



LISSA IZABEL FERREIRA DE ANDRADE

**FOTOSSÍNTESE E ANATOMIA DE RAIZ EM GENÓTIPOS
DE *Coffea arabica* L. SOB DÉFICIT HÍDRICO**

**LAVRAS - MG
2019**

LISSA IZABEL FERREIRA DE ANDRADE

**FOTOSSÍNTESE E ANATOMIA DE RAIZ EM GENÓTIPOS DE *Coffea arabica* L.
SOB DÉFICIT HÍDRICO**

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

Prof. Dr. Paulo Eduardo Ribeiro Marchiori
Orientador

**LAVRAS - MG
2019**

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

Andrade, Lissa Izabel Ferreira de.

Fotossíntese e anatomia de raiz em genótipos de *Coffea arabica*
L. sob déficit hídrico / Lissa Izabel Ferreira de Andrade. - 2019.
70 p.

Orientador(a): Paulo Eduardo Ribeiro Marchiori.

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de
Lavras, 2019.

Bibliografia.

1. Fotossíntese. 2. Disponibilidade hídrica. 3. Cafeeiro. I.
Marchiori, Paulo Eduardo Ribeiro. II. Título.

LISSA IZABEL FERREIRA DE ANDRADE

**FOTOSSÍNTESE E ANATOMIA DE RAIZ EM GENÓTIPOS DE *Coffea arabica* L.
SOB DÉFICIT HÍDRICO**

**PHOTOSYNTHESIS AND ROOT ANATOMY IN *Coffea arabica* L. GENOTYPES
UNDER WATER DEFICIT**

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

APROVADA em 20 de fevereiro de 2019.

Dr^a. Débora Domiciano

CTC

Dr^a. Sara Adrian López de Andrade

UNICAMP

Dr^a. Vânia Aparecida Silva

EPAMIG



Dr. Paulo Eduardo Ribeiro Marchiori

Orientador

**LAVRAS - MG
2019**

Aos meus pais Francisca e
Ferreira pelo amor incondicional
DEDICO

Aos meus sobrinhos Joel Bernardo e
Ana Ester, donos do meu sorriso
OFEREÇO

AGRADECIMENTOS

À Deus, que é Poderoso para fazer infinitamente mais do que pedi ou pensei. Te amo!

Ao meu querido pai Ferreira, por incentivar e acreditar que eu sempre posso ir além.

À minha amada mãe Francisca (Ir. Nenem), minha maior fonte de inspiração. Quem dera um dia eu possa chegar a ser um terço do que a senhora é.

Ao “exército da Ir. Nenem”: Regina, Livia e Raissa. Irmandade e parceria pra vida toda!

Aos meus sobrinhos Joel Bernardo e Ana Ester por me proporcionarem sempre os melhores momentos e serem luz na minha vida.

À Universidade Federal de Lavras pela oportunidade concedida na realização do mestrado e ao Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, pela oportunidade.

Ao meu orientador, Paulo Eduardo Ribeiro Marchiori pelos ensinamentos e conselhos durante esses dois anos de convívio. MUITÍSSIMO obrigada!

A Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais (EPAMIG) pela concessão dos materiais de estudo.

Aos membros da banca examinadora: prof. Dr. Vânia Aparecida Silva, prof. Dr. Sara Adrián López de Andrade e Dr. Débora Domiciano pelas contribuições.

Aos Laboratórios de Cultura de Tecidos de Plantas e Anatomia Vegetal pela presteza na realização das análises.

Ao Márcio Paulo Pereira e Thales Henrique Cherubino Ribeiro pela grande ajuda durante a execução do experimento.

A todos do grupo de pesquisa Laboratório de Bioquímica e Fisiologia Molecular de Plantas pela acolhida e contribuição de cada um em algum momento dessa jornada.

Aos meninos do Apê dos Nordestinos pela convivência e respeito.

A Jandelson por estar sempre ao meu lado, me escutando, consolando nos momentos mais difíceis e tornando tudo muito mais leve.

Ao grupo Quarteto Fantástico pela amizade, cumplicidade e a capacidade de transformar lágrimas em sorrisos.

A turma do “Coffee del LEV”, pela torcida e momentos de descontração.

Aos funcionários Joel, Odorêncio e Salete pelo cuidado e carinho de sempre.

A todos que direta ou indiretamente contribuíram, oraram e torceram para que no final tudo desse certo. Gratidão me define!

O presente trabalho foi realizado com apoio da Fundação de Amparo à Pesquisa de Minas Gerais (FAPEMIG) e Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES).

*“Até aqui nos ajudou o Senhor.”
(I Samuel 7:12)*

RESUMO

O cafeeiro durante seu ciclo é submetido a períodos de déficit hídrico e a complexidade de suas respostas ainda não são completamente conhecidas. Entender os mecanismos de respostas adaptativas são necessários para prever as estratégias de sobrevivência e contribuir para o melhoramento da cafeicultura sob condições de seca. O presente trabalho teve como objetivo identificar se respostas fisiológicas podem induzir alterações anatômicas em genótipos de *Coffea arabica* L. em condições de déficit hídrico que promovam tolerância a seca. Foi adotado um delineamento de blocos casualizados, em que quatro materiais de *Coffea arabica* L. (*cv.* Catiguá MG3 e Catuaí IAC; genótipos G7 e G19) foram cultivadas em vasos com capacidade de 22L e mantidas em duas condições hídricas contrastantes, com e sem restrição hídrica, em esquema fatorial 4x2, com cinco repetições. Ao longo do experimento foram avaliados o potencial hídrico do xilema na antemanhã (Ψ_{xil}), teor relativo de água (TRA), trocas gasosas, curvas de resposta à variação de CO_2 e luz, quantificação de pigmentos fotossintéticos e anatomia radicular. O déficit hídrico induzido reduziu o Ψ_{xil} e TRA das quatro *cv.*/genótipos sendo o genótipo G7 o que apresentou os valores mais baixos sob essas condições. Plantas sob déficit hídrico apresentaram menores taxas de fotossíntese (A), transpiração (E) e condutância estomática (g_s). Nas curvas de resposta da fotossíntese a luz foi observada uma redução na taxa de assimilação máxima da curva de resposta em função da radiação fotossinteticamente ativa ($A_{máxQ}$) para todas as plantas sob déficit hídrico. Nas curvas de resposta da fotossíntese ao CO_2 foi observado que em condições de menor disponibilidade hídrica houve uma redução nos valores da taxa de velocidade de carboxilação da Rubisco ($V_{Cmáx}$), indicando uma diminuição na atividade carboxilase da enzima. O genótipo G19 sob déficit hídrico apresentou menores valores nas taxas de regeneração da Ribulose 1,5 bifosfato (RuBP) dependente da taxa de transporte de elétrons ($J_{máx}$) e pela utilização da triose fosfato (TPU) e a *cv.* Catuaí menor condutância mesofílica (g_m). A diminuição nos valores de $V_{Cmáx}$ e $J_{máx}$ indicam que as menores taxas de A nas plantas sob restrição hídrica estão relacionadas a menor síntese da Rubisco e da utilização de elétrons para regeneração da RuBP. Nas raízes das plantas sob déficit hídrico, foram observadas alterações anatômicas na área transversal da raiz dos genótipos G7 e G19, na área do cilindro vascular da *cv.* Catuaí e no número de pêlos radiculares para o genótipo G7. O genótipo G19 apresentou aumento no número de elementos traqueais e polos do metaxilema, assim como a *cv.* Catiguá e o genótipo G7 apresentaram uma redução no diâmetro do elemento traqueal. Os genótipos G7 e G19 apresentaram maior capacidade fotossintética que as *cv.* Catiguá e Catuaí na condição de maior disponibilidade hídrica, entretanto quando expostos a condições de déficit hídrico observou-se redução dessa variável em todas as espécies afetando principalmente, a atividade da Rubisco. As alterações anatômicas em cafeeiro sob déficit hídrico mostraram que essas estratégias podem contribuir como medidas para aumentar a tolerância de cada *cv.*/genótipo a essas condições.

Palavras-chave: Fotossíntese. Disponibilidade hídrica. Cafeeiro. Alterações. Raízes.

ABSTRACT

Coffee trees during their cycle are subjected to periods of water deficit and the complexity of their responses are not yet fully understood. Understanding adaptive responses mechanisms are necessary to predict survival strategies and contribute to the improvement of coffee cultivation under water deficit conditions. The aim was to identify if physiological responses can induce anatomical changes in *Coffea arabica* L. genotypes under conditions of water deficit that promote drought tolerance. The experiment design was a randomized block design with four materials of *C. arabica* L. (*cvs.* Catiguá MG3 and Catuaí IAC; genotypes G7 and G19), grown in pots with 22L capacity and maintained in two contrasting water conditions, with and without water restriction, in a 4x2 factorial scheme, with five replications. Throughout the experimental period it was evaluated the pre-dawn xylem water potential (Ψ_{pd}), relative water content (RWC), gas exchange, CO₂ and light response curves, photosynthetic pigments content, and root anatomy. The water deficit was responsible to reduce Ψ_{pd} and RWC of all four *cv./genotypes*, being G7 the genotype with lower values under these conditions. The disturbance of the water status of plants under water deficit conditions was responsible for decreasing photosynthesis (A), transpiration (E), and stomatal conductance (g_s). A reduction in the maximum assimilation rate of the response curve as a function of the photosynthetically active radiation (A_{maxQ}) was observed in the photosynthesis response curves for all plants under water deficit. For the CO₂ response curve was observed that under lower water availability, there was a reduction in the maximum carboxylation rate (V_{cmax}), indicating a decrease in the carboxylase activity of Rubisco. The genotype G19 under water deficit showed lower values of regeneration of Ribulose 1,5-biphosphate (RuBP), dependent on the electron transport rate (J_{max}) and the triose-phosphate utilization (TPU), while *cv.* Catuaí had lower mesophyll conductance (g_m). The reduction of V_{cmax} and J_{max} indicates that lower photosynthetic rates in plants under water restriction are related to the decrease in the carboxylase activity of Rubisco. In the roots of plants under water deficit, it was observed anatomical modifications in root cross-sectional area of genotypes G7 and G19, in vascular cylinder area of *cv.* Catuaí, and in the number of root hairs of genotype G7, which may be characterized as strategies in order to enhance the capacity of retention and absorption of water, respectively. The genotype G19 had an increase in the number of tracheal elements and metaxylem poles, as well as the *cv.* Catiguá and the genotype G7 showed a reduction in the diameter of tracheal element. The genotypes G7 and G19 had higher photosynthetic capacity than *cvs.* Catiguá and Catuaí in the condition of larger water availability; however when exposed to water deficit conditions there was a reduction of this characteristic for all *cv./genotypes*, affecting mainly biochemical process. The anatomical changes in coffee trees under water deficit showed that these strategies may contribute to increase the tolerance of each *cv./genotype* to these conditions.

Keywords: Photosynthesis. Water availability. Coffee tree. Roots.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** – Valores de temperatura (Temp, °C) máxima, mínima e a média diária no eixo primário, representadas pelas linhas contínuas vermelho escuro, rosa e cinza, respectivamente. Umidade relativa (UR, %) no eixo secundário, representada pela linha tracejada azul. A marcação rosa indica a faixa de dias em que foram realizadas as análises durante o período de restrição hídrica e a marcação verde indica a faixa de dias em que foram realizadas as análises após reidratação. * = Início do déficit hídrico. ● = início das análises com variação diurna. ◆ = análise de Potencial do xilema e teor relativo de água. ▲ = coleta para pigmentos. ■ = coleta de raízes. { = período de análises das curvas A/C_i e A/Q23
- Figura 2** – Curva de calibração dos sensores utilizados no monitoramento da umidade no solo.....26
- Figura 3** – Estrutura dos sensores de todos os tratamentos conectados à placa de arduino (A) e os sensores acoplados no centro do vaso (B).....27
- Figura 4** – Organograma representativo das etapas do período experimental.....28
- Figura 5** – Umidade do solo (%) representativo de cada tratamento a partir do vigésimo dia do início da restrição hídrica. A marcação rosa indica a faixa de dias em que foram realizadas as análises fisiológicas durante o período de restrição hídrica e a marcação verde indica a faixa de dias em que foram realizadas as análises após reidratação.....34
- Figura 6** – Potencial hídrico do xilema (Ψ_{xil}) medido na antemanhã (5:00 h) nos períodos de restrição hídrica (A) e de reidratação (B) em quatro cvs./genótipos de cafeeiros com e sem déficit hídrico. Cada histograma representa o valor médio (n=5). As letras maiúsculas indicam diferenças entre os genótipos e as letras minúsculas indicam diferença entre a condição hídrica (Scott-knott, $p < 0,05$).....35
- Figura 7** – Teor relativo de água (TRA) nos períodos de restrição hídrica (A) e de reidratação (B) em quatro cvs./genótipos de cafeeiros com e sem déficit hídrico. Cada histograma representa o valor médio (n=5). As letras maiúsculas indicam diferenças entre os genótipos e as letras minúsculas indicam diferença entre a condição hídrica (Scott-knott, $p < 0,05$).....37
- Figura 8** – Assimilação de CO_2 (A) medida em função da variação diurna (das 7 às 17 horas) em quatro cvs./genótipos de cafeeiro (Catiguá = A; Catuaí = C; G7 = E; G19 = G no período de restrição hídrica) e (Catiguá = B; Catuaí = D; G7 = F; G19 = H no período de reidratação) com e sem déficit hídrico. Cada ponto representa o valor médio (n=5) \pm erro-padrão.....39
- Figura 9** – Condutância estomática (g_s) medida em função da variação diurna (das 7 às 17 horas) em quatro cvs./genótipos de cafeeiro (Catiguá = A; Catuaí = C; G7 = E; G19 = G no período de restrição hídrica) e (Catiguá = B; Catuaí = D; G7 = F; G19 = H no período de reidratação) com e sem déficit hídrico. Cada ponto representa o valor médio (n=5) \pm erro-padrão.....40

- Figura 10** – Transpiração (E) medida em função da variação diurna (das 7 às 17 horas) em quatro cvs./genótipos de cafeeiro (Catiguá = A; Catuaí = C; G7 = E; G19 = G no período de restrição hídrica) e (Catiguá = B; Catuaí = D; G7 = F; G19 = H no período de reidratação) com e sem déficit hídrico. Cada ponto representa o valor médio ($n=5$) \pm erro-padrão.....41
- Figura 11** – Estimativa da A integrada durante o período diurno considerando 10 horas (das 7 às 17 horas) nos períodos de restrição hídrica (A) e de reidratação (B) em quatro cvs./genótipos de cafeeiros com e sem déficit hídrico. Cada histograma representa o valor médio ($n=5$). As letras maiúsculas indicam diferenças entre os genótipos e as letras minúsculas indicam diferença entre a condição hídrica (Scott-knott, $p<0,05$)..... 42
- Figura 12** – Taxa fotorrespiratória (FR, %) no período de restrição hídrica em quatro cvs./genótipos de cafeeiros com e sem déficit hídrico. Cada histograma representa o valor médio ($n=5$). As letras maiúsculas indicam diferenças entre os genótipos e as letras minúsculas indicam diferença entre a condição hídrica (Scott-knott, $p<0,05$)..... 43
- Figura 13** – Assimilação de CO_2 (A) em função da variação da concentração intercelular de CO_2 (C_i) realizadas em todos os cafeeiros no período de restrição hídrica. Cada valor representa o valor médio ($n=5$).....46
- Figura 14** – Assimilação de CO_2 (A) em função da variação da resposta ao fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (Q) realizadas em todos os cafeeiros no período de restrição hídrica. Cada valor representa o valor médio ($n=5$)49
- Figura 15** – Conteúdo de pigmentos ($\mu g\ g^{-1}$ MF). (Chl a = A; Chl b = C; Carotenoides totais = E no período de restrição hídrica) e (Chl a = B; Chl b = D; Carotenoides totais = F no período de reidratação) em quatro cvs./genótipos de cafeeiro com e sem déficit hídrico. Cada histograma representa o valor médio ($n=5$). As letras maiúsculas indicam diferenças entre os genótipos e as letras minúsculas indicam diferença entre a condição hídrica (Scott-knott, $p<0,05$)51
- Figura 16** – Representação da área da secção transversal de raízes fotografadas em uma magnificação de 4x realizadas em todos os cafeeiros no período de restrição hídrica. A= Catiguá referência e B= Catiguá sob restrição hídrica; C= Catuaí referência e D= Catuaí sob restrição hídrica; E= G7 referência e F= G7 sob restrição hídrica; G= G19 referência e H= G19 sob restrição hídrica. (\rightarrow = pêlos radiculares; \bigcirc = amido).....55
- Figura 17** – Representação da área do cilindro vascular em uma magnificação de 10x realizadas em todos os cafeeiros no período de restrição hídrica. A= Catiguá referência e B= Catiguá sob restrição hídrica; C= Catuaí referência e D= Catuaí sob restrição hídrica; E= G7 referência e F= G7 sob restrição hídrica; G= G19 referência e H= G19 sob restrição hídrica56

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** - Características químicas do solo + areia utilizado como substrato para o cultivo das plantas durante o experimento. 25
- Tabela 2** - Valores médios da assimilação máxima de CO₂ medido na curva $A/C_i = (A_{máx}C_i, \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$; velocidade máxima de carboxilação Rubisco= ($V_{Cmáx}, \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); regeneração da RuBP dependente da taxa de transporte de elétrons = ($J_{máx}, \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); taxa de utilização da triose fosfato= (TPU, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); condutância mesofílica = $g_m (\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ Pa}^{-1})$; Limitação estomática= (LS, %); Limitação metabólica = (LM, %), medidos a partir da curva A/C_i realizadas em todos os cafeeiros e nos períodos de restrição hídrica e reidratação. Cada valor representa o valor médio ($n=5$) \pm desvio padrão. As letras maiúsculas indicam diferenças entre os genótipos e as letras minúsculas indicam diferença entre a condição hídrica (Referência=R e Restrição hídrica=RH). (Scott-knott, $p<0,05$). 45
- Tabela 3** - Valores médios da assimilação máxima de CO₂ medido na curva $A/Q = A_{máx}Q (\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$; Respiração no escuro = $R_d (\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$; Convexidade = θ e Eficiência quântica efetiva = $\alpha (\mu\text{mol } \mu\text{mol})$, medidos a partir da curva A/Q realizadas em todos os cafeeiros nos períodos de restrição hídrica e reidratação. Cada valor representa o valor médio ($n=5$) \pm desvio padrão. As letras maiúsculas indicam diferenças entre os genótipos e as letras minúsculas indicam diferenças entre a condição hídrica (Referência=R e Restrição hídrica=RH). (Scott-knott, $p<0,0$) 48
- Tabela 4** - Valores médios da Área da secção transversal da raiz = (ATR, μm^2); Espessura do córtex= (EC, μm); Área do cilindro vascular= (ACV, μm^2); Número de camadas do córtex= (NCC, unid.); Espessura da endoderme= (EEN, μm); Espessura da exoderme= (EEX, μm); Espessura da epiderme= (EEP, μm); Número de pelos radiculares= (NPR, unid.); Número de polos do metaxilema= (NPM, unid.); Diâmetro do elemento traqueal= (DET, μm^2); Número de elementos traqueais= (NET, unid.), medidas a partir do seccionamento transversal de raízes realizadas em todos os cafeeiros no período de restrição hídrica. Cada valor representa o valor médio ($n=4$) de cada tratamento e para tratamento foram realizadas médias de cada lâmina ($L=4$), sendo cada lâmina correspondente a média de cada corte ($c=3$). As letras maiúsculas indicam diferenças entre os genótipos e as letras minúsculas indicam diferença entre a condição hídrica (Referência=R e Restrição hídrica=RH). (Scott-knott, $p<0,05$). 54

LISTA DE TABELAS DO APÊNDICE

- Tabela 5** - Resultado para análise de variância (Grau de liberdade = GL; Quadrado Médio=QM), para as variáveis fisiológicas considerando quatro cvs./genótipos de *Coffea arabica* L. (CA) sob duas condições hídricas (CH) em dois períodos (Restrição hídrica=RH; Reidratação=R) como fonte de variação (FV) e sua interação. **, * indica significativo para $p<0,01$ e $p<0,05$, respectivamente..... 69
- Tabela 6** - Resultado para análise de variância (Grau de liberdade = GL; Quadrado Médio=QM), para as variáveis anatômicas considerando quatro cvs./genótipos de *Coffea arabica* L. (CA) sob duas condições hídricas (CH) em um período (Restrição hídrica=RH) como fonte de variação (FV) e sua interação. **, * indica significativo para $p<0,01$ e $p<0,05$, respectivamente.....70

LISTA DE ABREVIATURAS

<i>A</i>	Assimilação de CO ₂	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
<i>A</i> integrada	Assimilação de CO ₂ integrada ao longo de um dia	$\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$
<i>A</i> _{máxCi}	Assimilação máxima de CO ₂ da curva de resposta da fotossíntese ao aumento da concentração de CO ₂	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
<i>A</i> _{máxQ}	Assimilação máxima de CO ₂ da curva de resposta da fotossíntese ao aumento da radiação fotossinteticamente ativa	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
ACV	Área do cilindro vascular	μm^2
ATR	Área da seção transversal da raiz	μm^2
Car	Carotenoides totais	$\mu\text{g g}^{-1} \text{MF}$
<i>C</i> _i	Concentração intercelular de CO ₂	$\mu\text{mol mol}^{-1}$
Chl <i>a</i>	Clorofila <i>a</i>	$\mu\text{g g}^{-1} \text{MF}$
Chl <i>b</i>	Clorofila <i>b</i>	$\mu\text{g g}^{-1} \text{MF}$
DET	Diâmetro do elemento traqueal	μm
<i>E</i>	Transpiração foliar	$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
EEN	Espessura da endoderme	μm
EEP	Espessura da epiderme	μm
EEX	Espessura da exoderme	μm
FR	Taxa fotorrespiratória	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
<i>gm</i>	Condutância mesofílica	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1}$
<i>gs</i>	Condutância estomática	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
<i>J</i> _{máx}	Regeneração da RuBP dependente do transporte de elétrons	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
LS	Limitação estomática	%
LM	Limitação metabólica	%
NET	Número de elementos traqueais	unid.
NPM	Número de polos do metaxilema	unid.
NPR	Número de pêlos radiculares	unid.
NCC	Número de camadas do córtex	unid.

Q	Radiação fotossinteticamente ativa	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
R_d	Respiração no escuro	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
$V_{c_{\text{máx}}}$	Velocidade de carboxilação da rubisco	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
T	Temperatura do ar	$^{\circ}\text{C}$
TPU	Taxa de utilização da triose fosfato	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
TRA	Teor relativo de água	%
UR	Umidade relativa do ar	%
θ	Fator de convexidade	adimensional
α	Eficiência quântica efetiva	$\mu\text{mol } \mu\text{mol}^{-1}$
Ψ_{xil}	Potencial hídrico no xilema	MPa

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	16
2 REVISÃO DE LITERATURA	18
2.1 Limitações da fotossíntese sob condições de restrição hídrica	18
2.2 Respostas das plantas ao déficit hídrico	20
3 MATERIAL E MÉTODOS	23
3.1 LOCAL DE ESTUDO	23
3.2 CONDIÇÕES EXPERIMENTAIS	23
3.3 MATERIAL VEGETAL	24
3.4 DESCRIÇÃO E IMPLANTAÇÃO DO EXPERIMENTO	24
3.5 VARIÁVEIS MEDIDAS E CALCULADAS	28
3.5.1 Potencial hídrico do xilema	28
3.5.2 Teor relativo de água	28
3.5.3 Trocas gasosas	29
3.5.3.1 <i>Variação diurna</i>	29
3.5.3.2 <i>Taxa fotorrespiratória</i>	30
3.5.3.3 <i>Curvas A/Ci e A/Q</i>	30
3.5.4 Quantificação de pigmentos fotossintéticos: clorofilas a, b e carotenoides totais ...	32
3.5.5 Anatomia das raízes	32
3.6 ANÁLISE ESTATÍSTICA	33
4 RESULTADOS	34
4.1 UMIDADE DO SOLO DURANTE O PERÍODO EXPERIMENTAL	34
4.2 POTENCIAL HÍDRICO DO XILEMA E TEOR RELATIVO DE ÁGUA	35
4.3 TROCAS GASOSAS	38
4.3.1 Variação diurna	38
4.3.2 Taxa Fotorrespiratória	42
4.3.3 Curva A/Ci	43
4.3.4 Curva A/Q	47
4.4 PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS	50
4.5 ANATOMIA RADICULAR.....	51
5 DISCUSSÃO	57
6 CONCLUSÕES	62
REFERÊNCIAS	63
APÊNDICE	68

1 INTRODUÇÃO

A cafeicultura tem grande importância no cenário econômico mundial. Pertencente à família Rubiaceae, o gênero *Coffea* apresenta aproximadamente cerca de 100 espécies, tendo como destaque as espécies *Coffea arabica* L. (cafeeiro arábica) e o *Coffea canephora* Pierre ex A. Froehner (cafeeiro robusta) devido a uma maior representatividade econômica.

O Brasil se destaca como o maior produtor e exportador, sendo o *C. arabica* L. responsável por cerca de 70% da produção total (CONAB, 2018). Entretanto a produção cafeeira do país enfrenta desafios decorrentes de fatores ambientais, sendo o déficit hídrico o fator abiótico que mais compromete seu desempenho produtivo.

A necessidade de cultivares (*cvs.*) que apresentem maior tolerância ao déficit hídrico é notória, uma vez que a produtividade dos cafeeiros é dependente da área foliar e da fotossíntese líquida, que são fortemente influenciadas pelas condições hídricas. Desse modo, estudos envolvendo genótipos com maior capacidade produtiva, mesmo em condições ambientais desfavoráveis, tem sido o objetivo dos programas de melhoramento genético do cafeeiro.

A capacidade de aclimação do cafeeiro a baixa disponibilidade hídrica devido a períodos prolongados de seca envolve uma complexidade de mecanismos fisiológicos, morfológicos, bioquímicos e moleculares que conferem as plantas respostas de aclimação durante seu ciclo, para promover a continuidade no seu crescimento e desenvolvimento. A aclimação do processo fotossintético frente a eventos de deficiência hídrica é essencial para o desenvolvimento da planta, uma vez que este processo é o principal processo de conversão de energia solar em energia química utilizável pelos organismos.

O conhecimento das características inerentes ao ambiente é importante, já que fatores como a severidade e duração do déficit hídrico associado ao genótipo e o estágio de desenvolvimento, podem acarretar alterações no desenvolvimento dos cafeeiros, que são capazes de induzir à planta diferentes respostas em seus mecanismos morfofisiológicos e anatômicos na tentativa de propiciar tolerância e garantir a produtividade da cultura.

Desse modo, alterações fisiológicas e anatômicas podem ser medidas estratégicas de sobrevivência a seca. O investimento em modificações no sistema radicular pode proporcionar ao cafeeiro maior eficiência na capacidade de absorção e retenção de água, contribuindo para preservar a maquinaria fotossintética e outros processos importantes ao crescimento e desenvolvimento das plantas.

Diante da observação de que dois genótipos promissores de *C. arabica* L. do Programa de Melhoramento da Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais – EPAMIG –, apresentaram características de tolerância ao déficit hídrico em condições de campo, levantou-se a hipótese de que estes materiais apresentam a capacidade de promoverem modificações anatômicas nas raízes como estratégia de tolerância a seca. Assim, objetivou-se identificar se essas alterações anatômicas em mudas de *C. arabica* L. sob déficit hídrico podem contribuir para esses materiais apresentarem tolerância a seca.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Limitações da fotossíntese sob condições de restrição hídrica

Vários estudos evidenciam que a taxa de assimilação líquida do carbono (A) em cafeeiro é intensamente afetada pela baixa disponibilidade hídrica no solo, sobretudo para espécie *Coffea arabica* (DAMATTA & RENA, 2002; MARTINS *et al.*, 2013). Os processos relacionados ao crescimento e desenvolvimento estão intrinsecamente ligados à fotossíntese e à transpiração, sendo estes, no entanto, afetados pela disponibilidade de água no solo. Com a restrição de água, o potencial hídrico das plantas tende a reduzir diminuindo o nível de turgor celular (PINHEIRO *et al.*, 2005; BATISTA *et al.*, 2010). a diminuição na fotossíntese pela deficiência hídrica está relacionada com a redução da condutância estomática. Com isso, há ocorrência de um menor influxo de dióxido de carbono (CO_2) nos cloroplastos (PELOSO *et al.*, 2017). O déficit hídrico é o principal dentre os fatores abióticos que mais afeta o crescimento e a produtividade das culturas agrícolas, uma vez que a água desempenha inúmeras funções como solvente, permitindo a entrada e movimento dos solutos nas células; como um regulador térmico, agindo não só no resfriamento como na manutenção e na distribuição de calor (PELOSO *et al.*, 2017; TAIZ *et al.*, 2017).

A ocorrência de seca prolongada tem sido frequentemente discutida frente as mudanças climáticas ocorrentes (MENEZES-SILVA *et al.*, 2017), que propiciam o decréscimo no crescimento e, por conseguinte no rendimento da colheita. Essa redução tem sido atribuída principalmente a redução na taxa fotossintética como uma resposta pelo fechamento estomático (DAMATTA *et al.*, 2002).

O processo fotossintético é dependente de aspectos difusivos, fotoquímicos e bioquímicos. A fase difusiva está relacionada com a capacidade do CO_2 se difundir da atmosfera até alcançar o sítio de carboxilação da enzima ribulose 1,5 bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), sendo regulado pelas resistências estomática e do mesófilo foliar. Durante a fase fotoquímica ocorre formação de poder redutor e molécula energética, na forma de NADPH e ATP a partir da interceptação de radiação fotossinteticamente ativa pelos pigmentos fotossintéticos. Já na fase bioquímica, que acontece no estroma dos cloroplastos, o CO_2 proveniente da atmosfera que se difundiu para o estroma será reduzido a uma triose-fosfato em reação catalizada pela Rubisco, utilizando o NADPH e ATP formados na fase fotoquímica (LAWLOR 2002).

Portanto, o processo fotossintético pode ser limitado em função de restrições ocorridas em qualquer das três fases. As limitações difusivas estão relacionadas a regulação estomática e

facilidade de difusão do CO₂ pelo mesofilo foliar; as bioquímicas podem estar relacionadas com a fixação de carbono, incluindo a velocidade de carboxilação pela Rubisco, a velocidade de regeneração da RuBP e através da utilização das triose-fosfato (LAWLOR & TEZARA, 2009). As limitações da fotossíntese também podem ocorrer devido os processos fotoquímicos, relacionado a absorção da radiação fotossinteticamente ativa e formação de energia (ATP) e poder redutor (NADPH).

Ainda sobre a limitação estomática, a condutância mesofílica (g_m) um dos fatores responsáveis pela redução da fotossíntese, regula e promove a transferência de fluxo de CO₂ a partir dos espaços intercelulares (C_i) para o sítio de carboxilação no estroma dos cloroplastos (GRASSI *et al.*, 2005). A taxa de transporte de elétrons ($J_{máx}$) apresenta relação com as respostas da g_m em função de condições de luz ou CO₂ (MARTINS *et al.*, 2014).

Maiores valores de condutância estomática (g_s) em cafeeiro tem sido reportada nas primeiras horas da manhã (DAMATTA *et al.*, 2002) e isso tem relação com os fatores ambientais como temperatura e umidade relativa, que são mais amenas nos horários mais cedo do dia, favoráveis para a abertura estomática. Essa maior g_s está relacionada com o déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar (DPV_{f-ar}), que é menor durante as horas mais frescas e úmidas do dia, mesmo quando tem água disponível no solo. No caso de redução na disponibilidade de água no solo ocorre diminuição no potencial hídrico foliar (Ψ_w) e os estômatos tendem a permanecer mais fechados a fim de limitar a perda de água para a atmosfera, que limita a assimilação de CO₂ comprometendo o crescimento vegetal (ANDRADE, 2011; CAVATTE *et al.*, 2012).

Vários pesquisadores discutem sobre qual seria a principal limitação responsável pela redução da fotossíntese em condições de seca (FARQUHAR *et al.*, 1980; FARQUHAR *et al.*, 1983; BERNACCHI *et al.*, 2001; MEDRANO *et al.*, 2002; GRASSI *et al.*, 2005; BERNACCHI *et al.*, 2013; PELOSO *et al.*, 2017). Eventos como a fotofosforilação, a regeneração da RuBP (Ribulose 1,5 bifosfato) e a atividade da Rubisco (Ribulose 1,5 bifosfato carboxilase oxigenase) têm sido relatadas como fatores limitantes para o processo fotossintético sob condições de déficit hídrico (MEDRANO *et al.*, 2002; PELOSO *et al.*, 2017).

A atividade fotossintética sob condições de déficit hídrico é reduzida por causa do fechamento estomático, que ocorre a fim de minimizar as perdas de vapor de água da folha para a atmosfera. Em contrapartida ocorre aumento na resistência de difusão de CO₂ para o sítio de carboxilação da Rubisco implicando dessa forma, em uma limitação na fixação do CO₂,

proporcionando baixa taxa fotossintética (CAI *et al.*, 2005), uma vez que falta substrato para a Rubisco fazer a carboxilação da RuBP.

A eficiência do fotossistema II (PSII) é primordial para a taxa de assimilação de CO₂ ao longo do dia, uma vez que no processo fotossintético deve haver interceptação de energia fotossinteticamente ativa por pigmentos especializado, para posterior transferência de carga pela cadeia de transporte de elétrons que irá culminar com a formação de NADPH e ATP. Nesse processo, moléculas de água são requeridas na etapa fotoquímica para reposição de elétrons e contribuição para o gradiente de prótons (PAKNEJAD *et al.*, 2007). Portanto, a exposição de plantas ao déficit hídrico induz a grandes limitações difusivas, gerando um desbalanço entre a absorção e utilização de NADPH e ATP nos cloroplastos. Com isso, ocorre a super-redução da cadeia de transporte de elétrons na membrana do tilacoide e pode haver aumento da formação de espécies reativas de oxigênio (EROS), causando danos celulares (PELOSO *et al.*, 2017).

Portanto, é de extrema importância a continuidade de estudos sobre a seca, quais seus impactos causados na maquinaria fotossintética e a relação da mesma em caracteres fisiológicos, morfológicos e anatômicos de cafeeiro, no sentido de gerar novas descobertas que promovam melhorias (dadas as mudanças nas condições climáticas) na cafeicultura.

2.2 Respostas das plantas ao déficit hídrico

A depender da severidade e duração do estresse hídrico a desidratação do mesófilo e inibição metabólica serão determinantes para a integridade funcional da planta, de modo que a baixa disponibilidade de água no solo pode causar danos irreversíveis nos mecanismos fotossintéticos resultando em efeito deletério no crescimento (DAMATTA & RAMALHO, 2006; BRUM *et al.*, 2012).

As plantas para crescerem em ambientes com baixa disponibilidade hídrica respondem com modificações que são dependentes do nível de severidade nas condições a que estejam expostas. Encurtamento do ciclo ou manutenção do crescimento, redução da transpiração ou aumento da absorção de água podem ser mecanismos de sobrevivência estratégicos associados as plantas (PINHEIRO *et al.*, 2005).

A aclimatação das plantas ao déficit hídrico envolve fatores relacionados a alterações na morfologia, fisiologia e anatomia (BRUM *et al.*, 2012; PELOSO *et al.*, 2017; TAIZ *et al.*, 2017). Tais alterações estão relacionadas à redução na taxa transpiratória que reflete no fechamento parcial dos estômatos seguido da redução na condutância estomática e contribuindo para a manutenção do potencial hídrico (MENEZES-SILVA *et al.*, 2017). Alterações

fisiológica, morfológica e anatômica são comumente encontradas em cvs. de café com tolerância a seca, pois apresentam mecanismos que viabilizam maior produção mesmo com o fornecimento hídrico limitado (MENEZES-SILVA *et al.*, 2017). Tais mecanismos envolvem desde raízes com sistema mais denso para permitir a maximização na absorção de água, ao fechamento estomático e redução na área foliar a fim de minimizar a perda de água (FIALHO *et al.*, 2010; PELOSO *et al.*, 2017).

Estudos mostram que plantas que apresentam mecanismos de resposta a seca podem recuperar o *status* hídrico e a manutenção do turgor com ajustamento osmótico e/ou alterações na elasticidade da parede celular, sendo possível manter a atividade fisiológica durante maiores períodos de seca (LAWLOR *et al.*, 2009; DAMATTA *et al.*, 2018).

O cafeeiro, assim como na maioria das plantas, responde ao déficit hídrico de imediato, de modo que alterações fisiológicas e anatômicas são medidas estratégicas das plantas sobreviverem a estas condições (BATISTA *et al.*, 2010). Tanto o crescimento como o desenvolvimento das raízes estão relacionado com a disponibilidade e a eficiência da capacidade de absorção de água e minerais (JESUS *et al.*, 2010).

A água que é transpirada deve ser reposta para manutenção da turgescência, tornando possível a ocorrência dos processos metabólicos necessários no crescimento e desenvolvimento da planta. O transporte radial da água nas raízes ocorre via simplasto e apoplasto. A ocorrência de alterações causadas pela disponibilidade hídrica pode ser percebida em diferentes órgãos, como é o caso das raízes (SILVA *et al.*, 2005). Alterações anatômicas no sistema radicular são costumeiramente encontradas como mecanismo adaptativo da planta sob condições de déficit hídrico. Modificações como diminuição na espessura do córtex, no sistema vascular tem sido observado como estratégias adaptativas de tolerância ao déficit hídrico (MELO *et al.*, 2014).

Desse modo, alterações no *status* hídrico são capazes de promover modificações na arquitetura e morfologia de raízes de plantas de cafeeiro, contribuindo para suportar períodos prolongados de seca severa. Do ponto de vista anatômico, modificações são uma estratégia como diminuição no número de células corticais proporcionam menor custo metabólico, além de ser uma tentativa de aumentar a capacidade de absorção e retenção de água (JESUS *et al.*, 2010; MELO *et al.*, 2014).

Desse modo, mais estudos são necessários e válidos para possibilitar uma maior compreensão sobre qual o papel da atuação das relações hídricas no cafeeiro e quais os efeitos nos eventos metabólicos presentes, como os processos envolvidos nas taxas fotossintéticas e as modificações existentes na planta quando expostas a condições ambientais adversas, instigando

e contribuindo com os avanços das pesquisas na busca da maximização da produção da cultura (MATOS *et al.*, 2014).

Para tanto, o melhoramento genético de cafeeiro no Brasil vem sendo utilizado como uma ferramenta no desenvolvimento de plantas com características mais adaptativas a condições adversas, como o caso do déficit hídrico. Plantas tolerantes a seca devem ter a capacidade de desempenhar suas funções, de modo a conseguir absorver água do solo, utilizando-a em biomassa, frutos ou grãos, aumentando o potencial produtivo ainda que em baixa condição hídrica (FERRÃO *et al.*, 2016).

Sob esta perspectiva, conhecer características que proporcionem produtividade em condições de baixa disponibilidade hídrica é um fator preponderante para seleção de genótipos, uma vez que o melhoramento tem dentre seus objetivos maximizar a absorção da água disponível no solo, na qual, o aumento da transpiração e da condutância estomática, permitindo uma maior assimilação de CO₂, consequentemente, maior potencial de tolerância à seca (FERRÃO *et al.*, 2016; PEREIRA, 2018).

3 MATERIAL E MÉTODOS

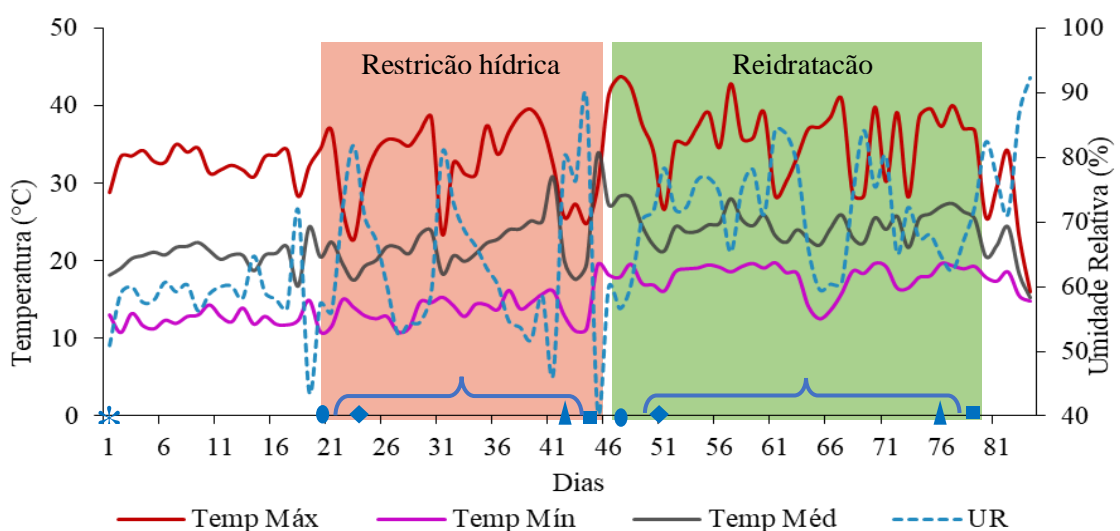
3.1 LOCAL DE ESTUDO

O experimento foi conduzido na Universidade Federal de Lavras – UFLA, no período de junho a novembro de 2018, em casa de vegetação localizada no Setor de Fisiologia Vegetal, Departamento de Biologia, em Lavras - MG, Brasil (21°13'40''S e 44°57'50'' O, altitude 960 m), com classificação climática do tipo Cwa (Köppen e Geiger).

3.2 CONDIÇÕES EXPERIMENTAIS

Durante todo período o experimental, a temperatura (T, °C) e a umidade relativa do ar (UR, %) do ambiente foram monitoradas diariamente com o auxílio de sensores conectados a um termohigrômetro digital Instrutherm (modelo HT-500) posicionado próximo as plantas. Os dados foram registrados a cada 1 hora e coletados para obtenção dos valores de T máxima, mínima, média e da UR (Figura 1).

Figura 1. Valores de temperatura (Temp, °C) máxima, mínima e a média diária no eixo primário, representadas pelas linhas contínuas vermelho escuro, rosa e cinza, respectivamente. Umidade relativa (UR, %) no eixo secundário, representada pela linha tracejada azul. A marcação rosa indica a faixa de dias em que foram realizadas as análises de trocas gasosas durante o período de restrição hídrica e a marcação verde indica a faixa de dias em que foram realizadas as análises após reidratação. * = Início do déficit hídrico. ● = início das análises com variação diurna. ◆ = análise de Potencial do xilema e teor relativo de água. ▲ = coleta para pigmentos. ■ = coleta de raízes. { = período de análises das curvas de resposta da fotossíntese ao aumento de CO₂ e de luz.



Fonte: Do autor (2019).

3.3 MATERIAL VEGETAL

Foram utilizadas mudas de cafeeiro arábico, provenientes no campo experimental do Programa de Melhoramento da Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais – EPAMIG (localizado em Machado – MG), sendo duas cultivares (*cvs.*) como referência (por serem amplamente cultivadas):

- **Catiguá MG3** – caracterizada por apresentar maior tolerância à seca, resistências a *Meloidogyne exigua* e a ferrugem do cafeeiro, porte baixo e boa produtividade e qualidade na bebida (SILVA *et al.*, 2007).
- **Catuaí vermelho IAC 144** – caracterizada por apresentar sistema radicular bem desenvolvido, porte baixo, internódios curtos, ramificação secundária abundante, frutos vermelhos de maturação média a tardia, sementes de tamanho médio, peneira média 16, além de elevado vigor. Indicada também para plantios adensados. É uma das *cvs.* mais plantadas no Brasil (AGUIAR *et al.*, 2004).

E dois genótipos:

- **Genótipo 07** – caracterizado por apresentar alta produtividade mesmo em condições de seca severa, maior qualidade de grãos (conforme classificação da peneira), maior desenvolvimento radicular (maior volume e área radicular, quando comparado ao sistema irrigado) demonstrando potencialidade para desenvolvimento de materiais tolerantes ao déficit hídrico. (PEREIRA, 2018).
- **Genótipo 19** – caracterizado por apresentar em condição de sequeiro maior produtividade e bom rendimento de grãos (quando comparado ao sistema irrigado), caracterizando-o como um material promissor e com potencial tolerância a seca (PEREIRA, 2018).

3.4 DESCRIÇÃO E IMPLANTAÇÃO DO EXPERIMENTO

O experimento foi conduzido em esquema fatorial duplo em blocos ao acaso, sendo os fatores compostos de 4 espécies de *Coffea arabica* L. (*cvs.* Catiguá MG3, Catuaí vermelho IAC 144, genótipos 07 e 19), 2 condições hídricas (Referência e Restrição hídrica) e 5 repetições, totalizando 40 plantas avaliadas em dois momentos (períodos de restrição hídrica e reidratação).

As mudas obtidas a partir do viveiro da EPAMIG, foram transplantadas com aproximadamente seis meses e apresentando oito pares de folhas completamente expandidas

para vasos do tipo rizotrons com capacidade de 22 L (58 cm de altura x 31 cm de diâmetro x 15,5 cm de raio) preenchidos com substrato de terra e areia na proporção (1:1). Os rizotrons foram utilizados com a intenção de minimizar a limitação do crescimento e desenvolvimento do sistema radicular durante o período experimental e possibilitar a coleta das amostras de raízes para análises anatômicas.

Foi realizada análise química no solo antes do transplante (Tabela 1). Foram realizadas duas adubações químicas de cobertura com base na análise de solo, durante o período de experimental. Os rizotrons foram montados com uma parede fixa de vidro e uma parede móvel de acrílico escuro, a fim de manter o sistema radicular protegido da luz sendo dispostos em ângulo de 45° de forma a induzir o crescimento das raízes rente ao vidro.

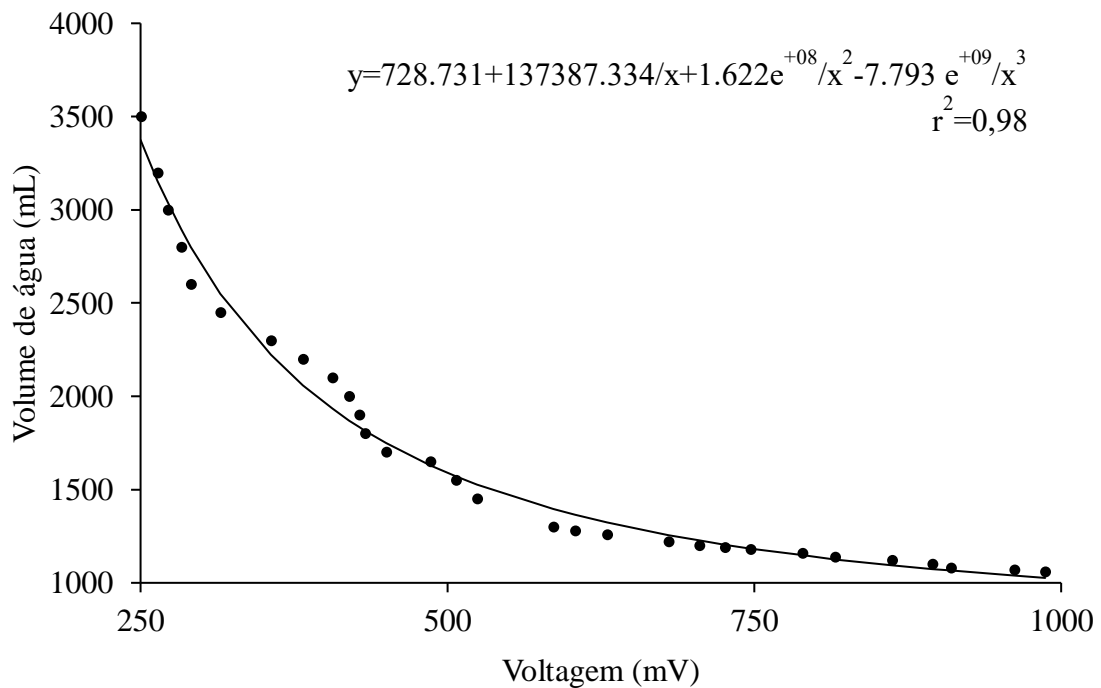
Tabela 1. Características químicas do solo + areia utilizado como substrato para o cultivo das plantas durante o experimento.

pH	K	P	Ca	Mg	Al	H+Al	Zn	Fe	Mn	Cu	B	S
	-- mg dm ⁻³ --		----- cmol _c dm ⁻³ -----				----- mg dm ⁻³ -----					
7,1	9,58	0,82	1,52	0,11	0,04	1,32	0,69	46,57	14,85	1,31	0,04	40,99

Fonte: Do autor (2019).

Foi realizado o controle da umidade do solo a partir do monitorados diário utilizando sensores de umidade calibrados a partir do encharcamento para obtenção da saturação do solo e posteriormente a capacidade de campo (CC). Após 24 horas atingiu-se a CC e foram realizadas leituras diárias da condutividade elétrica obtida com os sensores de umidade do solo e da massa do sistema “rizotron-substrato-água”, acompanhando o secamento do solo. A diferença entre a massa em dois dias consecutivos foi atribuída a perda de água durante o secamento do substrato. Então, os dados foram utilizados para construir uma curva de calibração para os sensores de umidade do solo (Figura 2).

Figura 2. Curva de calibração dos sensores utilizados no monitoramento da umidade no solo.



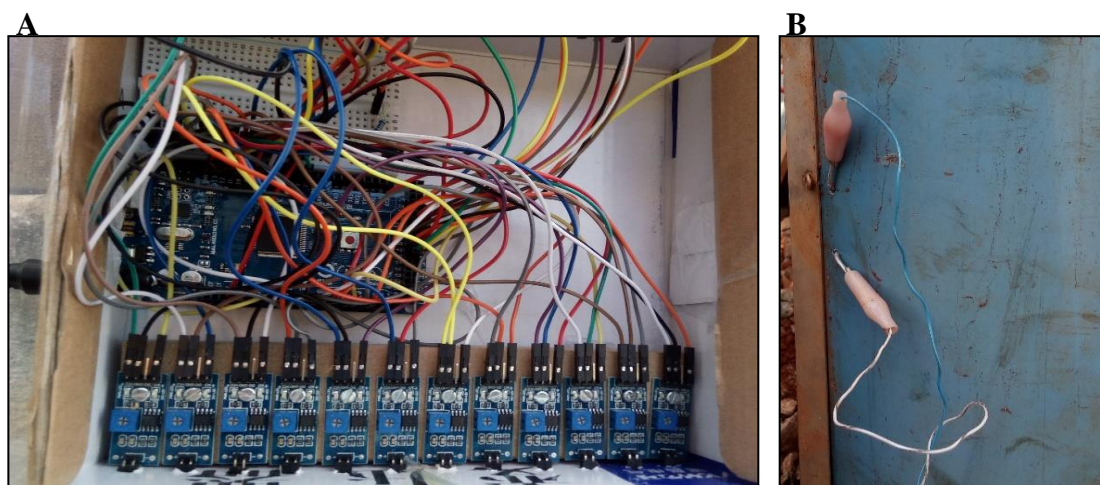
Fonte: Do autor (2019).

Foram utilizados 12 sensores de umidade, um em cada tratamento, conectados a uma placa de aquisição de dados arduino modelo Mega 2560 R3 (Figura 3A e B), programado para realizar leituras a cada 1 hora da disponibilidade hídrica do solo. A partir dos valores obtidos pelos sensores em voltagem (mV), foi realizada uma curva de calibração para ajustes dos sensores (Figura 2) através da equação:

$$vol. = \frac{\frac{728.731 + 137387.334}{US + 1.622 e^{08}}}{\frac{US^2 - 7.793 e^{09}}{\%^3}}$$

possibilitando determinar a o volume de água (*vol*; mL) em cada tratamento, permitindo o controle da umidade do solo (US; %), mantendo as plantas nas mesmas condições hídricas por mais tempo até que fossem efetuadas todas as análises.

Figura 3. Estrutura dos sensores de todos os tratamentos conectados à placa de arduíno (A) e os sensores acoplados no centro do vaso (B).



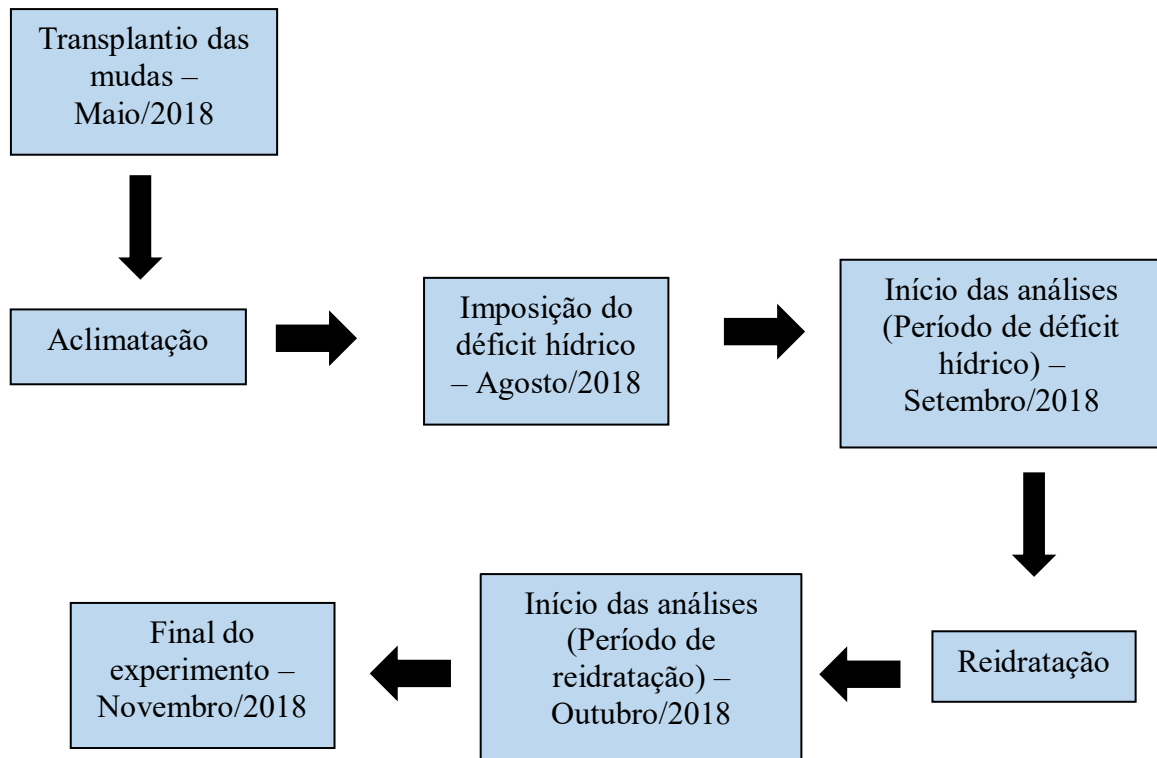
Fonte: Do autor (2019).

Após o transplântio, as mudas foram mantidas irrigadas, até que fossem iniciados os tratamentos de restrição hídrica. Posteriormente, as plantas sob restrição hídrica foram monitoradas considerando a taxa de assimilação líquida de carbono (A) até que as mesmas atingissem valores próximos à zero, indicando que as plantas sob restrição hídrica responderam ao tratamento.

As medidas de A foram realizadas com auxílio de um sistema portátil de analisador de gases a infravermelho de fluxo aberto (Li-6400XT, LI-COR, Lincoln, NE, EUA). Durante toda a condução do experimento as plantas referência permaneceram sob capacidade de campo da disponibilidade hídrica do solo.

As análises foram realizadas no período de restrição hídrica e após a reidratação. (regiões destacadas na Figura 1). Foram analisadas: potencial hídrico do xilema, teor relativo de água, trocas gasosas, quantificação de pigmentos fotossintéticos e anatomia radicular.

Figura 4. Organograma representativo das etapas do período experimental.



Fonte: Do autor (2019).

3.5 VARIÁVEIS MEDIDAS E CALCULADAS

3.5.1 Potencial hídrico do xilema

A determinação do potencial hídrico do xilema (Ψ_{xil}), foi realizada na primeira folha totalmente expandida. As folhas foram envolvidas em papel alumínio e fechadas em saco plástico com o auxílio de arame encapado durante um período de 12 horas para garantir o equilíbrio entre o Ψ_{folha} e o Ψ_{xil} .

O Ψ_{xil} foi determinado no período da antemã entre 4:00 e 5:00 horas, com o auxílio da câmara de pressão, modelo 1000 (PMS *Instruments Company* – Albany, OR, USA).

3.5.2 Teor relativo de água

A determinação do teor relativo de água (TRA) foi feita seguindo a metodologia descrita por Whertherley (1950). Para tanto considerando o par da primeira folha totalmente expandida

foram coletados 5 fragmentos de 1 cm² cada e imediatamente a massa foi determinada em balança analítica para obtenção da Massa Fresca (MF). Em seguida, os fragmentos foliares foram colocados em placa de Petri contendo papel de filtro saturado com 10 mL de água deionizada e mantidos em refrigeração durante 24 horas. Após esse período os discos foram colocados em papel toalha para a retirada do excesso de água e pesados para determinação da Massa Túrgida (MT). Por fim, os discos foram colocados em sacos de papel e levados a estufa de circulação forçada de ar a 65°C até peso constante, obtendo-se a Massa Seca (MS). De posse destes dados, o TRA foi calculado, através da seguinte equação:

$$\text{TRA (\%)} = \frac{(\text{MF} - \text{MS})}{(\text{MT} - \text{MS})} \times 100$$

3.5.3 Trocas gasosas

Durante o experimento foram realizadas análises de trocas gasosas tanto nos períodos de restrição hídrica como após reidratação. As medições foram realizadas na primeira folha totalmente expandida, com auxílio de um analisador portátil de CO₂ infravermelho (LI-6400XT, LI-COR, Lincoln, EUA), sob concentração de CO₂ de 400 μmol mol⁻¹, radiação fotossinteticamente ativa (*Q*) de 1000 μmol m⁻² s⁻¹ e temperatura do ar de 25° C.

3.5.3.1 Variação diurna

Foram realizadas avaliações da variação diurna da fotossíntese que consistiu em realizar as leituras de trocas gasosas no período diurno com intervalo de duas horas (das 7 às 17 horas), sempre nas mesmas folhas. Ambos os dias de avaliação da variação diurna nos períodos de restrição hídrica e reidratação foram ensolarados, com temperatura média de 21°C - 27,2°C e UR de 70% - 60%, respectivamente. As variáveis analisadas foram: a assimilação de CO₂ (*A*, μmol m⁻² s⁻¹), condutância estomática (*g_s*, mol m⁻² s⁻¹) e transpiração foliar (*E*, mmol m⁻² s⁻¹). Também foi calculada a assimilação de CO₂ integrada (*A* integrada, mmol CO₂ dia⁻¹) considerando 10 horas (equivalente ao período das 7 às 17 horas).

3.5.3.2 Taxa fotorrespiratória

Também foram realizadas nas mesmas folhas durante o período de restrição hídrica, as medidas de respiração no escuro (R_d). A partir dos dados adquiridos, foi calculado a taxa fotorrespiratória (FR) de acordo com Sharkey (1988), segundo as equações:

$$FR = \frac{v_0}{2}$$

onde $v_0 = (A + R_d) / (1\phi - 0,5)$, onde v_0 corresponde a taxa de oxigenação da Rubisco, A é taxa assimilatória líquida de CO_2 , R_d é a respiração medida no escuro, e ϕ é a relação entre as taxas de carboxilação e oxigenação da Rubisco apud Farquhar e Von Caemmerer (1982).

3.5.3.3 Curvas A/C_i e A/Q

Foram realizadas curvas de resposta da assimilação de CO_2 (A) em função da variação da concentração intercelular de CO_2 (C_i) que foi obtida através de suprimento de CO_2 pela variação da concentração de CO_2 de entrada da câmara de medida (400, 300, 150, 50, 400, 700, 1100, 1500, 2000 $\mu\text{mol mol}^{-1}$) (LONG & BERNACCHI, 2003).

A partir das curvas A/C_i foram determinadas a taxa de assimilação máxima ($A_{m\acute{a}x}$, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), taxa de carboxilação máxima da Rubisco ($V_{c_{m\acute{a}x}}$, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), a taxa de carboxilação máxima limitada pelo transporte de elétrons ($J_{m\acute{a}x}$, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), taxa de utilização da triose fosfato (TPU), condutância mesofílica (g_m , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1}$), limitação estomática (LS, %) e limitação metabólica (LM, %).

Para modelagem das curvas A/C_i foi utilizado o modelo bioquímico desenvolvido por Sharkey (2016) para plantas C3, no qual a assimilação é dada pelo menor valor que se pode obter, em razão das limitações pela atividade da Rubisco ($V_{c_{m\acute{a}x}}$), pela taxa de transporte de elétrons ($J_{m\acute{a}x}$) ou pela utilização das trioses fosfato (TPU) de acordo com as equações:

$$V_{c_{m\acute{a}x}} = \frac{(C_c - \Gamma^*) V_{c_{m\acute{a}x}}}{C_c + K_c \left(1 + \frac{O}{K_o}\right)} - R_c$$

$$J_{m\acute{a}x} = J \frac{C_i - \Gamma^*}{4 C_i - 8 \Gamma^*}$$

$$\text{TPU} = 3 \times \text{TPU}$$

onde, C_c é a pressão parcial de CO_2 no cloroplasto, Γ^* é o ponto de compensação fotorrespiratório, $V_{c_{\text{máx}}}$ a velocidade máxima de carboxilação da Rubisco, K_c a constante cinética da reação de carboxilação da Rubisco, K_o a constante cinética da reação de oxigenação da Rubisco; O a pressão parcial de O_2 no cloroplasto, R_c a taxa de respiração mitocondrial na luz, J a taxa de transporte elétrons utilizados para regeneração da ribulose 1,5 bifosfato (RuBP) e TPU a taxa de utilização da triose-fosfato.

Para determinação da limitação estomática (LS) foi usada a seguinte equação:

$$\text{LS}(\%) = \frac{(A_{C_c} - A_{C_a})}{A_{C_a}} \times 100$$

onde, A_{C_c} se refere ao valor da taxa de assimilação de CO_2 equivalente a uma concentração cloroplastídica de $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$, A_{C_a} se refere ao valor da taxa de assimilação de CO_2 equivalente a uma concentração externa de $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$.

Já para determinação da limitação metabólica (LM) foi utilizada a seguinte equação:

$$\text{LM}(\%) = \frac{(A_{C_a R} - A_{C_a RH})}{A_{C_a R}} \times 100$$

de modo que a $A_{C_a R}$ se refere ao valor da taxa de assimilação de CO_2 das plantas em referência (R) equivalente a uma concentração cloroplastídica de $400 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ e $A_{C_a RH}$ se refere a $A_{C_a RH}$ se refere ao valor da taxa de assimilação de CO_2 das plantas sob déficit hídrico equivalente a uma concentração externa de $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ (LAWLOR, 2002).

Também foram realizadas curvas de resposta de A em função da resposta ao fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (Q), através de medidas em folhas totalmente expandidas, aplicando-se diferentes valores decrescentes de radiação fotossinteticamente ativa (2000, 1500, 1200, 900, 700, 500, 300, 100, 0, $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). O modelo usado em excel para as curvas de A/Q foi o de hipérbole não retangular, descrita por Marshall; Biscoe (1980) e Thornley & Johnson (1990).

Os parâmetros determinados a partir desse modelo foram: fotossíntese máxima em saturação de luz = ($A_{\text{máx}Q}$, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), fator de convexidade = θ , eficiência quântica efetiva = (α , $\mu\text{mol } \mu\text{mol}^{-1}$) e respiração no escuro = (R_d , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) conforme a equação:

$$A = \{ \alpha I_a + A_{\text{máx}} - [(\alpha I_a + A_{\text{máx}})^2 - (4\theta \alpha I_a A_{\text{máx}})]^{1/2} \} (2\theta)^{-1} + R$$

3.5.4 Quantificação de pigmentos fotossintéticos: clorofilas *a*, *b* e carotenoides totais

Para determinação dos teores de pigmentos foram coletados discos foliares de todas as plantas no final dos dois momentos do experimento (período de restrição hídrica e reidratação). Foram macerados 0,1 mg de tecido foliar com a adição de 5 mL de acetona (80% v/v).

Após filtração, o volume final foi completado para 10 mL e, em seguida foram realizadas as leituras espectrofotométricas a 663,2 e 646,8 nm para as clorofilas *a* e *b* respectivamente, e 470 nm para os teores de carotenoides totais, segundo a metodologia descrita por Lichtenthaler; Buschmann (2001).

A quantificação de pigmentos ($\mu\text{g g}^{-1}$ MF) foi realizada de acordo com as equações:

$$\text{Chl } a: 12,25 \times A_{663,2} - 2,79 \times A_{646,8};$$

$$\text{Chl } b: 21,50 \times A_{646,8} - 5,10 \times A_{663,2};$$

$$\text{Car: } \frac{(1000 \times A_{470} - 1,82 \times \text{Chl } a - 85,02 \times \text{Chl } b)}{198}$$

3.5.5 Anatomia das raízes

Após as análises fisiológicas na parte aérea, fragmentos de raízes foram seccionados 1 cm após o ápice da raiz principal (formado durante o período de restrição hídrica) de todas as plantas, sendo coletadas removendo cuidadosamente a parede de vidro do rizotron. As raízes foram conservadas em etanol a 70% (v/v) para serem analisadas. Todos os cortes transversais foram efetuados utilizando o micrótomo de mesa, com o auxílio de lâminas de barbear estéril (Gillete®, Brasil), usando isopor como suporte.

As secções radiculares foram clarificadas com 50% (m/v) hipoclorito de sódio, sendo lavadas duas vezes em água destilada durante um período de 10 min, sendo posteriormente coradas com uma solução safrablau [safranina 1% (m/v) e azul de astra 0,1% (m/v) numa proporção de 7: 3] (KRAUS & ARDUIN, 1997; PEREIRA et al., 2008) sendo em seguida realizada a montagem das lâminas com glicerol a 50% (v/v). Também foram realizadas secções para testes histoquímicos com lugol para identificação de amido (JOHANSEN, 1940).

As fotomicrografias foram realizadas com uma magnificação de 4x e 10x em um microscópio de captura Olympus BX-60, acoplado a uma câmera digital. As imagens foram digitalizadas e analisadas mediante o software ImageJ (version 4.5, Media Cybernetics, Silver Spring, EUA).

As determinações da área de secção transversal da raiz, espessura do córtex, área do cilindro vascular, número de camadas do córtex, espessura da endoderme, espessura da exoderme, espessura da epiderme, número de pêlos radiculares, número de polos do metaxilema, diâmetro do elemento traqueal, número de elementos traqueais foram medidas com a utilização de ocular micrométrica, em dois locais distintos de cada amostra.

3.6 ANÁLISE ESTATÍSTICA

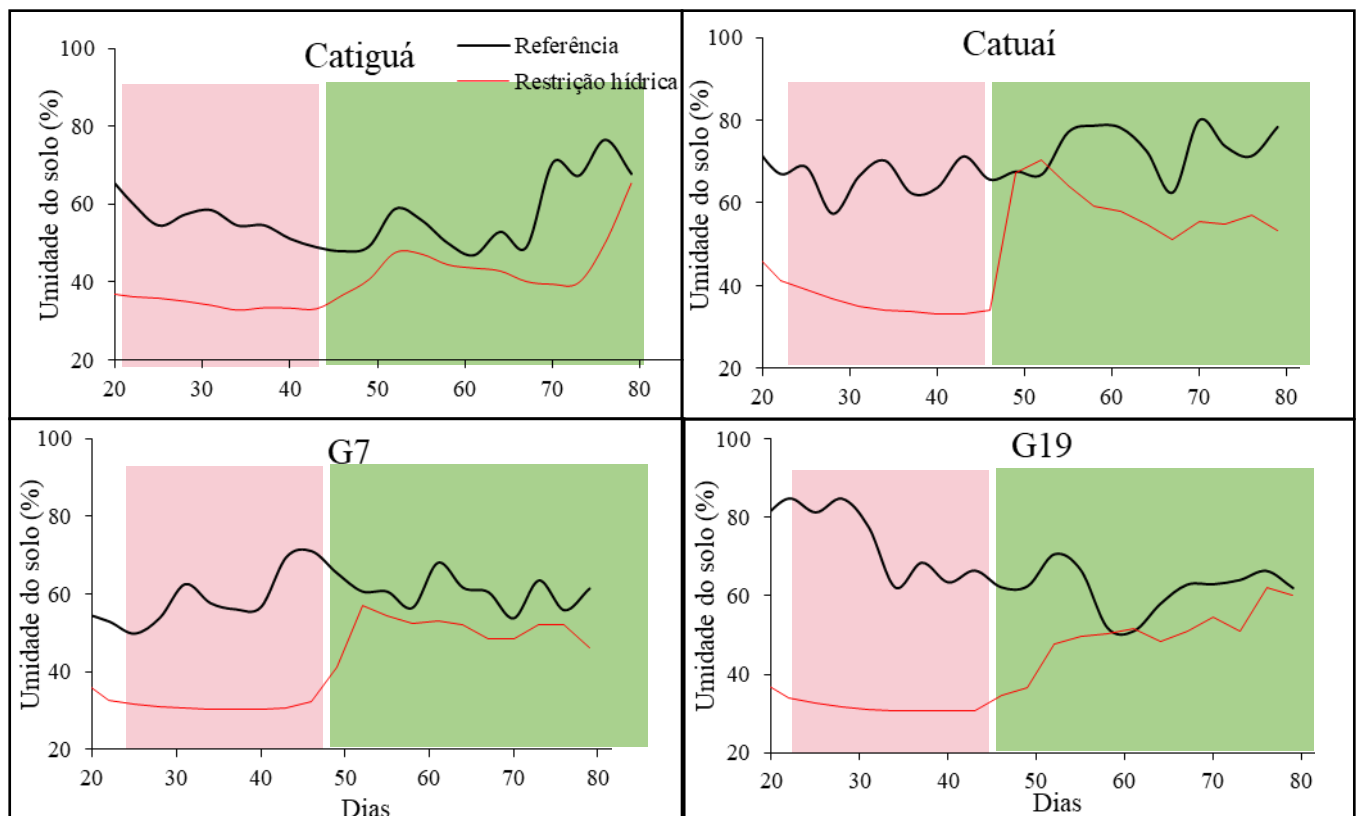
A normalidade dos dados foi checada e os dados obtidos foram submetidos a análises de variância (ANOVA), pelo teste F a 5% de probabilidade. Quando foram detectadas diferenças significativas, foram realizados testes de média para os fatores qualitativos pelo teste Scott-knott ($p < 0,05$), utilizando o software SISVAR, versão 5.6 (FERREIRA, 2014).

4 RESULTADOS

4.1 UMIDADE DO SOLO DURANTE O PERÍODO EXPERIMENTAL

Apesar de todas as plantas serem expostas às mesmas condições hídricas, foi observado respostas diferentes para todos os genótipos nas duas condições hídricas (Figura 4). Todos os genótipos sob déficit hídrico responderam a redução da umidade no substrato e após o a reidratação das plantas sob déficit hídrico pode-se observar a resposta ao aumento da umidade no solo.

Figura 5. Umidade do solo (%) representativo de cada tratamento a partir do vigésimo dia do início da restrição hídrica. A marcação rosa indica a faixa de dias em que foram realizadas as análises fisiológicas durante o período de restrição hídrica e a marcação verde indica a faixa de dias em que foram realizadas as análises após reidratação.

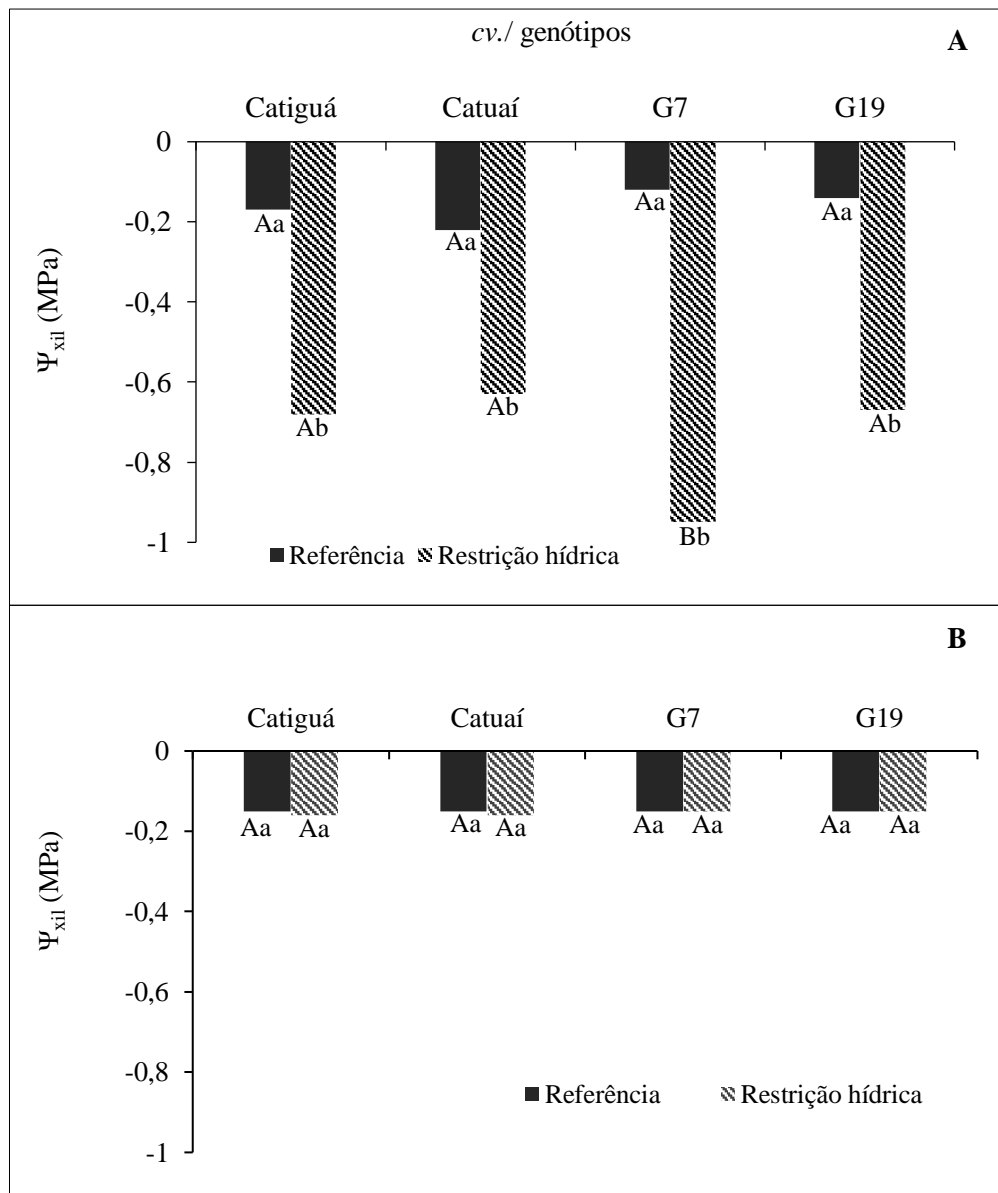


Fonte: Do autor (2019).

4.2 POTENCIAL HÍDRICO DO XILEMA E TEOR RELATIVO DE ÁGUA

Durante o período de restrição hídrica, diferenças significativas no potencial hídrico do xilema (Ψ_{xil}) foram observadas entre os genótipos submetidos ao déficit hídrico, sendo encontrados valores entre -0,6 e -0,95 MPa (Figura 5A).

Figura 6. Potencial hídrico do xilema (Ψ_{xil}) medido na antemanhã (5:00 h) nos períodos de restrição hídrica (A) e de reidratação (B) em quatro cvs./genótipos de cafeeiros com e sem déficit hídrico. Cada histograma representa o valor médio (n=5). As letras maiúsculas indicam diferenças entre os genótipos e as letras minúsculas indicam diferença entre a condição hídrica (Scott-knott, $p < 0,05$).



Fonte: Do autor (2019).

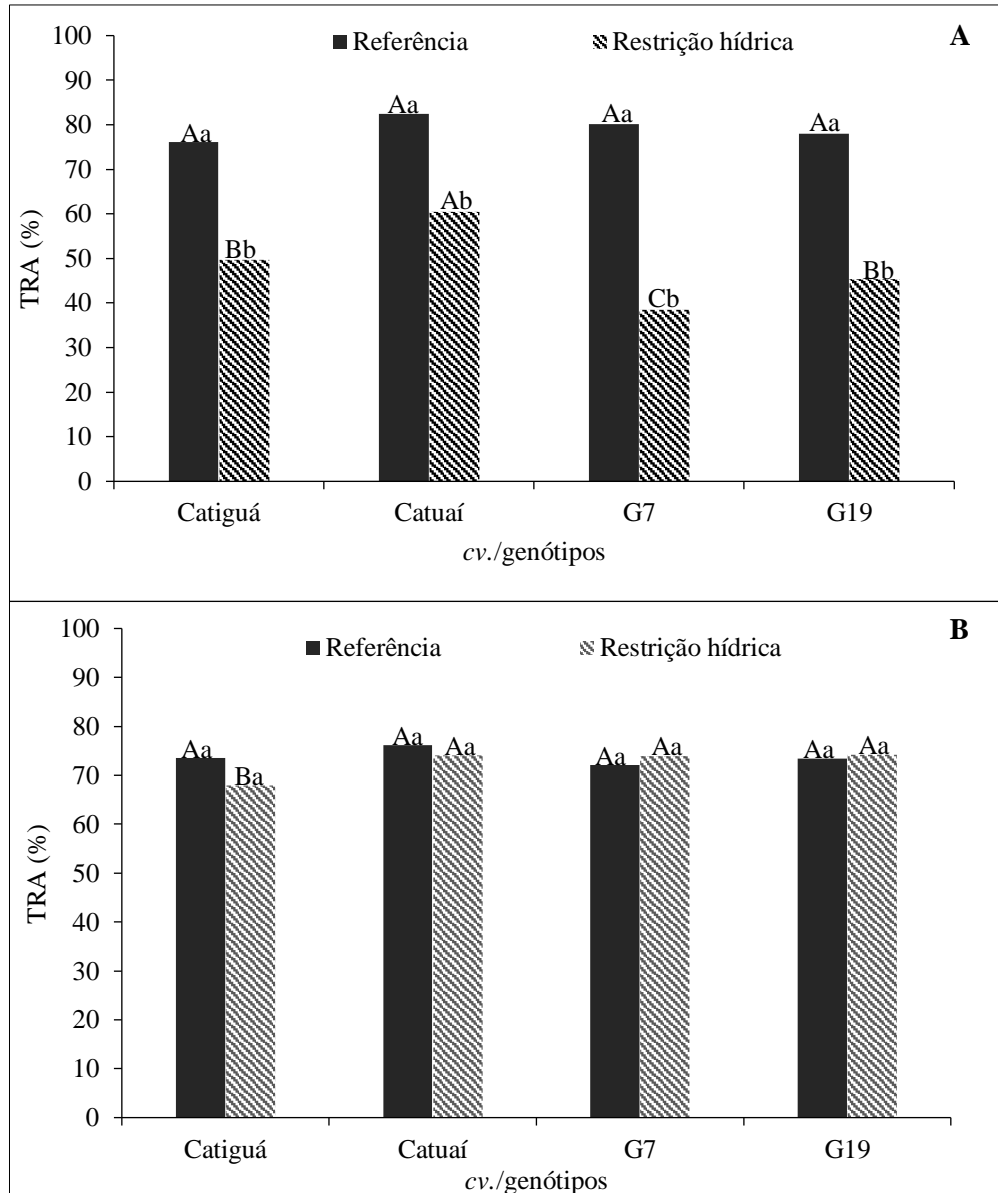
Foi observado um decréscimo do Ψ_{xil} para todos os materiais quando comparados as plantas referência, sendo o genótipo G7 o material que apresentou uma maior redução do Ψ_{xil} , diferenciando-se até dos demais materiais dentro da condição sob déficit hídrico (Figura 5A).

Após período de reidratação todos os genótipos submetidos a restrição hídrica apresentaram valores semelhantes às plantas referência, indicando que houve recuperação em todas as plantas (Figura 5B).

Além do Ψ_{xil} , para determinar o status hídrico das plantas foram avaliados o conteúdo relativo de água (TRA) (Figura 6). Corroborando com os dados de Ψ_{xil} , foram observadas uma redução no TRA de todos os genótipos submetidos a restrição hídrica quando comparados aos genótipos referência. Houve diferença significativa entre os genótipos sob restrição hídrica sendo a *cv.* Catuaí o que apresentou maior TRA seguidos do Catiguá, G19 e o G7 que apresentou menor TRA, com valores médios em 60,5; 50; 45,3 e 38,5 %, respectivamente (Figura 6A).

No período de reidratação foram observados que todos os genótipos tiveram recuperação identificando que todas as plantas foram reidratadas atingindo os níveis das plantas referência. Para tanto, não foram observadas diferenças significativas entre os genótipos, com exceção da *cv.* Catiguá que apresentou valores inferiores aos demais genótipos (Figura 6B). Pôde-se observar que apesar do genótipo G7 ter apresentado TRA inferior sob déficit hídrico, o mesmo apresentou recuperação após a reidratação, apresentando valores semelhantes aos demais.

Figura 7. Teor relativo de água (TRA) nos períodos de restrição hídrica (A) e de reidratação (B) em quatro cvs./genótipos de cafeeiros com e sem déficit hídrico. Cada histograma representa o valor médio (n=5). As letras maiúsculas indicam diferenças entre os genótipos e as letras minúsculas indicam diferença entre a condição hídrica (Scott-knott, $p < 0,05$).



Fonte: Do autor (2019).

4.3 TROCAS GASOSAS

4.3.1 Variação diurna

As taxas de assimilação líquida de carbono (A) de todos os genótipos respondeu aos tratamentos propostos, de forma que houve redução nos valores fotossintéticos quando comparados as plantas referência. Além disso, foi observado A máxima às 9 horas para todos os genótipos e um decréscimo com o aumento da temperatura e radiação (Figura 7).

A *cv.* Catuaí apresentou uma redução em cerca de 47% da A quando comparado a referência (Figura 7C), enquanto que a *cv.* Catiguá apesar de apresentar maior A nas plantas referência (Figura 7A), teve uma maior redução na taxa fotossintética em torno de 67% indicando menor resistência ao déficit hídrico. Após período de reidratação pôde-se observar que houve recuperação para todos os tratamentos sob déficit hídrico, equiparando-se a referência.

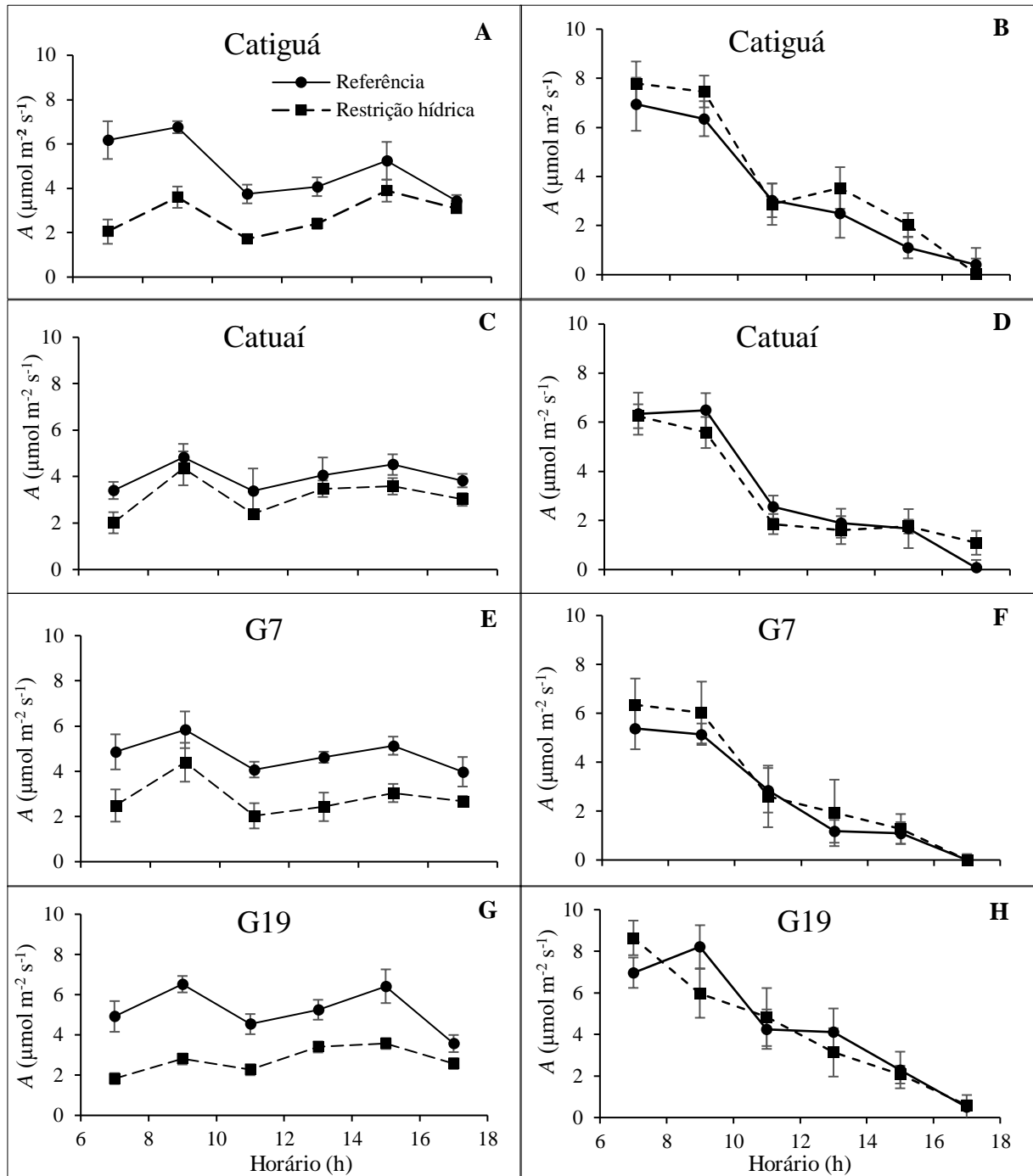
Para todos os genótipos sob déficit hídrico foi observado uma redução na condutância estomática (Figura 8). A *cv.* Catiguá apresentou maior redução da condutância estomática que promoveram nos menores índices de A seguidos do G19, G7 e da *cv.* Catuaí, respectivamente. Após período de reidratação foi observado que todos os genótipos sob déficit apresentaram condutância estomática próximas as plantas referência.

Do mesmo modo, a taxa de transpiração corrobora com os dados de g_s e A . Dessa forma, a *cv.* Catuaí apresentou menor perda de água quando se compara as plantas sob restrição hídrica com a referência (Figura 9C), seguido pelo G7, G19 e Catiguá, respectivamente (Figuras 9E, 9G e 9A).

Para A integrada não houve diferença significativa entre os genótipos sob déficit hídrico. Já para as plantas referência foi observado maiores taxas de A integrada entre a *cv.* Catiguá e o genótipo G7 sendo estatisticamente semelhantes. Entretanto houve uma redução nas taxas de A integrada da *cv.* Catiguá e do genótipo G7 sob déficit hídrico em comparação as plantas hidratadas. Para a *cv.* Catuaí e o genótipo G19 onde foi observado valores significativamente menores taxas de A nas plantas referência (Figura 10A).

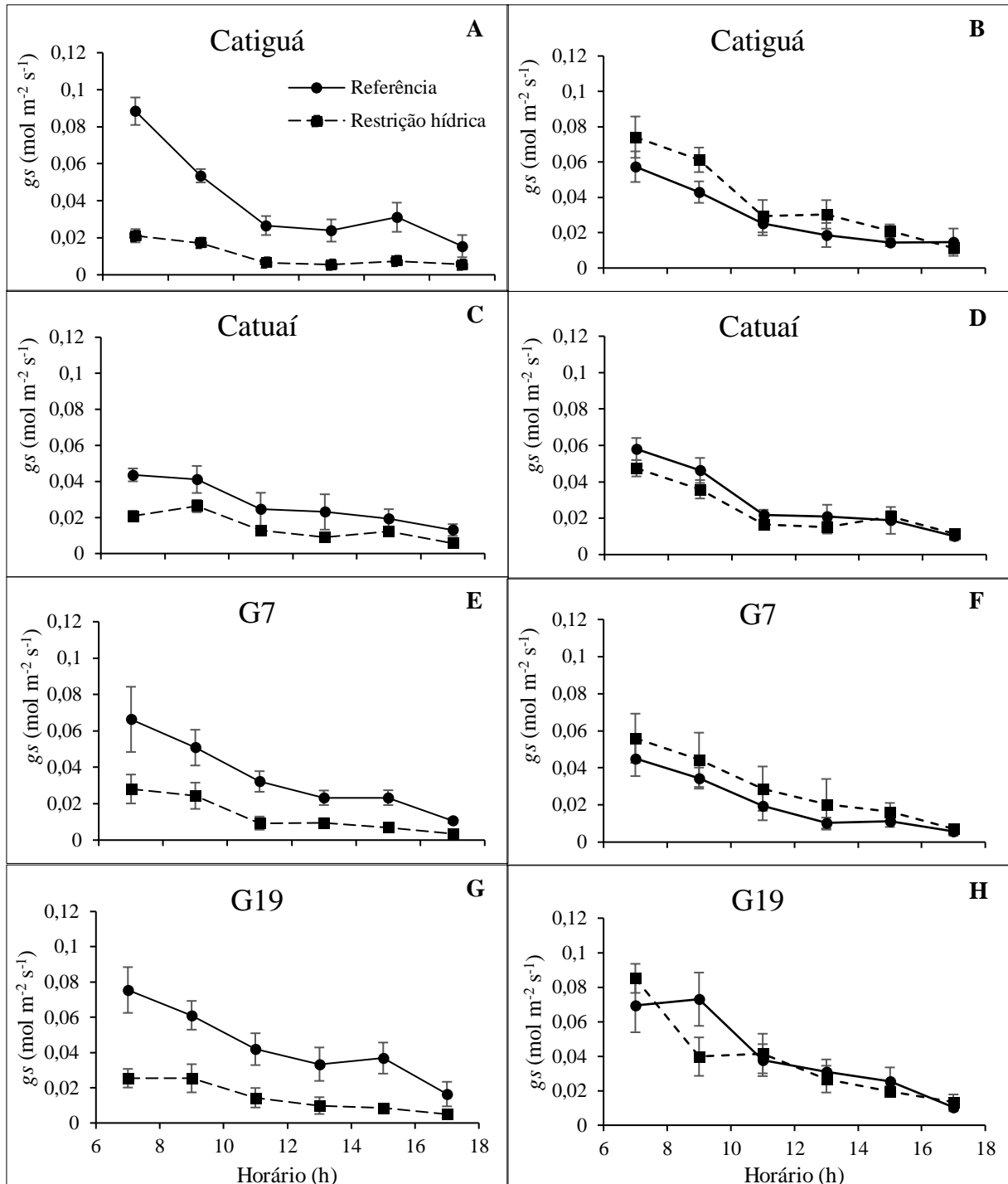
Após a reidratação houve recuperação de modo que não foram observadas diferenças entre os tratamentos (Figura 10B).

Figura 8. Assimilação de CO₂ (A) medida em função da variação diurna (das 7 às 17 horas) em quatro cvs./genótipos de cafeeiro (Catiguá = A; Catuaí = C; G7 = E; G19 = G no período de restrição hídrica) e (Catiguá = B; Catuaí = D; G7 = F; G19 = H no período de reidratação) com e sem déficit hídrico. Cada ponto representa o valor médio (n=5) ± erro-padrão.



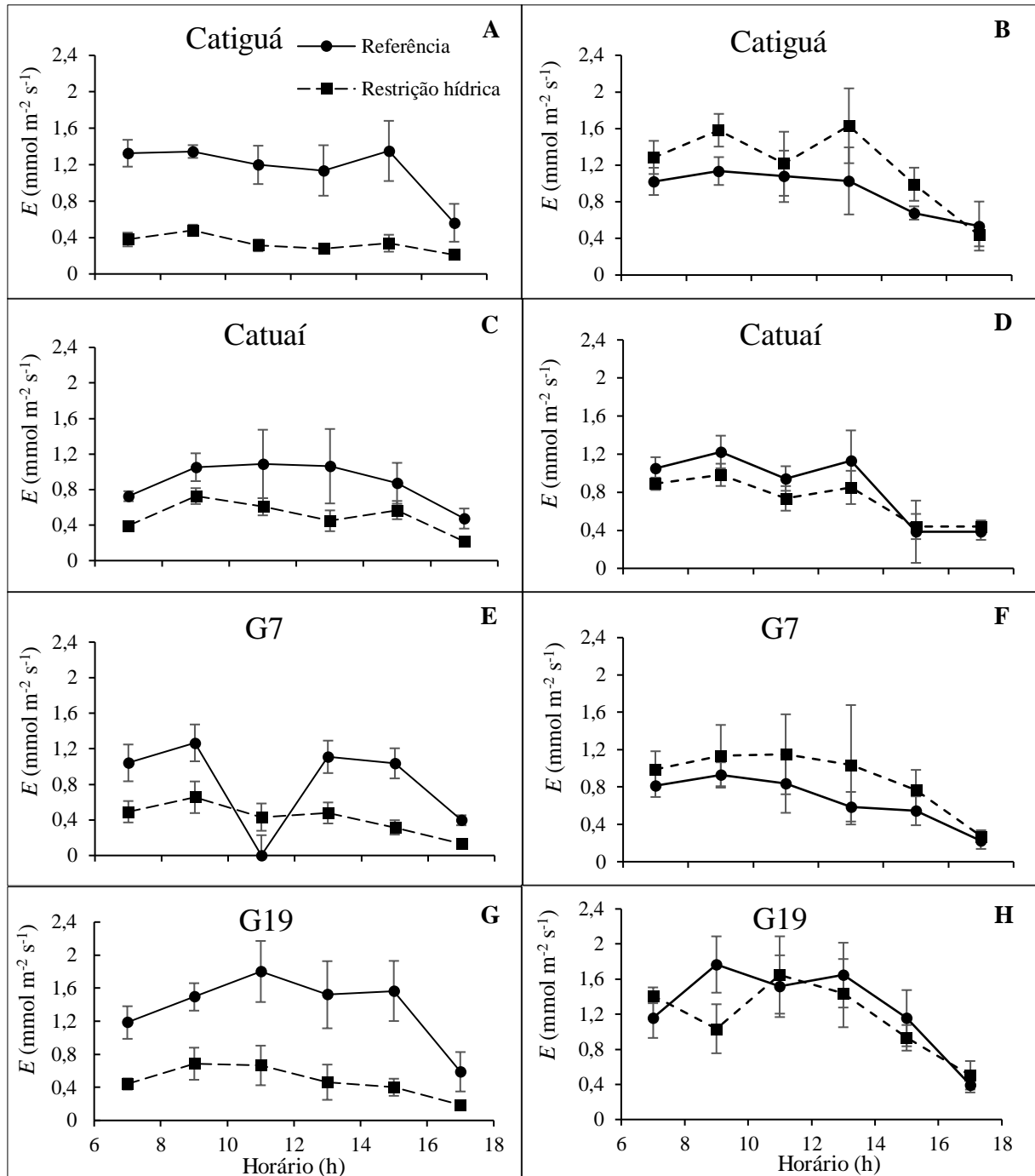
Fonte: Do autor (2019).

Figura 9. Condutância estomática (g_s) medida em função da variação diurna (das 7 às 17 horas) em quatro cvs./genótipos de cafeeiro (Catiguá = A; Catuaí = C; G7 = E; G19 = G no período de restrição hídrica) e (Catiguá = B; Catuaí = D; G7 = F; G19 = H no período de reidratação) com e sem déficit hídrico. Cada ponto representa o valor médio ($n=5$) \pm erro-padrão.



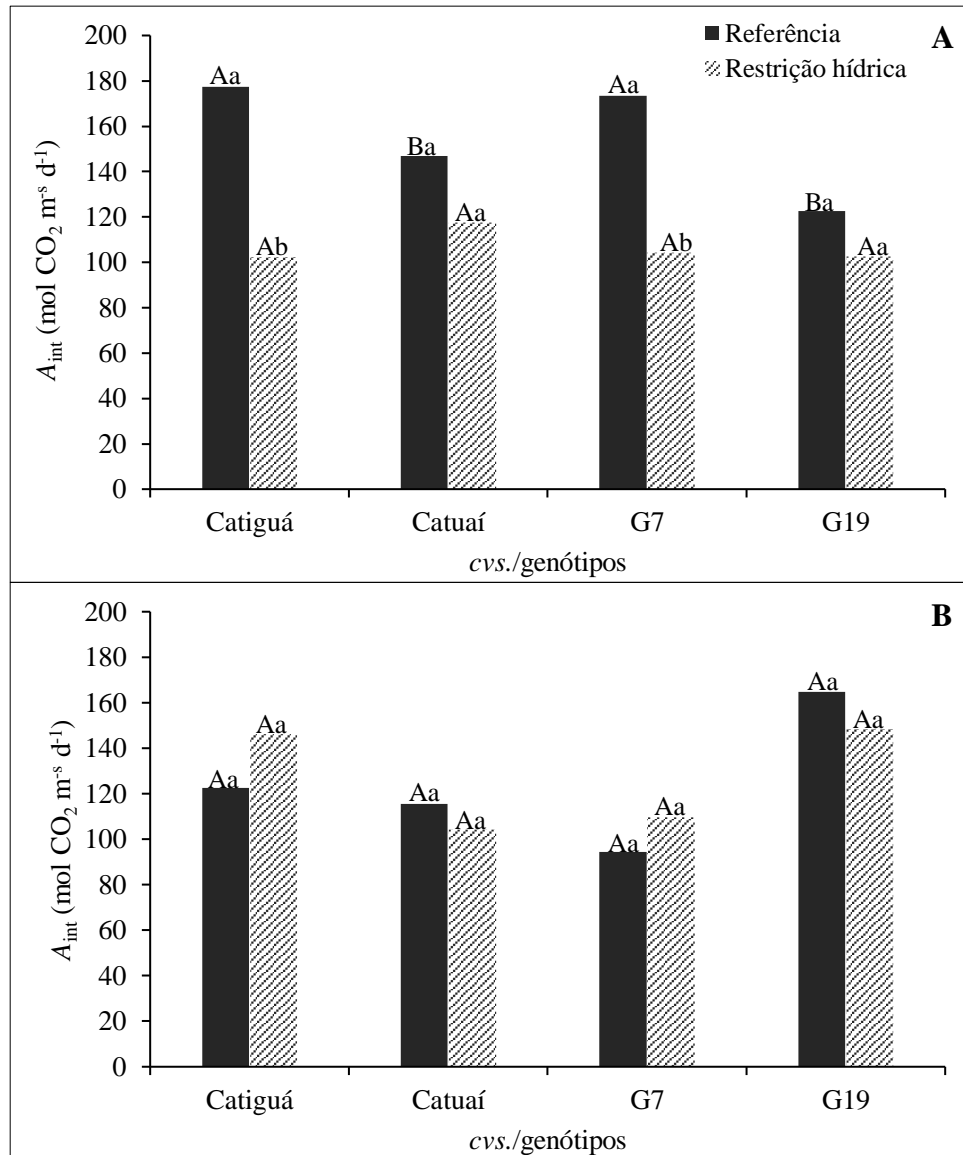
Fonte: Do autor (2019).

Figura 10. Transpiração (E) medida em função da variação diurna (das 7 às 17 horas) em quatro cvs./genótipos de cafeeiro (Catiguá = A; Catuaí = C; G7 = E; G19 = G no período de restrição hídrica) e (Catiguá = B; Catuaí = D; G7 = F; G19 = H no período de reidratação) com e sem déficit hídrico. Cada ponto representa o valor médio ($n=5$) \pm erro-padrão.



Fonte: Do autor (2019).

Figura 11. Estimativa da A integrada durante o período diurno considerando 10 horas (das 7 às 17 horas) nos períodos de restrição hídrica (A) e de reidratação (B) em quatro cvs./genótipos de cafeeiros com e sem déficit hídrico. Cada histograma representa o valor médio ($n=5$). As letras maiúsculas indicam diferenças entre os genótipos e as letras minúsculas indicam diferença entre a condição hídrica (Scott-knott, $p<0,05$).

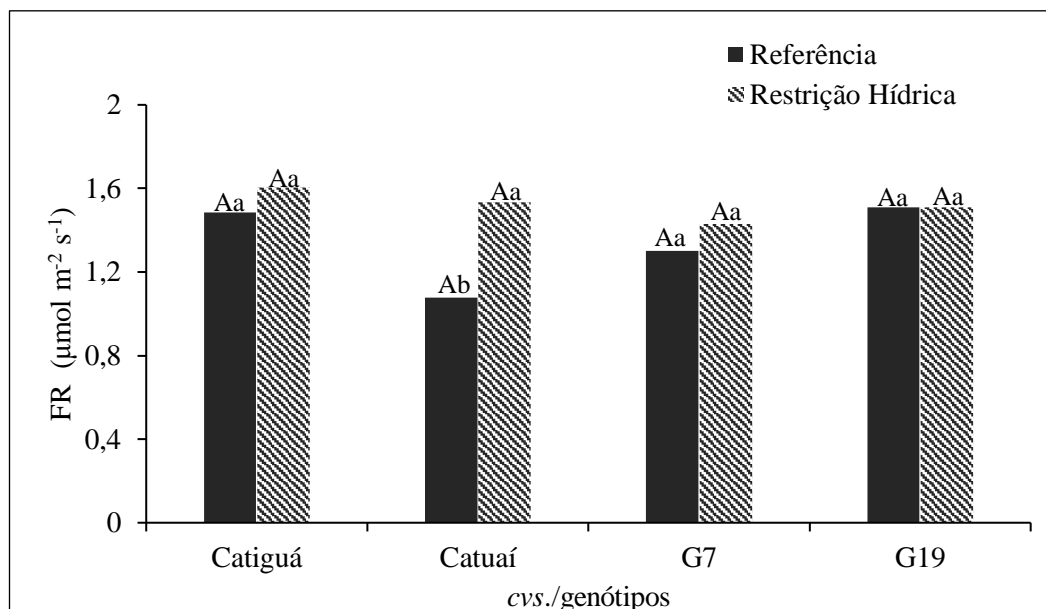


Fonte: Do autor (2019).

4.3.2 Taxa Fotorrespiratória

Para a taxa fotorrespiratória (FR, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) não foram observadas diferenças significativas entre os genótipos nas condições hídricas, embora tenha ocorrido um aumento significativo da FR para o Catuaí sob déficit hídrico quando comparados as plantas sob referência (Figura 11).

Figura 12. Taxa fotorrespiratória (FR, %) no período de restrição hídrica em quatro cvs./genótipos de cafeeiros com e sem déficit hídrico. Cada histograma representa o valor médio (n=5). As letras maiúsculas indicam diferenças entre os genótipos e as letras minúsculas indicam diferença entre a condição hídrica (Scott-knott, $p < 0,05$).



Fonte: Do autor (2019).

4.3.3 Curva A/Ci

Não foram encontradas diferenças significativas para a taxa de assimilação máxima ($A_{\text{máxCi}}$) nas plantas sob déficit hídrico, embora houve diferença nas plantas referência sendo o genótipo G19 superior aos demais. Entretanto, pôde-se observar uma redução significativa para todos os genótipos sob déficit hídrico quando comparados as plantas referência (Tabela 2).

Houve redução significativa da taxa máxima de carboxilação ($V_{C_{\text{máx}}}$) sob déficit hídrico para o genótipo G19, quando comparado com a referência. Entretanto, não houve diferença entre os genótipos sob déficit hídrico, ao passo que em referência a cv. Catiguá e o genótipo G19 foram os que apresentaram maior $V_{C_{\text{máx}}}$. No período de reidratação foi observado que não houve diferença significativa entre os tratamentos.

Semelhantemente foi observado para o $J_{\text{máx}}$, de modo que não houve diferença dos genótipos sob déficit hídrico quando comparados aos referência, exceto para a cv. Catuaí e para o genótipo G19. Também não houve diferença entre os genótipos sob déficit hídrico, enquanto que para os genótipos hidratados o genótipo G19 se destaca dos demais.

A taxa de utilização da triose fosfato (TPU) entre os genótipos não diferiu significativamente nas condições hídricas, entretanto, a cv. Catuaí e o genótipo G19

apresentaram baixo valor de TPU nas plantas sob restrição hídrica demonstrando diferença significativa quanto às plantas hidratadas.

Para a condutância mesofílica (gm) foi observado que apenas o Catuaí sob déficit hídrico demonstrou um decréscimo significativo quando comparado a referência. Apesar do aumento na limitação estomática com a restrição hídrica não foram observadas diferenças significativas com as plantas referência, assim como para a limitação metabólica.

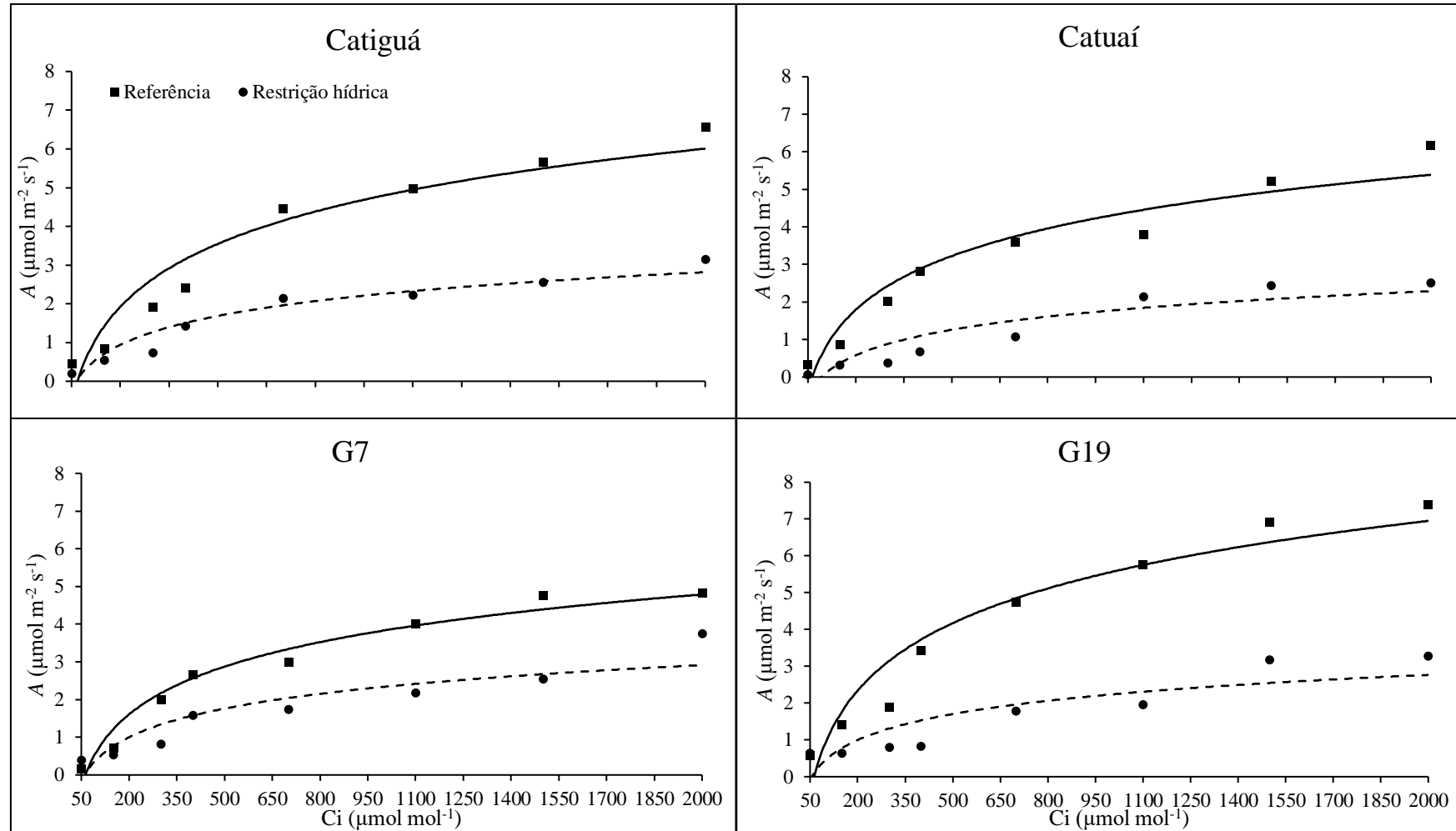
Após período de reidratação foi observado que para todos os genótipos sob déficit hídrico houve recuperação de modo que não houve diferença significativa em todos os parâmetros.

Tabela 2. Valores médios da assimilação máxima de CO₂ medido na curva A/C_i ($A_{máxCi}$, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); velocidade máxima de carboxilação Rubisco ($V_{Cmáx}$, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); regeneração da RuBP dependente da taxa de transporte de elétrons ($J_{máx}$, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); taxa de utilização da triose fosfato (TPU , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); condutância mesofílica (gm , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1}$); Limitação estomática (LS , %); Limitação metabólica (LM , %), medidos a partir da curva A/C_i realizadas em todos os cafeeiros e nos períodos de restrição hídrica e reidratação. Cada valor representa o valor médio ($n=5$) \pm desvio padrão. As letras maiúsculas indicam diferenças entre os genótipos e as letras minúsculas indicam diferença entre a condição hídrica (Referência=R e Restrição hídrica=RH). (Scott-knott, $p<0,05$).

	Período de Restrição hídrica							
	Catiguá		Catuaí		G7		G19	
	R	RH	R	RH	R	RH	R	RH
$A_{máxCi}$	5,24 \pm 2,4 Ba	1,79 \pm 1,2 Ab	3,29 \pm 1,2 Ba	1,33 \pm 0,7 Ab	4,43 \pm 1,1 Ba	2,33 \pm 0,5 Ab	7,88 \pm 2,6 Aa	2,21 \pm 1,6 Ab
$V_{Cmáx}$	23,2 \pm 8,7 Aa	13,8 \pm 1,4 Aa	14,8 \pm 6,9 Ba	5,4 \pm 5,7 Aa	13,8 \pm 4,2 Ba	6,8 \pm 4,3 Aa	31,4 \pm 8,5 Aa	10,4 \pm 3,2 Ab
$J_{máx}$	16,4 \pm 6,6 Ba	8,8 \pm 4 Aa	13,6 \pm 1,5 Ba	2,2 \pm 1,6 Ab	16,2 \pm 7,6 Ba	8,4 \pm 2 Aa	35,2 \pm 1,5 Aa	3,75 \pm 1,1 Ab
TPU	1,04 \pm 0,5 Aa	0,1 \pm 0,05 Ab	1,28 \pm 0,4 Aa	0,84 \pm 0,1 Aa	4,43 \pm 1,1 Aa	2,33 \pm 0,5 Aa	7,88 \pm 2,6 Aa	2,21 \pm 1,6 Ab
gm	26,15 \pm 5,8 Aa	24,76 \pm 5 Aa	27,94 \pm 4,1 Aa	24,04 \pm 4,1 Ab	23,96 \pm 4,7 Aa	25,14 \pm 3,6 Aa	24,59 \pm 4,2 Aa	24,5 \pm 4,8 Aa
LS	24,8 \pm 4,3 Aa	31,3 \pm 4,2 Aa	17,6 \pm 0,8 Aa	26,4 \pm 5,6 Aa	26,5 \pm 2,7 Aa	35,9 \pm 4,0 Aa	39,6 \pm 3,1 Aa	47,6 \pm 0,4 Aa
LM		79,1 \pm 7,8 A		49,6 \pm 5,9 A		54,1 \pm 10,0 A		71,8 \pm 2,8 A
	Período de Reidratação							
	Catiguá		Catuaí		G7		G19	
	R	RH	R	RH	R	RH	R	RH
$A_{máxCi}$	6,8 \pm 1,5 Aa	6,3 \pm 1,8 Aa	6,7 \pm 0,9 Aa	6,1 \pm 1,9 Aa	6,5 \pm 1,8 Aa	6,0 \pm 1,1 Aa	7,3 \pm 1,5 Aa	6,7 \pm 2,0 Aa
$V_{Cmáx}$	11,6 \pm 3,3 Aa	3,0 \pm 1,2 Aa	17,2 \pm 3,5 Aa	12,2 \pm 2,5 Aa	15,0 \pm 2,6 Aa	9,8 \pm 3,6 Aa	12,6 \pm 5,0 Aa	10,0 \pm 1,4 Aa
$J_{máx}$	9,0 \pm 1,9 Aa	19,4 \pm 5,7 Aa	17,8 \pm 0,7 Aa	14,0 \pm 2,9 Aa	11,0 \pm 4,5 Aa	22,6 \pm 6,2 Aa	35,2 \pm 4,2 Aa	13,0 \pm 4,0 Aa
TPU	0,52 \pm 0,25 Aa	0,2 \pm 0,1 Aa	0,84 \pm 0,3 Aa	0,5 \pm 0,05 Aa	0,38 \pm 0,1 Aa	1,02 \pm 0,3 Aa	1,24 \pm 0,4 Aa	0,23 \pm 0,1 Aa
gm	20,3 \pm 4,2 Aa	15,5 \pm 2,2 Aa	20,3 \pm 3,3 Aa	20,0 \pm 3,4 Aa	20,6 \pm 3,3 Aa	23,3 \pm 3,4 Aa	22,2 \pm 3,8 Aa	21,6 \pm 4,8 Aa
LS	33,3 \pm 5,2 Aa	38,7 \pm 9,5 Aa	38,2 \pm 7,1 Aa	35,9 \pm 5,1 Aa	36,3 \pm 5,9 Aa	32,8 \pm 5,3 Aa	41,9 \pm 7,3 Aa	49,4 \pm 7,6 Aa
LM		51,0 \pm 2,9 A		51,6 \pm 1 A		39,3 \pm 4,7 A		36,4 \pm 7,9 A

Fonte: Do autor (2019).

Figura 13. Assimilação de CO₂ (A) em função da variação da resposta ao fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (Q) realizadas em todos os cafeeiros no período de restrição hídrica. Cada valor representa o valor médio ($n=5$).



Fonte: Do autor (2019).

4.3.4 Curva A/Q

No período de restrição hídrica, o $A_{máxQ}$ medido a partir das curvas A/Q indicaram que os genótipos não diferiram entre si, tanto em relação as plantas sob déficit quanto as plantas referência. Entretanto, foi observado valores baixos de $A_{máxQ}$ nas plantas sob déficit hídrico indicando que todos os genótipos nessas condições diferiram significativamente das plantas referência (Tabela 3).

Já para os parâmetros respiração no escuro (R_d), convexidade (θ) e eficiência quântica efetiva (α) não apresentaram diferença significativa para todos os genótipos em nenhuma das condições hídricas.

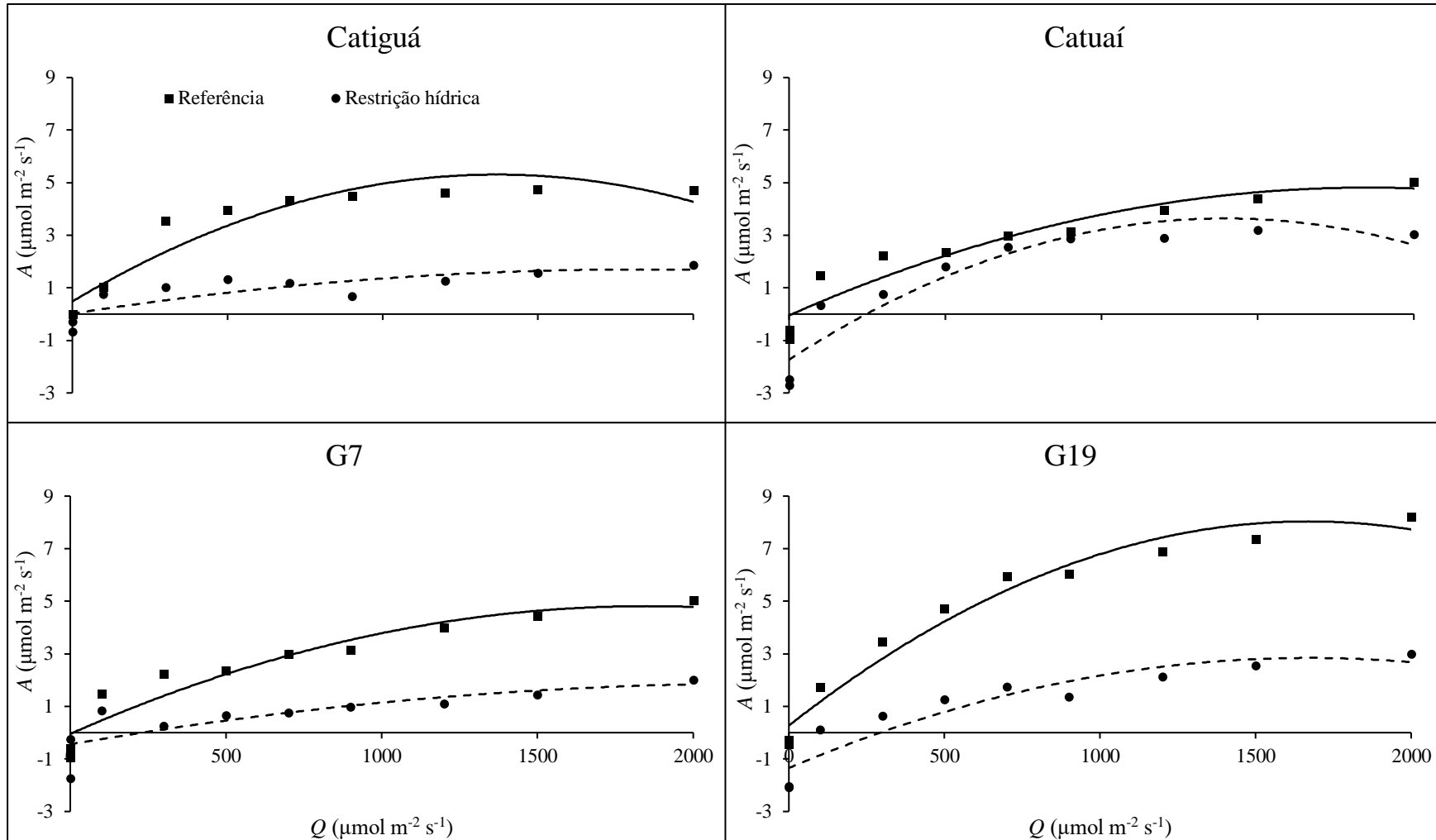
Para o período de reidratação não foram observadas diferenças significativas para todos os parâmetros medidos nas curvas A/Q com exceção de uma redução significativa na θ do genótipo G7 em déficit hídrico o que diferiu estatisticamente do hidratado.

Tabela 3. Valores médios da assimilação máxima de CO₂ medido na curva $A/Q = A_{máxQ}$ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); Respiração no escuro = Rd ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); Convexidade = θ e Eficiência quântica efetiva = α ($\mu\text{mol } \mu\text{mol}^{-1}$), medidos a partir da curva A/Q realizadas em todos os cafeeiros nos períodos de restrição hídrica e reidratação. Cada valor representa o valor médio (n=5) \pm desvio padrão. As letras maiúsculas indicam diferenças entre os genótipos e as letras minúsculas indicam diferenças entre a condição hídrica (Referência=R e Restrição hídrica=RH). (Scott-knott, $p < 0,05$)

	Período de Restrição hídrica							
	Catiguá		Catuaí		G7		G19	
	R	RH	R	RH	R	RH	R	RH
$A_{máxQ}$	5,42 \pm 0,7 Aa	1,89 \pm 0,2 Ab	5,65 \pm 0,6 Aa	2,67 \pm 0,4 Ab	7,42 \pm 0,9 Aa	2,01 \pm 0,2 Ab	7,53 \pm 1,3 Aa	3,1 \pm 0,6 Ab
Rd	2,69 \pm 0,2 Aa	0,73 \pm 0,1 Aa	1,39 \pm 0,2 Aa	0,73 \pm 0,1 Aa	0,81 \pm 0,3 Aa	0,52 \pm 0,1 Aa	0,7 \pm 0,1 Aa	0,38 \pm 0,1 Aa
θ	0,73 \pm 0,1 Aa	0,26 \pm 0,1 Aa	0,26 \pm 0,1 Aa	0,35 \pm 0,1 Aa	0,87 \pm 0,1 Aa	0,42 \pm 0,1 Aa	0,87 \pm 0,2 Aa	0,1 \pm 0 Aa
α	0,07 \pm 0 Aa	0,18 \pm 0 Aa	0,15 \pm 0 Aa	0,43 \pm 0 Aa	0,01 \pm 0 Aa	0,06 \pm 0 Aa	0,21 \pm 0 Aa	0,01 \pm 0 Aa
	Período de Reidratação							
	Catiguá		Catuaí		G7		G19	
	R	RH	R	RH	R	RH	R	RH
$A_{máxQ}$	3,2 \pm 1,1 Aa	4,2 \pm 1,3 Ba	4,1 \pm 1,2 Aa	3,5 \pm 1,3 Ba	3,6 \pm 1,6 Aa	5,6 \pm 2,0 Aa	3,9 \pm 1,2 Aa	6,8 \pm 1,5 Aa
Rd	2,13 \pm 0,7 Aa	7,1 \pm 0,6 Aa	12,1 \pm 1,0 Aa	5,3 \pm 2,2 Aa	14,7 \pm 2,5 Aa	1,4 \pm 0,04 Ab	6,8 \pm 1,0 Aa	11,3 \pm 1,0 Aa
θ	0,16 \pm 0 Aa	0,6 \pm 0,13 Aa	0,5 \pm 0,2 Aa	0,3 \pm 0,03 Aa	0,6 \pm 0,01 Aa	0,01 \pm 0 Ab	0,14 \pm 0 Aa	0,6 \pm 0,07 Aa
α	0,09 \pm 0,01 Aa	0,12 \pm 0,03Aa	0,07 \pm 0,01 Aa	0,04 \pm 0,02 Aa	0,03 \pm 0,01 Aa	0,12 \pm 0,02 Aa	0,2 \pm 0,02 Aa	0,17 \pm 0,02 Aa

Fonte: Do autor (2019).

Figura 14. Assimilação de CO₂ (A) em função da variação da resposta ao fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (Q) realizadas em todos os os cafeeiros no período de restrição hídrica. Cada valor representa o valor médio ($n=5$).



Fonte: Do autor (2019).

4.4 PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS

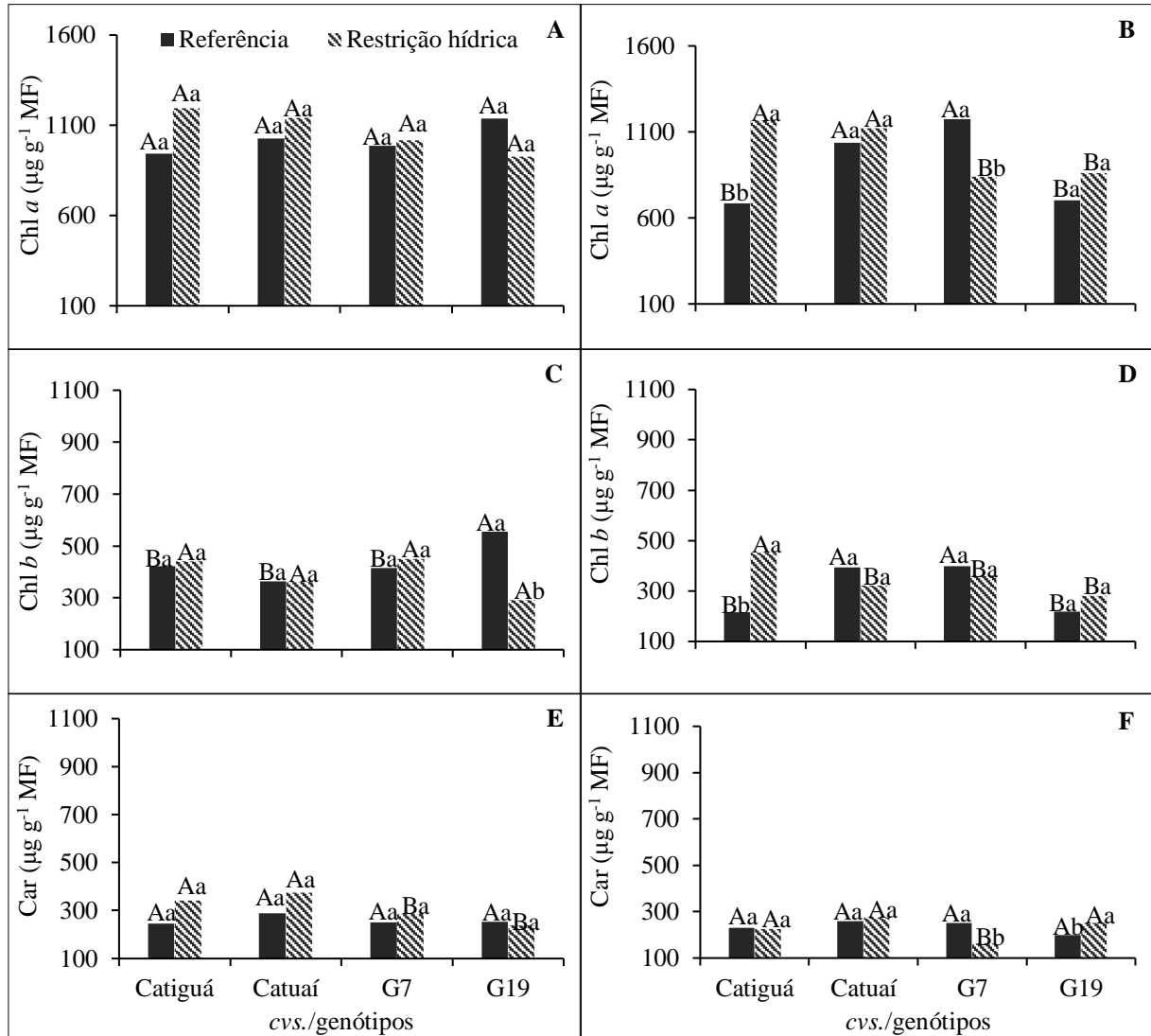
A resposta do conteúdo de pigmentos foi semelhante entre os genótipos, de forma que para clorofila *a* (Chl *a*) no período de restrição hídrica de modo que não houve diferenças significativas em nenhuma das condições hídricas (Figura 1A). Entretanto, para clorofila *b* (Chl *b*) apesar de os genótipos sob déficit hídrico não diferirem entre si, o G19 em referência apresentou valores significativamente superiores aos demais genótipos assim como para as plantas sob déficit hídrico (Figura 12C).

Também no período de restrição hídrica foram observados valores superiores nos níveis de carotenoides totais (car) das cvs. Catiguá e Catuaí em baixa disponibilidade hídrica comparado aos genótipos G7 e G19 (Figura 12E).

Após o período de reidratação foram observados decréscimos significativos quando comparados ao período de restrição hídrica, nos níveis de Chl *a* da cv. Catiguá (referência), para o genótipo G7 sob déficit hídrico, assim como também para o genótipo G19 nas duas condições hídricas (Figura 12B). Para a Chl *b* foi observado que a cv. Catiguá sob déficit hídrico diferiu significativamente dos demais genótipos, assim como foi superior as plantas hidratadas. Tanto a cv. Catuaí como o genótipo G7 apresentaram respostas semelhantes de modo que ambas hidratadas foram significativamente superiores (Figura 12D).

O conteúdo de carotenoides totais dos genótipos sob restrição hídrica foi semelhante para todos com exceção do genótipo G7 que se demonstrou uma redução tanto em comparação com os demais genótipos sob déficit como para as plantas hidratadas. Também foi observado um incremento no conteúdo de carotenoides para o genótipo G19 sob déficit sendo superior às plantas referência (Figura 12F).

Figura 15. Conteúdo de pigmentos ($\mu\text{g g}^{-1}$ MF). (Chl *a* = A; Chl *b* = C; Carotenoides totais = E no período de restrição hídrica) e (Cl *a* = B; Cl *b* = D; Carotenoides totais = F no período de reidratação) em quatro cvs./genótipos de cafeeiro com e sem déficit hídrico. Cada histograma representa o valor médio (n=5). As letras maiúsculas indicam diferenças entre os genótipos e as letras minúsculas indicam diferença entre a condição hídrica (Scott-knott, $p < 0,05$).



Fonte: Do autor (2019).

4.5 ANATOMIA RADICULAR

Para as variáveis anatômicas foi observada diferença significativa para os genótipos entre si e entre as condições hídricas (Tabela 4). Foi observado diferença significativa na área da secção transversal da raiz (ATR) dos genótipos sob déficit hídrico, de forma que, o genótipo G7 apresentou menor área tanto em relação aos demais nas condições hídricas como em relação ao hidratado. O genótipo G19 diferiu entre as duas condições hídricas sendo a hidratada

superior. Já comparando os genótipos hidratados apenas a *cv.* Catuaí demonstrou significativamente menor área.

Para a espessura do córtex (EC) foi observado um incremento significativo para o genótipo G7 referência sendo superior aos demais genótipos na mesma condição. Além disso o genótipo G7 também apresentou diferença entre as condições hídricas de modo que a plantas hidratadas apresentaram maior EC em comparação as plantas em déficit.

Para a área do cilindro vascular (ACV) tanto a *cv.* Catiguá como o genótipo G19 apresentaram maior área nas plantas em restrição hídrica, o que também ocorreu com a *cv.* Catiguá hidratada sendo superior as demais como também para o tratamento sob déficit. Em contrapartida, o genótipo G19 apresentou maior ACV sob déficit hídrico do que com o hidratado.

Em relação ao número de camadas do córtex (NCC) não foram encontradas diferenças entre os genótipos sob restrição hídrica, ao passo que para as plantas referência o genótipo G7 demonstrou maior NCC que os demais, sendo superior também quando comparado as plantas sob déficit.

Não foram encontradas variações significativas para espessura da endoderme (EEN), exoderme (EEX) e da epiderme (EEP) tanto entre os genótipos como entre as condições hídricas. Entretanto, foi observada variação no número de pêlos radiculares (NPR) de modo que o G7 apresentou um aumento significativo quando em déficit hídrico, sendo superior aos demais genótipos, assim como foi superior as plantas hidratadas.

Também foram observadas diferenças significativas para o número de pêlos radiculares (NPR) de modo que a *cv.* Catiguá e o genótipo G7 apresentaram maior NPR nas plantas sob déficit hídrico quando comparadas às plantas referência. Além disso, foram observadas diferenças significativas entre os materiais de modo que a *cv.* Catuaí e o genótipo G7 foram estatisticamente superiores as demais *cv.s./* genótipos nas plantas sob déficit hídrico.

Verificou-se uma variação para o número de polos do metaxilema (NPM) de modo que o genótipo G19 apresentou significativamente um maior NPM nas plantas sob déficit hídrico, tanto comparadas aos demais genótipos quanto com as plantas em referência.

Não foram observadas diferenças entre os genótipos com déficit hídrico em relação ao diâmetro do elemento traqueal (DET), entretanto pode-se verificar que a *cv.* Catuaí apresentou menor diâmetro nas plantas hidratadas, diferindo-as dos demais genótipos, assim como, das plantas sob déficit. Em contrapartida, houve uma redução significativa do DET da *cv.* Catiguá e do genótipo G7 sob déficit em comparação as plantas hidratadas.

Também foi verificada diferença entre os genótipos sob déficit hídrico para o número de elementos traqueais (NET), sendo a cv. Catiguá e o genótipo G19 os que apresentaram NET significativamente maior que os demais. Além disso, ambos apresentaram um incremento no NET em condições de déficit mostrando-se estatisticamente superiores as plantas em referência.

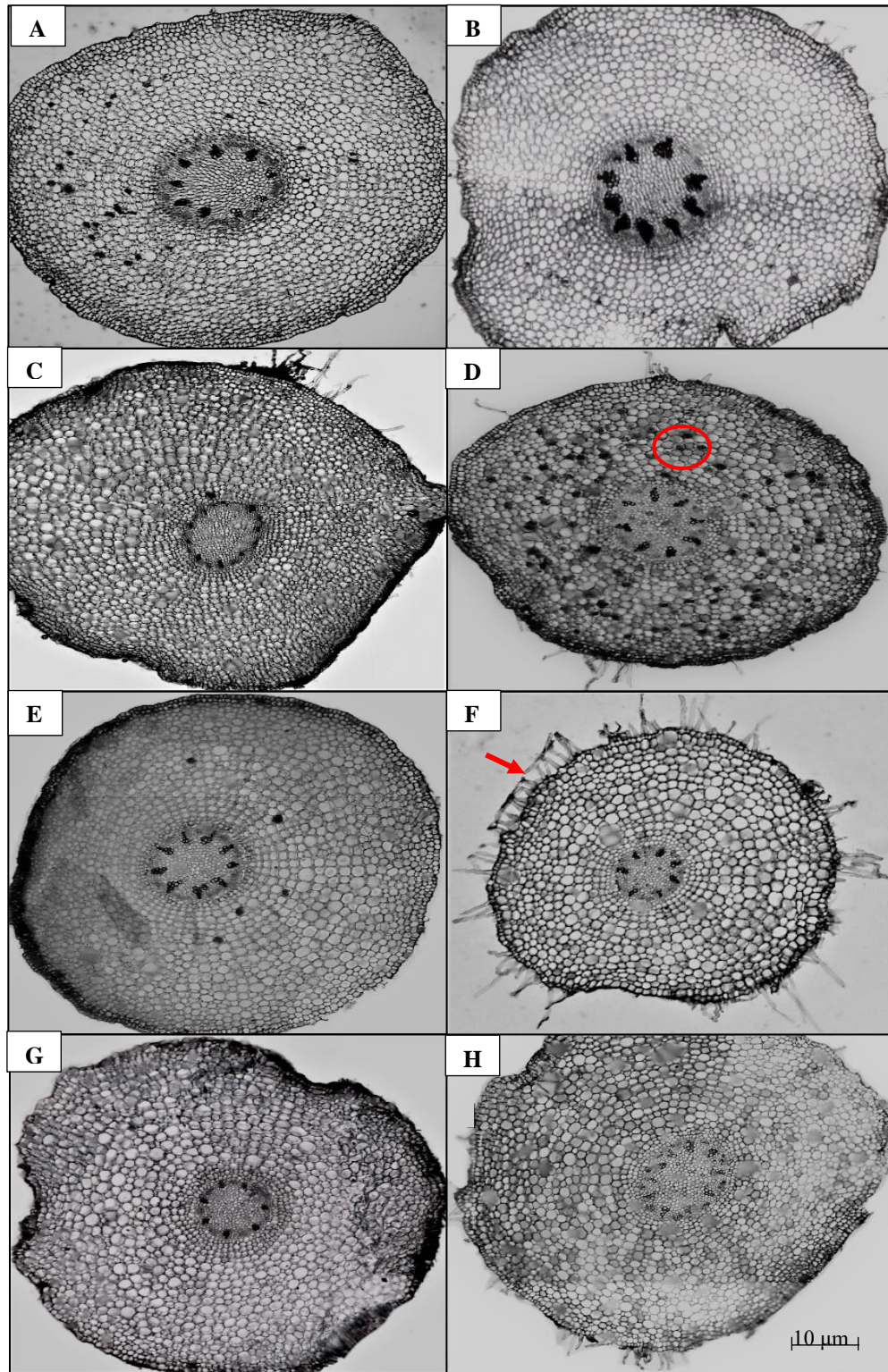
Apesar de não quantificado, foi verificado a presença de amido nas células do córtex em todos os tratamentos e mais intensificado nas plantas sob déficit hídrico.

Tabela 4. Valores médios da Área da secção transversal da raiz = (ATR, μm^2); Espessura do córtex= (EC, μm); Área do cilindro vascular= (ACV, μm^2); Número de camadas do córtex= (NCC, unid.); Espessura da endoderme= (EEN, μm); Espessura da exoderme= (EEX, μm); Espessura da epiderme= (EEP, μm); Número de pelos radiculares= (NPR, unid.); Número de polos do metaxilema= (NPM, unid.); Diâmetro do elemento traqueal= (DET, μm^2); Número de elementos traqueais= (NET, unid.), medidas a partir do seccionamento transversal de raízes realizadas em todos os cafeeiros no período de restrição hídrica. Cada valor representa o valor médio (n=4) de cada tratamento e para tratamento foram realizadas médias de cada lâmina (L=4), sendo cada lâmina correspondente a média de cada corte (c= 3). As letras maiúsculas indicam diferenças entre os genótipos e as letras minúsculas indicam diferença entre a condição hídrica (Referência=R e Restrição hídrica=RH). (Scott-knott, $p<0,05$).

	Período de Restrição Hídrica							
	Catiguá		Catuaí		G7		G19	
	R	RH	R	RH	R	RH	R	RH
ATR	1008,9 Aa	893,9 Aa	853,7 Ba	887,7 Aa	1041,6 Aa	717,7 Bb	986,1 Aa	850,3 Ab
EC	270,7 Ba	246,0 Aa	314,3 Ba	271,9 Aa	413,5 Aa	223,7 Ab	317,0 Ba	236,3 Aa
ACV	1541,7 Aa	1086,6 Ab	728,2 Ba	798,3 Ba	728,2 Ba	789,3 Ba	784,5 Bb	1145,1 Aa
NCC	14 Ba	15 Aa	13 Ba	13 Aa	17 Aa	11 Ab	14 Ba	13 Aa
EEN	28,4 Aa	28,8 Aa	28 Aa	30,7 Aa	30,0 Aa	26,4 Aa	34,1 Aa	27,0 Aa
EEX	22,3 Aa	22,6 Aa	28,3 Aa	21,2 Aa	28,2 Aa	26,5 Aa	27,0 Aa	26,7 Aa
EEP	13,8 Aa	14,8 Aa	12,8 Aa	12,4 Aa	14,9 Aa	12,6 Aa	13,7 Aa	11,8 Aa
NPR	4 Ab	19 Ba	16 Aa	39 Aa	2 Ab	67 Aa	14 Aa	21 Ba
NPM	9 Aa	9 Ba	8 Aa	8 Ba	8 Aa	8 Ba	8 Ab	10 Aa
DET	13 Aa	8 Ab	4 Bb	9 Aa	13 Aa	8 Ab	12 Aa	10 Aa
NET	4 Ab	6 Aa	3 Aa	5 Ba	3 Aa	4 Ba	4 Ab	6 Aa

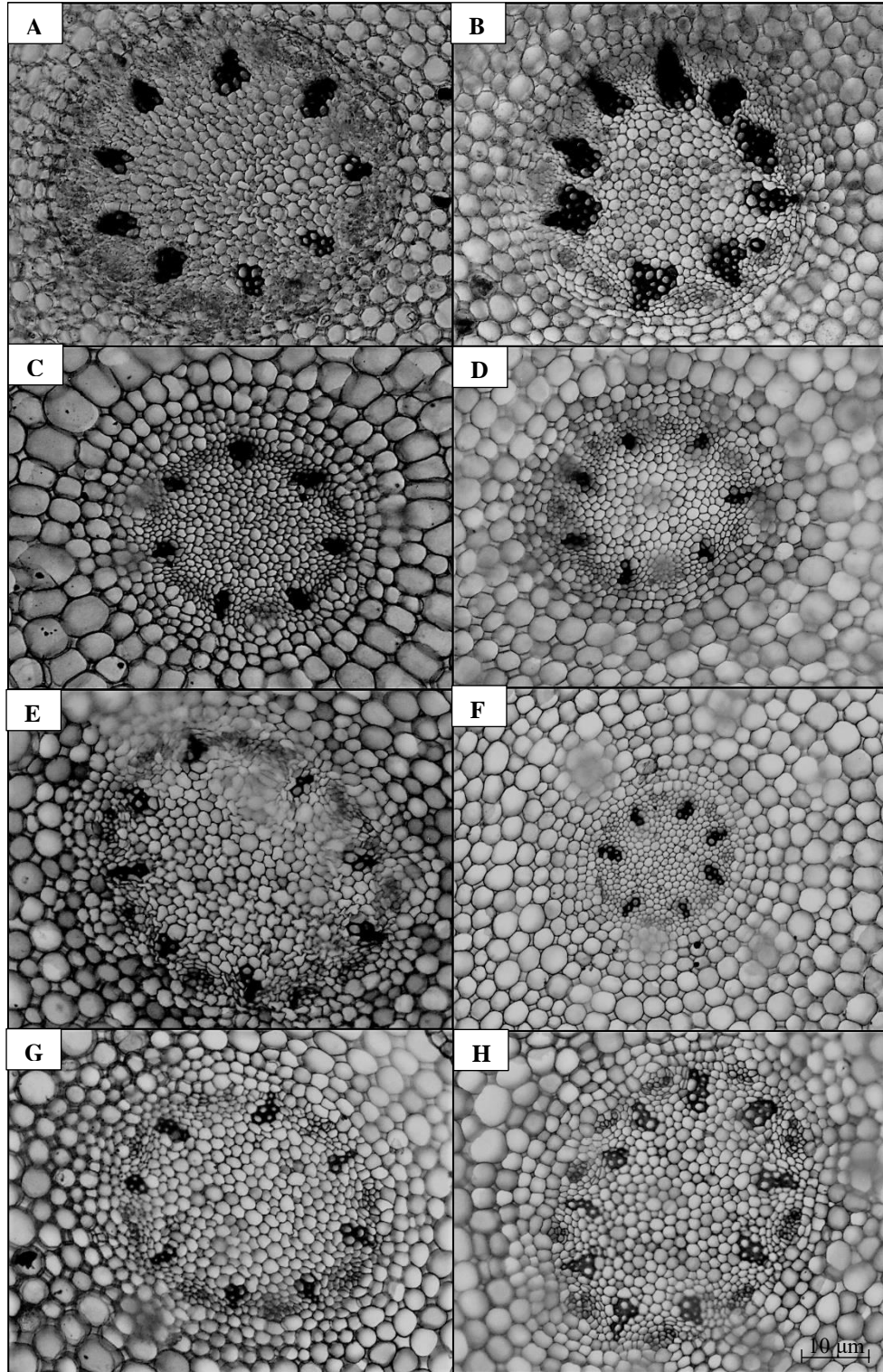
Fonte: Do autor (2019).

Figura 16. Representação da área da secção transversal de raízes fotografadas em uma magnificação de 4x realizadas em todos os cafeeiros no período de restrição hídrica. A= Catiguá referência e B= Catiguá sob restrição hídrica; C= Catuaí referência e D= Catuaí sob restrição hídrica; E= G7 referência e F= G7 sob restrição hídrica; G= G19 referência e H= G19 sob restrição hídrica. (→ = pêlos radiculares; ○ = amido).



Fonte: Do autor (2019).

Figura 17. Representação da área do cilindro vascular em uma magnificação de 10x realizadas em todos os cafeeiros no período de restrição hídrica. A= Catiguá referência e B= Catiguá sob restrição hídrica; C= Catuaí referência e D= Catuaí sob restrição hídrica; E= G7 referência e F= G7 sob restrição hídrica; G= G19 referência e H= G19 sob restrição hídrica.



Fonte: Do autor (2019).

5 DISCUSSÃO

A baixa disponibilidade hídrica influenciou diretamente nas taxas de assimilação líquida de carbono (A) de todos os genótipos. O decréscimo no Ψ_{xil} e no TRA (Figuras 5A e 6A) nos genótipos sob baixa irrigação, são bons indicadores de déficit hídrico pois promoveram redução da condutância estomática (g_s) e, conseqüentemente, nas taxas de fotossíntese (BATISTA *et al.*, 2010).

Entretanto as diferenças significativas do Ψ_{xil} e TRA no tratamento sob déficit hídrico apontam comportamentos distintos entre as *cvs.*/genótipos quanto a redução da umidade do solo de modo que comparando os dados de umidade do solo, Ψ_{xil} e TRA, a *cv.* Catuaí demonstrou maior capacidade de absorver água. Além disso, os níveis de umidade do solo de cada tratamento (Figura 4) mostraram que a quantidade de água disponível para a planta variou em função da capacidade de absorção de cada material e tais variações estariam relacionadas com a redução na turgescência, aumentando a tensão do xilema (ANDRADE, 2011; SILVA *et al.*, 2003; LARCHER, 2004).

À medida em que o solo seca, ocorre um aumento na força de retenção o que diminui o potencial mátrico (Ψ_m), tornando a água indisponível. Assim sendo, é evidenciado que nem toda água armazenada está disponível para planta e desse modo o suprimento hídrico para as plantas é determinado pela habilidade que os materiais tem de utilizar a água contida no solo (ARAUJO *et al.*, 2011).

Também foi possível observar que apesar dos teores de água nos tecidos diminuir significativamente causando a desidratação do protoplasma, as mudas de cafeeiro conseguem sobreviver períodos de déficit moderado e apresentam uma imediata recuperação de seu estado hídrico quando reidratadas (Figuras 5B e 6B) (DAMATTA, 2004; DAMATTA & RAMALHO, 2006).

As taxas fotossintéticas (Figura 7) respondem diretamente aos valores de g_s (Figura 8) e E (Figura 9) de forma que ao longo do dia foi observado para ambas condições hídricas, que a A estava relacionado a E , sendo definido a partir do *status* hídrico e do balanço de energia da planta, determinada pela condutância estomática (CAI *et al.*, 2005; DIAS *et al.*, 2007).

Assim, a depleção da A ao meio dia ocorre por causa do fechamento estomático e o aumento da solubilidade de CO_2 devido ao aumento da temperatura e umidade relativa o que explica o declínio nas taxas de A (Figura 7), E (Figura 8) e g_s (Figura 9). Tal comportamento foi mais expressivo nas plantas sob déficit hídrico afim de minimizar a perda de água nas células do mesofilo para a atmosfera. Desse modo, presume-se que a *cv.* Catiguá se mostrou mais

sensível, uma vez que essas plantas foram as que mais sofreram com a redução da disponibilidade hídrica.

Os níveis de *A* integrada também foram afetados com a baixa disponibilidade de água (Figura 10), de maneira que se pode inferir que limitações estomáticas também podem estar relacionadas à redução da fotossíntese, apesar destas taxas serem determinadas em sua maioria pelas limitações não estomáticas (seja por uma menor eficiência carboxilativa ou por menor difusão de CO₂ da atmosfera para o sítio carboxilase da Rubisco) conforme visto por DAMATTA *et al.* (1997).

Além disso, a taxa fotorrespiratória (FR) estimada no período de restrição hídrica (Figura 11) mostra que os genótipos submetidos ao déficit hídrico não apresentaram maior FR que as plantas hidratadas, apenas para a *cv.* Catuaí. Isto indica que houve um decréscimo na eficiência fotossintética dessa *cv.* devido à diminuição de CO₂ nos cloroplastos e consequentemente, promovendo a atividade oxigenase da Rubisco, e diminuindo sua atividade carboxilase (FARQUHAR & SHARKEY, 1982), fazendo com que houvesse um aumento expressivo da FR na *cv.* Catuaí sob restrição hídrica (PARRY *et al.*, 2002; TAIZ *et al.*, 2017).

Outro aspecto a ser considerado quando se trata de fator abiótico, são os níveis de pigmentos cloroplastídicos, já que nessa condição a planta tem seu aparato fotossintético comprometido. Apesar dos genótipos apresentarem uma redução da taxa fotossintética, pôde-se observar que o conteúdo de clorofilas *a* e *b* não foi afetado nas plantas sob déficit hídrico (exceto para o genótipo G19 que diferiu entre as condições hídricas) o que pode sugerir que a etapa fotoquímica não foi a responsável pela redução de *A* (CAI *et al.*, 2005). Todavia, Damatta & Rena, (2002) enfatizam que parâmetros como a eficiência quântica do PSII e os níveis de clorofila não são bons indicadores de tolerância a seca, haja vista a estabilidade dos mesmos em cvs. de cafeeiro, ainda que sob seca severa (DIAS *et al.*, 2007).

Assim, apesar da baixa disponibilidade hídrica a eficiência do PSII nas membranas dos tilacóides aparentemente não foi prejudicada nos genótipos, o que indica que não houve um comprometimento na transferência de prótons (na hidrólise da molécula de H₂O) tornando possível a conversão de Nicotinamida adenina dinucleótido fosfato (NADP) em sua forma reduzida (NADPH), necessário como agente redutor na etapa bioquímica da fotossíntese (PAKNEJAD *et al.*, 2007).

Plantas de sol não precisam investir em pigmentos coletores de energia luminosa em ambientes saturados por luz, o que explicaria a redução no conteúdo de clorofila *b* do genótipo

G19 sob déficit hídrico (Figura 12C), quando comparado as plantas hidratadas (SALISBURY & ROSS, 2012; TAIZ *et al.*, 2017).

Após a reidratação, em todos os genótipos, tanto da referência quanto os que estavam sob restrição hídrica apresentaram variações nos pigmentos fotossintéticos (a exceção da *cv.* Catuaí para Chl *a*). Essas variações independem do tratamento, já que os dados de Ψ_{xil} e TRA indicam a ampla recuperação dos genótipos sob déficit hídrico. Apesar de não apresentar visualmente sintomas de clorose, a degradação da clorofila *a* (a exceção da *cv.* Catuaí) e *b* pode estar associada a um desbalanço nutricional, o que aumentaria a sensibilidade das mesmas a danos oxidativos. Contudo, segundo DaMatta & Rena, (2002), é difícil de se estimar a redução nas taxas fotossintéticas em cafeeiro pelo decréscimo de pigmentos fotossintéticos, pois já são parâmetros pouco variáveis em condições déficit hídrico, mesmo que severo.

Além dos processos difusivos e fotoquímicos mencionados, tem-se ainda os bioquímicos que estão intimamente relacionados com a atividade da Rubisco. Neste trabalho, a redução nos valores de V_{cmax} e J_{max} das plantas sob déficit hídrico (Tabela 2) indicam que a atividade da Rubisco e os elétrons utilizados para regeneração da RuBP podem ter sido afetados pela baixa disponibilidade hídrica (GRASSI & MAGNANI, 2005).

Com o fechamento estomático em resposta ao déficit hídrico, há uma diminuição da concentração de CO₂ no sítio de carboxilação da Rubisco, limitando a atividade carboxilase desta enzima, levando a um aumento da FR (ainda que não significativa neste trabalho), permitindo parcialmente a regeneração do substrato para manter as funções da Rubisco ativas (LAMBERS *et al.*, 2008). O fato é que a diminuição da velocidade carboxilativa evidenciada em todos os genótipos sob déficit hídrico, implica que a redução da taxa fotossintética está intrinsicamente relacionada ao comprometimento do processo bioquímico, no papel desempenhado pela Rubisco (MEDRANO *et al.*, 2002; PARRY *et al.*, 2002).

Além disso, um declínio na atividade da Rubisco pode estar atrelado à limitação na regeneração da Ribulose 1,5 - bisfosfato (RuBP) relacionada a taxa de transporte de elétrons (J_{max}) (PARRY *et al.*, 2002). Neste caso, foi visto para este trabalho que o J_{max} não foi afetado significativamente com a imposição do déficit hídrico, com exceção do G19, o que pode significar que esse material sofreu uma limitação fotossintética não apenas pela diminuição do V_{cmax} , como também por uma redução no processo de regeneração da RuBP.

Apesar das plantas sob restrição hídrica terem apresentado evidências que comprovam a influência do *status* hídrico da planta na taxa fotossintética, observou-se que a restrição hídrica imposta não foi suficiente para reduzir a condutância mesofílica (*gm*) dos genótipos durante o

período de imposição dos tratamentos. A exceção da *cv.* Catuaí que teve sua *gm* reduzida significativamente, sugerindo uma resistência à difusão de CO₂ no mesófilo, o que contribuiria na limitação da fotossíntese dessa *cv.* e explicaria os menores índices de *A* atribuídos a *cv.* Catuaí (comparado aos demais *cv./genótipos*), sendo estes relacionados a danos, tanto nos processos bioquímicos como nos difusivos (LAWLOR & CORNIC, 2002; LAWLOR & TEZARA, 2009).

Ao que se refere as curvas de resposta da fotossíntese em função da radiação fotossinteticamente ativa (*A/Q*) (Tabela 3), pode-se inferir que a redução nas taxas fotossintéticas de todos os materiais sob déficit hídrico demonstra a sensibilidade do PSII e seu centro de reação a fatores ambientais limitantes (CAI *et al.*, 2005; EVANS *et al.*, 1993; PAKNEJAD *et al.*, 2007).

Os parâmetros mensurados na anatomia radicular (Tabela 4), evidenciam que a imposição do déficit hídrico nos cafeeiros desencadeou uma resposta direta da baixa disponibilidade de água, proporcionando alterações na estrutura das raízes (BATISTA *et al.*, 2010). Desse modo, constatou-se que as modificações foram distintas entre *cv./genótipo*, indicando que cada espécie de *C. arabica* respondeu estrategicamente ao déficit, como uma alternativa de ampliar a capacidade de absorção de água (MELO *et al.*, 2014).

Estudos recentes relatam o aumento da espessura do córtex (EC) em plantas submetidas ao déficit hídrico, sendo uma medida de armazenar água no protoplasto das células corticais, como uma alternativa de aumentar a capacidade de retenção de água nas raízes (MELO *et al.*, 2014). Essas respostas não foram similares as encontradas no presente trabalho, já que apenas o genótipo G7 apresentou alteração positiva na EC.

Também foi possível observar redução da área da secção transversal da raiz (ATR), nos genótipos G7 e G19 sob déficit hídrico e na área do cilindro vascular (ACV), para *cv.* Catiguá, sendo estas modificações associadas a variações da atividade enzimática (MELO *et al.*, 2014).

Também foi possível verificar a presença de pêlos absorventes em plantas sob déficit hídrico, principalmente para o genótipo G7 (Figura 13F), ao passo que, foram poucos ou não encontrados nas plantas hidratadas. Pode-se inferir que esta é uma alteração morfológica que tem como finalidade a aclimação à menor disponibilidade de água, colaborando para o aumento da área de absorção de água e nutrientes (JESUS *et al.*, 2010).

Neste estudo também foram avaliados o número de elementos traqueais (NET) e seu diâmetro (DET). Pinho *et al.* (1992), evidenciam que as características destes elementos são estratégias para garantir o fluxo hídrico já que plantas com maior diâmetro são susceptíveis ao

embolismo. Para tanto, o aumento no NET somado ao número de polos do metaxilema (NPM), visto para o genótipo G19, pode ser considerado uma estratégia eficaz da planta manter o suprimento hídrico nos vasos.

Também foi verificada qualitativamente, a concentração de amido em diversos compartimentos do seccionamento da raiz, onde observou-se que há uma intensificação deste macrolelemento nas plantas submetidas ao déficit hídrico. Isso pode ser caracterizado como uma estratégia de armazenamento de amido, podendo ser remobilizado como fonte de carbono e energia quando necessário (THALMANN & SANTELIA, 2017).

Todavia, os parâmetros analisados neste trabalho apontam que os novos genótipos G7 e G19, apesar das restrições significativas nos eventos metabólicos que envolvem a assimilação de CO₂ em condições de baixa disponibilidade de água. Apresentam respostas adaptativas como aumentos no ACV, NPR, NPM e NET, e reduções na ATR, EC e DET, que podem denotar tolerância dos mesmos a seca, uma vez que, houve rápida recuperação do *status* hídrico, essas modificações fisiológicas e anatômicas podem ser caracterizadas como medidas de preservação das plantas a limitação hídrica.

6 CONCLUSÕES

Os genótipos G7 e G19 são capazes de sobreviver períodos moderados de déficit hídrico, apresentando rápida recuperação do *status* hídrico quando reidratados.

A diminuição na taxa de assimilação de CO₂ de todas as cvs./genótipos em consequência da deficiência hídrica se deve a limitação bioquímica.

Em condições de déficit hídrico, o genótipo G7 apresentou aumento no NPR e reduções na ATR, EC e DET. Já para o genótipo G19 houve aumento no ACV, NPM e NET com redução na ATR.

REFERÊNCIAS

- AGUIAR, A. T. E.; GUERREIRO-FILHO, O.; MALUF, M. P.; GALLO, P. B.; FAZUOLI, L. C. Caracterização de cultivares de *Coffea arabica* mediante utilização de descritores mínimos. **Bragantia**, v. 63, n. 2, p. 179-192, 2004.
- ANDRADE, M. A. F. **Relações hídricas e crescimento de plantas jovens de café sob diferentes regimes hídricos e dose de N e K**. Tese (Mestrado em Agronomia) - Vitória da Conquista – BA, Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, 55p., 2011.
- ARAUJO, G. L.; REIS, E. F.; MORAES, W. B.; GARCIA, G. O.; NAZÁRIO, A. A. Influência do déficit hídrico no desenvolvimento inicial de duas cultivares de café Conilon. **Irriga**, v. 16, n. 2, p. 115-124, 2011.
- BATISTA, L.A. GUIMARÃES, R. J.; PEREIRA, F. J.; CARVALHO, G. R.; CASTRO, E. M. Anatomia foliar e potencial hídrico na tolerância de cultivares de café ao estresse hídrico. **Revista Ciência Agrônômica**, v. 41, n.3, p.475-481, 2010.
- BERNACCHI, C.J.; SINGSAAS, E.L.; PIMENTEL, C.; PORTIS, A.R.; LONG, S.P. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. **Plant, Cell and Environment**, v. 24, p. 253–259, 2001.
- BERNACCHI C.J.; BAGLEY, J.E.; SERBIN, S.P.; RUIZ-VERA, U.M.; ROSENTHAL, D.M.; VANLOOKE, A.; Modelling C3 photosynthesis from the chloroplast to the ecosystem. **Plant, Cell and Environment**, v. 36, p. 1641-1657, 2013.
- BRUM, C. N. F.; MELO, E. F.; BARQUERO, L. O. B.; ALVES, J. D.; CHALFUN-JUNIOR, A. Modifications in the metabolism of carbohydrates in (*Coffea arabica* L. cv. Siriema) seedlings under drought conditions. **Coffee Science**, v. 8, n. 2, p. 140-147, 2013.
- CAI, Z. Q.; CHEN, Y. J.; GUO, Y. H.; CAO, K. F. Responses of two field-grown coffee species to drought and re-hydration. **Photosynthetica**, v. 43, n. 2, p. 187-193, 2005.
- CAVATTE, P. C.; OLIVEIRA, A. A.; MORAIS, L. E.; MARTINS, S. C.; SANGLARD, L. M.; DAMATTA, F. M. Could shading reduce the negative impacts of drought on coffee?: a morphophysiological analysis. **Physiologia Plantarum**, v. 144, n. 2, p. 111-122, 2012.
- COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO (CONAB). Acompanhamento da safra Brasileira. **Segundo levantamento da Safra**. Brasília, DF, v. 5, n.2, 66p. 2018.
- DAMATTA, F. M.; RENA, A. B. Relações hídricas do cafeeiro. In: I SIMPÓSIO DE PESQUISA DOS CAFÉS DO BRASIL, v.1 2000. Poços de Caldas. Palestra. **Anais...** Brasília, DF: Embrapa Café, p.9-44, 2002.
- DAMATTA, F. M.; LOOS, R. A.; SILVA, E. A.; LOUREIRO, M. E. Limitations to photosyntheses in *Coffea canéfora* a result of nitrogen and water availability. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 159, n. 9, p. 975-981, 2002.
- DAMATTA, F. M. Exploring drought tolerance in coffee: a physiological approach with some insights for plant breeding. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 16, n. 01, p. 1-6, 2004.

DAMATTA, F. M.; RAMALHO, J. D. C. Impacts of drought and temperature stress on coffee physiology and production: a review. **Brazilian Journal Plant Physiology**, v.18, n.1, p.55-81, 2006.

DAMATTA, F. M.; RONCHI, C. P.; MAESTRI, M.; BARROS, R. S. Ecophysiology of coffee growth and production. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 19, n. 04, p. 485-510, 2007.

DAMATTA, F. M.; AVILA, R. T.; CARDOSO, A. A.; MARTINS, S. C. V.; RAMALHO, J. C. Physiological and agronomic performance of the coffee crop in the context of climate change and global warming: A review. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v. 66, p. 5264–5274, 2018.

DARDENGO, M. C. J. D.; REIS E. F.; PASSOS, R. R. Influência da disponibilidade hídrica no crescimento inicial do cafeeiro Conilon. **Bioscience Journal**, v.25, n.6, p.1-14, 2009.

DEUNER, S.; ALVES, J. D.; ZANANDREA, I.; GOULART, P. F. P.; SILVEIRA, N. M.; HENRIQUE, P. C.; MESQUITA, A. C. Stomatal behavior and components of the antioxidative system in coffee plants under water stress. **Scientia agrícola**, v. 68, n. 1, p. 77-85, 2011.

DIAS, P. C.; ARAÚJO, W. L.; MORAES, G. A. B. K.; BARROS R. S.; DAMATTA, F. M. Morphological and physiological responses of two coffee progenies to soil water availability. **Journal of Plant Physiology**, v. 164, n.12, p.1639-1647, 2007.

EVANS J. R.; JAKOBSEN, I.; OGREN, E. Photosynthetic light response curves. Gradients of light absorption and photosynthetic capacity. **Planta**, p. 189-191, 1993.

FARQUHAR, G. D.; VON CAEMMERER, S.; BERRY, J.A.; A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. **Planta**, v. 149 p. 78-90, 1980.

FARQUHAR, G. D.; SHARKEY, T.D.; Stomatal conductance and photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology**, v.33, p.317-345, 1982.

FERRÃO, R. G.; MOREIRA, S. O.; FERRÃO, M. A. G.; RIVA, E. M.; ARANTES, L. O.; COSTA, A. F. S.; CARVALHO, P. L. T.; GALVÊAS, P. A. O. Genética e melhoramento: desenvolvimento e recomendação de cultivares com tolerância a seca para o Espírito Santo. **Incaper em Revista**, v. 6/7, n. 4, p. 51-71, 2016.

FERREIRA, D. F. Sisvar: A guide for its bootstrap procedures in multiple comparisons. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 38, p. 109-112, 2014.

FIALHO, G. S.; SILVA, D. P.; REIS, E. F.; FONSECA, A. F. A.; FERRÃO, M. A. G. Comportamento de plantas de café arábica submetidas a déficit hídrico durante o desenvolvimento inicial. *Idesia*, **Arica**, v. 28, n. 3, p. 35-39, 2010.

GRASSI, G.; MAGNANI, F.; Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. **Plant, Cell and Environment**, v. 28, p.834–849, 2005.

JESUS, A. M. S.; CARVALHO, S. P.; CASTRO, E. M.; GOMES, C. N. Observações anatômicas em plantas de *Coffea arabica* L. obtidas por enraizamento de estacas. **Revista Ceres**, v. 57, n. 2, p. 175-180, 2010.

- JOHANSEN, D. A. **Plant Microtechnique**. New York: MacGraw-Hill Book. 523p., 1940.
- KRAUS, J. E. & ARDUIN, M. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. Seropédia, Edeir. 198p., 1997.
- LAMBERS, H.; CHAPIN, F. S.; PONS, T. L. **Plant Physiological Ecology**. Springer-Verlag. 2008.
- LAWLOR, D.W. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. **Annals of Botany**, v.89, p.871-885, 2002.
- LAWLOR DW, CORNIC G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. **Plant, Cell and Environment**, v.25, p.275–294, 2002.
- LAWLOR, D.W.; TEZARA, W. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of process. **Annals of Botany**, v. 103, p. 561-579, 2009.
- LISAR, S. Y. S.; MOTAFAKKERAZA, R.; HOSSAIN M. M.; RAHMAN, I. M. M. Water Stress in Plants: Causes, Effects and Responses, Water Stress. InTech. 15p., 2012.
- LICHTENTHALER, H. K.; BUSCHMANN, C. Chlorophylls and Carotenoids: measurement and Characterization by UV-VIS Spectroscopy. **Current Protocols in Food Analytical Chemistry**, p. F4:3.1-F4:3.8, 2001.
- MARSHALL, B.; BISCOE, P. V.; A model for C₃ leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. **Journal of Experimental Botany**, v. 31, n. 1, p. 29–39, 1980.
- MARTINS, S. C. V.; DETMANN, K. C.; REIS, J. V.; PEREIRA, L. F.; SANGLARD, L. M. V. P.; ROGALSKI, M.; DAMATTA, F. M. Photosynthetic induction and activity of enzymes related to carbon metabolism: insights into the varying net photosynthesis rates of coffee sun and shade leaves. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 25, n. 1, p. 62-69, 2013.
- MARTINS, S. C. V.; GÁLMEZ, J.; CAVATTE, P. C.; PEREIRA, L. F.; VENTRELLA, M. C.; DAMATTA, F. M. Understanding the low photosynthetic rates of sun and shade coffee leaves: Bridging the gap on the relative roles of hydraulic, diffusive and biochemical constraints to photosynthesis. **Plos One**, v. 9, p. e95571, 2014.
- MARTINS, S. C. V.; ARAÚJO, W. L.; TOHGE, T.; FERNIE, A. R.; DAMATTA, F. M. In High-light-acclimated coffee plants the metabolic machinery is adjusted to avoid oxidative stress rather than to benefit from extra light enhancement in photosynthetic yield. **Plos One**, v. 9, p. e94862, 2014.
- MEDRANO, H.; ESCALONA, J. M.; BOTA, J.; GULIAS, J.; FLEXAS, J. Regulation of photosynthesis of C₃ plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. **Annals of Botany**, v. 89, n. 4, p. 895-905, 2002.
- MELO, E. F.; BRUM, C. N. J.; PEREIRA, F. J.; CASTRO, E. M.; CHALFUN-JÚNIOR, A. Anatomic and physiological modifications in seedlings of *Coffea arabica* cultivar Siriema under drought conditions. **Ciência e Agrotecnologia**, v.38, n. 1, p.25-33, 2014.

- MENEZES-SILVA, P. E.; SANGLARD, L. M. P. V.; AVILA, T.; MORAIS, L. E.; MARTINS, C. V.; NOBRES, P. PATREZE, C. M.; FERREIRA, M. A.; ARAUJO, W. L.; FERNIE, A. R.; DAMATTA, F. M. Photosynthetic and metabolic acclimation to repeated drought events play key roles in drought tolerance in coffee. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, p. 4309-4322, 2017.
- PAKNEJAD, F., NASRI, M.; MOGHADAM, H. R. T.; ZAHEDI, H.; ALAHMADI, M. J. Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence parameters, chlorophyll content and grain yield of wheat cultivars. **Journal of Biological Sciences**, v. 7, p. 841-847, 2007.
- PARRY, M. A. J.; ANDRALOJC, J.; KHAN, S.; LEA, P. J.; KEYS, A. J. Rubisco activity: effects of drought stress. **Annals of Botany**, v. 89, n. 3, p. 833-839, 2002.
- PELOSO, A. F.; TATAGIBA, S.D.; AMARAL, J. F. T. Limitações do crescimento vegetativo em cafeeiro arábica promovido pelo déficit hídrico. **Engenharia na Agricultura**, v.25, n.2, p. 139-147, 2017.
- PELOSO, A. F.; TATAGIBA, S.D.; REIS, E. F.; PEZZOPANE, J. E. M.; AMARAL, J. F. T. Limitações fotossintéticas em folhas de cafeeiro promovidas pelo déficit hídrico. **Coffee Science**, v. 12, n. 3, p. 389-399, 2017.
- PEREIRA, A. V. **Desempenho agrônômico de progenies de *Coffea arabica* L. em sistema irrigado e sequeiro**. Tese (Doutorado em Agronomia/Fitotecnia) - Lavras – MG, Universidade Federal de Lavras, 54p., 2018.
- PINHEIRO, H. A.; DAMATTA, F. M.; CHAVES, A. R. M.; LOUREIRO, M. E.; DUCATTI, C. Drought tolerance is associated with rooting depth and stomatal control of water use in clones of *Coffea canephora*. **Annals of Botany**, v. 96, n. 1, p.101-108, 2005.
- PINHO, R. A.; MAZZONI-VIVEIROS, S. C.; SAJO, M. G. Contribuição ao estudo anatômico do lenho de árvores da flora dos cerrados IV. São Paulo, Brasil. **Hoehnea**, v.19, p.171-183, 1992.
- SALISBURY, F. B.; ROSS, C. W. **Fisiologia de Plantas** – Tradução da 4ª edição norte-americana. São Paulo: Cengage learning, 2012, 774p.
- SHARKEY, T. D. Estimating the rate of photorespiration in leaves. **Physiologia Plantarum**, v. 73, n. 1, p. 147–152, 1988.
- SHARKEY, T. D. What gas exchange data can tell us about photosynthesis. **Plant, Cell and Environment**, v. 39, n. 6, p. 1161–1163, 2016.
- SILVA, A. M., LIMA, E. P., COELHO, M. R., COELHO, G. S. Produtividade, rendimento de grãos e comportamento hídrico foliar em função da época de irrigação do parcelamento e do método de adubação do cafeeiro Catuaí. **Engenharia Agrícola**, v. 23, n. 3 p. 434 – 440, 2003.
- SILVA, L. M.; ALQUINI, Y.; CAVALLET, V. J. Interrelações entre a anatomia vegetal e a produção vegetal. **Acta Botânica Brasílica**, v. 19, n. 01, p. 183-194, 2005.
- SILVA, R. V.; SARAIVA, C. D.; OLIVEIRA, R. D. L.; PEREIRA, A. A.; FERREIRA, P. S. Reação de progênies de cafeeiro da cultivar catiguá MG3 a quatro populações de *Meloidogyne exigua*. **Anais...** Brasília, DF: Embrapa – Café. 4p. 2007.

STREIT, M. N.; CANTERLE, L. P.; CANTO, M. W. As clorofilas. **Ciência Rural**, v.35, n.3, p.748-755, 2005.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I. M.; MURPHY, A. **Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal**. Artmed, 6ª ed. Porto Alegre-RS, 888p., 2017.

THALMANN, M.; SANTELIA, D. Starch as a determinant of plant fitness under abiotic stress. **New Phytologist**, v. 214 p. 943–951, 2017.

XU, H.; VAVILIN, D.; VERMAAS, W. Chlorophyll *b* can serve as the major pigment in functional photosystem II complexos of cyanobacteria. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 98, n. 24, 2001.

APÊNDICE

Tabela 5. Resultado para análise de variância (Grau de liberdade = GL; Quadrado Médio=QM), para as variáveis fisiológicas considerando quatro cvs./genótipos de *Coffea arabica* L. (CA) sob duas condições hídricas (CH) em dois períodos (Restrição hídrica=RH; Reidratação=R) como fonte de variação (FV) e sua interação. **, * indica significativo para $p<0,01$ e $p<0,05$, respectivamente.

Variáveis [§]																			
RH																			
FV	GL	Ψ_{xil}	TRA	A_{int}	FR	Cl a	Cl b	Car	$A_{máxCi}$	$V_{Cmáx}$	$J_{máx}$	TPU	Gm	LS	LM	$A_{máxQ}$	Rd	θ	α
CA	3	0,03 ^{ns}	238,9**	1598 ^{ns}	0,03 ^{ns}	1353 ^{ns}	1123 ^{ns}	1357 ^{ns}	12,7*	331,0**	228,6 ^{ns}	1,6 ^{ns}	5,1 ^{ns}	1224*	1684 ^{ns}	2,9 ^{ns}	10,9 ^{ns}	0,2 ^{ns}	0,1 ^{ns}
CH	1	3,2**	9333**	2334**	1,6*	2075 ^{ns}	2813 ^{ns}	2589 ^{ns}	108,3**	1276**	2210**	0,8 ^{ns}	11,1 ^{ns}	310,5 ^{ns}	80,7**	147,7**	1,2 ^{ns}	1,6 ^{ns}	0,03 ^{ns}
CA x CH	3	0,08*	187,8**	1927 ^{ns}	0,2 ^{ns}	9344 ^{ns}	5024*	6724 ^{ns}	7,4*	107,0 ^{ns}	324,5*	2,2 ^{ns}	11,8 ^{ns}	62,4 ^{ns}	1684**	2,9 ^{ns}	18,9 ^{ns}	0,3 ^{ns}	0,1 ^{ns}

Variáveis [§]																			
R																			
FV	GL	Ψ_{xil}	TRA	A_{int}	Cl a	Cl b	Car	$A_{máxCi}$	$V_{Cmáx}$	$J_{máx}$	TPU	gm	LS	LM	$A_{máxQ}$	Rd	θ	α	
CA	3	0,003 ^{ns}	39,7 ^{ns}	9208 ^{ns}	1623**	3209*	6551**	1,1 ^{ns}	5826 ^{ns}	7455 ^{ns}	10,7 ^{ns}	32,4 ^{ns}	441,5 ^{ns}	506,4 ^{ns}	5,1 ^{ns}	41,8 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,03 ^{ns}	
CH	1	0,004 ^{ns}	3,6 ^{ns}	1247**	9564*	2185 ^{ns}	501,1 ^{ns}	2,7 ^{ns}	5041 ^{ns}	4862 ^{ns}	4,7 ^{ns}	9,7 ^{ns}	80,7 ^{ns}	80,7**	20,6**	71,2 ^{ns}	0,009 ^{ns}	0,002 ^{ns}	
CA x CH	3	0,004 ^{ns}	37,6 ^{ns}	1110 ^{ns}	2823**	4768**	8832**	0,01 ^{ns}	5971 ^{ns}	2677 ^{ns}	5,3 ^{ns}	23,5 ^{ns}	261,1 ^{ns}	506,4**	5,3 ^{ns}	197,4 ^{ns}	0,6*	0,007 ^{ns}	

Fonte: Do autor (2019).

[§] Ψ_{xil} = potencial hídrico do xilema. TRA = teor relativo de água. A_{int} = fotossíntese integrada. FR = taxa fotorrespiratória. Chl a = clorofila a. Chl b = clorofila b. Car = carotenoides totais. $A_{máxCi}$ = taxa de assimilação máxima medida na curva A/Ci. $V_{Cmáx}$ = taxa de carboxilação máxima da Rubisco. $J_{máx}$ = taxa de carboxilação máxima limitada pelo transporte de elétrons. TPU = taxa de utilização da triose fosfato. gm = condutância mesofílica. LS = limitação estomática. LM = limitação metabólica. $A_{máxQ}$ = taxa de assimilação máxima medida na curva A/Q. Rd = respiração no escuro. θ = fator de convexidade. α = eficiência quântica efetiva.

Tabela 6. Resultado para análise de variância (Grau de liberdade = GL; Quadrado Médio=QM), para as variáveis anatômicas considerando quatro cvs./genótipos *Coffea arabica* L. (CA) sob duas condições hídricas (CH) em um período (Restrição hídrica=RH) como fonte de variação (FV) e sua interação. **, * indica significativo para $p < 0,01$ e $p < 0,05$, respectivamente.

FV	GL	Variáveis [§]										
		ATR	EC	ACV	NCC	EEN	EEX	EEP	NPR	NPM	DET	NET
CA	3	1,1 ^{ns}	5,2 ^{ns}	5,5**	2,04 ^{ns}	8224 ^{ns}	4079 ^{ns}	5110 ^{ns}	940,8*	3,4*	34,8**	4,7**
CH	1	1,5**	5,7**	3859 ^{ns}	21,1*	2858 ^{ns}	3825 ^{ns}	6501 ^{ns}	6536,3**	6,1**	23,8**	16,5**
CA x CH	3	4,3**	1,1*	2,3*	22,9**	3788 ^{ns}	2277 ^{ns}	4657 ^{ns}	1289,4*	1,4 ^{ns}	46,2**	0,4 ^{ns}

Fonte: Do autor (2019).

[§] ATR= área da secção transversal da raiz. EC= espessura do córtex. ACV= área do cilindro vascular. NCC= número de camadas do córtex. EED=espessura da endoderme. EEX= espessura da exoderme. EEP= espessura da epiderme. NPR= número de pêlos radiculares. NPM= número de polos do metaxilema. DET= diâmetro do elemento traqueal. NET= número de elementos traqueais.