Molecular Biological Analysis*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers. p. 15-26.

Tausend PC, Goldstein G, Meinzer FC (2000b). Water utilization, plant hydraulic properties and xylem vulnerability in three contrasting coffee (*Coffea arabica*) cultivars. *Tree Physiology* 20: 159-168.

Tausend PC, Meinzer FC, Goldstein G (2000a). Control of transpiration in three coffee cultivars: the role of hydraulic and crown architecture. *Trees: Structure and Function*, 14:181-190.

Tennant D (1975). A test of a modified line intersects method of estimating root length. *Journal of Applied Ecology* 63: 995-1001.

Turner NC (1986). Adaptation to water deficits: A changing perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 13: 175-190.

von Caemmerer S, Evans JR, Hudson GS, Andrews TJ (1994). The kinetics of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase *in vivo* inferred from measurements of photosynthesis in leaves of transgenic tobacco. *Planta* 195: 88-97.