

AGNALDO RODRIGUES DE MELO CHAVES

ASPECTOS FISIOLÓGICOS DO CRESCIMENTO E DA PRODUÇÃO DO  
CAFEEIRO

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

VIÇOSA  
MINAS GERAIS - BRASIL  
2009

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

T

C512a  
2009

Chaves, Agnaldo Rodrigues de Melo, 1973-  
Aspectos fisiológicos do crescimento e da produção do  
cafeeiro / Agnaldo Rodrigues de Melo Chaves. – Viçosa,  
MG, 2009.  
xi, 66f. : il. ; 29cm.

Orientador: Fábio Murilo DaMatta.  
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa.  
Inclui bibliografia.

1. Café - Fisiologia. 2. Café - Efeito da radiação solar.  
3. Café - Efeito do stress. 4. Carboidratos - Metabolismo.  
5. Ecofisiologia vegetal. 6. Bioquímica. 7. Luz - Efeito  
fisiológico. 8. *Coffea arábica*. 9. Fotossíntese.  
I. Universidade Federal de Viçosa. II. Título.

CDD 22.ed. 633.73

AGNALDO RODRIGUES DE MELO CHAVES

ASPECTOS FISIOLÓGICOS DO CRESCIMENTO E DA PRODUÇÃO DO  
CAFEEIRO

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

APROVADA: 29 de janeiro de 2009

---

Prof. Raimundo Santos Barros  
(Co-Orientador)

---

Prof. Hugo Alves Pinheiro

---

Dr. Antônio Alves Pereira

---

Dr. Antônio Teixeira Cordeiro

---

Prof. Fábio Murilo DaMatta  
(Orientador)

Aos meus pais Sebastião e Vera Lúcia, que, mesmo na distância, nunca deixaram de apoiar e rezar por mim.

À minha esposa Cida, pelo amor, compreensão e paciência.

## AGRADECIMENTOS

A Deus, maior responsável pelo êxito deste trabalho.

À Universidade Federal de Viçosa (UFV) e ao Departamento de Biologia Vegetal, pela oportunidade para a realização deste curso.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos e financiamento do projeto.

Ao meu Orientador, Prof. Fábio Murilo Da Matta, pela grande amizade, pela orientação profissional, pelos ensinamentos e pelo empenho e cumplicidade na realização deste projeto, bem como ao longo de nove anos de trabalho.

Aos Srs. Sebastião Eudes Lopes e Sebastião Lopes da Silva (*in memoriam*), pela cessão da área experimental.

Aos funcionários do Departamento de Biologia Vegetal.

Aos colegas do grupo café, Samuel, Elaine, Ricardo, Teófilo, Vinícius, Fábio Vilella, Paulo César Cavatte, Kelly, Gustavo Kling, Fábio Santos e Werner, pela ajuda, companheirismo e saudosas brincadeiras.

Aos meus irmãos (Guilherme, Edvar e Geordânia) e sobrinhos (Lara, Ingrid, Luís Guilherme, Gustavo e José Henrique), pelos momentos de apoio e alegria em mais esta etapa de minha vida.

À Dona Elza e Marcus, pelo apoio e ajuda.

Aos professores Paulo Roberto Cecon e Raimundo Santos Barros, pela amizade, orientação e ensinamentos compartilhados durante este trabalho.

Aos pesquisadores Dr. Antonio Alves Pereira e Dr. Antônio Teixeira Cordeiro, pela participação e sugestões na defesa de tese.

Aos meus grandes amigos, Prof. Hugo Alves Pinheiro e Prof. Cláudio Pagotto Ronchi.

## **BIOGRAFIA**

AGNALDO RODRIGUES DE MELO CHAVES, filho de Sebastião Rodrigues de Melo Chaves e Vera Lúcia de Melo, nasceu em São João Del-Rei, MG, em oito de outubro de 1973.

Em março de 1998, iniciou no Curso de Agronomia, na Universidade Federal de Viçosa (UFV), em Viçosa, MG, graduando-se em março de 2003. Obteve o título de Mestre em Fisiologia Vegetal na UFV em fevereiro de 2005, e o de Doutorado em Fisiologia Vegetal, também na UFV, em janeiro de 2009.

## ÍNDICE

	Página
Lista de abreviaturas e símbolos.....	vii
Resumo.....	viii
Abstract.....	x
II. Introdução geral.....	1
Literatura Citada.....	5
III. Capítulo 1: Relações entre crescimento vegetativo, produção, seca de ramos, trocas gasosas, teores de carboidratos e estresse oxidativo, em função da razão área foliar/fruto, em diferentes posições da copa do cafeeiro.....	7
1.1. Introdução.....	7
1.2. Material e métodos.....	10
1.2.1- Material vegetal.....	10
1.2.2- Desenho experimental.....	10
1.2.3- Produção de café em coco.....	11
1.2.4- Quantificação de ramos plagiotrópicos mortos.....	12
1.2.5- Parâmetros agrometeorológicos.....	12
1.2.6- Trocas gasosas.....	12
1.2.7- Composição isotópica do carbono.....	13
1.2.8- Carboidratos e aminoácidos totais.....	13
1.2.9- Pigmentos.....	13
1.2.10- Nitrogênio.....	13
1.2.11- Danos celulares.....	14
1.2.12- Análises estatísticas.....	14
1.3. Resultados.....	14
1.4. Discussão.....	34

1.5. Referências.....	39
III. Capítulo 2: Fotossíntese e metabolismo do carbono em função da razão área foliar/número de frutos, em diferentes posições da copa do cafeeiro.....	45
2.1. Introdução.....	45
2.2. Material e métodos.....	47
2.2.1- Material vegetal.....	47
2.2.2- Desenho experimental.....	47
2.2.3- Parâmetros agrometeorológicos.....	48
2.2.4- Trocas gasosas.....	49
2.2.5- Carboidratos e aminoácidos totais.....	49
2.2.6- Análises enzimáticas.....	49
2.2.7- Análises estatísticas.....	49
2.3. Resultados.....	50
2.4. Discussão.....	60
2.4. Referências.....	63
IV. Conclusões gerais.....	66

## LISTA DE ABREVIATURAS E SÍMBOLOS

AGPase = pirofosforilase da ADP-glicose

$A$  = taxa de assimilação líquida de carbono

$C_i/C_a$  = razão entre a concentração interna e a concentração ambiente de  $\text{CO}_2$

EA SPS = estado de ativação da sintase da sacarose-fosfato

$g_s$  = condutância estomática

LI = leste inferior

LS = leste superior

OI = oeste inferior

OS = oeste superior

$Q_A$  = radiação fotossinteticamente ativa

RAF = razão área foliar/número de frutos

R1 = razão área foliar/número de frutos menor que  $6 \text{ cm}^2 \text{ fruto}^{-1}$

R2 = razão área foliar/número de frutos entre 6,1 e  $14 \text{ cm}^2 \text{ fruto}^{-1}$

R3 = razão área foliar/número de frutos maior que  $14 \text{ cm}^2 \text{ fruto}^{-1}$

SPS = sintase da sacarose-fosfato

Susy = sintase da sacarose

$T_f$  = temperatura foliar

$V_{\text{max}}$  SPS = atividade catalítica máxima da SPS

$V_{\text{sel}}$  SPS = atividade catalítica seletiva da SPS

3-PGA = ácido 3-fosfoglicérico

$\delta^{13}\text{C}$  = composição isotópica do carbono

$\delta_e$  = déficit de pressão de vapor entre o interior da folha e a atmosfera

## RESUMO

CHAVES, Agnaldo Rodrigues de Melo, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, Janeiro de 2009. **Aspectos fisiológicos do crescimento e da produção do cafeeiro**. Orientador: Fábio Murilo DaMatta. Co-Orientadores: Paulo Roberto Cecon e Raimundo Santos Barros

Neste trabalho, foram investigadas alterações no crescimento vegetativo, na produção, na “seca de ramos”, nas trocas gasosas, no metabolismo de carboidratos, nos teores de nitrogênio e pigmentos em folhas e segmentos de ramos de plantas de café cultivadas em renques orientados na posição norte-sul, sob condições de campo, ao longo de dois anos. Foram realizadas avaliações em ramos em três classes de razão área foliar/número de frutos (RAF) [0 a 6 (R1); 6,1 a 14 (R2); >14 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> (R3)], em 2006-2007, e RAF >20 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup>, em 2007-2008, nas posições leste inferior (LI), leste superior (LS), oeste inferior (OI) e oeste superior (OS) da copa. As avaliações de crescimento foram realizadas de novembro de 2006 a março de 2007, e de novembro de 2007 a maio de 2008. As avaliações de trocas gasosas, metabolismo do carbono, nitrogênio e pigmentos foram realizadas em março de 2007 e em março de 2008, enquanto a produção de frutos foi avaliada em abril de 2007 e em maio de 2008, e a seca de ramos, em julho de 2007 e 2008. A taxa de crescimento dos ramos foi maior, enquanto a produção e a seca de ramos foram menores, na medida em que a RAF aumentou, em todas as posições avaliadas, em 2006-2007. Em 2007-2008, a taxa de crescimento dos ramos foi maior nos estratos superiores em comparação aos inferiores, tanto nas posições leste como na oeste do renque. Em 2007, a produção total de frutos e de frutos normais nas faces leste e oeste foi maior no estrato superior em relação ao inferior, enquanto a produção de

frutos-bóia foi maior em OS que em OI. Entre as faces do renque, tanto a produção total de frutos, a de frutos normais e a de frutos-bóia, bem como a morte de ramos, no estrato superior, foram maiores na face leste em comparação com a oeste. A produção total de frutos foi sobretudo maior em 2006-2007 que em 2007-2008, em todas as posições e faces avaliadas. Não se puderam associar diferenças de produção entre os tratamentos com diferenças de taxas de fotossíntese, com variações na composição isotópica do carbono e nem com diferenças de disponibilidade de carboidratos, fato que poderia ser explicado pela perda da autonomia dos ramos, particularmente nos períodos de alta demanda de assimilados pelos frutos. Em consonância com estes resultados, nenhuma alteração substancial nas atividades de enzimas-chave associadas ao metabolismo do carbono foi verificada. Não se pôde, também, associar seca de ramos com disponibilidade de minerais e carboidratos, nem com estresse oxidativo. Em adição, não se verificaram variações de bienalidade de produção entre faces do dossel; possivelmente, maior produção da face leste poderia estar associada com maior disponibilidade de luz, nas condições deste experimento. Registra-se, ainda, que a manutenção das trocas gasosas, ao longo do dia, pode estar muito mais associada a baixas demandas evaporativas da atmosfera do que propriamente com retroinibição da fotossíntese. Nesse sentido, os estômatos parecem responder fortemente ao aumento do déficit de pressão de vapor; porém, ritmos endógenos também podem estar associados ao fechamento estomático, especialmente no fim da tarde.

## ABSTRACT

CHAVES, Agnaldo Rodrigues de Melo, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, January, 2009. **Physiological aspects of coffee growth and production.** Adviser: Fábio Murilo DaMatta. Co-Advisers: Paulo Roberto Cecon and Raimundo Santos Barros

In this work, changes in vegetative growth, crop production, branch die-back, gas exchange, carbohydrate metabolism, nitrogen and pigment concentration were investigated in leaves and branch segments in coffee trees grown (north-south orientation) under field conditions along two years. Samplings and measurements were conducted using outer leaves from the upper and lower strata from east- and west-faced sides of a coffee hedgerow in branches of three classes of leaf-to-fruit ratio (0 to 6; 6.1 to 14; >14 cm<sup>2</sup> fruit<sup>-1</sup>) in 2006-2007 and leaf-to-fruit ratio >20 cm<sup>2</sup> fruit<sup>-1</sup> in 2007-2008. Growth evaluations were accomplished from November 2006 to March of 2007 and from November 2007 to May 2008. Evaluations of gas exchange, carbon metabolism, nitrogen and pigment concentration were accomplished in March 2007 and March 2008, while crop yield was evaluated in April 2007 and May 2008, and branch die-back in July 2007 and July 2008. Branch growth rate was larger, whereas production and branch die-back were smaller with increasing leaf-to-fruit ratio regardless of canopy positions in 2006-2007. In 2007-2008, branch growth rate was larger in the upper strata in comparison with the lower strata in both east and west positions of the hedgerow. In 2007, total crop yield and production of well-developed fruits in east and west faces were both larger in upper strata than in the lower strata, while the production of partially-empty fruits was larger in upper than in lower strata in the east canopy position. Among the faces of the row, total crop yield

and production of well-developed- and partially-empty-fruits, as well as branch die-back in the upper strata, all were larger in the east face than in the west one. Total crop yield was remarkably larger in 2006-2007 than in 2007-2008 regardless of canopy position. Relationships among crop production with photosynthetic rates, carbon isotope composition and carbohydrate concentration could not be found, which could be explained by the loss of branch autonomy, particularly in periods of high demand of assimilates by the fruits. In support to these results, substantial alteration in activities of key enzymes associated with carbon metabolism was not verified. Relationships among branch die-back with availability of minerals and carbohydrates as well as with oxidative stress were also not found. In addition, variations in biennial production were not verified among the faces of the tree canopies. Possibly, larger production of the east face could be associated with larger light supply. Maintenance of gas exchange along the day could be largely associated with lower atmospheric demand than with feedback inhibition of photosynthesis. In this sense, stomata seemed strongly responsive to increasing evaporative demand; however, endogenous rhythms might also be associated with stomatal closure, especially at the end of afternoon.

## I. Introdução geral

Dentro do gênero *Coffea* existem cerca de 100 espécies (Davies *et al.*, 2006), mas apenas duas apresentam significância econômica no mercado mundial de café, o *C. arabica* L. (café arábica) e o *C. canephora* Pierre ex Froehner (café Robusta). O café é a mercadoria mais importante do comércio mundial de produtos agropecuários, representando uma fonte importante de renda para vários países da América Latina, África e Ásia (DaMatta, 2004). Atualmente, a produção do café arábica responde por, aproximadamente, 60% do café produzido mundialmente, e o café robusta, pelo restante. Segundo dados da CONAB (Companhia Nacional de Abastecimento, Brasil), a produção brasileira de café, na safra 2007/2008, foi de 33,7 milhões de sacas (60 kg) de café beneficiado, valor 20% inferior ao da safra de 2006/2007 (42 milhões de sacas), enquanto a estimativa para a produção da safra 2008/2009 está próxima à de 2006/2007, em torno de 43 milhões de sacas. Essas oscilações na produção de café podem estar associadas a diversos fatores, mas o principal deles está vinculado à bienalidade da produção do cafeeiro, fenômeno comum não apenas no Brasil, mas em várias regiões do mundo.

O café Arábica é originário das florestas tropicais da Etiópia (África), onde é encontrado em estado espontâneo como vegetação de sub-bosque e desenvolvendo-se, portanto, permanentemente sob sombra. Assim, os primeiros cafezais eram instalados sob sombra, numa tentativa de reproduzir-se, dentre certos limites, na lavoura, as condições ecológicas presumivelmente mais adequadas à espécie. Não obstante, cafeeiros cultivados a pleno sol produzem satisfatoriamente e, na maioria dos casos, mais que os plantios à sombra (DaMatta & Rena, 2002). O cafeeiro a pleno sol apresenta maior estímulo à emissão de gemas florais em detrimento de gemas vegetativas, bem como há um maior número de nós formados por ramo (DaMatta & Rena, 2002). Como produz poucas flores em seu ambiente nativo sombreado, o cafeeiro não desenvolveu mecanismos para contrabalançar a

sua carga de frutos à disponibilidade de carboidratos e minerais, via abscisão de seus frutos (Cannell, 1985). Dessa forma, a espécie teria evoluído no sentido de levar a cabo o enchimento de todos os frutos formados após a sua fase de expansão. De acordo com essa linha de raciocínio, o cafeeiro a pleno sol apresenta uma superprodução devido à profusão da iniciação floral e à incapacidade de remoção natural dos frutos que, associadas à força do dreno do endosperma das sementes, promovem a exaustão de suas reservas, reduzindo, assim, o crescimento dos ramos, o que prejudica a produção do ano seguinte (DaMatta & Rena, 2002). A menor produção de grãos permitiria a recuperação das reservas do sistema tronco-raiz e do crescimento vegetativo das plantas, proporcionando novamente condições adequadas para outra carga pesada de frutos no ciclo subsequente de produção, caracterizando, assim, a bienalidade da produção do cafeeiro (DaMatta & Rena, 2002).

Cannell (1976) relata que a área foliar necessária para manter os crescimentos vegetativo e reprodutivo com mínima competição entre eles, de modo a se ter uma produção adequada no ano seguinte, é de 20 cm<sup>2</sup> por fruto. Entretanto, em anos de alta carga, esse valor pode ser consideravelmente menor (DaMatta *et al.*, 2008). Assim, os frutos, por serem drenos prioritários, retiram fotoassimilados e nutrientes das folhas e ramos, depauperando-os e causando, muitas vezes, a sua morte. Nesse contexto, fatores fisiológicos, nutricionais, genéticos, patológicos e ambientais que ocasionem uma redução da área foliar e, conseqüentemente, da fotossíntese da planta inteira, podem causar a seca com posterior morte dos ramos e um depauperamento da planta, exacerbando, assim, bienalidade da produção do cafeeiro (Zambolim *et al.*, 2007). As raízes são partes do cafeeiro que também podem sofrer com o efeito das altas cargas de frutos, pois são drenos fracos em relação aos frutos; assim, menos carboidratos serão disponibilizados para o crescimento radicular, limitando a absorção de água e nutrientes, tornando a planta mais sensível a estresses abióticos, como o déficit hídrico, concorrendo, também, para intensificar a bienalidade de produção (Rena & Carvalho, 2003).

Burdekin & Baker (1964) observaram que as reservas de carboidratos são fortemente reduzidas na época de alta demanda de fotoassimilados pelos frutos, gerando um crescimento vegetativo reduzido e, em alguns casos, os ramos param completamente o crescimento. Aqueles autores verificaram também que os cafeeiros afetados pela seca de ramos apresentaram baixíssimas reservas de amido na parte aérea. Amaral *et al.* (2001), trabalhando com café arábica, com e sem

desfrutificação, observaram maiores teores de amido e de açúcares não-redutores em folhas de cafeeiros desfrutificados, e que os ramos plagiotrópicos desfrutificados apresentaram um maior crescimento do que os não desfrutificados, evidenciando, assim, a competição entre os crescimentos vegetativo e reprodutivo por fotoassimilados. Cannell (1985), Amaral *et al.* (2001) e Vaast *et al.* (2005) verificaram menor crescimento dos ramos de cafeeiros que apresentavam mais frutos, indicando, também, a competição por carboidratos entre frutos e crescimento dos ramos. Carvalho *et al.* (2005), estudando as cultivares da progênie Sabiá e Catuaí Amarelo, verificaram que as primeiras apresentaram maior produção de frutos e maior porcentagem de ramos secos que o Catuaí Amarelo, e especularam que a seca de ramos em Sabiá poderia ser devido à carência de carboidratos nos ramos produtivos, em função de uma menor área foliar que a do Catuaí. Apesar das considerações supramencionadas, resultados contrastantes têm sido também observados, como os de Carvalho *et al.* (1993), que verificaram que os teores de amido variaram de forma semelhante nas plantas com e sem frutos. Castro (2002) e DaMatta *et al.* (2008), avaliando cafeeiros com diferentes níveis de frutificação, também observaram maior crescimento vegetativo nos ramos com menor carga de frutos, porém sem diferenças nos teores de carboidratos entre plantas com e sem frutos. Conforme Carvalho *et al.* (1993), o cafeeiro, para sustentar uma alta produção de frutos sem a ocorrência da seca de ramos, deve manter uma superfície foliar fotossinteticamente ativa capaz de suportar as exigências de sua produção de frutos, visto que o teor de amido de reserva do ano anterior apenas não deve ser suficiente para que o cafeeiro produza satisfatoriamente e não sofra seca de ramos.

O cafeeiro caracteriza-se por apresentar baixas taxas fotossintéticas (Araújo *et al.*, 2008; Chaves *et al.*, 2008; DaMatta *et al.*, 2008). Em todo o caso, taxas de fotossíntese relativamente maiores têm sido observadas em cafeeiros com maior carga de frutos (Vaast *et al.*, 2005; Franck *et al.*, 2006; DaMatta *et al.*, 2008). Tem-se especulado que, durante a fase de granação dos frutos do cafeeiro, caracterizada por alta demanda de carboidratos nos meses de fevereiro e março no sudeste do Brasil, as temperaturas relativamente elevadas nesse período poderiam limitar fortemente a fotossíntese do cafeeiro, ocasionando queda na produção de frutos e podendo potencializar a seca de ramos (Rena *et al.*, 1983).

Além das grandes quantidades de carboidratos requeridas durante a fase de expansão, os frutos do cafeeiro também requerem quantidades apreciáveis de N, podendo extrair até 95% do N da planta, acarretando, por vezes, sintomas de

deficiência de N nas folhas (Cannell, 1985). Deficiências de carboidratos e de N, em conjunto, podem acarretar alta proporção de frutos-bóias (frutos com lojas vazias) (Zambolim *et al.*, 2007). Além do mais, a deficiência de N parece potencializar a ocorrência de danos oxidativos, especialmente em cafezais a pleno sol (Nunes *et al.*, 1993). Registre-se que o N é um nutriente intimamente relacionado à proteção contra o excesso de luz, uma vez que cafeeiros bem supridos com N apresentam maiores conteúdos de carotenos e xantofilas, dissipando mais eficientemente o excesso potencialmente danoso de irradiância à célula (Ramalho *et al.*, 1997; Pompelli, 2008). Todavia, no cafeeiro, não se tem associado a ocorrência da seca de ramos ao estresse oxidativo.

Observações de campo demonstram que a magnitude da produção de frutos pode variar entre as faces quando o café é cultivado em renques. Nesse contexto, Alves (2005) observou que a produção de café da face oeste, que recebia mais radiação solar total em função da declividade do terreno, produziu cerca de 40% a mais que a face leste. Não se tem investigado, contudo, se essa diferença de produção é persistente ao longo das colheitas, tampouco se pode haver bialidade diferencial de produção, dentro de uma mesma planta, entre diferentes faces do renque. Sugere-se, no entanto, que, em função da autonomia dos ramos plagiotrópicos do cafeeiro (Cannell, 1985), produções diferentes entre faces de exposição à radiação solar numa mesma planta, bem como entre as partes superior e inferior do dossel, podem acarretar alterações marcantes na razão área foliar/número de frutos, no metabolismo do carbono, na seca de ramos e, em última instância, na bialidade de produção em diferentes posições da copa de uma mesma planta de café.

Diante do exposto, percebe-se que pouco se conhece sobre as relações entre teores de carboidratos, crescimento vegetativo e seca de ramos, e como esses fatores podem, de fato, afetar a bialidade da produção do cafeeiro (Carvalho *et al.*, 1993; Amaral *et al.*, 2001; Castro, 2002; Carvalho *et al.*, 2005; DaMatta *et al.*, 2008). Sugere-se, aqui, que, pelo menos parte dessa controvérsia possa ser explicada por diferenças nas razões área foliar/número de frutos entre os diferentes experimentos relatados, além do fato de, quase sempre, as associações entre os crescimentos vegetativo e reprodutivo terem sido avaliadas apenas ao longo de um ano. Conseqüentemente, o fenômeno da bialidade da produção não pôde ser avaliado adequadamente, o que explica o empirismo de muitas hipóteses levantadas na literatura associadas à bialidade da produção e à ocorrência de seca de ramos.

Pretendeu-se, portanto, avaliar possíveis mecanismos fisiológicos associados à bienalidade da produção do cafeeiro e à seca de ramos, dando-se ênfase especial ao metabolismo do carbono.

### Literatura citada

- Alves E.A. (2005) *Análise da variabilidade espacial da qualidade do café cereja produzido em região de montanha*. Viçosa, UFV, Tese (MS), 43p.
- Amaral J.A.T., DaMatta F.M., Rena A.B. (2001) Effects of fruiting on the growth of arabica coffee trees as related to carbohydrate and nitrogen status and to nitrate reductase activity. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 12, 66-74.
- Araújo W.L., Dias P.C., Moraes G.A.B.K., Celin E.F., Cunha R.L., Barros R.S., DaMatta F.M. (2008) Limitations to photosynthesis in coffee leaves from different canopy positions. *Plant Physiology and Biochemistry* 46, 884-890.
- Burdekin D.A., Baker R.M. (1964) 'Lyamungu dieback' of coffee in Tanganayika. II. Relation of starch to Lyamungu dieback. *Annals of Applied Biology* 54, 107-113.
- Cannell M.G.R. (1976) Crop physiological aspects of coffee bean yield: a review. *Kenya Coffee* 41, 145-253.
- Cannell M.G.R. (1985) Physiology of coffee crop. In: Clifford M.N., Wilkson K.C. (Eds), *Coffee: botany, biochemistry and production of beans and beverage*. Croom Helm, London, 108-134.
- Carvalho C.H.S., Rena A.B., Pereira A.A., Cordeiro A.T. (1993) Relação entre a produção, teores de N, P, K, Ca, Mg, amido e a seca de ramos do Catimor (*Coffea arabica* L.). *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 28, 665-673.
- Carvalho C.H.S., Almeida G.R.R., Mendonça J.M.A., Garcia A.L.A., Souza T. (2005) Estudo sobre a seca de ramos e o depauperamento precoce do cafeeiro. *Revista Brasileira de Tecnologia Cafeeira* 2, 14-16.
- Castro A.M. (2002) *Efeito de desfrutificações seqüenciadas sobre o crescimento e a produção do cafeeiro arábico*. Viçosa, UFV, Tese (DS), 106p.
- Chaves A.R.M., Ten Caten A., Pinheiro H.A., Ribeiro A., DaMatta F.M. (2008) Seasonal changes in photoprotective mechanisms of leaves from shaded and unshaded field-grown coffee (*Coffea arabica* L.) trees. *Trees* 22, 351-361.
- DaMatta F.M., Rena A.B. (2002) Ecofisiologia de cafezais sombreados e a pleno sol. In: Zambolim L. (Ed), *O estado da arte de tecnologias na produção de café*. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 93-135.

- DaMatta F.M. (2004) Exploring drought tolerance in coffee: a physiological approach with some insights for plant breeding. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 16, 1-6.
- DaMatta F.M., Cunha R.L., Antunes W.C., Martins, S.C.V., Araújo W.L., Fernie A.; Moraes G.A.B.K. (2008) In field-grown coffee trees source-sink manipulation alters photosynthetic rates, independently of carbon metabolism, via alterations in stomatal function. *New Phytologist* 178, 348-357.
- Davies A.P., Govaerts R., Bridson D.M., Stoffelen P. (2006) An annotated taxonomic conspectus of genus *Coffea* (Rubiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 152, 465-512.
- Franck N., Vaast P., Génard M., Dauzat J. (2006) Soluble sugars mediate sink feedback down-regulation of leaf photosynthesis in field-grown *Coffea arabica*. *Tree Physiology* 26, 517–525.
- Nunes M.A., Ramalho, J.D.C., Dias M.A. (1993) Effect of nitrogen supply on the photosynthetic performance of leaves from coffee plants exposed to bright light. *Journal of Experimental Botany* 44, 893-899.
- Pompelli M.F. (2008) *Respostas anatômicas e fisiológicas de plantas de café cultivadas em diferentes níveis de nitrogênio e irradiância*. Viçosa, UFV, Tese (DS), 71p.
- Ramalho J.C., Pons T.L., Groeneveld H.W., Nunes M.A. (1997) Photosynthetic responses of *Coffea arabica* leaves to a short-term high light exposure in relation to N availability. *Physiologia Plantarum* 101, 229-239.
- Rena A.B., Caldas L.S., Johnson C.E., Pereira A.A. (1983) Fotossíntese e o depauperamento de algumas progênies de café resistentes à ferrugem. In: *Congresso Brasileiro de Pesquisas Cafeeiras* 10, Poços de Caldas-MG, Anais, 171-172.
- Rena A.B., Carvalho C.H.S. (2003) Causas abióticas da seca de ramos e morte das raízes em café. In: Zambolim L. (Ed), *Produção integrada de café*. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 197-222.
- Vaast P., Angrand J., Franck N., Dauzat J., Génard M. (2005) Fruit load and branch ring-barking affect carbon allocation and photosynthesis of leaf and fruit of *Coffea arabica* in the field. *Tree Physiology* 25,753-760.
- Zambolim L., Sousa A.F., Zambolim E.M., Rena A.B. (2007) Seca de ramos do cafeeiro – fatores bióticos e abióticos. In: Zambolim L. (Ed), *Boas práticas agrícolas na produção do café*. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 1-60.

## II. Capítulo 1

### **Relações entre crescimento vegetativo, produção, seca de ramos, trocas gasosas, teores de carboidratos e estresse oxidativo, em função da razão área foliar/fruto, em diferentes posições da copa do cafeeiro**

#### **1.1- Introdução**

Conforme Cannell (1976), a área foliar necessária para manter os crescimentos vegetativo e reprodutivo do cafeeiro, com mínima competição entre eles, de modo a se ter uma produção adequada no ano seguinte, é de 20 cm<sup>2</sup> por fruto. Essa razão, contudo, pode variar conforme a posição na copa, conforme verificado por Clowes & Alisson (1983), que estimaram uma área foliar de 20, 30 e 72 cm<sup>2</sup> respectivamente no ápice, no meio e na base do cafeeiro, como necessária para o desenvolvimento normal de um fruto sem competição com a parte vegetativa. Entretanto, em anos de alta carga, esse valor pode ser consideravelmente menor (DaMatta *et al.*, 2008a). Assim, os frutos, por serem drenos prioritários, podem retirar fotoassimilados e nutrientes das folhas e ramos, depauperando-os e causando, muitas vezes, a sua morte. Além do comprometimento do crescimento vegetativo em detrimento do crescimento reprodutivo, uma alta carga de frutos pode ocasionar outras mudanças na fisiologia das plantas, como estímulo a uma maior taxa de assimilação de carbono e redução dos teores de açúcares e amido, tanto nos ramos como nas folhas. Burdekin & Baker (1964) observaram que as reservas de carboidratos do cafeeiro foram fortemente reduzidas na época de alta demanda de fotoassimilados pelos frutos, gerando um crescimento vegetativo reduzido e, em alguns casos, o crescimento dos ramos foi completamente paralisado. Amaral *et al.* (2001), trabalhando com café arábica, com e sem desfrutificação, observaram maiores

teores de amido e de açúcares não-redutores em folhas de cafeeiros desfrutificados. Apesar dessas considerações, resultados contrastantes têm sido também reportados, como os de Carvalho *et al.* (1993), que observaram que os teores de amido variaram de forma semelhante nas plantas com e sem frutos. Castro (2002) e DaMatta *et al.* (2008a), avaliando cafeeiros com diferentes níveis de frutificação, também não observaram diferenças nos teores de carboidratos e açúcares entre plantas desfrutificadas e não desfrutificadas. Em outras espécies lenhosas foi também observado que a carga de frutos não afetou substancialmente o conteúdo de amido, de açúcares redutores e de clorofilas, bem como a massa foliar específica (Famiani *et al.*, 2000; Proietti, 2000; Li *et al.*, 2007). Em todo o caso, tanto em oliveira (Proietti, 2000) como no cafeeiro (Zambolim *et al.*, 2007), o alto consumo das reservas de fotoassimilados em ramos com alta carga de frutos pode acarretar-lhes menor crescimento e fazer com que a produção do ano seguinte fique prejudicada.

Além das grandes quantidades de carboidratos requeridas durante a fase de expansão, os frutos do cafeeiro também requerem quantidades apreciáveis de nitrogênio (N), podendo extrair até 95% do N da planta, acarretando, por vezes, sintomas de deficiência de N nas folhas (Cannell, 1985). Porém, em cafeeiros adequadamente supridos com N não se têm observado sintomas de deficiência desse elemento, independentemente da carga de frutos (Carvalho *et al.*, 1993; DaMatta *et al.*, 2008a). Saliente-se, todavia, que, em cafeeiros deficientes em N, a extensão da seca de ramos pode aumentar sobremodo. A manutenção de um conteúdo de N é particularmente importante, uma vez que a deficiência de N parece potencializar a ocorrência de danos oxidativos, especialmente em cafezais a pleno sol (Nunes *et al.*, 1993). Além disso, o N é um nutriente intimamente relacionado à proteção contra o excesso de luz, uma vez que cafeeiros adequadamente supridos com N apresentam maiores conteúdos de carotenos e xantofilas, dissipando mais eficientemente o excesso de irradiância potencialmente danoso à célula (Ramalho *et al.*, 2000; Pompelli, 2008). Todavia, ainda não se associou a ocorrência da seca de ramos ao estresse oxidativo no cafeeiro.

O cafeeiro caracteriza-se por apresentar baixas taxas fotossintéticas (Chaves *et al.*, 2008; Araújo *et al.*, 2008; DaMatta *et al.*, 2008a), mas taxas relativamente maiores têm sido observadas em cafeeiros com maior carga de frutos (Vaast *et al.*, 2005; Franck *et al.*, 2006; DaMatta *et al.*, 2008a). Maior taxa de fotossíntese nas folhas de ramos com baixa razão área foliar/número de frutos (RAF) do que em ramos com alta RAF tem sido observada em outras espécies, e.g., macieira (Gucci

*et al.*, 1994), castanheira (Proietti *et al.*, 2000), mangueira (Urban & Léchaudel, 2005) e pessegueiro (Li *et al.*, 2007). Por outro lado, resultados contrastantes foram observados em oliveira (Proietti, 2000; Proietti *et al.*, 2006), em que não houve diferenças nas taxas fotossintéticas entre folhas de ramos com diferentes RAF's. No caso particular do cafeeiro, contudo, sob condições de alta temperatura e alta demanda evaporativa do ar, o fechamento estomático poderia limitar fortemente a fotossíntese, independentemente da carga de frutos, mascarando estímulos potenciais à fotossíntese associados às baixas RAF's (F.M. DaMatta, resultados não publicados). Essas observações suportam os resultados encontrados por Rena *et al.* (1983), que sugeriram que, durante a fase de granação do cafeeiro, caracterizada por alta demanda de carboidratos e que ocorre nos meses de fevereiro a março no sudeste do Brasil. As temperaturas relativamente elevadas ocorrentes nesse período poderiam limitar fortemente a fotossíntese do cafeeiro, ocasionando queda na produção e potencializando a seca de ramos.

Observações de campo demonstram que a magnitude da produção de frutos pode variar entre faces quando o café é cultivado em renques. Nesse contexto, Alves (2005) observou que a produção da face oeste, que recebia mais radiação solar total em função da declividade do terreno, produziu cerca de 40% a mais que a face leste. Não se tem investigado, contudo, se essas diferenças de produção são persistentes ao longo das colheitas, tampouco se pode haver bienalidade diferencial de produção, dentro de uma mesma planta, entre as diferentes faces do renque. Sugere-se, no entanto, que, em função da autonomia dos ramos plagiotrópicos do cafeeiro (Cannell, 1985), produções diferenciais entre as faces de exposição à radiação solar numa mesma planta de café, bem como entre os estratos superior e inferior do dossel podem acarretar alterações marcantes na RAF, na seca de ramos e, em última instância, na bienalidade da produção.

Diante do exposto, percebe-se que pouco se conhece, no cafeeiro e mesmo em outras espécies lenhosas, sobre as relações entre os crescimentos vegetativo e reprodutivo com relação aos teores de carboidratos e fotossíntese, e como essas variáveis se associam à seca de ramos e ao estresse oxidativo. O exame dessas relações pode aumentar a compreensão das bases fisiológicas associadas à bienalidade de produção do cafeeiro. As controvérsias relatadas entre diferentes estudos (Carvalho *et al.*, 1993; Amaral *et al.*, 2001; Castro, 2002; Carvalho *et al.*, 2005, DaMatta *et al.*, 2008a) com café, sobre aquelas relações podem ser, pelo menos em parte, explicadas por diferenças em RAF entre os diferentes

experimentos relatados. Além disso, quase sempre, as associações entre os crescimentos vegetativo e reprodutivo têm sido avaliadas apenas ao longo de um ano e, portanto, o fenômeno da bienalidade não tem sido estudado adequadamente, o que explicaria o empirismo de muitas hipóteses encontradas na literatura associadas ao crescimento, ao metabolismo de carboidratos e à ocorrência de seca de ramos. O presente trabalho teve como objetivo, portanto, investigar, em ramos com diferentes RAF's e em diferentes posições da copa do cafeeiro, o crescimento vegetativo, a produção, a morte de ramos, a fotossíntese, os teores de carboidratos e minerais, além de danos celulares ao longo de dois anos consecutivos.

## **1.2- Material e métodos**

### **1.2.1- Material Vegetal**

Plantas de café (*Coffea arabica* L. cv. Catuaí Vermelho – IAC 99), com sete anos de idade, sob espaçamento 2x1 m, vêm sendo cultivadas em renques orientados no sentido norte-sul, sob condições de campo, no município de Coimbra (altitude de 720 metros, 20°51'24" S, 42°48'10" W), no estado de Minas Gerais. O clima da região é tropical de altitude, com temperatura média anual de 20°C e pluviosidade anual média de 1300 mm. A lavoura de café vem sendo cultivada com práticas agrícolas usualmente recomendadas para a cultura, como adubação e controle de pragas e doenças, sem emprego, contudo, de irrigação. As plantas foram adubadas com 300 kg de N e de K<sub>2</sub>O por hectare em cada ano agrícola, parcelando-se a adubação em três aplicações, durante o período chuvoso, de setembro a fevereiro.

### **1.2.2- Desenho experimental**

#### **❖ Período de 2006 a 2007:**

Com base na uniformidade e no vigor, foram selecionadas 30 plantas, identificando-se 24 ramos nos terços mediano superior e mediano inferior nas faces leste e oeste das plantas. Esses ramos localizavam-se nas posições leste superior (LS), leste inferior (LI), oeste superior (OS) e oeste inferior (OI) do dossel, perfazendo, seis ramos em cada posição por planta, sendo avaliados o número de frutos e a área foliar em todos os ramos selecionados. Para determinação da área foliar, foram medidas a largura máxima e o comprimento de cada folha e utilizadas

as equações descritas em Antunes *et al.* (2008). Com essas informações, foram identificados ramos que apresentavam três diferentes classes de razão área foliar/número de frutos (RAF) [0 a 6 (R1); 6,1 a 14 (R2); >14 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> (R3)], nas quatro posições avaliadas. Como um todo, foram selecionados 720 ramos, dos quais 480 foram utilizados para as avaliações de crescimento, quantificação da produção e de ramos secos. Os outros 240 ramos foram destinados para coleta de material vegetal. Desses, foram utilizados, efetivamente, 72 para a realização das avaliações fisiológicas (carboidratos, clorofilas e carotenóides, composição isotópica de carbono e nitrogênio), em março de 2007 (fase de granação dos frutos). Essas avaliações foram realizadas em folhas do terceiro par a partir do ápice de ramos plagiotrópicos; carboidratos foram avaliados apenas em segmentos de ramos. O material foliar foi coletado por volta de 14:30 h, transportado do campo para o laboratório em nitrogênio líquido e, então, armazenado a -80°C.

#### ❖ **Período de 2007 a 2008:**

Nas mesmas 30 plantas selecionadas em 2006-2007, foram selecionados mais 720 ramos, medindo-se a área foliar e o número de frutos em cada um dos ramos, como descrito acima. Contudo, não foi possível classificar ramos com as três RAF's, como no período anterior, devido à baixa carga de frutos. Com isso, apenas pôde-se comparar os ramos com alta RAF (>20 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup>) nas duas faces (leste e oeste) e nos dois estratos (superior e inferior) das plantas. Dos 720 ramos selecionados, apenas 24 ramos foram utilizados nas avaliações fisiológicas (carboidratos, clorofilas e carotenóides, composição isotópica de carbono e nitrogênio), em março de 2008 (fase de granação dos frutos), enquanto o restante foi utilizado na quantificação da produção e no crescimento dos ramos. Todas as avaliações foram realizadas conforme descrito para o período 2006-2007.

### **1.2.3- Produção de café em coco**

Nos dois períodos agrícolas (2006-2007 e 2007-2008), foram colhidos todos os frutos dos ramos selecionados de acordo com as classes da RAF, separando-os em frutos normais (bem granados - cheios) e frutos-bóia (frutos com lojas vazias), bem como nos demais ramos das faces e estratos avaliados. A colheita foi realizada conforme prática usual adotada por produtores da região, por meio de derriça manual em pano colocado sob as plantas, vertendo-se, em seguida em um tanque contendo água para a separação dos “frutos-bóia” (frutos de menor densidade do

que a da água) e de frutos normais (mais densos). A massa seca do café em coco, por ramo e por planta, foi determinada após secagem em terreiro, com padronização do teor de umidade para 13%, com posterior pesagem.

#### **1.2.4- Quantificação de ramos plagiotrópicos mortos**

Ao fim de cada período de produção, especificamente no mês de julho, quantificou-se o número de ramos com sintomas de “seca de ramos” em cada tratamento, e na planta como um todo, a fim de verificar-se a porcentagem de ramos secos em cada tratamento e em cada posição da planta, considerando como seco os ramos com pelo menos 10 cm apicais de tecido morto. Para isso, foram contados todos os ramos das plantas, tanto os vivos quanto os mortos, determinando-se assim, a porcentagem de ramos mortos.

#### **1.2.5- Parâmetros agrometeorológicos**

A radiação fotossinteticamente ativa interceptada ( $Q_A$ ) pela folha foi medida por um fotômetro/radiômetro (Li-185, Li-Cor, Nebraska, EUA). Além disso, o déficit de pressão de vapor entre o interior e o exterior da folha ( $\delta_e$ ) foi obtido com o uso de um analisador de gases a infravermelho portátil (modelo Li-6400, Li-Cor, Nebraska, EUA) nas mesmas folhas e nos mesmos dias em que foram medidas as trocas gasosas.

#### **1.2.6- Trocas gasosas**

Para estimarem-se os parâmetros fotossintéticos, as avaliações em 2007 foram realizadas em folhas de seis ramos, para cada uma das três classes de RAF em cada uma das quatro posições da copa, perfazendo um total de 72 ramos, sendo cada ramo uma repetição. Em 2008, as avaliações foram realizadas em folhas de seis ramos dos dois estratos (superior e inferior) na planta e em cada face (leste e oeste) de exposição ao sol, num total de 24 ramos, sendo cada ramo uma repetição. As trocas gasosas foram medidas ao longo de dois dias, tanto em março de 2007 como em março de 2008, época que coincide com a fase de granação e de maior demanda de carboidratos pelos frutos do cafeeiro. As avaliações nas várias repetições dos tratamentos foram realizadas de forma casualizada. A taxa de assimilação líquida do carbono ( $A$ ), a condutância estomática ( $g_s$ ) e a razão entre a concentração interna e ambiente de  $CO_2$  ( $C_i/C_a$ ) foram medidas em sistema aberto,

sob luz e concentração de CO<sub>2</sub> ambientes, com o analisador de gases a infravermelho mencionado.

### **1.2.7- Composição isotópica do carbono**

A composição isotópica do carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) foi determinada em folhas novas completamente expandidas nos 12 tratamentos, em 2007, e nos quatro tratamentos, em 2008, como descrito em café por DaMatta *et al.* (2003). Esse parâmetro permitiu avaliar o comportamento das trocas gasosas, que depende da capacidade fotossintética do mesófilo e da condutância estomática, de modo integrado, ao longo do tempo.

### **1.2.8- Carboidratos e aminoácidos totais**

Carboidratos solúveis foram extraídos de segmentos de ramos em cada tratamento, nos dois períodos de avaliação, em etanol 80% (v/v). O material vegetal foi incubado a 70°C, por 90 min, e submetido a duas centrifugações (15000 g, 10 min). A fração solúvel em etanol foi utilizada para quantificar, enzimaticamente, as concentrações de hexoses (glicose+frutose), sacarose (Praxedes *et al.*, 2006) e aminoácidos totais (Moore & Stain, 1948), enquanto a fração insolúvel foi utilizada para a quantificação do amido, conforme descrito em Praxedes *et al.* (2006).

### **1.2.9- Pigmentos**

Os teores de clorofila *a*, clorofila *b* e de carotenóides foram determinados espectrofotometricamente, conforme Lichtenthaler (1987).

### **1.2.10- Nitrogênio**

Folhas foram colocadas em estufa com circulação forçada de ar, a 70°C, até massa constante. Após isso, as folhas foram maceradas em almofariz até formarem um pó fino. As amostras foram submetidas à digestão sulfúrica, seguida da utilização do reagente de Nessler, para a determinação de N-orgânico (Jackson, 1958). O N-NO<sub>3</sub> foi determinado de acordo com Cataldo *et al.* (1975). A soma do nitrogênio orgânico e nítrico representa o nitrogênio total, conforme descrito em DaMatta *et al.* (1999).

### **1.2.11- Danos celulares**

Danos celulares, que indicam a ocorrência de estresse oxidativo, foram avaliados pelo extravasamento de eletrólitos, utilizando-se, para isso, de um condutivímetro (Digimed, Santo Amaro, SP), conforme Lima *et al.* (2002), em material vegetal coletado por volta de 12:00 h.

### **1.2.12- Análises estatísticas**

O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado, sendo, no período 2006-2007, analisado em esquema de parcelas subdivididas. As parcelas foram constituídas pelas quatro posições da planta (leste - inferior e superior, e oeste - inferior e superior), e as subparcelas, pelas três classes de RAF. No período 2007-2008, o experimento foi avaliado em esquema fatorial 2x2 (duas faces de exposição - leste e oeste; e dois estratos - inferior e superior, em cada planta).

As avaliações da produção, de  $Q_A$  e de  $\delta_e$  nas quatro posições da copa, foram realizadas em esquema fatorial 2x2 (duas faces e dois estratos em cada planta), quando as comparações foram feitas dentro do mesmo período agrícola. A produção, quando se compararam os dois anos agrícolas (2006-2007 e 2007-2008), foi avaliada em esquema de parcelas subdivididas, com as parcelas sendo constituídas pelas posições da copa, e as subparcelas, pelos anos agrícolas. A comparação da produção nas faces leste e oeste, entre os anos agrícolas, foi realizada em esquema de parcelas subdivididas, sendo as parcelas constituídas pelas faces e as subparcelas, pelos anos agrícolas.

Os dados foram submetidos à análise de variância e as médias foram comparadas pelo teste de Newman-Keuls, a 5% de significância. Foram feitas análises de correlações pelo método paramétrico de Pearson e pelo método não-paramétrico de Spearman entre diferentes variáveis, usando-se o teste-*t* e o teste-*z*, respectivamente. Utilizou-se do Sistema de Análises Estatísticas e Genéticas da UFV (Saeg-UFV 9.1, 2007) para realizar as análises supracitadas.

## **1.3- Resultados**

### **Taxa de crescimento de ramos**

A taxa de crescimento de ramos plagiotrópicos em 2006-2007 aumentou significativamente, na medida em que a RAF aumentou, independentemente das

posições da copa avaliadas, sendo que a taxa de crescimento dos ramos nas três RAF's apresentou maior diferença entre 21/12/2006 a 24/02/2007, intervalo em que a taxa de crescimento foi maior em R3 (RAF  $>14 \text{ cm}^2 \text{ fruto}^{-1}$ ), intermediária em R2 (RAF entre 6,1 e  $14 \text{ cm}^2 \text{ fruto}^{-1}$ ) e menor em R1 (RAF  $<6,1 \text{ cm}^2 \text{ fruto}^{-1}$ ) (Fig. 1A, 1B, 1C e 1D). A partir de 24/02/2007, houve uma queda na taxa de crescimento de ramos, com valores similares entre as três RAF's a partir de 10/03/2007, período em que se procedeu às avaliações fisiológicas e coleta de material para análises posteriores (Fig. 1A, 1B, 1C e 1D). Mesmo em R3, na posição OI (oeste inferior), em que se encontrou maior taxa de crescimento ao longo do período entre todos os tratamentos, foi observada similaridade na taxa de crescimento de ramos entre as três RAF's, a partir de 10/03/2007 (Fig. 1C).

Ao longo do período 2007-2008, a taxa de crescimento de ramos variou muito entre as posições. De modo geral, a partir de 01/12/2007, tanto em LS (leste superior) quanto em OS (oeste superior) foi observado maior crescimento que em LI (leste inferior) e OI (Fig. 2). A partir de 06/02/2008, a taxa de crescimento dos ramos reduziu-se em todas as posições, mas, ao contrário de 2006-2007, não houve similaridade na taxa de crescimento dos ramos nas posições da copa. Apenas em 08/05/2008 a taxa de crescimento foi similar entre LI e OI (Fig. 2). Como um todo, a taxa de crescimento dos ramos foi maior nos estratos superiores do que nos inferiores, nas duas faces analisadas (Fig. 2).

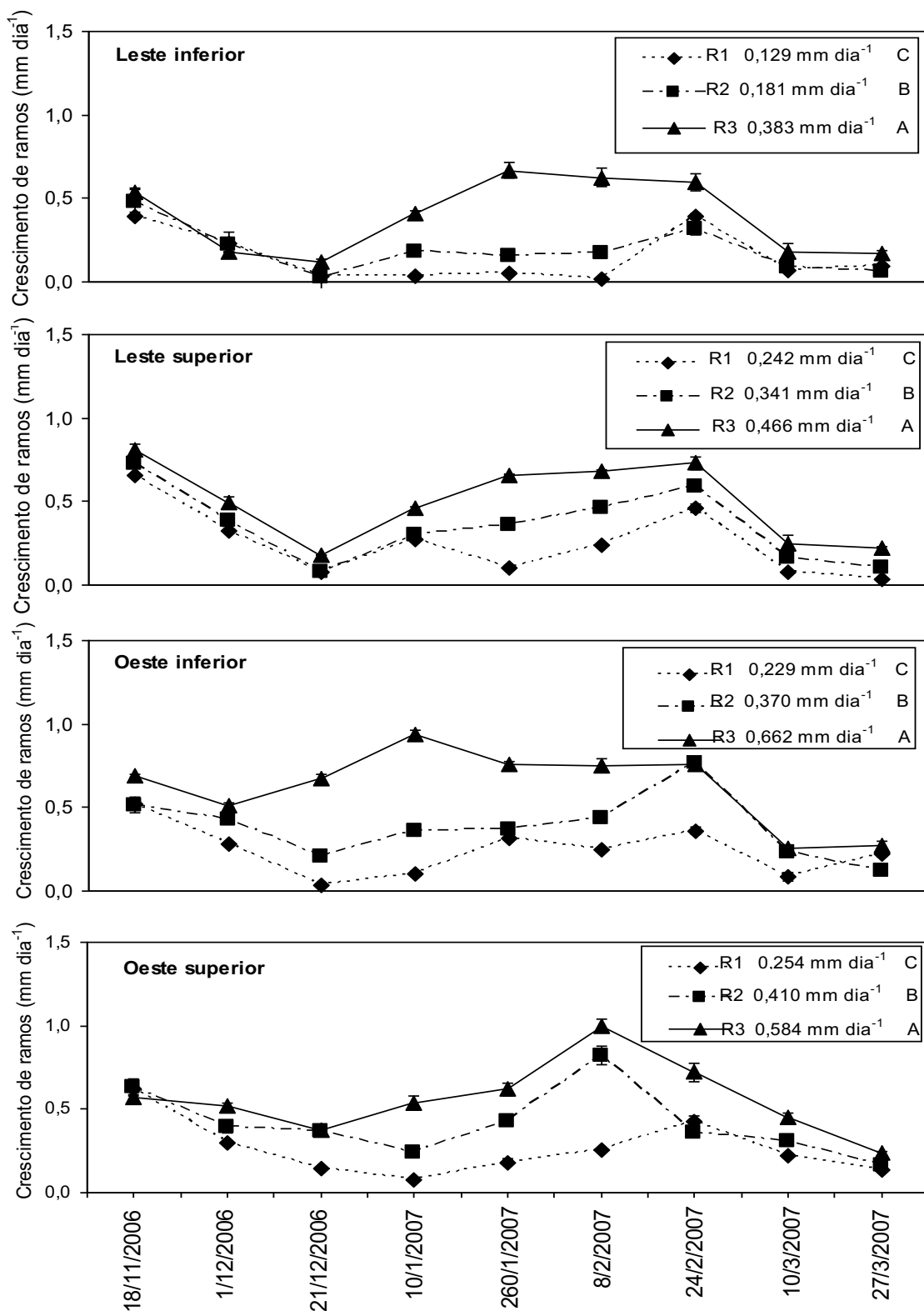


Fig. 1. Crescimento de ramos em diferentes posições da copa (leste inferior, leste superior, oeste inferior e oeste superior) de plantas de café cultivadas no campo. Foram avaliados ramos com diferentes razões área foliar/número de frutos (RAF), de 0 a 6 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> (R1 = losango), de 6,1 a 14 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> (R2 = quadrado) e >14 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> (R3 = triângulo), entre novembro de 2006 a março de 2007. Cada ponto representa a média ± erro padrão ( $n = 30$ ). Quando não visível, a barra de erro-padrão é menor que o símbolo. Nos retângulos internos às figuras, apresenta-se a taxa média de crescimento de ramos (novembro a março) sob as três RAF's. Valores seguidos por letras distintas diferem significativamente entre si dentro de cada posição da copa (Newman-Keuls,  $P \leq 0,05$ ).

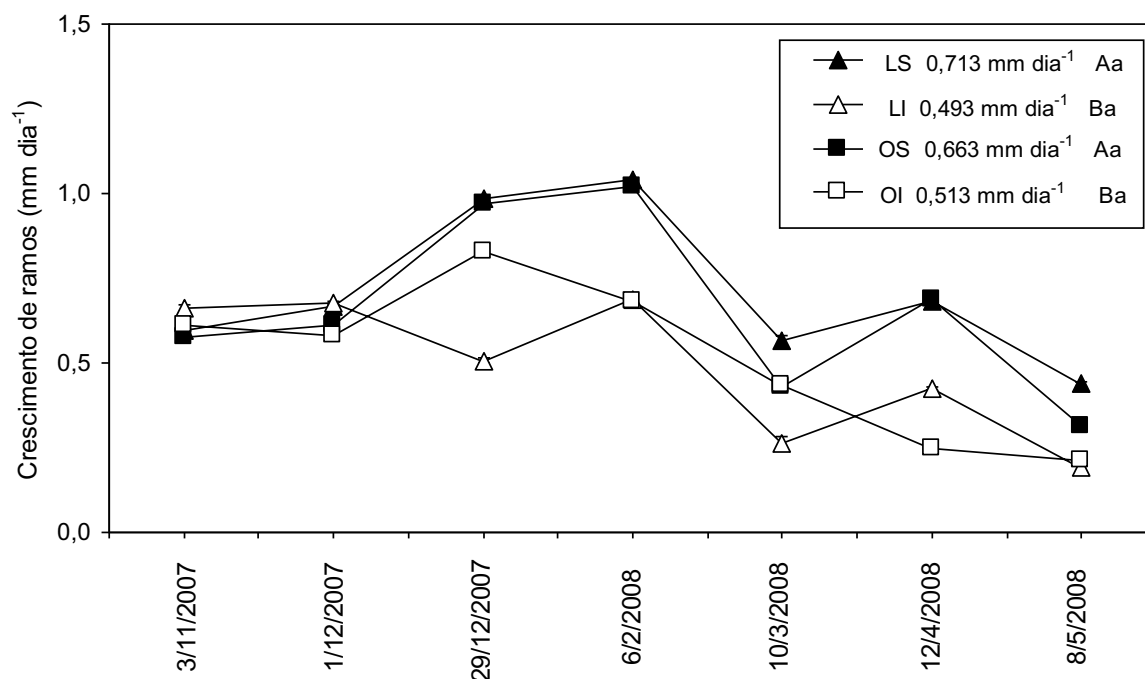


Fig. 2. Crescimento de ramos em diferentes posições da copa [leste superior, LS (triângulo cheio); leste inferior, LI (triângulo vazio); oeste superior, OS (quadrado cheio); oeste inferior, OI (quadrado vazio)] de plantas de café cultivadas no campo. Foram avaliados ramos com razão área foliar/número de frutos  $>20 \text{ cm}^2 \text{ fruto}^{-1}$  entre novembro de 2007 a março de 2008. Cada ponto representa a média  $\pm$  erro padrão ( $n = 30$ ). Quando não visível, a barra de erro-padrão é menor que o símbolo. No retângulo interno à figura apresenta-se a taxa média de crescimento de ramos (novembro a maio) nas quatro posições. Valores seguidos por letras distintas diferem significativamente entre as médias dos dois estratos em cada face, e as letras minúsculas iguais denotam similaridade entre médias de cada estrato entre as duas faces (Newman-Keuls,  $P \leq 0,05$ ).

### Produção de frutos e morte de ramos

O padrão de produção total de frutos, de produção de frutos normais e de produção de frutos-bóia, avaliado em 2006-2007, foi similar nas posições LI, LS e OS, com a produção reduzindo-se significativamente com o aumento da RAF (Fig. 3A, 3B e 3C). Em OI, tanto a produção total de frutos quanto a de frutos normais foi estatisticamente diferente entre as três RAF's, com maiores produções em R2 e menores em R3 (Fig. 3A e 3B), enquanto a produção de frutos-bóia em OI foi maior em R1 e R2 do que em R3 (Fig. 3C). Em termos absolutos, a maior produção total de frutos, de frutos normais e de frutos-bóia foi observada em R1 na posição LS, a qual foi cerca de 70% maior que nas demais RAF's das outras posições da copa (Fig. 3A, 3B e 3C).

Comparando-se a produção de frutos dentro de cada RAF, em 2006-2007, nota-se que, em R1, a produção total de frutos, de frutos normais e bóia foi maior em LS do que nas demais posições avaliadas, que não diferiram estatisticamente entre si (Fig. 3A, 3B e 3C). Em R2, a produção total e de frutos normais foi similar entre

LS, OS e OI e, na média, superior à de LI; entretanto, a produção de frutos-bóia foi maior em LS do que nas demais posições (Fig. 3A, 3B e 3C). Em R3, a produção total de frutos e de frutos-bóia foi semelhante, independentemente das posições avaliadas, enquanto a produção de frutos normais, todavia, foi significativamente maior em LI e LS do que a de OI e OS (Fig. 3A, 3B e 3C).

Dentro de cada RAF, a porcentagem de ramos mortos, em 2006-2007, foi semelhante nas quatro posições avaliadas, reduzindo-se, na medida em que a RAF aumentou (Fig. 3D). Independentemente da posição da copa avaliada, a porcentagem de morte de ramos foi aproximadamente 78% em R1, 50% em R2 e 20% em R3 (Fig. 3D).

No período 2007-2008, a produção total de frutos normais nos ramos foi maior no estrato superior, em relação ao inferior, nas duas faces avaliadas (Tab. 1). A produção total de frutos nos ramos na face leste, em ambos os estratos, foi maior que a da face oeste (Tab. 1), enquanto não houve produção de frutos-bóia, tampouco morte de ramos em 2007-2008, independentemente dos tratamentos avaliados.

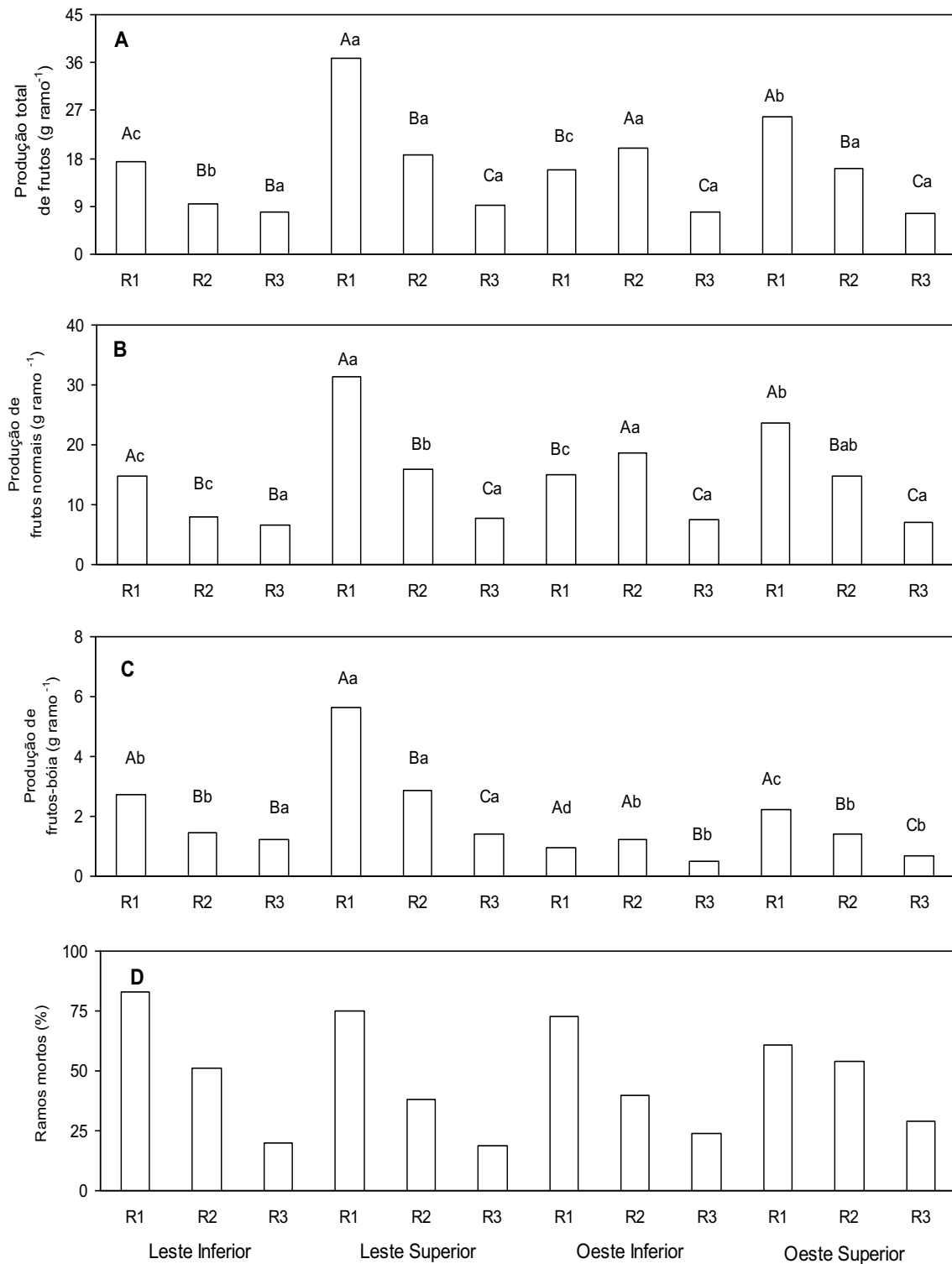


Fig. 3. Produção total de frutos (A), produção de frutos normais (B), produção de frutos-bóia (C) e porcentagem de ramos mortos (D) de plantas de café cultivadas em campo, avaliadas em 2007. Foram avaliados ramos com razão área foliar/número de frutos (RAF) de 0 a 6 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> (R1), de 6,1 a 14 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> (R2) e >14 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> (R3). Os ramos foram provenientes das posições leste inferior, leste superior, oeste inferior e oeste superior da planta. Letras maiúsculas indicam diferença significativa entre as médias das três RAF's dentro de cada posição da copa, e as letras minúsculas, entre as médias de cada RAF, nas quatro posições da copa (Newman-Keuls,  $P \leq 0,05$ ;  $n= 30$ ).

Tabela 1. Produção de frutos em ramos com razão área foliar/número >20 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> e produção total de frutos nas faces leste e oeste e nos estratos superior e inferior do dossel, avaliadas em 2008, de plantas de café cultivadas em campo. Letras maiúsculas diferentes denotam diferenças significativas entre as médias dos dois estratos em cada face, e as letras minúsculas, diferenças entre médias de cada estrato entre as duas faces (Newman-Keuls,  $P \leq 0,05$ ;  $n = 30$ ).

Variáveis	Estrato	Face	
		Leste	Oeste
Produção de frutos (g ramo <sup>-1</sup> )	Inferior	7,620 Ba	3,271 Bb
	Superior	12,002 Aa	7,843 Ab
Produção total de frutos (kg planta <sup>-1</sup> )	Inferior	0,107 Ba	0,024 Bb
	Superior	0,156 Aa	0,108 Ab

### Produção de frutos e morte de ramos, em função da posição nas plantas de café

Em 2006-2007, a produção total de frutos e de frutos normais nas faces leste e oeste foram maiores no estrato superior do que no inferior (Fig. 4A e 4B). A produção de frutos-bóia foi maior em OS que em OI, sem, contudo, haver diferença estatística na produção entre os estratos na face leste (Fig. 4C). Entre as faces do renque, tanto a produção total de frutos, a de frutos normais e a de frutos-bóia, no estrato superior, foi maior na face leste do que na face oeste (Fig. 4A, 4B e 4C). No estrato inferior, tanto a produção total de frutos como a de frutos-bóia foi maior na face leste do que na face oeste, porém a produção de frutos normais foi semelhante entre as duas faces avaliadas (Fig. 4A, 4B e 4C). A porcentagem de ramos mortos observada na planta inteira (isto é, todos os ramos foram avaliados, independentemente de RAF's); em 2006-2007 foi maior na face leste que na face oeste, isto é, 22% em LI, 27% em LS, 3% em OI e 12% em OS (Fig. 5).

No período 2007-2008, a produção total de frutos no estrato superior de ambas as faces da planta foi maior do que na inferior (Tab. 1). A produção em ambos os estratos da face leste foi maior do que nos mesmos estratos da face oeste (Tab. 1). Não foram observadas produção de frutos-bóia e morte de ramos nas posições e nas faces das plantas avaliadas.

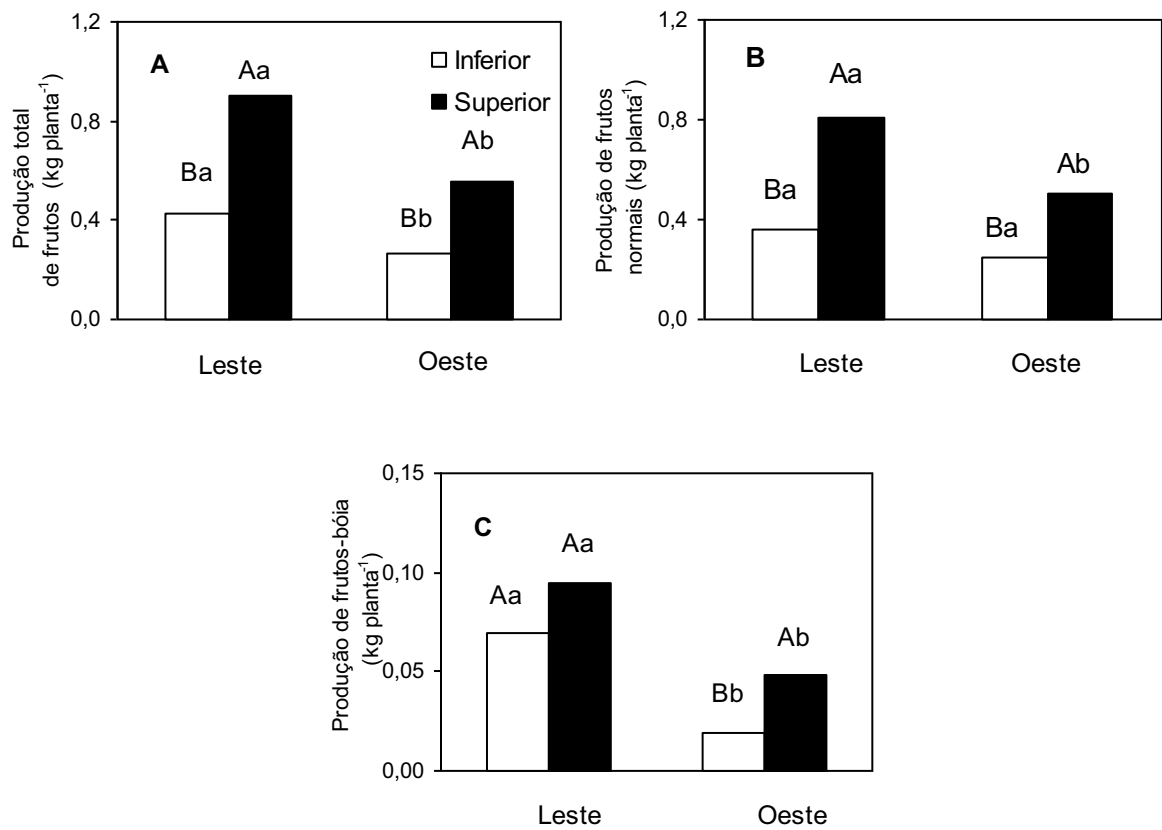


Fig. 4. Produção total de frutos (A), produção de frutos normais (B) e produção de frutos-bóia (C), nas posições leste inferior, leste superior, oeste inferior e oeste superior da planta, em 2007. Letras maiúsculas diferentes denotam diferenças significativas entre as médias de cada extrato em cada face, e letras minúsculas diferentes denotam diferenças entre médias de cada extrato entre as duas faces (Newman-Keuls,  $P \leq 0,05$ ;  $n = 30$ ).

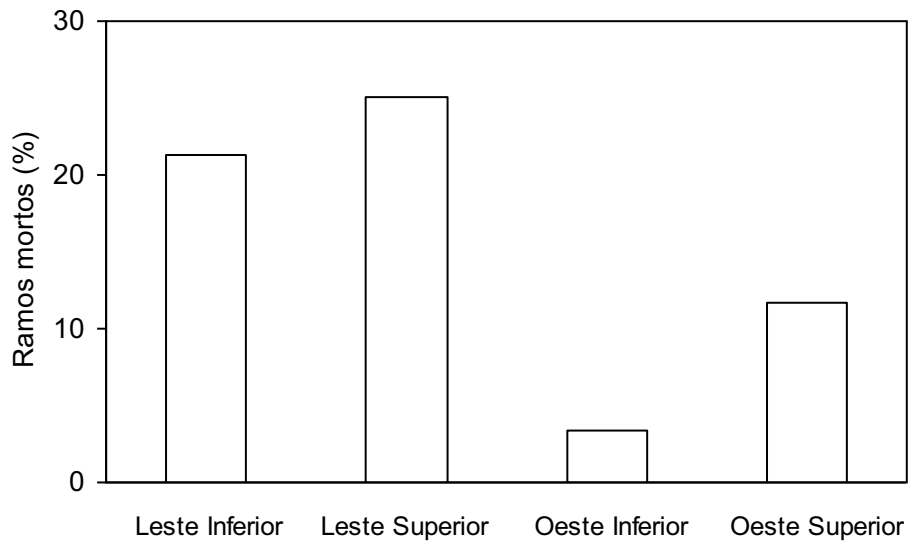


Fig. 5. Porcentagem de ramos mortos nas posições leste inferior, leste superior, oeste inferior e oeste superior da planta, em 2007. Foram computados todos os ramos da planta, independentemente da razão área foliar/número de frutos.

A produção total de frutos, nas quatro posições avaliadas, nos períodos 2006-2007 e 2007-2008, é apresentada na Fig. 6. Pode-se observar que a produção de frutos foi sobremodo maior em 2006-2007 que em 2007-2008, em todas as posições avaliadas. Em 2006-2007, a produção foi maior em LS, seguida de OS, LI e OI (Fig. 6). Em 2007-2008, a produção em LS foi maior do que nas demais posições avaliadas (Fig. 6).

A produção total de frutos nas faces leste e oeste, em 2006-2007, foi maior em relação à de 2007-2008 (Fig. 7). No entanto, apenas em 2006-2007 a produção na face leste foi superior à da face oeste, porém não se observou diferença estatística na produção entre as faces leste e oeste, em 2007-2008 (Fig. 7).

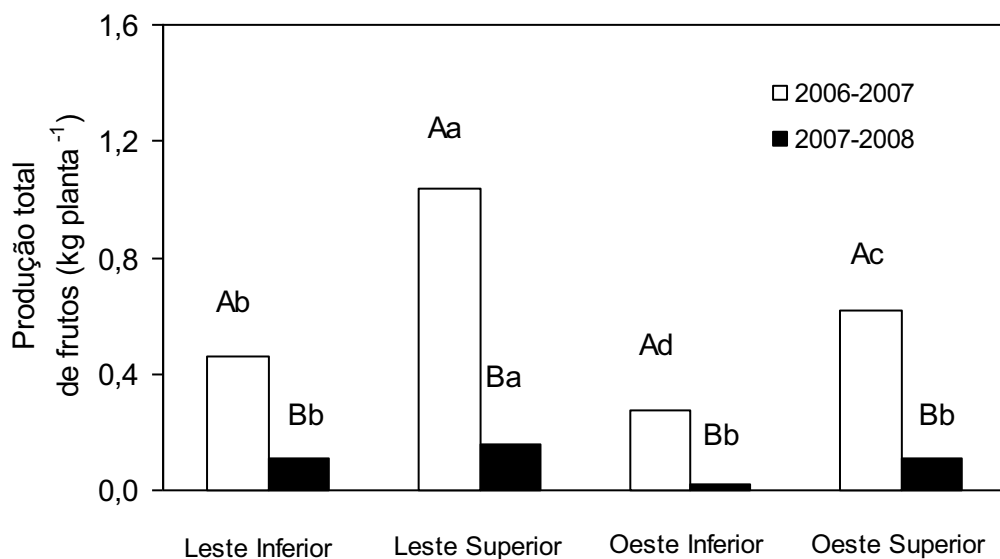


Fig. 6. Produção total de frutos de café nas posições leste inferior, leste superior, oeste inferior e oeste superior da planta, nas safras 2006-2007 e 2007-2008. Letras maiúsculas diferentes denotam diferenças significativas entre as médias de cada posição nos dois anos, e as letras minúsculas diferentes denotam diferenças significativas entre as médias das quatro posições em cada período agrícola (Newman-Keuls,  $P \leq 0,05$ ;  $n = 30$ ).

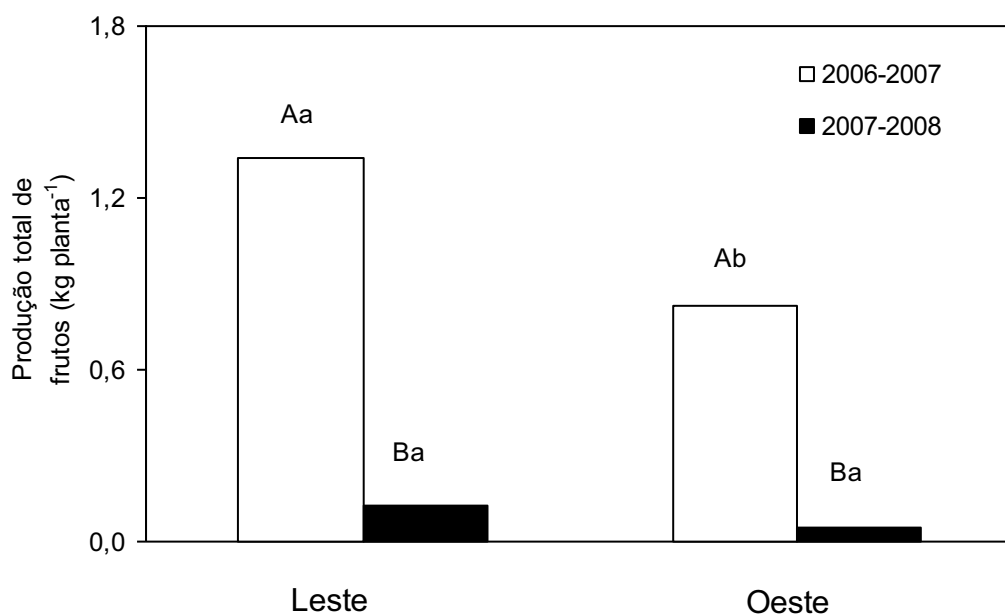


Fig. 7. Produção total de frutos de café nas posições leste e oeste da planta, nas safras 2006-2007 e 2007-2008. Letras maiúsculas diferentes denotam diferenças significativas entre as médias de cada face nos dois anos, e as letras minúsculas diferentes, diferenças entre as médias das duas faces em cada período agrícola (Newman-Keuls,  $P \leq 0,05$ ;  $n = 30$ ).

### **Correlação entre a taxa de crescimento dos ramos, produção total de frutos, produção de frutos normais, porcentagem da produção de frutos-bóia e com a razão área foliar/número de frutos**

Para avaliar a relação entre a condição de morte ou não dos ramos com a RAF, a taxa de crescimento dos ramos, a produção total de frutos, a produção de frutos normais e a porcentagem da produção de frutos-bóia usou-se a correlação não-paramétrica de Spearman. Para tal, foi atribuído número para a condição dos ramos, zero para os que morreram, e um para os que não morreram, após a colheita, em 2007. O coeficiente da correlação da RAF e da taxa de crescimento dos ramos com a morte ou não dos ramos foi 0,416 e 0,438, respectivamente, indicando, na medida em que RAF e o crescimento aumentam, uma tendência de redução na morte de ramos (Tab. 2). O coeficiente da correlação entre a morte ou não dos ramos com a produção total de frutos foi de -0,204, com a de frutos normais foi de -0,168 e com a porcentagem da produção de frutos-bóia foi de -0,155, sugerindo, de modo inverso, que à medida que se aumenta a produção de frutos tem-se uma tendência de ocorrência de maior morte de ramos após alta colheita (Tab. 2).

Tabela 2. Relação da razão área foliar/número de frutos, da taxa de crescimento dos ramos, da produção total de frutos, da produção de frutos normais e da porcentagem da produção de frutos-bóia com a morte de ramos. Correlação não-paramétrica de Spearman ( $n= 360$ ;  $P \leq 0,001$ ).

<b>Variável</b>	<b>Variável</b>	<b>Correlação</b>	<b>Significância</b>
Área foliar/número de frutos	Morte de ramos	0,416	0,0000
Taxa de crescimento dos ramos	Morte de ramos	0,438	0,0000
Produção total de frutos (g ramo <sup>-1</sup> )	Morte de ramos	-0,204	0,0001
Produção de frutos normais (g ramo <sup>-1</sup> )	Morte de ramos	-0,168	0,0007
Produção de frutos-bóia (%)	Morte de ramos	-0,155	0,0009

No período 2006-2007, a taxa de crescimento dos ramos apresentou uma correlação positiva com RAF ( $r= 0,680$ ;  $P = 0,0001$ ). A taxa de crescimento de ramos, em função da RAF, seguiu um modelo hiperbólico, em que se evidencia um aumento inicial significativo na taxa de crescimento, na medida em que RAF aumenta, mas, a partir da RAF de 31 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup>, não houve aumento significativo na taxa de crescimento de ramos. O valor de RAF foi obtido admitindo-se que, a partir de 70% do valor máximo da taxa de crescimento de ramos (0,870 mm dia<sup>-1</sup>), não foi observado grande ganho no crescimento na medida em que RAF aumentou, sendo

este valor de  $0,6 \text{ mm dia}^{-1}$  (Fig. 8). Variações de 46% na taxa de crescimento dos ramos são explicadas pelo modelo descrito (Fig. 8).

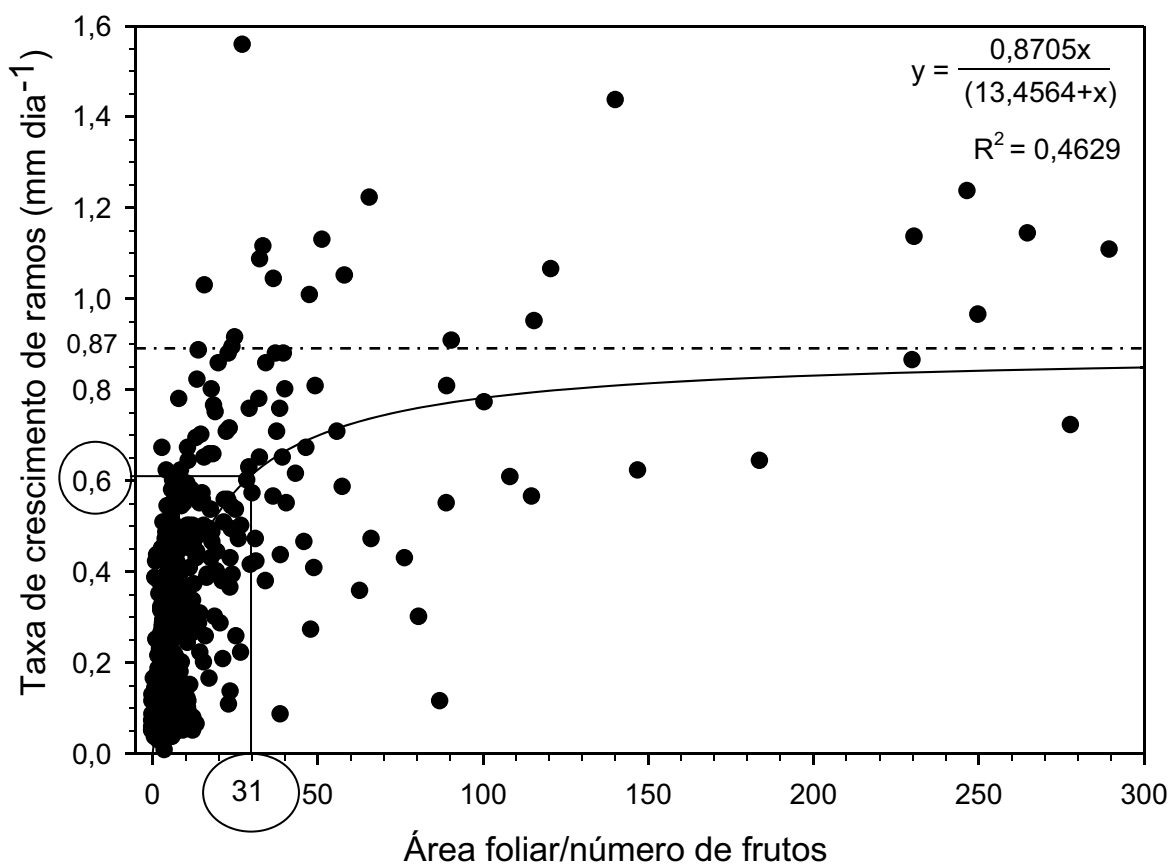


Fig. 8. Relação entre a taxa de crescimento dos ramos e a razão área foliar/número de frutos. A linha tracejada descreve a máxima taxa estimada de crescimento dos ramos, enquanto a linha contínua na vertical descreve a razão área foliar/número de frutos a partir da qual não se observaria ganho expressivo na taxa de crescimento de ramos.

### Ambiente e trocas gasosas

Nas avaliações de março de 2007,  $Q_A$  diária foi maior em LS que nas demais posições do dossel (Fig. 9A). Os tratamentos analisados não apresentaram alteração no  $\delta_e$  (Fig. 9B), com valores médios diários em torno de 4 kPa.

Em 2007, as variações em  $A$  (Fig. 10A),  $g_s$  (Fig. 10B) e  $\delta^{13}C$  (Fig. 10D) foram estreitas, sem qualquer padrão consistente entre os tratamentos analisados, enquanto a razão  $C_i/C_a$  (Fig. 10C) e a temperatura foliar ( $T_f$ ) (dados não mostrados) permaneceram inalterados, independentemente dos tratamentos.

Nas avaliações de março de 2008, conduzidas em dias parcialmente nublados,  $Q_A$  foi maior no estrato superior do que no inferior, enquanto  $\delta_e$  foi similar entre os tratamentos analisados (Tab. 3). Em 2007, os valores médios diários máximos de  $A$  ( $\sim 2,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e de  $g_s$  ( $\sim 60 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) foram relativamente baixos (Figs. 10A e 10B) e bem menores que os obtidos em 2008, respectivamente  $6,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e

187  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Tab. 3), fatos possivelmente associados ao menor  $\delta_e$  em 2008 que em 2007 (Figs. 10D e Tab. 3). Na face oeste,  $A$  foi similar entre os estratos inferior e superior, enquanto na face leste  $A$  foi maior no estrato superior do que no estrato inferior (Tab. 3). Apenas no estrato inferior  $A$  foi significativamente maior na face oeste em comparação à leste (Tab. 3). Entre os dois estratos em ambas as faces,  $g_s$  foi semelhante, porém maior em OI do que em LI (Tab. 3). A razão  $C_i/C_a$  foi maior no estrato inferior que no superior em ambas as faces (Tab. 3). A  $T_f$  (dado não mostrado) foi similar entre os tratamentos analisados, enquanto  $\delta^{13}\text{C}$  foi maior no estrato superior do que no inferior, em ambas as faces.

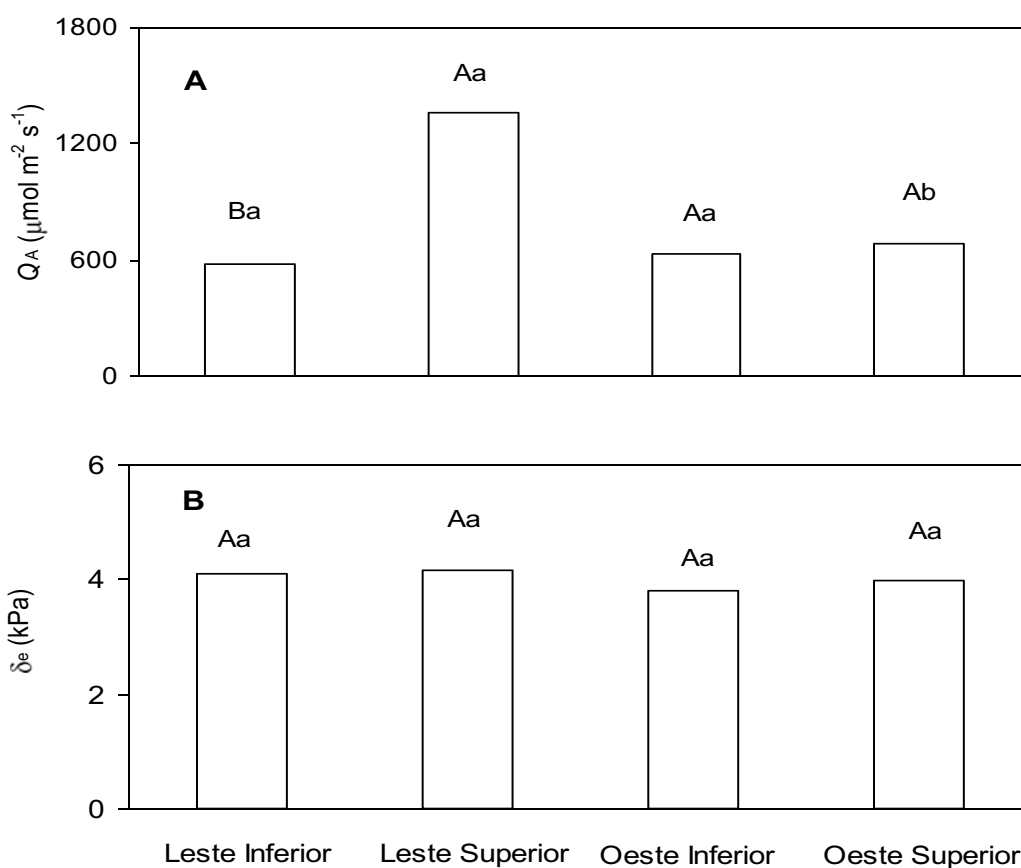


Fig. 9. Valores médios (medições realizadas às 8:00 h, 10:30 h, 13:00 h e 16:00 h) diários da radiação fotossinteticamente ativa interceptada -  $Q_A$  (A) e do déficit de pressão de vapor entre a folha e a atmosfera -  $\delta_e$  (B) de plantas de café cultivadas em campo. As medições foram feitas nas posições leste inferior, leste superior, oeste inferior e oeste superior na planta, em março de 2007. Letras maiúsculas indicam diferença entre as médias dos dois estratos em cada face, e as letras minúsculas, entre as médias de cada estrato, entre as duas faces da copa (Newman-Keuls,  $P \leq 0,05$ ;  $n = 24$ ).

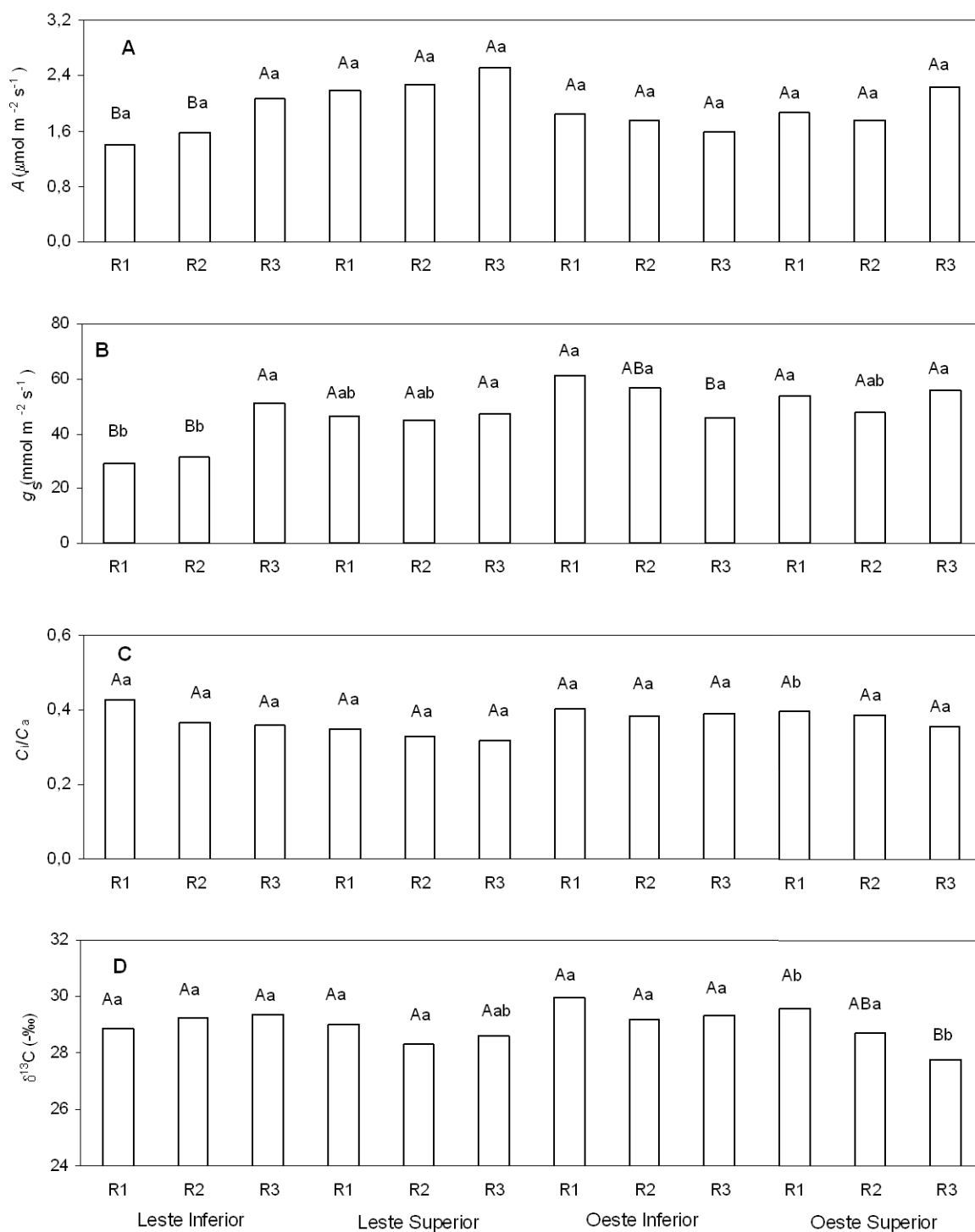


Fig. 10. Valores médios (medições realizadas às 8:00 h, 10:30 h, 13:00 h e 16:00 h) diários da taxa de assimilação líquida de carbono -  $A$  (A), da condutância estomática -  $g_s$  (B), da razão entre as concentrações interna e ambiente de  $\text{CO}_2$  -  $C_i/C_a$  (C), bem como a composição isotópica de carbono -  $\delta^{13}\text{C}$  (D) de plantas de café cultivadas em campo, obtidos em março de 2007. Foram avaliados ramos com razão área foliar/número de frutos (RAF) de 0 a 6  $\text{cm}^2 \text{fruto}^{-1}$  (R1), de 6,1 a 14  $\text{cm}^2 \text{fruto}^{-1}$  (R2) e  $>14 \text{cm}^2 \text{fruto}^{-1}$  (R3). Os ramos foram provenientes das posições leste inferior, leste superior, oeste inferior e oeste superior na planta. Letras maiúsculas indicam diferença significativa entre as médias das três RAF's dentro de cada posição da copa, e as letras minúsculas, entre as médias de cada RAF, nas quatro posições da copa (Newman-Keuls,  $P \leq 0,05$ ;  $n= 24$  para  $A$ ,  $g_s$  e  $C_i/C_a$ ;  $n= 6$  para  $\delta^{13}\text{C}$ ).

Tabela 3. Valores médios (medições realizadas às 8:00 h, 10:30 h, 13:00 h e 16:00 h) diários da radiação fotossinteticamente ativa interceptada -  $Q_A$ , déficit de pressão de vapor entre a folha e a atmosfera-  $\delta_e$ , taxa de assimilação líquida de carbono-  $A$ , condutância estomática-  $g_s$ , razão entre as concentrações interna e ambiente de  $CO_2$ -  $C_i/C_a$  e composição isotópica de carbono-  $\delta^{13}C$ , de plantas de café cultivadas em campo, obtidos em março de 2008. Foram avaliados ramos com razão área foliar/número de frutos (RAF)  $>20 \text{ cm}^2 \text{ fruto}^{-1}$  nas faces leste e oeste e nos estratos superior e inferior do dossel. Letras maiúsculas indicam diferença entre as médias dos dois estratos em cada face, e as letras minúsculas, entre as médias de cada estrato, entre as duas faces copa (Newman-Keuls,  $P \leq 0,05$ ;  $n= 24$  para  $A$ ,  $g_s$  e  $C_i/C_a$ ;  $n= 6$  para  $\delta^{13}C$ ).

Variáveis	Estrato	Face	
		Leste	Oeste
$Q_A$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	Inferior	86,5 Ba	142,9 Ba
	Superior	320,5 Aa	291,6 Aa
$\delta_e$ (kPa)	Inferior	1,32 Aa	1,25 Aa
	Superior	1,37 Aa	1,42 Aa
$A$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	Inferior	3,7 Bb	5,1 Aa
	Superior	6,7 Aa	6,49 Aa
$g_s$ ( $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	Inferior	121 Ab	187 Aa
	Superior	140 Aa	153 Aa
$C_i/C_a$	Inferior	0,830 Aa	0,842 Aa
	Superior	0,733 Ba	0,763 Ba
$\delta^{13}C$ (-‰)	Inferior	29,500 Aa	29,026 Aa
	Superior	27,345 Ba	27,605 Ba

### Concentrações de carboidratos e aminoácidos totais caulinares

Em 2007, foi observado uma tendência clara de menores concentrações de hexoses nos ramos em LI e OI, em relação a LS e OS; porém, nenhuma variação consistente da concentração de hexoses entre as três RAF's, dentro de cada posição da carga avaliada, pôde ser observada (Fig. 11A). Com relação às concentrações caulinares de sacarose e de amido, bem como a razão amido:sacarose, foram pouco ou nada afetadas nos tratamentos analisados (Fig. 11B, 11C, 11D). A concentração de aminoácidos totais foi maior em R3 tendendo a aumentar, na medida em que RAF aumentou com valores estatisticamente inferiores em R1 que em R3, independentemente da posição da copa (Fig. 11E).

Em 2008, a concentração de hexoses foi similar entre os tratamentos (Tab. 4). A concentração de sacarose foi semelhante entre os estratos nas duas faces, enquanto apenas no estrato inferior a concentração de sacarose foi maior na face leste do que na oeste (Tab. 4). A concentração de amido e a razão amido:sacarose

no caule foram similares entre os estratos nas duas faces, enquanto a concentração de amido e a razão amido:sacarose nos dois estratos foram maiores na face leste do que nos mesmos estratos na face oeste (Tab. 4). A concentração de aminoácidos totais foi similar entre os tratamentos analisados (Tab. 4).

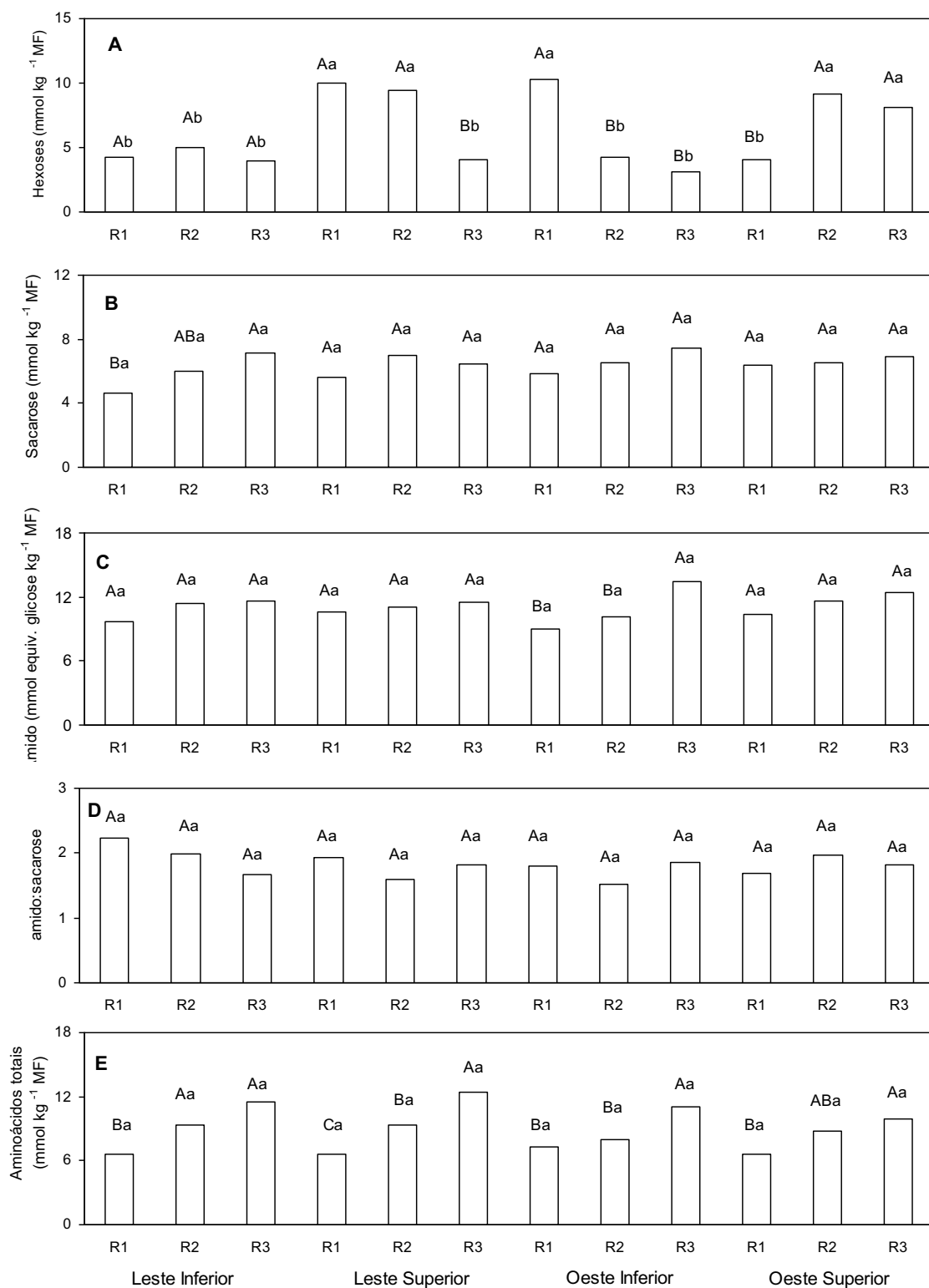


Fig. 11. Concentrações caulinares de hexoses (A), sacarose (B) e amido (C), relação amido:sacarose (D), e concentração de aminoácidos totais (E) de plantas de café cultivadas em campo, obtidas em março de 2007. Foram avaliados ramos com razão área foliar/número de frutos (RAF) de 0 a 6 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> (R1), de 6,1 a 14 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> (R2) e >14 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> (R3). Os ramos foram provenientes das posições leste inferior, leste superior, oeste inferior e oeste superior da planta. Letras maiúsculas indicam diferença significativa entre as médias das três RAF's dentro de cada posição da copa, e as letras minúsculas, entre as médias de cada RAF, nas quatro posições da copa (Newman-Keuls,  $P \leq 0,05$ ;  $n = 6$ ).

Tabela 4. Concentrações caulinares de hexoses, sacarose, amido, razão amido:sacarose e concentração de aminoácidos totais, de plantas de café cultivadas em campo, medidas em março de 2008. Foram avaliados ramos com razão área foliar/número de frutos (RAF) >20 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> nas faces leste e oeste e nos estratos superior e inferior do dossel. Letras maiúsculas indicam diferença entre as médias dos dois estratos em cada face, e as letras minúsculas, entre as médias de cada estrato, entre as duas faces copa (Newman-Keuls,  $P \leq 0,05$ ;  $n= 6$ ).

Variáveis	Estrato	Face	
		Leste	Oeste
Hexoses (mmol kg <sup>-1</sup> MF)	Inferior	1,850 Aa	1,623 Aa
	Superior	1,697 Aa	1,662 Aa
Sacarose (mmol kg <sup>-1</sup> MF)	Inferior	3,067 Aa	2,046 Ab
	Superior	2,414 Aa	2,330 Aa
Amido (mmol equiv. glicose kg <sup>-1</sup> MF)	Inferior	14,770 Aa	11,823 Ab
	Superior	15,732 Aa	12,769 Ab
Amido:Sacarose	Inferior	5,234 Aa	2,027 Ab
	Superior	6,630 Aa	3,176 Ab
Aminoácidos totais (mmol kg <sup>-1</sup> MF)	Inferior	15,706 Aa	13,743 Aa
	Superior	14,642 Aa	13,310 Aa

#### Concentrações foliares de clorofilas, carotenóides, nitrogênio e extravasamento de eletrólitos

Em março de 2007, a concentração de clorofilas ( $a + b$ ) foi similar entre as três RAF's em LI, enquanto nas demais posições a concentração de clorofilas foi maior em R3 que em R1 e R2 (Fig. 12A). A concentração de clorofilas totais em R1 e R2 em LI e OI foi maior do que nas mesmas RAF's nas demais posições, enquanto em R3 a concentração de clorofilas em LS foi menor que nas outras posições (Fig. 12A). A concentração de carotenóides totais, em março de 2007, foi similar nas três RAF's em LI e OI, enquanto em LS a concentração de carotenóides totais foi maior em R3 do que em R1 e R2 (Fig. 12B). Em OS, a concentração de carotenóides totais aumentou, na medida em que RAF aumentou (Fig. 12B). A razão clorofilas:carotenóides foi semelhante entre os tratamentos analisados (Fig. 12C).

O teor de N, em março de 2007, foi semelhante entre as três RAF's em LI, LS e OI, enquanto em OS o teor de N em R2 e R3 foi maior do que em R1 (Fig. 13A). Apenas a concentração de N em R1, na posição OS, foi menor do que na mesma RAF nas demais posições (Fig. 13A). A razão clorofilas:N em R1 e R3, em 2007, foi similar entre todas as posições avaliadas, enquanto em R2 essa razão foi menor em LS e OS do que na mesma RAF nas demais posições (Fig. 13B). O extravasamento

de eletrólitos, em março de 2007, foi também semelhante entre os tratamentos analisados (Fig. 13C).

Registre-se que, em março de 2008, todas as variáveis supradiscutidas apresentaram comportamento similar ao observado em 2007, independentemente dos tratamentos analisados (Tab. 5).

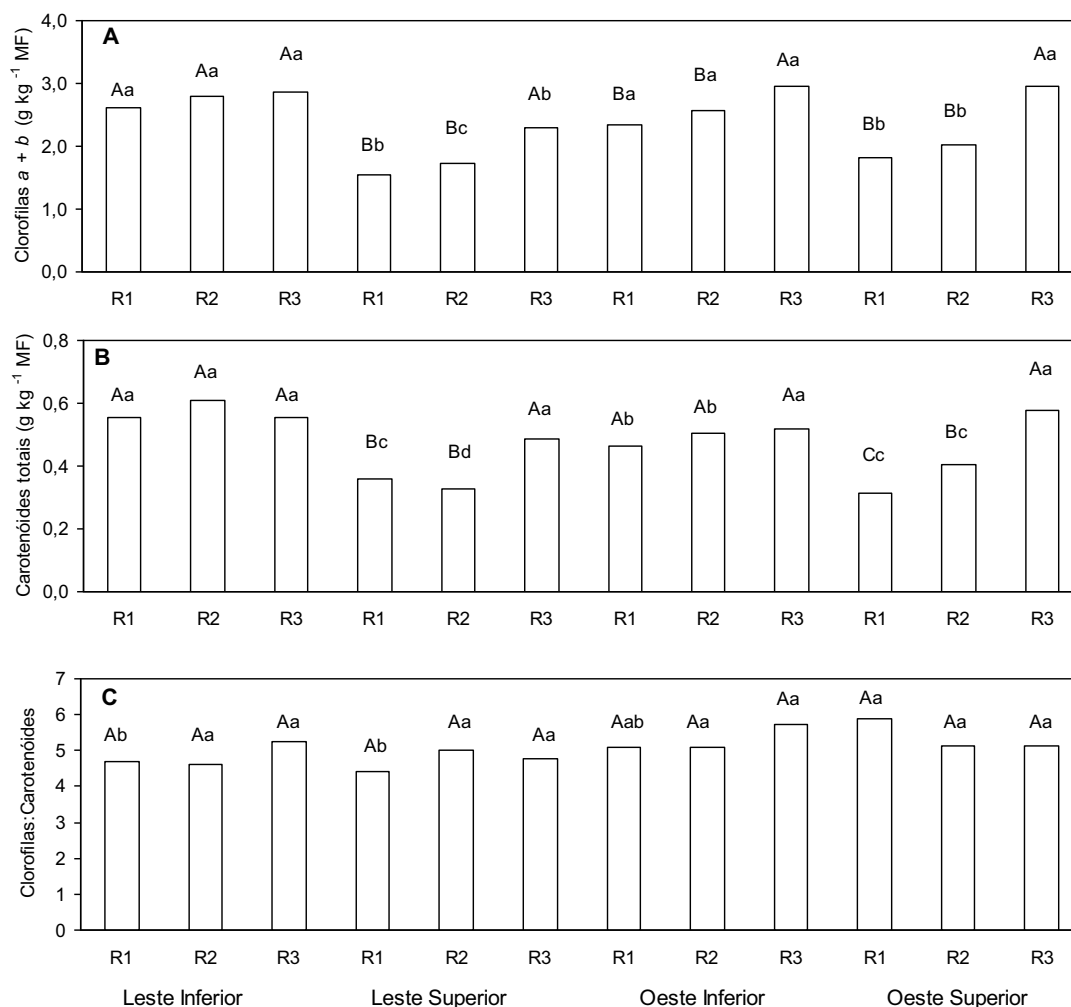


Fig. 12. Concentrações foliares de clorofilas a + b (A), carotenóides totais (B) e razão clorofilas:carotenóides (C) de plantas de café cultivadas em campo, obtidas em março de 2007. Foram avaliados ramos com razão área foliar/número de frutos (RAF) de 0 a 6 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> (R1), de 6,1 a 14 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> (R2) e >14 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> (R3). Os ramos foram provenientes das posições leste inferior, leste superior, oeste inferior e oeste superior na planta. Letras maiúsculas indicam diferença significativa entre as médias das três RAF's dentro de cada posição da copa, e as letras minúsculas, entre as médias de cada RAF, nas quatro posições da copa (Newman-Keuls,  $P \leq 0,05$ ;  $n= 6$ ).

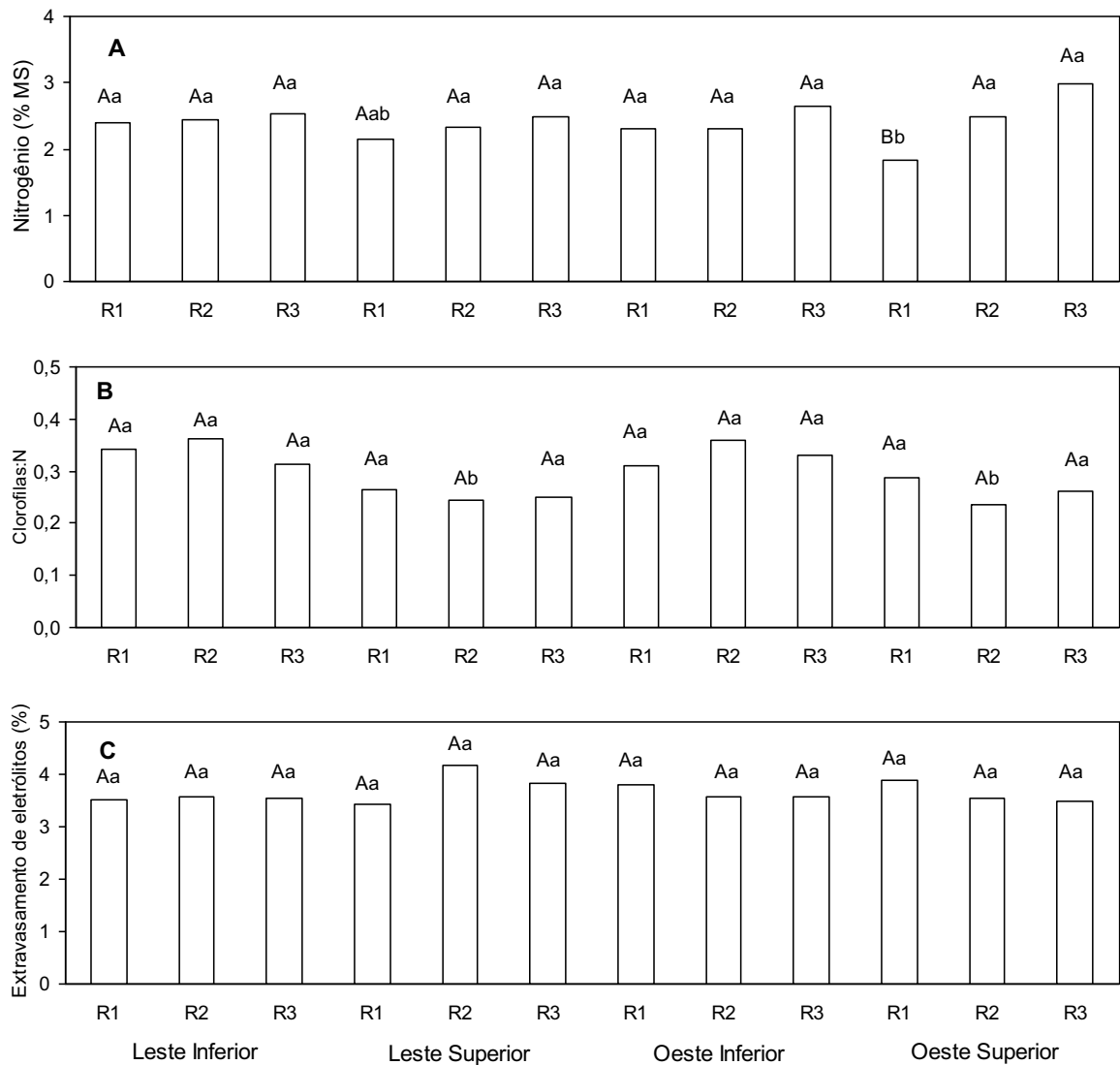


Fig. 13. Concentrações foliares de nitrogênio (A), razão clorofilas:N (B) e extravasamento de eletrólitos (C) de plantas de café cultivadas em campo, obtidas em março de 2007. Foram avaliados ramos com razão área foliar/número de frutos (RAF) de 0 a 6 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> (R1), de 6,1 a 14 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> (R2) e >14 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> (R3). Os ramos foram provenientes das posições leste inferior, leste superior, oeste inferior e oeste superior na planta. Letras maiúsculas indicam diferença significativa entre as médias das três RAF's dentro de cada posição da copa, e as letras minúsculas, entre as médias de cada RAF, nas quatro posições da copa (Newman-Keuls,  $P \leq 0,05$ ;  $n= 6$ ).

Tabela 5. Concentrações foliares de clorofilas (*a + b*), carotenóides totais, razão clorofilas:carotenóides, nitrogênio, razão clorofilas:N e extravasamento de eletrólitos, de plantas de café cultivadas em campo, obtidas em março de 2008. Foram avaliados ramos com razão área foliar/número de frutos (RAF) >20 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> nas faces leste e oeste e nos estratos superior e inferior do dossel. Letras maiúsculas indicam diferença entre as médias dos dois estratos em cada face, e as letras minúsculas, entre as médias de cada estrato, entre as duas faces copa (Newman-Keuls, *P* ≤ 0,05; *n*= 6).

Variáveis	Estrato	Face	
		Leste	Oeste
Clorofilas <i>a + b</i> (g kg <sup>-1</sup> MF)	Inferior	1,876 Ab	2,142 Aa
	Superior	2,165 Aa	2,021 Aa
Carotenóides totais (g kg <sup>-1</sup> MF)	Inferior	0,359 Aa	0,420 Aa
	Superior	0,445 Aa	0,378 Aa
Clorofilas:carotenóides	Inferior	5,365 Aa	5,587 Aa
	Superior	4,966 Aa	5,376 Aa
Nitrogênio (% MS)	Inferior	3,147 Aa	2,962 Aa
	Superior	2,967 Aa	2,933 Aa
Clorofilas:N	Inferior	0,205 Aa	0,218 Aa
	Superior	0,206 Aa	0,194 Aa
Extravasamento de eletrólitos (%)	Inferior	2,380 Aa	2,155 Aa
	Superior	2,390 Aa	2,307 Aa

#### 1.4- Discussão

As avaliações do experimento, tanto em 2006-2007 quanto em 2007-2008, foram realizadas no período de crescimento ativo do cafeeiro, que se estende de setembro a março para as condições da Zona da Mata de Minas gerais (Mota *et al.*, 1997, Amaral *et al.*, 2001, Silva *et al.*, 2004), período no qual tanto a temperatura quanto as chuvas abundantes e bem distribuídas favorecem o crescimento do café.

No período 2006-2007, a taxa de crescimento dos ramos plagiotrópicos decresceu com a redução da RAF. Este resultado tem sido observado por diversos autores (*e.g.*, Mota *et al.*, 1997; Amaral *et al.*, 2001; DaMatta *et al.*, 2008a), indicando que, nos ramos de café com forte frutificação, os frutos se tornam drenos prioritários, fazendo com que grande parte dos fotoassimilados produzidos pelas folhas e os de outras partes sejam deslocados para esses órgãos, em detrimento das estruturas vegetativas. Essas considerações são consistentes, por exemplo, com maior taxa média de crescimento vegetativo em R3 nas quatro posições

avaliadas em 2006-2007, e à maior produção de frutos-bóia em R1. Portanto, a menor demanda dos frutos por assimilados em R3 poderia, até certo ponto, ser compensada por maior gasto energético na manutenção de maior taxa de crescimento vegetativo. Isso explicaria, em parte, a similaridade nas concentrações de carboidratos, bem como na magnitude das trocas gasosas, independentemente das diferentes RAF's. Não obstante, neste trabalho, os níveis de carboidratos foram analisados na fase de maior demanda de assimilados pelos frutos, num período em que diferenças de taxa de crescimento vegetativo entre os tratamentos foram mínimas, particularmente em 2006-2007. Cannell (1971) já havia relatado a existência de algum movimento de assimilados, de ramos com menor carga de frutos para ramos com maior carga de frutos, em café, na fase de maior demanda de assimilados pelo fruto. Os presentes resultados sugerem que essa translocação pode ser expressiva, o que concorreria para uma baixa autonomia de ramos no cafeeiro, pelo menos em períodos de grande demanda por assimilados. Com efeito, em outras espécies, como em macieira (Palmer *et al.*, 1991) e em pessegueiro (Walcroft *et al.*, 2004; Nicolás *et al.*, 2006; Volpe *et al.*, 2008), tem-se também evidenciado um movimento de carbono dos ramos com menor carga de frutos em direção aos com maior carga de frutos, particularmente na fase de maior requerimento de carboidratos pelos frutos, mas não entre ramos com baixa carga de frutos ou durante a fase de baixo crescimento reprodutivo. Lacoite *et al.* (2004) também observaram movimento de carboidratos entre os ramos na fase de maior demanda pelos frutos, bem como movimento de carboidratos entre ramos sombreados e não-sombreados. Tomados em conjunto, esses resultados sugerem que controles endógenos podem reduzir a autonomia dos ramos, o que facilitaria a manutenção de uma homeostase na planta.

Apesar da sugestão de uma perda relativa da autonomia dos ramos, deve-se deixar claro que essa perda seria limitada, especialmente porque a maior porcentagem de frutos-bóia e a maior extensão de morte de ramos foram justamente observadas em R1. Em todo o caso, parece plausível a idéia de que, com a redução de RAF, pode ocorrer aumento na morte de ramos (Rena & Carvalho, 2003; Carvalho *et al.*, 2005), conforme aqui também observado, aparentemente associado com o depauperamento das reservas energéticas da planta e com estresse oxidativo (DaMatta *et al.*, 2008b). Entretanto, desde que não houveram diferenças de concentração de carboidratos, nem na extensão do extravasamento de eletrólitos, em resposta aos tratamentos, torna-se difícil associar seca de ramos com esses

fatores. Deve-se registrar, porém, que, neste trabalho, tanto o extravasamento de eletrólitos como os níveis de carboidratos foram avaliados cerca de três meses antes da quantificação da seca de ramos; faz-se necessário, portanto, uma avaliação mais detalhada sobre o assunto a fim de extraírem-se conclusões mais robustas sobre a problemática suscitada. Ademais, até que ponto, por exemplo, os níveis de carboidratos nos ramos plagiotrópicos refletem as concentrações no sistema tronco-raiz? Num ramo cujo ápice começa a secar, as concentrações de carboidratos tomadas no meio do ramo, conforme feito neste estudo, refletiriam as concentrações de carboidratos em regiões próximas ao ápice? Em qualquer caso, parece claro que a associação entre seca de ramos e disponibilidade de carboidratos é muito mais complexa que uma simples relação de causa e efeito.

A exemplo do que foi observado por Carvalho *et al.* (1993), nenhuma relação entre diferentes RAF's, seca de ramos e variações nas concentrações de minerais pôde ser observada. Carvalho *et al.* (1993) também não observaram qualquer relação entre seca de ramos e disponibilidade de macronutrientes. Neste trabalho, apesar de, em algumas situações, ter-se percebido uma relação inversa entre concentração de pigmentos fotossintéticos, especialmente clorofilas, e RAF, é mais provável que tal relação seja reflexo da redistribuição de N entre os ramos dos distintos tratamentos, haja vista que a razão clorofila:N permaneceu inalterada entre os tratamentos. Similarmente, a constância dessa razão também sugere que não houve degradação (típico sintoma de estresse oxidativo) de pigmentos com o aumento de RAF, em consonância com os dados de extravasamento de eletrólitos. Portanto, pelo menos na fase de maior demanda de assimilados, é pouco provável que tenha havido algum sinal desencadeador de estresse oxidativo, que culminaria com a seca de ramos do cafeeiro.

Os baixos valores de  $A$ , observados em 2007, são similares aos observados por diversos autores (Araújo *et al.*, 2008; Chaves *et al.*, 2008; DaMatta *et al.*, 2008a). A similaridade em  $A$ ,  $g_s$  e razão  $C_i/C_a$  entre as diferentes RAF's obtidos neste trabalho são inconsistentes com os resultados de Vaast *et al.* (2005), Franck *et al.* (2006) e DaMatta *et al.* (2008a), que observaram, em café, que menores razões fonte:dreno podem acarretar estímulo à fotossíntese nas folhas-fonte. Contudo, diferentemente deste experimento, aqueles autores manipularam RAF, via desfolhamento e/ou desfrutificação, ou mesmo via anelamento dos ramos. Gucci *et al.* (1994) trabalhando com macieira, Proietti *et al.* (2000), com castanheira, Urban & Léchaudel (2005), com mangueira e Li *et al.* (2007), com pessegueiro, também

encontraram maiores valores na  $A$  e  $g_s$  na medida em que se reduzia a RAF, ou seja, havia o efeito dos frutos, os quais são drenos fortes, induzindo o aumento na magnitude das trocas gasosas. Por outro lado, pesquisas em oliveira (Proietti, 2000; Proietti *et al.*, 2006) e em castanheira (Famiani *et al.*, 2000), em que não houve manipulação da RAF, mostraram similaridade em  $A$ ,  $g_s$  e na razão  $C_i/C_a$  entre diferentes RAF's. Deve-se destacar que os efeitos de um aumento na demanda de drenos sobre a fotossíntese não é um fenômeno universal; mesmo em café; por exemplo, DaMatta *et al.* (2008a) somente observaram estímulo à fotossíntese associado a um aumento da demanda do dreno comparando tratamentos extremos, *i.e.* plantas totalmente desfrutificadas com plantas com plena carga de frutos porém com redução da área foliar à metade. Registre-se, em todo o caso, que, se a propalada autonomia dos ramos foi realmente perdida em boa extensão, o balanço entre as demandas do crescimento vegetativo e reprodutivo resultaria, numa planta sem manipulação, em estímulos à fotossíntese dificilmente quantificáveis. Ademais, particularmente em 2007, quando as medições de trocas gasosas foram feitas em dias ensolarados com alto  $\delta_e$ , uma limitação estomática à fotossíntese, associada com a alta sensibilidade do estômato do cafeeiro ao  $\delta_e$  (Araújo *et al.*, 2008; Chaves *et al.*, 2008, DaMatta *et al.*, 2008a), poderia mascarar a expressão daquele “estímulo” à fotossíntese. Deve-se ter em mente, não obstante, que mesmo  $\delta^{13}C$ , que pode expressar a magnitude das trocas gasosas ao longo do tempo, em vez de se tratar de uma medida pontual (Farquhar *et al.*, 1989), também não responderam aos tratamentos, sugerindo que não houve compensações, no longo prazo, em termos de aumento de  $A$  em resposta a menores RAF's.

A alta produção no ano agrícola 2006-2007, como esperado, levou a uma baixa produção na safra subsequente, caracterizando o padrão bienal de produção do cafeeiro. Entretanto, diferentemente da hipótese de trabalho proposta, não se observou qualquer padrão bienal de produção nas faces dos renques dos cafeeiros. Registre-se que a face oeste, que apresentou, em 2006-2007, maior crescimento vegetativo (e presumivelmente maior número de nós – Barros *et al.*, 1997; DaMatta *et al.*, 1999; Silva *et al.*, 2004) e menor extensão de morte de ramos que a face leste, apresentou tendência de menor produção de frutos em 2007-2008. Deve-se salientar que este comportamento, de modo geral, foi acompanhado por taxas de crescimento, em 2007-2008, similares entre as duas faces do renque, com maiores concentrações de amido e particularmente de aminoácidos nesse período que em 2006-2007, porém com concentrações de açúcares solúveis (hexoses + sacarose)

marcantemente menores que em 2006-2007. Menor concentração de amido pode sugerir maiores requerimentos por assimilados (maior demanda dos frutos), enquanto menor concentração de aminoácidos pode refletir menor disponibilidade de N; por sua vez, maiores concentrações de açúcares, especialmente sacarose, podem sugerir maior estoque de compostos destinados à, ou provenientes de, uma presumível maior exportação. Entretanto, comparando-se concomitantemente os dados de 2006-2007 com os de 2007-2008, parece claro, à luz das informações apresentadas, que realmente não houve bienalidade de produção entre as faces, nem tampouco houve uma clara compensação, em 2007-2008, de maior taxa de crescimento vegetativo e/ou maiores concentrações caulinares de carboidratos, em função de uma baixa carga de frutos. Considerando-se que em anos de alta carga de frutos pode ocorrer morte extensiva de raízes do cafeeiro (DaMatta *et al.*, 2007) e que a recuperação do sistema radicular pode envolver mais de ano (Rena & Carvalho, 2003), os resultados ora apresentados parecem consistentes com uma competição entre os crescimentos reprodutivo e vegetativo na parte aérea, e entre o crescimento vegetativo da parte aérea e do sistema radicular tomando-se a planta como um todo. Restaria investigar o padrão de crescimento do sistema radicular bem como seus níveis de reservas, em função de variações na carga de frutos, durante e após anos com alta produção.

A menor produção de frutos nos estratos inferiores do cafezal é fato bem conhecido, e tem sido explicada, dentre outros fatores, por uma menor disponibilidade de luz associada com menor taxa de fotossíntese, menor número de nós e menor número de gemas reprodutivas (DaMatta, 2004). Menos se sabe, todavia, sobre as variações de produção entre faces de um renque. Alves (2005) e R.L. Cunha e F.M. DaMatta (resultados não publicados) verificaram, em cafezais cultivados em renques orientados no sentido norte-sul (como neste experimento), maior produção de frutos na face oeste, que recebia maior radiação solar, em função da declividade e posição relativa do terreno. Neste experimento, por outro lado, a face leste produziu mais que a oeste em 2006-2007, mas, a julgar-se pelos dados da Fig. 9A, aquela face também recebeu maior irradiância média diurna. Medições mais refinadas da irradiância interceptada por cada face do dossel seriam necessárias para se associar, realmente, diferenças de produção entre faces com disponibilidade de irradiância. Registre-se, não obstante, que em regiões com alta nebulosidade, como a Zona da Mata de Minas Gerais, faces do renque recebendo mais irradiância poderiam realmente ter vantagens, em termos de produção; em regiões com alta

insolação, por outro lado, como no sudoeste da Bahia, maior disponibilidade de luz pode resultar em maior extensão de escaldadura, com queima da folhagem e de frutos, levando, em última instância, a uma menor produção (Alves *et al.*, 2008). Em todo o caso, neste trabalho, em função da grande variabilidade de produção entre os dois anos agrícolas avaliados, é possível que um depauperamento marcante das plantas possa mascarar potenciais variações bienais de produção entre as faces do renque. Em adição, parece óbvio que um maior número de colheitas deva ser também investigado, a fim de se ter uma visão mais clara a respeito dessa questão.

Em resumo, os presentes resultados demonstram, inequivocamente, a forte bienalidade de produção do cafeeiro. Não se pôde associar diferenças de produção entre os tratamentos com diferenças de taxas de fotossíntese nem com diferenças de disponibilidade de carboidratos, fato que poderia ser explicado pela perda da autonomia dos ramos, particularmente nos períodos de alta demanda de assimilados pelos frutos. Não se pôde, também, associar seca de ramos, cuja magnitude aumentou com a redução da RAF, com disponibilidade de minerais e carboidratos, nem com estresse oxidativo. Em adição, não se verificaram variações de bienalidade de produção entre faces do dossel; possivelmente, maior produção da face leste poderia estar associada com maior disponibilidade de luz, nas condições deste experimento. Sugere-se, para futuros experimentos, um acompanhamento mais detalhado da variação dos níveis de carboidratos no sistema tronco-raiz, para tentar-se associar variações nos crescimentos vegetativo e reprodutivo com seca de ramos. A manipulação da razão fonte:dreno em ramos com diferentes RAF's, via anelamento, por exemplo, poderá fornecer subsídios para se conhecer melhor os aspectos associados à perda da autonomia dos ramos no cafeeiro, em função da carga de frutos.

## 1.5- Referências

- Alves E.A. (2005) *Análise da variabilidade espacial da qualidade do café cereja produzido em região de montanha*. Viçosa, UFV, Tese (MS), 43p.
- Alves J.D., Menezes M.A., Bartholo G.F., Figueredo E., Livramento D.E., Guerra-Neto E.G. (2008) Crescimento de ramos e produtividade de cafeeiro Arábica na Região Oeste da Bahia, implantado em diferentes orientações cardeais In: 34º Congresso Brasileiro de Pesquisas Cafeeiras, Caxambu-MG, CD-ROM.

- Amaral J.A.T., DaMatta F.M., Rena A.B. (2001) Effects of fruiting on the growth of arabica coffee trees as related to carbohydrate and nitrogen status and to nitrate reductase activity. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 12, 66-74.
- Antunes W.C., Pompelli M.F., Carretero D.M., DaMatta F.M. (2008) Allometric models for non-destructive leaf area estimation in coffee (*Coffea arabica* and *C. canephora*). *Annals of Applied Biology* 153, 33-40.
- Araújo W.L., Dias P.C., Moraes G.A.B.K., Celin E.F., Cunha R.L., Barros R.S., DaMatta F.M. (2008) Limitations to photosynthesis in coffee leaves from different canopy positions. *Plant Physiology and Biochemistry* 46, 884-890.
- Barros R.S., Mota J.W.S., DaMatta F.M., Maestri M. (1997) Decline of vegetative growth in *Coffea arabica* L. in relation to leaf temperature, water potential and stomatal conductance. *Field Crops Research* 54, 65-72.
- Burdekin D.A., Baker R.M. (1964) 'Lyamungu dieback' of coffee in Tanganayika. II. Relation of starch to Lyamungu dieback. *Annals of Applied Biology* 54, 107-113.
- Cannell M.G.R. (1971) Effects of fruiting, defoliation and ring-barking on the accumulation of dry matter in branches of *Coffea arabica* L. in Kenya. *Experimental Agriculture* 7, 63-74.
- Cannell M.G.R. (1976) Crop physiological aspects of coffee bean yield: a review. *Kenya Coffee* 41, 145-253.
- Cannell M.G.R. (1985) Physiology of coffee crop. In: Clifford M.N., Wilkson K.C. (Eds), *Coffee: botany, biochemistry and production of beans and beverage*. Croom Helm, London, 108-134.
- Carvalho C.H.S., Rena A.B., Pereira A.A., Cordeiro A.T. (1993) Relação entre a produção, teores de N, P, K, Ca, Mg, amido e a seca de ramos do Catimor (*Coffea arabica* L.). *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 28, 665-673.
- Carvalho C.H.S., Almeida G.R.R., Mendonça J.M.A., Garcia A.L.A., Souza T. (2005) Estudo sobre a seca de ramos e o depauperamento precoce do cafeeiro. *Revista Brasileira de Tecnologia Cafeeira* 2, 14-16.
- Castro A.M. (2002) *Efeito de desfrutificações seqüenciadas sobre o crescimento e a produção do cafeeiro arábico*. Viçosa, UFV, Tese (DS), 106p.
- Cataldo D.A., Haroon M., Schrader L.E., Youngs V.L. (1975) Rapid colorimetric determination of nitrate in plant tissue by nitration of salicylic acid. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 6, 71-80.

- Chaves A.R.M., Ten Caten A., Pinheiro H.A., Ribeiro A., DaMatta F.M. (2008) Seasonal changes in photoprotective mechanisms of leaves from shaded and unshaded field-grown coffee (*Coffea arabica* L.) trees. *Trees* 22, 351-361.
- Clowes M.St.J., Allison J.C.S. (1983) The growth and development of lateral branches in the top, middle and bottom of pruned coffee trees in a hedgerow. *Zimbabwe Journal of Agricultural Research* 21, 115-134.
- DaMatta F.M., Amaral J.A.T., Rena A.B. (1999) Growth periodicity in trees of *Coffea arabica* L. in relation to nitrogen supply and nitrate reductase activity. *Field Crops Research* 60, 223-229.
- DaMatta F.M., Chaves A.R.M., Pinheiro H.A., Ducatti C., Loureiro M.E. (2003) Drought tolerance of field-grown clones of *Coffea canephora*. *Plant Science* 164, 111-117.
- DaMatta F.M. (2004) Ecophysiological constraints on the production of shaded and unshaded coffee trees: a review. *Field Crops Research* 86, 99-114.
- DaMatta F.M., Ronchi C.P., Maestri M., Barros R.S. (2007) Ecophysiology of coffee growth and production. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 19, 485-510.
- DaMatta F.M., Cunha R.L., Antunes W.C., Martins S.C.V., Araújo W.L., Fernie A., Moraes G.A.B.K. (2008a) In field-grown coffee trees source-sink manipulation alters photosynthetic rates, independently of carbon metabolism, via alterations in stomatal function. *New Phytologist* 178, 348-357.
- DaMatta F.M., Carvalho C.H.S., Rena A.B. (2008b) Aspectos fisiológicos do crescimento e da produção do cafeeiro. In: Carvalho C.H.S. (Ed), *Cultivares de café: origem, características e recomendações*. Embrapa Café, Brasília, 57-66.
- Famiani F., Proietti P., Palliotti A., Ferranti F., Antognozzi E. (2000) Effects of leaf to fruit ratios on fruit growth in chestnut. *Scientia Horticulturae* 85, 145-152.
- Farquhar G.D., Ehleringer J.R., Hubick K.T. (1989) Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40, 503-537.
- Franck N., Vaast P., Génard M., Dauzat J. (2006) Soluble sugars mediate sink feedback down-regulation of leaf photosynthesis in field-grown *Coffea arabica*. *Tree Physiology* 26, 517-525.
- Gucci R., Grappadelli C., Tustin S., Ravaglia G. (1994) The effect of defruiting at different stages of fruit development on leaf photosynthesis of "Golden Delicious" apple. *Tree Physiology* 15, 35-40.
- Jackson M.L. (1958) *Soil chemical analysis*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, 498p.

- Lacointe A., Deleens E., Ameglio T., Saint-Joanis B., Lelarge C., Vandame M., Song G.C., Daudet F.A. (2004) Testing the branch autonomy theory: a  $^{13}\text{C}/^{14}\text{C}$  double-labelling experiment on differentially shaded branches. *Plant, Cell and Environment* 27, 1159-1168.
- Li W.D., Duan W., Fan P.G., Yan S.T., Li S.H. (2007) Photosynthesis in response to sink-source activity and in relation to end products and activities of metabolic enzymes in peach trees. *Tree Physiology* 27, 1307-1318.
- Lichtenthaler H.K. (1987) Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology* 148, 350-382.
- Lima A.L.S., DaMatta F.M., Pinheiro H.A., Tótola M.R., Loureiro M.E. (2002) Photochemical responses and oxidative stress in two clones of *Coffea canephora* under water deficit conditions. *Environmental and Experimental Botany* 47, 239-247.
- Moore S., Stein W.H. (1948) Photometric ninhydrin method for use in chromatography of amino acids. *Journal of Biological Chemistry* 176, 367-388.
- Mota J.W.S., DaMatta F.M., Barros R.S., Maestri M. (1997) Vegetative growth in *Coffea arabica* L. as affected by irrigation, daylength and fruiting. *Tropical Ecology* 38, 73-79.
- Nicolás E., Lescourret F., Génard M., Bussi C., Besset J. (2006) Does dry matter partitioning to fruit in early- and late-ripening peach (*Prunus persica*) cultivars confirm the branch autonomy theory? *Journal of Horticultural Science & Biotechnology* 81, 444-448.
- Nunes M.A., Ramalho J.D.C., Dias M.A. (1993) Effects of light and photosynthetic performance of leaves from coffee plants exposed to bright light. *Journal of Experimental Botany* 44, 893-899.
- Palmer J.W. (1991) Effects of varying crop load on photosynthesis, dry matter production and partitioning of Crispin/M.27 apple trees. *Tree Physiology* 11, 19-33.
- Pompelli M.F. (2008) *Respostas anatômicas e fisiológicas de plantas de café cultivadas em diferentes níveis de nitrogênio e irradiância*. Viçosa, UFV, Tese (DS), 71p.
- Praxedes S.C., DaMatta F.M., Loureiro M.E., Ferrão M.A.G., Cordeiro A.T. (2006) 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.

- Proietti P. (2000) Effect of fruiting on leaf gas exchange in olive (*Olea europaea* L.). *Photosynthetica* 38, 397-402.
- Proietti P., Palliotti A., Famiani F., Antognozzi E., Ferranti F., Andreutti R., Frenguelli G. (2000) Influence of leaf position, fruit and light availability on photosynthesis of two chestnut genotypes. *Scientia Horticulturae* 85, 63-73.
- Proietti P., Nasini L., Famiani F. (2006) Effect of different leaf-to-fruit ratios on photosynthesis and fruit growth in olive (*Olea europaea* L.). *Photosynthetica* 44, 275-285.
- Ramalho J.D.C., Pons T.L., Groenvelde H.W., Azinheira H.G., Nunes M.A. (2000) Photosynthetic acclimation to light conditions in mature leaves of *Coffea arabica* L.: role of xanthophylls, quenching mechanisms and nitrogen nutrition. *Australian Journal of Plant Physiology* 27, 43-51.
- Rena A.B., Caldas L.S., Johnson C.E., Pereira A.A. (1983) Fotossíntese e o depauperamento de algumas progênies de café resistentes à ferrugem. In: *Congresso Brasileiro de Pesquisas Cafeeiras* 10, Poços de Caldas-MG, Anais, 171-172.
- Rena A.B., Carvalho C.H.S. (2003) Causas abióticas da seca de ramos e morte das raízes em café. In: Zambolim L. (Ed.), *Produção integrada de café*. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 197-222.
- SAEG- *Sistema para Análises Estatísticas*. 2007. *Version 9.1*. Viçosa, Brasil: Fundação Arthur Bernardes.
- Silva E.A., DaMatta F.M., Ducatti C., Regazzi A.J., Barros R.S. (2004) Seasonal changes in vegetative growth and photosynthesis of Arabica coffee trees. *Field Crops Research* 89, 349- 357.
- Urban L., Léchaudel M. (2005) Effect of leaf-to-fruit ratio on leaf nitrogen content and net photosynthesis in girdled branches of *Mangifera indica* L. *Trees* 10, 564-571.
- Vaast P., Angrand J., Franck N., Dauzat J., Génard M. (2005) Fruit load and branch ring-barking affect carbon allocation and photosynthesis of leaf and fruit of *Coffea arabica* in the field. *Tree Physiology* 25,753-760.
- Volpe G., Lo Bianco R., Rieger M. (2008) Carbon autonomy of peach shoots determined by <sup>13</sup>C-photoassimilate transport. *Tree Physiology*, in press.
- Zambolim L., Sousa A.F., Zambolim E.M., Rena A.B. (2007) Seca de ramos do cafeeiro – fatores bióticos e abióticos. In: Zambolim L. (Ed), *Boas práticas agrícolas na produção do café*. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 1-60.

Walcroft A.S., Lescouret F., Génard M., Sinoquet H., Le Roux X., Donès N. (2004)  
Does variability in shoot carbon assimilation within the tree crown explain  
variability in peach fruit growth? *Tree Physiology* 24, 313-322.

### III. Capítulo 2

## Fotossíntese e metabolismo do carbono em função da razão área foliar/número de frutos, em diferentes posições da copa do cafeeiro

### 2.1- Introdução

A capacidade fotossintética varia amplamente em diferentes folhas de uma mesma planta, sendo freqüentemente limitada por restrições difusivas (estomáticas e mesofílicas) e bioquímicas à maquinaria fotossintética (Kozlowski & Pallardy, 1997). Restrições bioquímicas à fotossíntese, especialmente ao longo do dia, têm sido atribuídas à retroinibição associada ao acúmulo de carboidratos (Stitt, 1994). A regulação da fotossíntese por meio desse processo pode ocorrer, principalmente, via diversas rotas de síntese de produtos finais nas plantas, sendo as rotas da biossíntese da sacarose, do amido e dos aminoácidos as principais (Paul & Pellny, 2003). Nesse contexto, a relação entre a taxa de assimilação líquida do carbono ( $A$ ) e o acúmulo de carboidratos tem sido freqüentemente avaliada, valendo-se de experimentos em que a razão fonte:dreno é manipulada. A influência do dreno sobre a fotossíntese e a partição do carbono tem sido relatada em diferentes espécies, como citrus (Iglesias *et al.*, 2002; Rivas *et al.*, 2007), manga (Urban *et al.*, 2004), café (Franck *et al.*, 2006) e pêsego (Li *et al.*, 2007; Duan *et al.*, 2008). Com uma menor atividade do dreno, o acúmulo de produtos finais nas folhas-fonte é considerada como a principal causa para o decréscimo em  $A$  (Paul & Pellny, 2003). Em todo o caso, a baixa taxa da síntese dos produtos finais é usualmente associada à redução das atividades de enzimas-chave da fotossíntese, como a sintase da sacarose-fosfato (SPS), pirofosforilase da ADP-glicose (AGPase) e carboxilase/oxigenase da ribulose-1,5-bisfosfato (Rubisco), bem como à menor

concentração de fosfato inorgânico e menor razão ATP/ADP, além do aumento do conteúdo de 3-PGA (Stitt, 1991; Stitt & Krapp, 1999).

O cafeeiro apresenta baixas taxas fotossintéticas (Araújo *et al.*, 2008; Chaves *et al.*, 2008; DaMatta *et al.*, 2008a). As taxas máximas registradas situam-se na faixa de 7 a 12  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , porém, mais freqüentemente, esses valores concentram-se em torno de 4-5  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (cf. DaMatta *et al.*, 2007). A pleno sol, há considerável flutuação diurna de  $A$ , cujas taxas tendem a ser máximas no início da manhã, podendo alcançar valores negligenciáveis à tarde. Com efeito, em vários estudos conduzidos em Viçosa (Araujo *et al.*, 2008; Chaves *et al.*, 2008; DaMatta *et al.*, 2008a), os decréscimos em  $A$ , à tarde, foram fundamentalmente governados por limitações difusivas à fotossíntese. Nesses estudos, foram registrados baixos valores de condutância estomática ( $g_s$ ) à tarde, fato provavelmente associado ao incremento, ao longo do dia, do déficit de pressão de vapor e da temperatura foliar. Por outro lado, em dias nublados ou sob sombreamento (condições nas quais o déficit de pressão de vapor é mais ameno), a abertura estomática pode ser grandemente mantida durante o dia, com reflexos menos expressivos sobre  $A$  (DaMatta, 2004; Ronquim *et al.*, 2006). Deve-se registrar que, naqueles estudos conduzidos em Viçosa, os decréscimos em  $A$ , à tarde, não foram associados à fotoinibição da fotossíntese e tampouco à retroinibição associada ao acúmulo de produtos finais (Araujo *et al.*, 2008; Chaves *et al.*, 2008; DaMatta *et al.*, 2008a). Por outro lado, em outros estudos conduzidos em regiões cafeeiras distintas, como em São Paulo e na Costa Rica, tem-se atribuído à fotoinibição (Franck *et al.*, 2006; Ronquim *et al.*, 2006) ou à retroinibição metabólica (Franck *et al.*, 2006) como possíveis causas diretas envolvidas nas flutuações diurnas de  $A$ .

Em experimentos com café nos quais a razão fonte:dreno é manipulada, via desfolha, anelamento e/ou desfrutificação, taxas de fotossíntese relativamente maiores têm sido observadas com a redução da razão fonte:dreno (Cannell, 1971; Vaast *et al.*, 2005; Franck *et al.*, 2006; DaMatta *et al.*, 2008a). A explicação clássica para esses resultados é frequentemente centrada na regulação metabólica associada ao acúmulo de produtos finais (Vaast *et al.*, 2005; Franck *et al.*, 2006). Entretanto, recentemente, DaMatta *et al.* (2008a) evidenciaram que o aumento em  $A$  com redução da razão fonte:dreno (comparação de ramos sem frutos com ramos frutificados, mas com redução da área foliar à metade) foi largamente dissociado de retroinibição da fotossíntese, uma vez que não houve acúmulo de carboidratos e tampouco alterações nas atividades de enzimas-chave associadas ao metabolismo

do carbono; por outro lado, as flutuações em  $A$  foram grandemente explicadas pelas variações em  $g_s$ . DaMatta *et al.* (2008a) propuseram que o mecanismo pelo qual uma alta carga de frutos induziria aumentos em  $g_s$  deveria estar relacionado com algum sinal, até o presente não identificado, associado com a força do dreno *per se*. Resta demonstrar se o mesmo padrão de resposta seria observado entre ramos de diferentes posições da copa, com diferentes razões área foliar:fruto, em plantas em condições naturais, i.e., sem manipulação da área foliar ou da carga de frutos. Neste trabalho, procurou-se, pois, avaliar o efeito de diferentes razões área foliar:frutos sobre a fotossíntese, o acúmulo de carboidratos e o metabolismo do carbono em diferentes posições da copa do cafeeiro.

## **2.2- Material e métodos**

### **2.2.1- Material Vegetal**

Plantas de café (*Coffea arabica* L. cv. Catuaí Vermelho – IAC 99), com sete anos de idade, sob espaçamento 2x1 m, vêm sendo cultivadas em renques orientados no sentido norte-sul, sob condições de campo, no município de Coimbra (altitude de 720 metros, 20°51'24" S, 42°48'10" W), no estado de Minas Gerais. O clima da região é tropical de altitude, com temperatura média anual de 20°C e pluviosidade anual média de 1300 mm. A lavoura de café vem sendo cultivada com práticas agrícolas usualmente recomendadas para a cultura, como adubação e controle de pragas e doenças, sem emprego, contudo, de irrigação. As plantas foram adubadas com 300 kg de N e de K<sub>2</sub>O por hectare em cada ano agrícola, parcelando-se a adubação em três aplicações, durante o período chuvoso, de setembro a fevereiro.

### **2.2.2- Desenho experimental**

#### **❖ Período de 2006 a 2007:**

Com base na uniformidade e no vigor, foram selecionadas 30 plantas, identificando-se 24 ramos nos terços mediano superior e mediano inferior nas faces leste e oeste das plantas. Esses ramos localizavam-se nas posições leste superior (LS), leste inferior (LI), oeste superior (OS) e oeste inferior (OI) do dossel, perfazendo, seis ramos em cada posição por planta, sendo avaliados o número de frutos e a área foliar em todos os ramos selecionados. Para determinação da área

foliar, foram medidas a largura máxima e o comprimento de cada folha e utilizadas as equações descritas em Antunes *et al.* (2008). Com essas informações, foram identificados ramos que apresentavam três diferentes classes de razão área foliar/número de frutos (RAF) [0 a 6 (R1); 6,1 a 14 (R2); >14 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> (R3)], nas quatro posições avaliadas. Como um todo, foram selecionados 720 ramos, dos quais 480 foram utilizados para as avaliações de crescimento, quantificação da produção e de ramos secos. Os outros 240 ramos foram destinados para coleta de material vegetal. Desses, foram utilizados, efetivamente, 72 para a realização das avaliações fisiológicas (carboidratos, clorofilas e carotenóides, composição isotópica de carbono e nitrogênio), em março de 2007 (fase de granação dos frutos). Essas avaliações foram realizadas em folhas do terceiro par a partir do ápice de ramos plagiotrópicos; carboidratos foram avaliados apenas em segmentos de ramos. O material foliar foi coletado por volta de 14:30 h, transportado do campo para o laboratório em nitrogênio líquido e, então, armazenado a -80°C.

#### ❖ Período de 2007 a 2008:

Nas mesmas 30 plantas selecionadas em 2006-2007, foram selecionados mais 720 ramos, medindo-se a área foliar e o número de frutos em cada um dos ramos, como descrito acima. Contudo, não foi possível classificar ramos com as três RAF's, como no período anterior, devido à baixa carga de frutos. Com isso, apenas pôde-se comparar os ramos com alta RAF (>20 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup>) nas duas faces (leste e oeste) e nos dois estratos (superior e inferior) das plantas. Dos 720 ramos selecionados, apenas 24 ramos foram utilizados nas avaliações fisiológicas (carboidratos e atividades das enzimas) em março de 2008 (fase de granação dos frutos), enquanto o restante foi utilizado nas avaliações descritas no Capítulo 1. Todas as avaliações foram realizadas conforme descrito para o período 2006-2007.

### 2.2.3- Parâmetros agrometeorológicos

A radiação fotossinteticamente ativa interceptada ( $Q_A$ ) pela folha foi medida por um fotômetro/radiômetro (Li-185, Li-Cor, Nebraska, EUA). Além disso, o déficit de pressão de vapor entre o interior e o exterior da folha ( $\delta_e$ ) foi obtido com o uso de um analisador de gases a infravermelho portátil (modelo Li-6400, Li-Cor, Nebraska, EUA) nas mesmas folhas e nos mesmos dias em que foram medidas as trocas gasosas.

#### **2.2.4- Trocas gasosas**

Para estimarem-se os parâmetros fotossintéticos, as avaliações em 2007 foram realizadas em seis ramos, em cada uma das três classes de RAF em cada uma das quatro posições da copa, perfazendo um total de 72 ramos, sendo cada ramo uma repetição. Em 2008, as avaliações foram realizadas em seis ramos nos dois estratos (superior e inferior) na planta e em cada face (leste e oeste) de exposição ao sol, num total de 24 ramos, cada ramo sendo uma repetição. As trocas gasosas foram medidas ao longo de dois dias, tanto em março de 2007 como em março de 2008, época que coincide com a fase de granação e de maior demanda de carboidratos pelos frutos do cafeeiro. As avaliações nas várias repetições dos tratamentos foram realizadas de forma casualizada. 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 em sistema aberto, sob luz e concentração de  $\text{CO}_2$  ambientes, com o analisador de gases a infravermelho mencionado.

#### **2.2.5- Carboidratos e aminoácidos totais**

Carboidratos e aminoácidos foram extraídos de folhas de cada tratamento, nos dois períodos de avaliação, em etanol 80% (v/v). O material vegetal foi incubado a 70°C, por 90 min, e submetido a duas centrifugações (15000 g, 10 min). A fração solúvel em etanol foi utilizada para quantificar, enzimaticamente, as concentrações de glicose, frutose e sacarose (Praxedes *et al.*, 2006) e aminoácidos totais (Moore & Stain, 1948), enquanto a fração insolúvel foi utilizada para a quantificação do amido, conforme descrito em Praxedes *et al.* (2006).

#### **2.2.6- Análises enzimáticas**

Para a determinação da atividade enzimática em discos foliares (~ 120 mg de massa fresca), o extrato vegetal foi obtido de acordo com DaMatta *et al.* (2008a). As atividades das enzimas da sintase da sacarose-fosfato (SPS; EC 2.4.1.14), pirofosforilase da ADP-glicose (AGPase; EC 2.2.7.27), invertase ácida (EC 3.2.1.26) e sintase da sacarose (Susy; EC 2.4.1.13) foram determinadas de acordo com Praxedes *et al.* (2006) e Ronchi *et al.* (2006).

#### **2.2.7- Análises estatísticas**

O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado, sendo analisado em esquema de parcelas subdivididas, no período 2006-2007. As parcelas

foram constituídas pelas quatro posições da planta (leste - inferior e superior, e oeste - inferior e superior), e as subparcelas, pelas classes de RAF, com seis repetições. No período 2007-2008, o experimento foi avaliado em esquema fatorial 2x2 (duas faces de exposição - leste e oeste; e dois estratos - inferior e superior, em cada planta), com seis repetições. Os dados foram submetidos à análise de variância e as médias foram comparadas pelo teste de Newman-Keuls, a 5% de significância, utilizando-se do Sistema de Análises Estatísticas e Genéticas da UFV (Saeg-UFV 9.1, 2007).

## 2.3- Resultados

### Ambiente e trocas gasosas

Nas avaliações de março de 2007, tanto  $Q_A$  quanto  $\delta_e$  em LI e LS apresentaram o mesmo comportamento ao longo do dia, com menores valores às 8:00 h e maiores às 10:30 h e 13:00 h, caindo às 16:00 h (Fig. 1A e 1B). Em OI e OS,  $Q_A$  e  $\delta_e$  também apresentaram similaridade ao longo dos horários avaliados, mas menores valores foram encontrados às 8:00 h e 10:30 h e maiores às 13:00 h e 16:00 h (Fig. 1C e 1D). A temperatura ambiente, em março de 2007, no dia das avaliações, variou de 24°C, às 8:00 h, a 33°C, às 16:00 h (dados não mostrados).

Independentemente dos tratamentos,  $A$  e  $g_s$  foram maiores às 8:00 h que nos demais horários avaliados; apenas nesse horário, houve algumas variações em  $A$  e  $g_s$  entre distintas RAF's, dentro de cada posição avaliada, sem, contudo, ter-se um padrão claro de resposta, em função dos tratamentos (Fig. 2). Às 16:00 h, sob todas RAF's, os máximos valores de  $A$  e  $g_s$  foram, respectivamente, inferiores a  $2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e  $20 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Fig. 2). A temperatura foliar foi similar entre os tratamentos analisados, variando de 27°C, às 8:00 h, a 36°C, às 16:00 h, enquanto a razão  $C_i/C_a$  pouco variou ao longo do dia, de 0,345 a 0,443, não diferindo estatisticamente entre as três RAF's em cada posição, e nem ao longo do dia (dados não mostrados).

Em 2008,  $Q_A$  em LS e OS foi menor às 16:00 h em relação aos demais horários, enquanto em LI,  $Q_A$  foi menor que nas posições anteriores, não se alterando ao longo do dia (Fig. 3C). Em OI,  $Q_A$  foi maior apenas às 13:00 h em comparação aos outros horários (Fig. 3C). Independentemente dos tratamentos,  $\delta_e$  foi similar entre todas as posições em todos os horários, com pouca alteração ao longo do dia entre as posições analisadas (Fig 3C), enquanto a temperatura

ambiente no dia das avaliações, variou de 21°C, às 8:00 h, a 29°C, às 16:00 h (dados não mostrados).

Em 2008, os valores máximos de  $A$  e  $g_s$  foram substancialmente maiores que em 2007 (Fig. 3B e 3C). Houve clara tendência de maior  $A$  em OS e LS do que em OI e LI na manhã, fato possivelmente associado a maior  $Q_A$  (Fig.3A), e não a diferenças em  $g_s$  (Fig. 3C). Em todo o caso, tanto  $A$  como  $g_s$ , independentemente da posição na copa, decresceram substancialmente no fim da tarde. A temperatura foliar variou de 26°C, às 8:00 h, a 29°C, às 16:00 h, não diferindo entre os tratamentos, enquanto a razão  $C_i/C_a$  pouco variou ao longo do dia, de 0,725 a 0,817, não diferindo entre as posições e nem ao longo do dia (dados não mostrados).

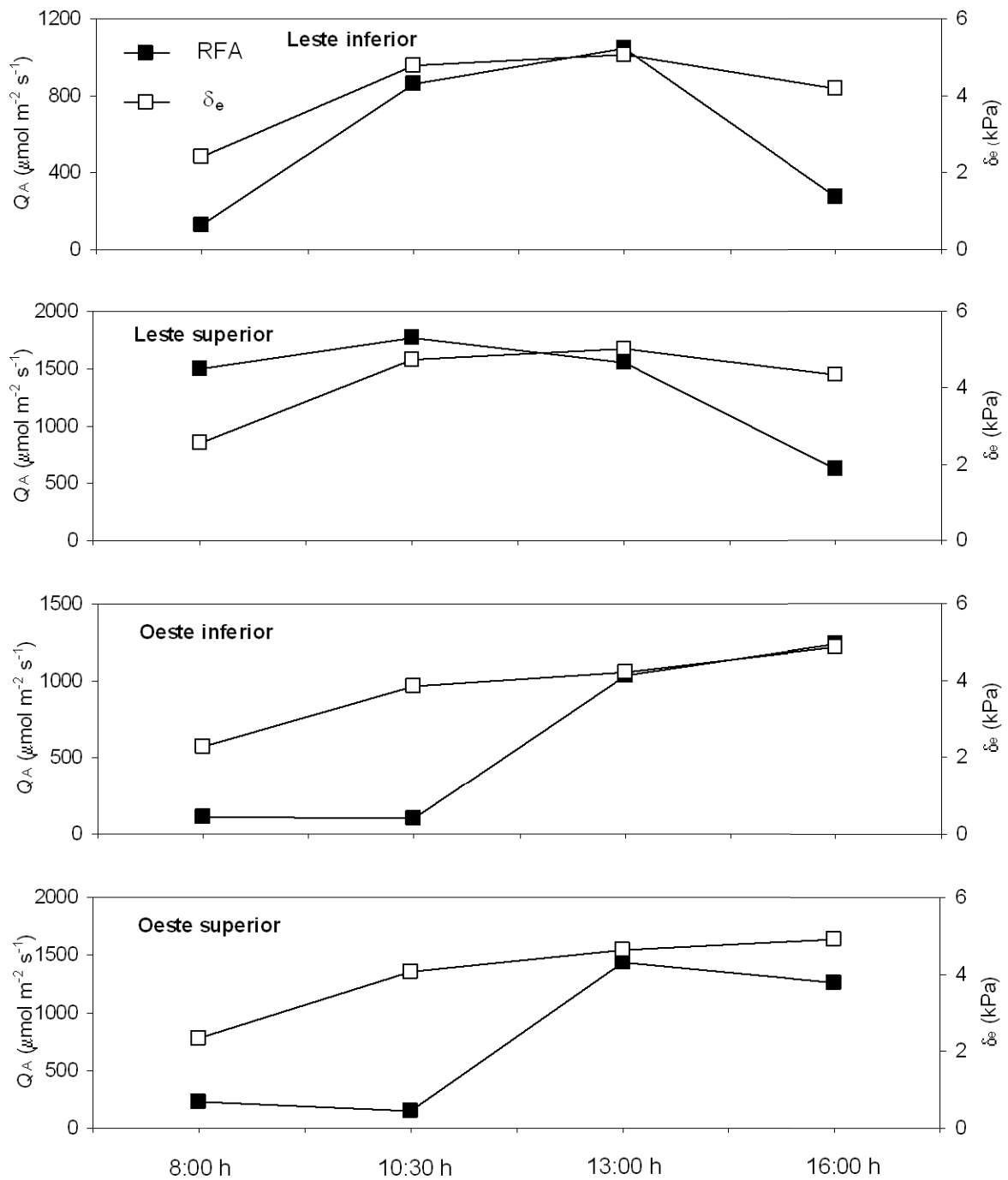


Fig. 1. Curso diário da radiação fotossinteticamente ativa interceptada ( $Q_A$  = símbolos cheios) e do déficit de pressão de vapor entre a folha e a atmosfera ( $\delta_e$  = símbolos vazios), nas posições leste inferior, leste superior, oeste inferior e oeste superior de plantas de café cultivadas em campo, obtidos em março de 2007. Foram avaliados ramos com razão área foliar/número de frutos (RAF) de 0 a 6  $\text{cm}^2 \text{fruto}^{-1}$ , de 6,1 a 14  $\text{cm}^2 \text{fruto}^{-1}$  e >14  $\text{cm}^2 \text{fruto}^{-1}$ . Cada ponto representa a média das três RAF's em cada posição ( $n=18$ ).

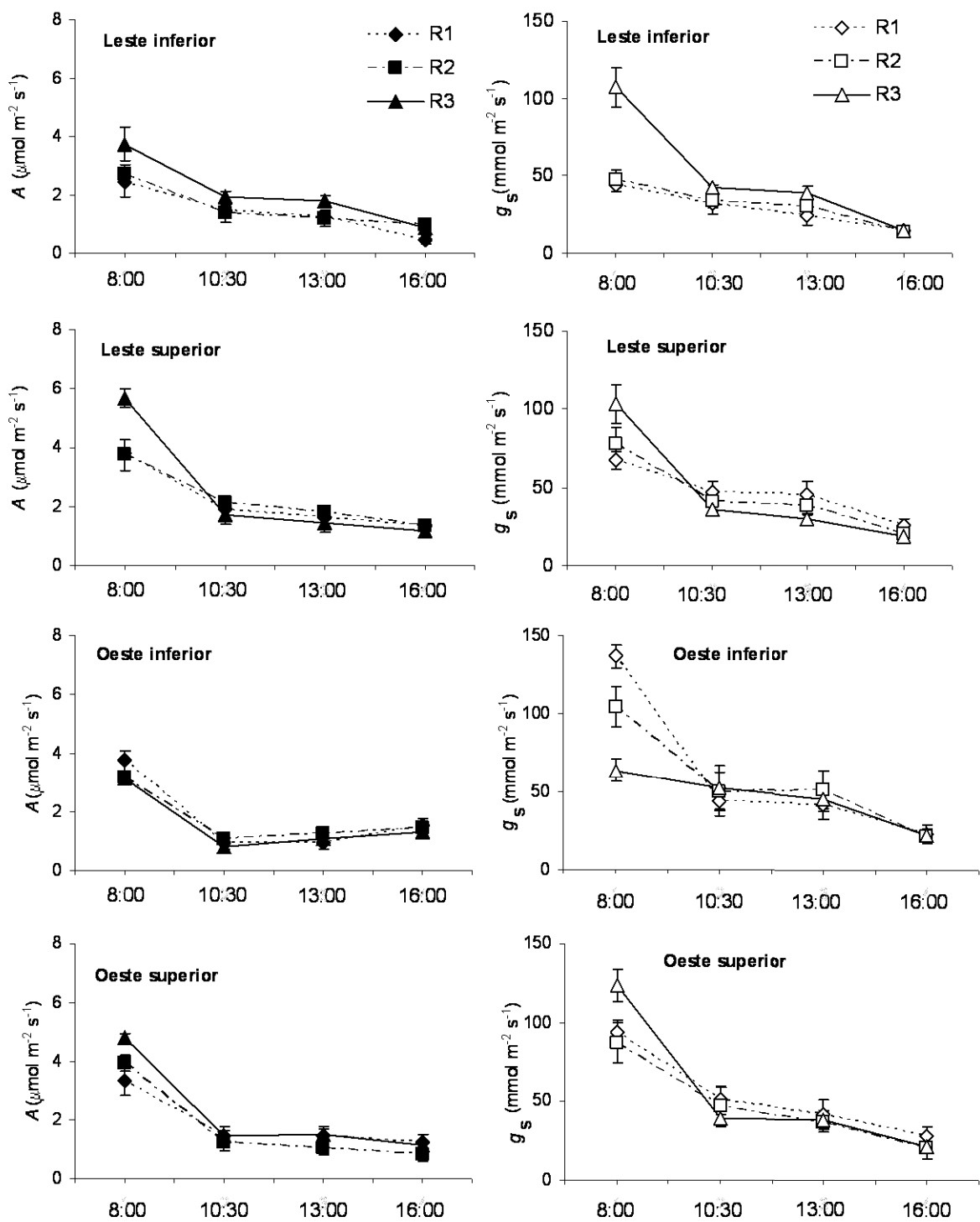


Fig. 2. Curso diário da taxa de assimilação líquida de carbono (A) [símbolos cheios] e da condutância estomática ( $g_s$ ) [símbolos vazios] nas posições leste inferior, leste superior, oeste inferior e oeste superior de plantas de café cultivadas em campo, obtido em março de 2007. Foram avaliados ramos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

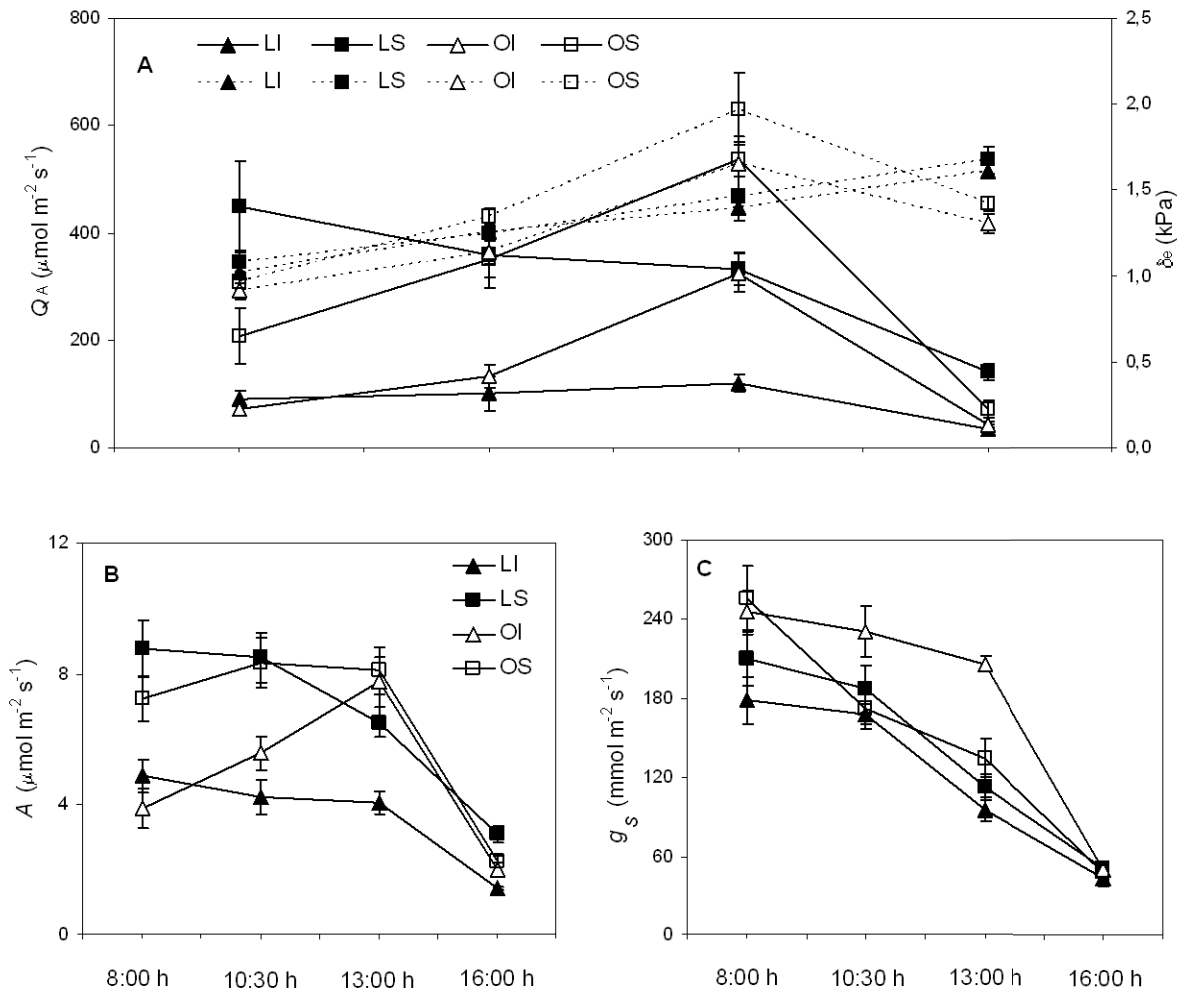


Fig. 3. Curso diário da radiação fotossinteticamente ativa interceptada ( $Q_A$  = linhas cheias) e do déficit de pressão de vapor entre a folha e a atmosfera ( $\delta_e$  = linhas pontilhadas) [A], da taxa de assimilação líquida de carbono ( $A$ ) [B] e da condutância estomática ( $g_s$ ) [C], nas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

### Concentrações de açúcares, amido e aminoácidos totais foliares

Em 2007, observaram-se menores concentrações de hexoses sob as menores RAF's em LI e LS, mas não em OI e OS, que foram similares independentemente da RAF. Com efeito, não se pôde observar uma variação consistente na concentração de hexoses dentro de cada posição da copa avaliada (Fig. 4A). A concentração de sacarose foi similar, independentemente dos tratamentos avaliados (Fig. 4B). A concentração de amido foi similar entre as três RAF's em LI e LS, enquanto em OI e OS, a concentração de amido foi maior em R3 do que em R1 (Fig. 4C). A razão amido:sacarose foi similar entre as três RAF's em LI, enquanto em LS, OI e OS, a razão amido:sacarose em R3 foi maior do que em R1 e R2 (Fig. 4D).

Em 2008, a concentração de hexoses e de sacarose em LI foi maior que em LS, enquanto na face oeste, a concentração de hexoses foi semelhante entre os dois estratos avaliados (Tab. 1). Tanto a concentração de amido quanto a razão amido:sacarose em LS foi maior do que em LI, enquanto esses parâmetros foram similares nas folhas das posições OS e OI (Tab. 1). Nenhum padrão consistente de variação de concentração de carboidratos foi observado, ao compararem-se cada estrato entre as duas faces avaliadas (Tab. 1).

A concentração de aminoácidos totais, em março 2007, foi semelhante nas três RAF's em OI e OS, enquanto em LI e LS a concentração de aminoácidos totais em R1 foi menor do que em R2 (Fig. 5E). Em março de 2008, a concentração de aminoácidos totais foi semelhante entre os estratos em ambas as faces; apenas em LS a concentração de aminoácidos foi maior do que em OS (Tab. 1).

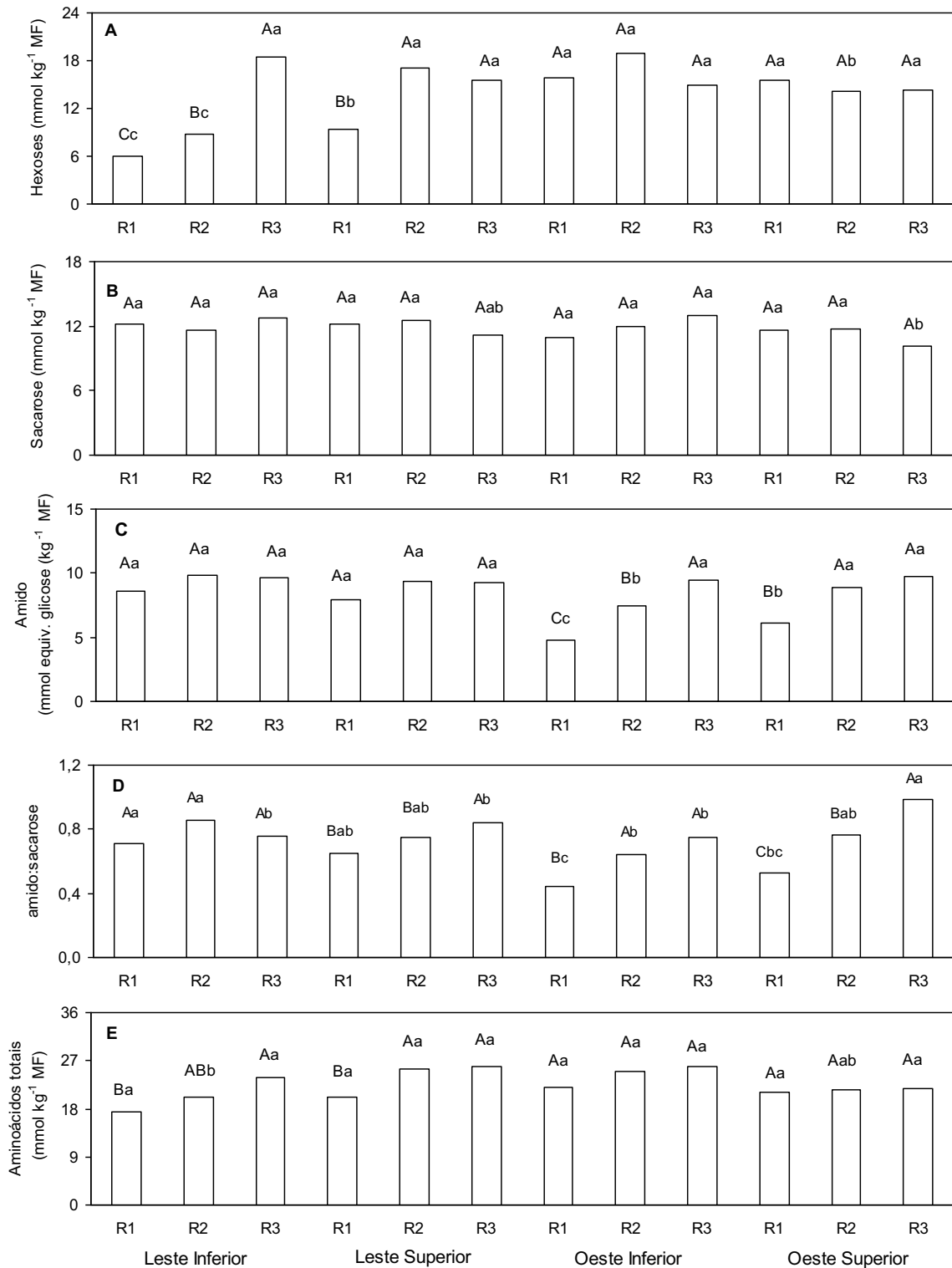


Fig. 4. Concentrações foliares de hexoses (A), de sacarose (B) e de amido (C), razão amido:sacarose (D) e concentração de aminoácidos totais (E) de plantas de café cultivadas em campo, obtida em março de 2007. Foram avaliados ramos com razão área foliar/número de frutos (RAF) de 0 a 6 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> (R1), de 6,1 a 14 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> (R2) e >14 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> (R3). Os ramos foram provenientes das posições leste inferior, leste superior, oeste inferior e oeste superior na planta. Letras maiúsculas indicam diferença significativa entre as médias das três RAF's dentro de cada posição da copa, e as letras minúsculas, entre as médias de cada RAF, nas quatro posições da copa (Newman-Keuls,  $P \leq 0,05$ ;  $n = 6$ ).

Tabela 1. Concentrações foliares de hexoses, sacarose, amido, aminoácidos totais e razão amido:sacarose de plantas de café cultivadas em campo, obtida em março de 2008. Foram avaliados ramos com razão área foliar/número de frutos (RAF) >20 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> nas faces leste e oeste e nos estratos superior e inferior do dossel. Letras maiúsculas indicam diferença entre as médias dos dois estratos em cada face, e as letras minúsculas, entre as médias de cada estrato, entre as duas faces copa (Newman-Keuls,  $P \leq 0,05$   $n= 6$ ).

Variáveis	Estrato	Face	
		Leste	Oeste
Hexoses (mmol kg <sup>-1</sup> MF)	Inferior	3,054 Aa	2,503 Ab
	Superior	1,548 Bb	2,231 Aa
Sacarose (mmol kg <sup>-1</sup> MF)	Inferior	6,028 Aa	4,439 Ab
	Superior	4,529 Ba	4,151 Aa
Amido (mmol equiv. glicose kg <sup>-1</sup> MF)	Inferior	7,871 Bb	9,661 Aa
	Superior	11,361 Aa	10,296 Ab
Amido:Sacarose	Inferior	1,352 Bb	2,222 Aa
	Superior	2,662 Aa	2,550 Aa
Aminoácidos totais (mmol kg <sup>-1</sup> MF)	Inferior	17,624 Aa	19,266 Aa
	Superior	16,119 Ab	20,287 Aa

### Atividade das enzimas nas folhas

Não foi observado um padrão claro na atividade catalítica máxima da SPS ( $V_{\max}$  SPS) e da atividade catalítica seletiva da SPS ( $V_{\text{sel}}$  SPS) em março de 2007, sob as três RAF's avaliadas, em todas as posições (Fig. 6A e 6B). O estado de ativação da SPS (EA) foi similar entre as três RAF's analisadas em LI, LS e OS, enquanto em OI o EA, em R3 foi menor do que em R1 e R2 (Fig. 6C). As atividades da pirofosforilase da ADP-glicose (AGPase), da invertase e da sintase da sacarose (Susy), em 2007, não apresentaram um padrão claro e consistente entre as RAF's nas posições avaliadas (Fig. 7A, 7B e 7C).

Em março de 2008, a atividade das enzimas analisadas e o EA da SPS (a atividade da AGPase não foi determinada) foram maiores em LS em comparação a LI, mas sem variar estatisticamente entre OS e OI (Tab. 2). A atividade das enzimas supramencionadas e EA da SPS foram menores em LI em comparação a OI (Tab. 2). No estrato superior, apenas  $V_{\max}$  SPS e  $V_{\text{sel}}$  SPS foram maiores em LS em relação a OS, enquanto a atividade das outras enzimas e EA da SPS foram similares entre LS e OS (Tab. 2).

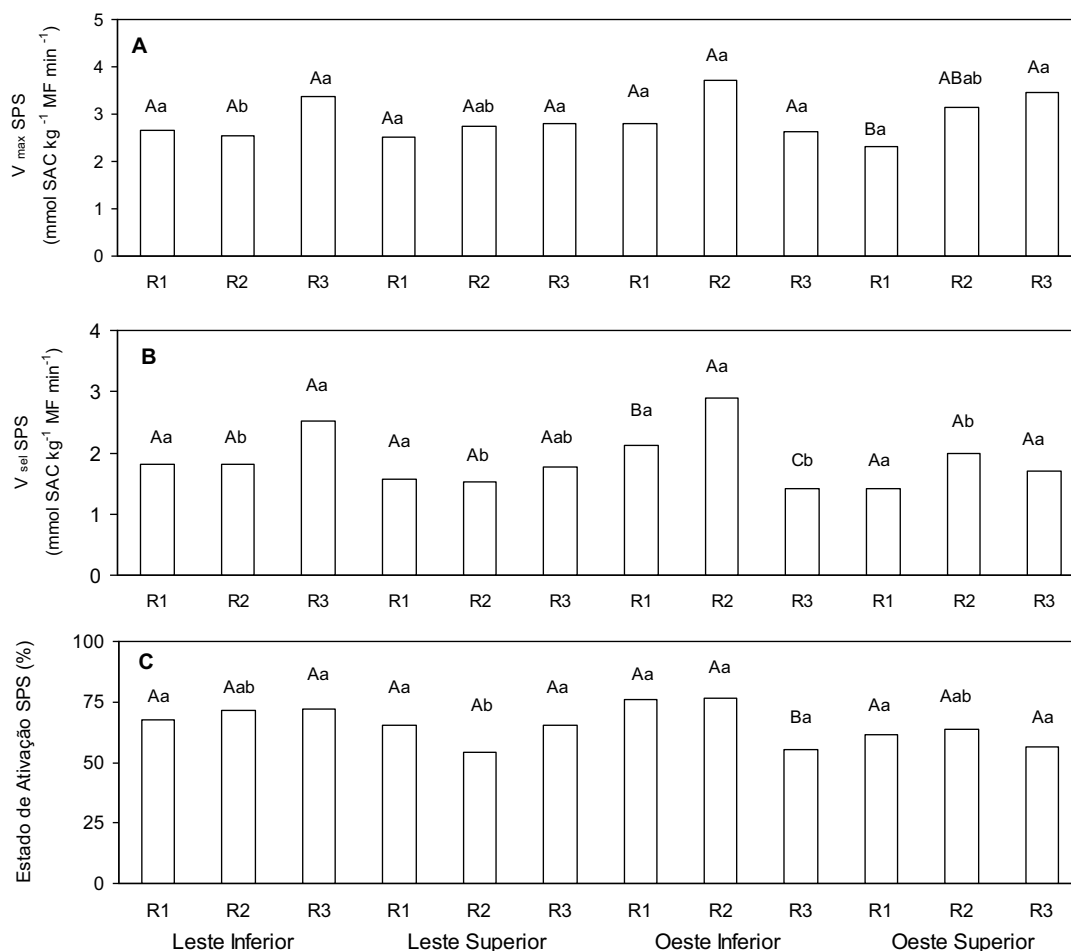


Fig. 6. Atividade catalítica máxima da SPS ( $V_{max} SPS$ ) (A), atividade catalítica seletiva da SPS ( $V_{sel} SPS$ ) (B) e estado de ativação da SPS (C) em folhas de café, de plantas cultivadas em campo, obtida em março de 2007. Foram avaliados ramos com razão área foliar/número de frutos (RAF) de 0 a 6 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> (R1), de 6,1 a 14 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> (R2) e >14 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> (R3). Os ramos foram provenientes das posições leste inferior, leste superior, oeste inferior e oeste superior na planta. Letras maiúsculas indicam diferença significativa entre as médias das três RAF's dentro de cada posição da copa, e as letras minúsculas, entre as médias de cada RAF, nas quatro posições da copa (Newman-Keuls,  $P \leq 0,05$ ;  $n= 6$ ).

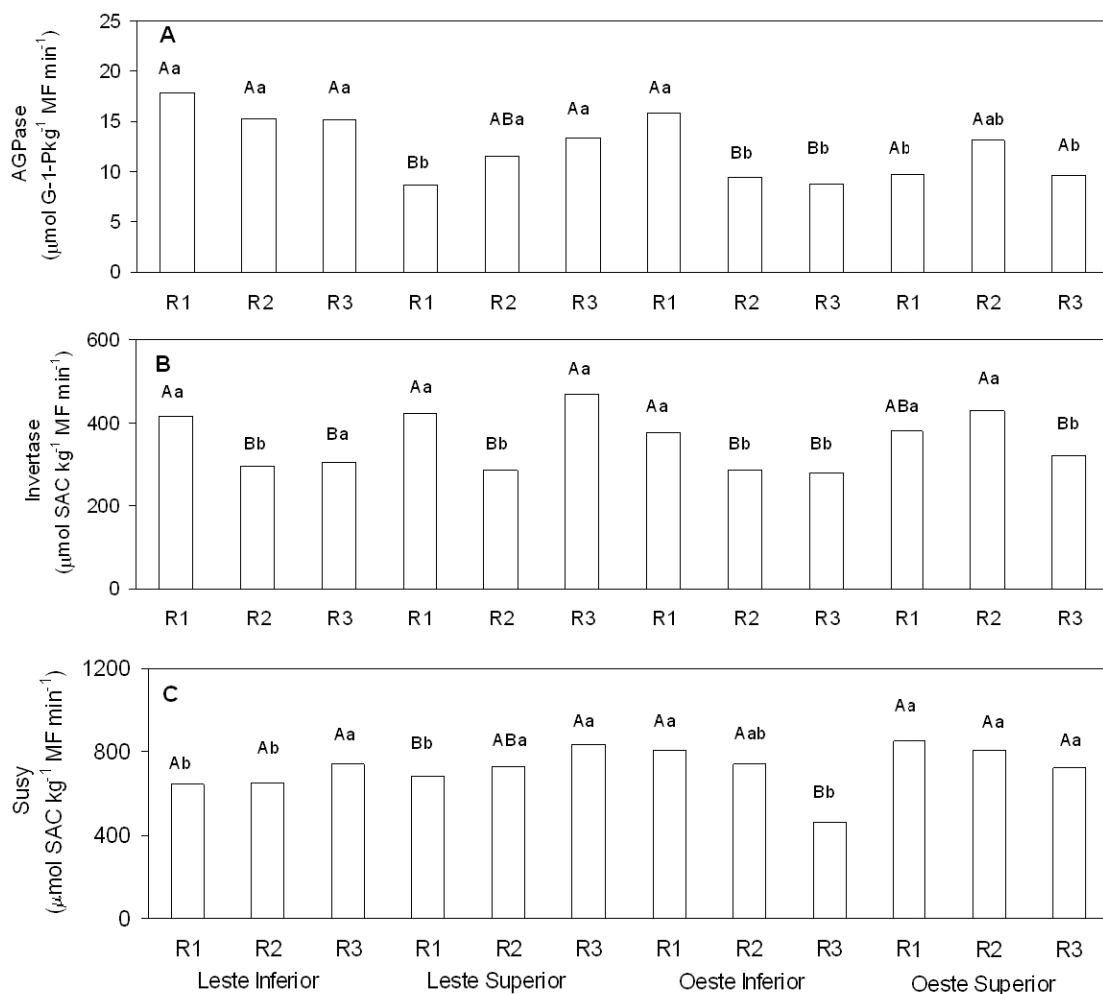


Fig. 7. Atividade foliar das enzimas pirofosforilase da ADP-glicose (AGPase) [A], invertase ácida [B] e sintase da sacarose (Susy) [C] em folhas de café, de plantas cultivadas em campo, obtida em março de 2007. Foram avaliados ramos com razão área foliar/número de frutos (RAF) de 0 a 6 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> (R1), de 6,1 a 14 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> (R2) e >14 cm<sup>2</sup> fruto<sup>-1</sup> (R3). Os ramos foram provenientes das posições leste inferior, leste superior, oeste inferior e oeste superior na planta. Letras maiúsculas indicam diferença significativa entre as médias das três RAF's dentro de cada posição da copa, e as letras minúsculas, entre as médias de cada RAF, nas quatro posições da copa (Newman-Keuls,  $P \leq 0,05$ ;  $n = 6$ ).

Tabela 2. Atividade foliar catalítica máxima da SPS ( $V_{\max}$  SPS), atividade catalítica seletiva da SPS ( $V_{\text{sel}}$  SPS), estado de ativação da SPS (EA), invertase ácida e sintase da sacarose (Susy) em folhas de café, de plantas cultivadas em campo, obtida em março de 2008. Foram avaliados ramos com razão área foliar/número de frutos (RAF)  $>20 \text{ cm}^2 \text{ fruto}^{-1}$  nas faces leste e oeste e nos estratos superior e inferior do dossel. Letras maiúsculas indicam diferença entre as médias dos dois estratos em cada face, e as letras minúsculas, entre as médias de cada estrato, entre as duas faces copa (Newman-Keuls,  $P \leq 0,05$   $n=6$ ). SAC = sacarose

Variáveis	Estrato	Face	
		Leste	Oeste
$V_{\max}$ SPS ( $\text{mmol SAC kg}^{-1} \text{ MF min}^{-1}$ )	Inferior	2,463 Bb	3,076 Ba
	Superior	4,589 Aa	3,905 Ab
$V_{\text{sel}}$ SPS ( $\text{mmol SAC kg}^{-1} \text{ MF min}^{-1}$ )	Inferior	0,759 Bb	1,272 Ba
	Superior	2,318 Aa	1,753 Ab
Estado de ativação da SPS (%)	Inferior	31,223 Bb	41,477 Aa
	Superior	50,388 Aa	45,267 Aa
Invertase Ácida ( $\mu\text{mol SAC kg}^{-1} \text{ MF min}^{-1}$ )	Inferior	257,292 Bb	364,796 Aa
	Superior	349,471 Aa	378,671 Aa
Susy ( $\mu\text{mol SAC kg}^{-1} \text{ MF min}^{-1}$ )	Inferior	629,017 Bb	794,349 Aa
	Superior	1050,159 Aa	934,121 Aa

## 2.4- Discussão

As trocas gasosas, a concentração de carboidratos e de aminoácidos e a atividade de algumas enzimas-chave do metabolismo do carbono foram analisadas em duas situações distintas: em março de 2007, em dias ensolarados com altas temperaturas e alto  $\delta_e$  e, de modo oposto, em março de 2008, com dias nublados, temperaturas mais amenas e baixo  $\delta_e$ . Decréscimos em  $A$  e  $g_s$ , ao longo do dia, principalmente em dias ensolarados, podem estar relacionados a muitos fatores, tais como: excesso de irradiância, o qual pode causar fotoinibição da fotossíntese (DaMatta, 2004); alta temperatura foliar e aumentos em  $\delta_e$ , acarretando reduções em  $g_s$  e limitando o fluxo de  $\text{CO}_2$  para a câmara sub-estomática (Ronquim *et al.*, 2006). Com efeito, como um todo, em 2007, observaram-se baixas taxas fotossintéticas, mesmo no início da manhã, fato associado à baixa  $g_s$  e baixa razão  $C_i/C_a$ , evidenciando forte limitação estomática à fotossíntese. Estes resultados são similares aos observados por Dias (2006), Araújo *et al.* (2008), Chaves *et al.* (2008) e DaMatta *et al.* (2008a), que avaliaram as trocas gasosas de café arábica em dias claros, nas condições de Viçosa, Minas Gerais. É importante ressaltar que, nesses estudos, não houve qualquer evidência de fotoinibição da fotossíntese. Salienta-se

que é fato bem estabelecido que o estômato do cafeeiro arábico exibe alta sensibilidade estomática à demanda evaporativa da atmosfera (Fanjul *et al.*, 1985; Barros *et al.*, 1997; Ronquim *et al.*, 2006; Chaves *et al.*, 2008; DaMatta *et al.*, 2008a), o que impõe forte restrição às trocas gasosas na espécie. Por outro lado, em 2008, taxas de fotossíntese relativamente elevadas, mesmo até por volta das 13:00 h, desde que a irradiância não fosse excessivamente baixa (e.g., face leste inferior à tarde), foram observadas, associadas a alta  $g_s$  e, como decorrência, a razão  $C_i/C_a$  foi substancialmente maior em 2008 que em 2007. Isso evidencia, de modo geral, baixas limitações estomáticas à fotossíntese. Em todo o caso, mesmo em 2008, as taxas máximas de  $A$  observadas ( $\sim 9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) foram muito inferiores à capacidade fotossintética potencial do cafeeiro ( $30\text{-}40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; DaMatta *et al.*, 2007), o que tem sido explicado por uma baixa condutância mesofílica dessa espécie (Araújo *et al.*, 2008).

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

O padrão diurno das trocas gasosas aqui apresentado é similar ao observado por Ronquim *et al.* (2006), que avaliaram, no estado de São Paulo, as trocas gasosas de café arábica em dias nublados e em dias ensolarados. Esses autores postularam que o cafeeiro, por ser uma espécie originalmente de sombra, teria as suas trocas gasosas maximizadas sob condições de sombreamento ou em dias nublados. Entretanto, é necessário enfatizar que as trocas gasosas, medidas tanto no experimento de Ronquim *et al.* (2006) como neste experimento, o foram em folhas próximas ao ápice dos ramos plagiotrópicos, portanto, mais expostas à alta

irradiância. Em função do intenso auto-sombreamento na copa do cafeeiro, especialmente em espaçamentos mais adensados, é muito provável que as folhas mais internas na copa, apesar de se situarem num ambiente propício à manutenção de altas taxas de trocas gasosas, teriam a sua fotossíntese limitada pela baixa disponibilidade de luz (DaMatta, 2004; DaMatta *et al.*, 2007, 2008b). Nesse contexto, é pouco provável, pelo menos em regiões ótimas ou sub-ótimas à cafeicultura, que o sombreamento resultaria em benefícios apreciáveis à produção do cafeeiro (DaMatta, 2004; DaMatta *et al.*, 2007, 2008b).

A exemplo do que foi relatado no Capítulo 1, nenhuma alteração de monta na magnitude das taxas de fotossíntese foi observada, em resposta às diferentes RAF's, independentemente da posição da copa, em 2007. Estes resultados são consistentes com os observados em oliveira (Proietti, 2000; Proietti *et al.*, 2006) e em castanheira (Famiani *et al.*, 2000), mas contrastam com os dados obtidos por Gucci *et al.* (1994) em macieira, por Urban & Léchaudel (2005) em mangueira e por Li *et al.* (2007) em pessegueiro, que encontraram maiores valores de  $A$  e  $g_s$ , na medida em que se reduzia a RAF. Os resultados aqui apresentados podem ter sido afetados pela influência da perda de autonomia dos ramos (vide Capítulo 1). Em qualquer caso, em consonância com a falta de resposta de  $A$  em função das diferentes RAF's, observou-se, de maneira geral, em nível foliar, similaridade na concentração de açúcares (sacarose e hexoses), na concentração de amido e na relação amido:sacarose na maioria dos tratamentos analisados em 2007, além da ausência de um padrão claro de resposta das atividades das enzimas AGPase, invertase, SuSy e SPS. Registre-se que, no caso da SPS, tanto a atividade potencial ( $V_{max}$ , que indica alterações nas propriedades cinéticas da enzima) como a seletiva ( $V_{sel}$ , indicativo da quantidade de proteína), bem como o seu estado de ativação, pouco responderam aos tratamentos, em 2007. Portanto, a similaridade em  $A$  entre os tratamentos foi também traduzida por alterações apenas marginais no metabolismo do carbono. Em 2008, por outro lado, observou-se tendência de menores atividades das enzimas supracitadas nas folhas da posição leste inferior, fato que pode estar associado com menor taxa de fotossíntese ao longo do dia, provavelmente em função de uma menor disponibilidade de luz nessa face, conforme discutido por Araújo (2006). À luz dos dados apresentados, não fica claro, contudo, o porquê de as folhas daquela posição mostrarem, em comparação com as da posição leste superior, maiores concentrações de hexoses e sacarose e menor concentração de amido.

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

## 2.5- Referências

- Antunes W.C., Pompelli M.F., Carretero D.M., DaMatta F.M. (2008) Allometric models for non-destructive leaf area estimation in coffee (*Coffea arabica* and *C. canephora*). *Annals of Applied Biology* 153, 33-40.
- Araújo W.L. (2006) *Limitações da fotossíntese e metabolismo do carbono em folhas de diferentes posições da copa do cafeeiro (Coffea arabica L.)*. Viçosa, UFV, Tese (MS), 43p.
- Araújo W.L., Dias P.C., Moraes G.A.B.K., Celin E.F., Cunha R.L., Barros R.S., DaMatta F.M. (2008) Limitations to photosynthesis in coffee leaves from different canopy positions. *Plant Physiology and Biochemistry* 46, 884-890.
- Barros R.S., Mota J.W.S., DaMatta F.M., Maestri M. (1997) Decline of vegetative growth in *Coffea arabica* L. in relation to leaf temperature, water potential and stomatal conductance. *Field Crops Research* 54, 65-72.
- Cannell M.G.R. (1971) Effects of fruiting, defoliation and ring-barking on the accumulation of dry matter in branches of *Coffea arabica* L. in Kenya. *Experimental Agriculture* 7, 63-74.
- Chaves A.R.M., Ten Caten A., Pinheiro H.A., Ribeiro A., DaMatta F.M. (2008) Seasonal changes in photoprotective mechanisms of leaves from shaded and unshaded field-grown coffee (*Coffea arabica* L.) trees. *Trees* 22, 351-361.
- DaMatta F.M. (2004) Ecophysiological constraints on the production of shaded and unshaded coffee trees: a review. *Field Crops Research* 86, 99-114.
- DaMatta F.M., Ronchi C.P., Maestri M., Barros R.S. (2007) Ecophysiology of coffee growth and production. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 19, 485-510.

- DaMatta F.M., Cunha R.L., Antunes W.C., Martins S.C.V., Araújo W.L., Fernie A., Moraes G.A.B.K. (2008a) In field-grown coffee trees source-sink manipulation alters photosynthetic rates, independently of carbon metabolism, via alterations in stomatal function. *New Phytologist* 178, 348-357.
- DaMatta F.M., Carvalho C.H.S., Rena A.B. (2008b) Aspectos fisiológicos do crescimento e da produção do cafeeiro. In: Carvalho C.H.S. (Ed), *Cultivares de café: origem, características e recomendações*. Embrapa Café, Brasília, 57-66.
- Duan W., Fan P.G., Wang L.J., Li W.D., Yan S.T., Li S.H. (2008) Photosynthetic response to low sink demand after fruit removal in relation to photoinhibition and photoprotection in peach trees. *Tree Physiology* 28, 123-132.
- Dias P.C. (2006) *Variação espacial da fotossíntese e de mecanismos de fotoproteção no cafeeiro (Coffea arabica L.)*. Viçosa, UFV, Tese (MS), 49p.
- Famiani F., Proietti P., Palliotti A., Ferranti F., Antognozzi E. (2000) Effects of leaf to fruit ratios on fruit growth in chesnut. *Scientia Horticulturae* 85, 145-152.
- Fanjul L., Arreola-R R., Mendez-C M.P. (1985) Stomatal responses to environmental variables in shade and sun grown coffee plants in Mexico. *Experimental Agriculture* 21, 249-258.
- Franck N., Vaast P., Génard M., Dauzat J. (2006) Soluble sugars mediate sink feedback down-regulation of leaf photosynthesis in field-grown *Coffea arabica*. *Tree Physiology* 26, 517-525.
- Gucci R., Grappadelli C., Tustin S., Ravaglia G. (1994) The effect of defruiting at different stages of fruit development on leaf photosynthesis of “Golden Delicious” apple. *Tree Physiology* 15, 35-40.
- Iglesias D.J., Lliso I., Tadeo F.R., Talon M. (2002) Regulation of photosynthesis through source–sink imbalance in citrus is mediated by carbohydrate content in leaves. *Physiologia Plantarum* 116, 563-572.
- Kozlowski T.T., Pallardy S.G. (1997) *Physiology of Woody Plants*. San Diego: Academic Press, 411p.
- Li W.D., Duan W., Fan P.G., Yan S.T., Li S.H. (2007) Photosynthesis in response to sink-source activity and in relation to end products and activities of metabolic enzymes in peach trees. *Tree Physiology* 27, 1307-1318.
- Moore S., Stein W.H. (1948) Photometric ninhydrin method for use in chromatography of amino acids. *Journal of Biological Chemistry* 176, 367-388.
- Paul M.J., Pellny T.K. (2003) Carbon metabolite feedback regulation of leaf photosynthesis and development. *Journal of Experimental Botany* 54, 539-547.

- Praxedes S.C., DaMatta F.M., Loureiro M.E., Ferrão M.A.G., Cordeiro A.T. (2006) 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.
- Proietti P. (2000) Effect of fruiting on leaf gas exchange in olive (*Olea europaea* L.). *Photosynthetica* 38, 397-402.
- Proietti P., Nasini L., Famiani F. (2006) Effect of different leaf-to-fruit ratios on photosynthesis and fruit growth in olive (*Olea europaea* L.). *Photosynthetica* 44, 275-285.
- Rivas F., Gravina A., Augustí M. (2007) Girdling effects on fruit set and quantum yield efficiency of PSII in two *Citrus* cultivars. *Tree Physiology* 27: 527-535.
- Ronchi C.P., DaMatta F.M., Batista K.D., Moraes G.A.B.K., Loureiro M.E., Ducatti C. (2006) Growth and photosynthetic down-regulation in *Coffea arabica* in response to restricted root volume. *Functional Plant Biology* 33, 1013-1023.
- Ronquim J.C., Prado C.H.B.A., Novaes P., Fahl J.I., Ronquim C.C. (2006) Carbon gain in *Coffea arabica* during clear and cloudy days in the wet season. *Experimental Agriculture* 42, 147-164.
- SAEG- *Sistema para Análises Estatísticas*. 2007. Version 9.1. Viçosa, Brasil: Fundação Arthur Bernardes.
- Stitt M. (1991) Rising CO<sub>2</sub> levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. *Plant, Cell and Environment* 14, 741-762.
- Stitt M. (1994) Manipulation of carbohydrate partitioning. *Current Opinion in Biotechnology* 5, 137-143.
- Stitt M., Krapp A. (1999) The interaction between elevated carbon dioxide and nitrogen nutrition: the physiological and molecular background. *Plant, Cell & Environment* 22, 583-621.
- Urban L., Léchaudel M., Lu P. (2004) Effect of fruit load and girdling on leaf photosynthesis in *Mangifera indica* L. *Journal of Experimental Botany* 55, 2075-2085.
- Urban L., Léchaudel M. (2005) Effect of leaf-to-fruit ratio on leaf nitrogen content and net photosynthesis in girdled branches of *Mangifera indica* L. *Trees* 10, 564-571.
- Vaast P., Angrand J., Franck N., Dauzat J., Génard M. (2005) Fruit load and branch ring-barking affect carbon allocation and photosynthesis of leaf and fruit of *Coffea arabica* in the field. *Tree Physiology* 25, 753-760.

#### **IV. Conclusões gerais**

Os presentes resultados demonstram forte bienalidade de produção do cafeeiro. Não foi possível associar diferenças de produção entre tratamentos às diferenças nas taxas fotossintéticas nem às diferenças na disponibilidade de carboidratos, fato que poderia ser explicado pela perda da autonomia dos ramos, particularmente nos períodos de alta demanda de assimilados pelos frutos. Em consonância a essas sugestões, nenhuma alteração substancial nas atividades de enzimas-chave associadas ao metabolismo do carbono foi verificada. Não se pôde, também, associar seca de ramos, cuja magnitude aumentou com a redução da razão área foliar/fruto, à disponibilidade de minerais e de carboidratos, nem ao estresse oxidativo. Em adição, não se verificaram variações de bienalidade de produção entre faces do dossel; possivelmente, maior produção da face leste poderia estar associada à maior disponibilidade de luz, nas condições deste experimento. Os resultados sugerem que, durante a fase de alta demanda de assimilados pelos frutos, pode ocorrer perda de autonomia dos ramos do cafeeiro. Registra-se, ainda, que a manutenção das trocas gasosas, ao longo do dia, pode estar muito mais associada a baixas demandas evaporativas da atmosfera do que propriamente com retroinibição da fotossíntese. Nesse sentido, os estômatos parecem responder fortemente ao aumento do déficit de pressão de vapor, porém, ritmos endógenos também podem estar associados ao fechamento estomático, especialmente no fim da tarde.