



**VINÍCIUS FERNANDES DE SOUZA**

**ESTUDO DE REDE PARA COMPREENDER AS  
RESPOSTAS FOTOSSINTÉTICAS DE  
CAFEEIROS EM CONDIÇÕES DE  
DEFICIÊNCIA HÍDRICA**

**LAVRAS – MG**

**2012**

**VINÍCIUS FERNANDES DE SOUZA**

**ESTUDO DE REDE PARA COMPREENDER AS RESPOSTAS  
FOTOSSINTÉTICAS DE CAFEEIROS EM CONDIÇÕES DE  
DEFICIÊNCIA HÍDRICA**

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

Dr. João Paulo R. A. Delfino Barbosa  
Orientador

**LAVRAS - MG**

**2012**

**Ficha Catalográfica Preparada pela Divisão de Processos Técnicos da  
Biblioteca da UFLA**

Souza, Vinícius Fernandes de.

Estudo de rede para compreender as respostas fotossintéticas de  
cafeeiros em condições de deficiência hídrica / Vinícius Fernandes  
de Souza. – Lavras : UFLA, 2012.

56 p. : il.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Lavras, 2012.

Orientador: João Paulo R. A. D. Barbosa.

Bibliografia.

1. Café. 2. Autonomia. 3. Conectância. 4. Estresse hídrico. 5.  
Fluorescência da clorofila. 6. Trocas gasosas. I. Universidade  
Federal de Lavras. II. Título.

CDD – 583.520413342

**VINÍCIUS FERNANDES DE SOUZA**

**ESTUDO DE REDE PARA COMPREENDER AS RESPOSTAS  
FOTOSSINTÉTICAS DE CAFEEIROS EM CONDIÇÕES DE  
DEFICIÊNCIA HÍDRICA**

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

APROVADA em 16 de fevereiro de 2012.

Dra. Ângela Maria Soares UFLA

Dra. Cláudia Rita de Souza EPAMIG

Dr. João Paulo R. A. Delfino Barbosa  
Orientador

**LAVRAS – MG**

**2012**

*Aos meus pais, Francisco Assis de Souza e Joana D'ark Fernandes de Souza*

*pelo amor, confiança e apoio incondicional nos momentos mais difíceis.*

*Aos meus irmãos Fernanda, Gustavo e Gabriela pela amizade e carinho.*

*Ao meu filho Arthur, por existir em minha vida, pois sem ele, estaria*

*incompleta.*

**DEDICO**

## **AGRADECIMENTOS**

A Deus, primeiramente, por mais essa vitória.

Aos meus pais, que sempre estiveram ao meu lado, me ajudando nos momentos mais difíceis. Obrigado por sempre acreditarem em mim; vocês são tudo em minha vida.

Aos meus irmãos, Gustavo, Gabriela e Fernanda, por serem as pessoas mais importantes da minha vida, amo vocês.

Ao meu filho querido, o grande responsável pela maior alegria que já tive: o seu nascimento. Amo você mais do que tudo.

Ao meu grande e eterno amigo Jean, que sempre esteve ao meu lado nos momentos bons e ruins. Eu não teria conseguido sem a sua amizade e apoio. Foi um grande prazer e uma honra ter convivido com você. Obrigado por tudo, meu amigo.

Ao meu grande e novo amigo, Giordane, um dos grandes responsáveis do meu crescimento e amadurecimento durante o mestrado. Você tem uma grande participação neste trabalho.

Ao meu orientador, agradeço em especial, por ter me ajudado e ensinado a arte de pensar o trabalho acadêmico com rigor e disciplina, propiciando-me a fundamentação básica, sem a qual este trabalho não teria sido escrito. Suas sugestões ao manuscrito levaram a sucessivas revisões do texto, cujas eventuais falhas, de minha inteira responsabilidade, teriam sido mais numerosas se não fosse por sua crítica constante e incisiva.

A minha grande amiga Marinês (Maria) de quem nunca esquecerei.

Aos meus grandes amigos do Jiu Jitsu, em especial, ao professor Max, por quem tenho grande respeito e admiração.

Aos membros da banca, à professora Ângela e à pesquisadora Cláudia, por terem aceitado prontamente o convite para participar da defesa da minha dissertação contribuindo para a melhoria deste trabalho e no meu crescimento profissional.

A minha amiga Cláudia, que me acolheu e “aturou” os meus momentos de angústia e nervosismo. Agradeço pelos momentos de alegria que passamos ao lado dos nossos queridos cães nas trilhas da UFLA.

A todos os amigos da Fisiologia Vegetal que, direta ou indiretamente, ajudaram na realização e conclusão deste trabalho.

Aos amigos do laboratório, pela amizade e indispensável ajuda na condução desta pesquisa.

Aos professores e funcionários do curso de Fisiologia Vegetal da UFLA pelos ensinamentos transmitidos e pela ótima convivência durante esses anos.

À Universidade Federal de Lavras (UFLA) pela oportunidade concedida para a realização do mestrado.

À empresa AGROSTESTE pela concessão do espaço para a realização deste trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudo.

## RESUMO

No presente trabalho objetivou-se avaliar o efeito do incremento da duração e intensidade do déficit hídrico sobre os processos de modulação da rede fotossintética e a capacidade de recuperação após a retomada da irrigação em mudas de cafeeiro (*Coffea arabica* L. var. Catuaí vermelho 44) em casa de vegetação. Para isso, foram estabelecidos diferentes tempos de suspensão da irrigação (0, 3, 10, 17, 24 e 31 dias com suspensão da irrigação). Após cada tempo de imposição do déficit hídrico, as plantas foram reirrigadas e a recuperação acompanhada por duas semanas consecutivas. Foram avaliadas características de trocas gasosas ( $A$ ,  $E$ ,  $g_s$ ,  $C_i$ ,  $C_i/C_a$ ,  $A/C_i$ ,  $EUADPV$  e  $DFFFA$ ), potencial hídrico ( $\psi_{max}$ ,  $\psi_{min}$ ), fluorescência da clorofila ( $Y$ ,  $ETR$ ,  $NPQ$ ) e refletância foliar ( $NDI$  e  $PRI$ ). Para avaliação da modulação da rede fotossintética e a capacidade de resposta frente ao déficit hídrico, realizou-se análise de componentes principais e a estimativa dos valores de conectância e autonomia. Todas as variáveis analisadas apresentaram redução com o avanço do déficit hídrico, exceto para  $C_i$ ,  $C_i/C_a$ . Sob déficit hídrico, as plantas apresentaram uma limitação estomática, com o seu avanço os processos bioquímicos foram afetados, diminuindo a eficiência de carboxilação. Contudo, o cafeeiro apresentou elevada capacidade de recuperação depois de retirado da condição de estresse. Essa capacidade de recuperação esteve associada às características da rede de respostas fisiológicas, que oscilou entre diferentes estados homeostáticos, como estratégia de preservar os mecanismos mais sensíveis às variações ambientais impostas.

Palavras-chave: Autonomia. Conectância. Estresse Hídrico. Fluorescência da clorofila. Trocas gasosas.



## ABSTRACT

In the present study aimed to evaluate the increasing effect of the duration and intensity of water deficit on the modulation process of the network photosynthetic and the recovery capacity after irrigation resumption in coffee seedlings (*Coffea arabica L .var Red Catuaí 44*) in greenhouse. Thus, were established different times of irrigation suspension (0, 3, 10 17, 24 and 31 days of irrigation suspension). After each time of water deficit imposition, plants were re-irrigated and recovery followed by two consecutive weeks. It was evaluated gas exchange characteristics ( $A$ ,  $E$ ,  $g_s$ ,  $C_i$ ,  $C_i/C_a$ ,  $A/C_i$ ,  $EUA$   $DPV$  e  $DFFFA$ ), hydro potential ( $\psi_{max}$ ,  $\psi_{min}$ ), chlorophyll fluorescence ( $Y$ ,  $ETR$ ,  $NPQ$ ), leaf reflectance (NDI and PRI). For evaluate the modulation of network photosynthetic and response capability front to water deficit, was held principal component analysis and values estimation of connectance and autonomy. All variables analyzed showed reduced with increasing water deficit, except for  $C_i$ ,  $C_i/C_a$ . Under water deficit, the plants showed a stomatal limitation and with the advancement of water deficit the biochemical processes were affected, reducing the efficiency of carboxylation. However, the coffee tree showed high ability to recover after removal of the stress condition. This ability to recover was associated with network characteristics of physiological responses, which varied between different homeostatic states, as a strategy to preserve the mechanisms more sensitive to environmental changes imposed.

Keywords: Autonomy. Connectance. Water Stress. Chlorophyll fluorescence. Gas exchange.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1	Comportamento do potencial hídrico máximo - $\psi_{\max}$ (A) e potencial hídrico mínimo – $\psi_{\min}$ (B) em cafeeiros jovens.....	29
Figura 2	Comportamento de características de trocas gasosas em relação ao déficit hídrico progressivo (Dias de Suspensão de rega - DSR) em cafeeiros jovens .....	31
Figura 3	Comportamento de características de trocas gasosas em relação ao déficit hídrico progressivo (Dias de Suspensão de rega - DSR) em cafeeiros jovens .....	32
Figura 4	Comportamento de características de fluorescência da clorofila em relação ao déficit hídrico progressivo (Dias de Suspensão de rega - DSR) em cafeeiros jovens.....	35
Figura 5	Comportamento de índices de reflectância foliar em relação ao déficit hídrico progressivo (Dias de Suspensão de rega - DSR) em cafeeiros jovens .....	36
Figura 6	Análise de componente principal das variáveis fisiológicas e as variáveis ambientais. - 10º dia de suspensão da irrigação.....	40
Figura 7	Análise de componente principal das variáveis fisiológicas e as variáveis ambientais. - 17º dia de suspensão da irrigação.....	41
Figura 8	Análise de componente principal das variáveis fisiológicas e as variáveis ambientais. - 24º dia de suspensão da irrigação.....	42
Figura 9	Análise de componente principal das variáveis fisiológicas e as variáveis ambientais. – 31º dia de suspensão da irrigação.....	43
Figura 10	Análise de componente principal das variáveis fisiológicas e as variáveis ambientais. – 31º dia de suspensão da irrigação.....	44
Figura 11	Valores de A – Conectância e B – Autonomia observados ao longo do período experimental.....	48

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	11
<b>2</b>	<b>REFERENCIAL TEÓRICO</b> .....	13
<b>2.1</b>	<b>Mudanças globais e eventos extremos</b> .....	13
<b>2.2</b>	<b>Cafeeiro e as mudanças ambientais</b> .....	14
<b>2.3</b>	<b>Efeitos do déficit hídrico sobre a fisiologia das plantas</b> .....	15
<b>2.4</b>	<b>Espectro de reflectância foliar</b> .....	17
<b>2.5</b>	<b>As plantas como sistemas Biológicos Complexos</b> .....	18
<b>3</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	23
<b>3.1</b>	<b>Caracterização experimental</b> .....	23
<b>3.2</b>	<b>Indução do déficit hídrico e delineamento experimental</b> .....	23
<b>3.3</b>	<b>Estado hídrico das plantas</b> .....	24
<b>3.4</b>	<b>Características de trocas gasosas</b> .....	24
<b>3.5</b>	<b>Fluorescência da clorofila</b> .....	25
<b>3.6</b>	<b>Espectro de reflectância foliar</b> .....	25
<b>3.7</b>	<b>Análises de dados</b> .....	26
<b>4</b>	<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	28
<b>4.1</b>	<b>Estado hídrico das plantas</b> .....	28
<b>4.2</b>	<b>Comportamento das trocas gasosas com a progressão do déficit hídrico</b> .....	30
<b>4.3</b>	<b>Comportamento da fluorescência da clorofila e dos índices de reflectância com a progressão do déficit hídrico</b> .....	33
<b>4.4</b>	<b>Estudo da rede de respostas fisiológicas e o processo fotossintético do cafeeiro ao déficit hídrico</b> .....	38
<b>5</b>	<b>CONCLUSÃO</b> .....	49
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	51

## 1 INTRODUÇÃO

O aumento da concentração de gases de efeito estufa na atmosfera tem causado modificações no clima do planeta. Alterações nos valores médios da temperatura do ar e do mar e mudanças nos padrões de precipitação são consequências sem curso, que têm se confirmado e irão intensificar nos próximos anos. As alterações nos padrões de precipitação no centro sul da América do Sul poderão ter fortes implicações sobre o ciclo hidrológico regional, levando a eventos extremos de seca e inundações, mais intensos e frequentes. Tais eventos podem trazer danos ao funcionamento de sistemas naturais e agrícolas, com potencial de causar impactos negativos sobre aspectos socioeconômicos e ambientais no Brasil.

Nesse sentido, o agronegócio do café tem recebido destaque como um dos setores mais vulneráveis às alterações climáticas na agricultura brasileira, devido à elevada sensibilidade da produção à variabilidade da temperatura e precipitação, acrescida do volume econômico circulado pela atividade. Metade da produção brasileira de café se concentra no sul de Minas Gerais, onde a cafeicultura é o principal alicerce econômico e onde a deficiência hídrica sazonal ou interanual é considerada como um dos fatores ambientais mais limitantes para a cultura. Por isso, a compreensão de como cafeeiros se comportam diante de variações na disponibilidade de água no solo é de grande importância para a previsão de riscos climáticos sobre a cafeicultura em nível regional e nacional.

A redução na água disponível no solo pode levar a diversos efeitos negativos sobre a fisiologia dos cafeeiros, afetando em última análise os processos de fotossíntese e de respiração, conduzindo a um balanço negativo de carbono, o que pode levar à redução da produção comercial da cultura. Além da restrição no balanço de carbono, pode ocorrer maior desuniformidade na florada

e, conseqüentemente, afetar a formação e maturação de frutos, refletindo sobre a produtividade e qualidade do café. A deficiência hídrica pode também afetar os padrões espectrais de cafeeiros, da folha à planta, permitindo associar variações na disponibilidade hídrica a índices baseados no espectro de reflectância foliar. Tais índices podem servir como suporte para a caracterização da suscetibilidade dos cafeeiros as mudanças nos padrões de disponibilidade hídrica. Abordagens com essa perspectiva são importantes, pois permitem a avaliação do estado fisiológico foliar de forma rápida e não destrutiva, diretamente em campo.

Uma forma de compreender os efeitos da duração e da intensidade do déficit hídrico sobre o comportamento fisiológico de cafeeiros é através de estudos que busquem verificar como essas plantas regulam sua rede de respostas, através da modulação, frente à progressão dessa condição adversa. Dessa maneira, é possível verificar a organização de mecanismos que conferem estabilidade aos processos fisiológicos em condições de estresse, bem como a capacidade de recuperar seu estado inicial após a retirada da perturbação externa. Essas características auxiliam na definição do grau de plasticidade dos processos fisiológicos ao déficit hídrico, e podem permitir identificar os pontos de maior vulnerabilidade a uma situação de estresse ambiental.

Diante disso, o objetivo deste trabalho foi estudar a rede de características fisiológicas associadas ao processo fotossintético de cafeeiros submetidos a uma restrição progressiva da disponibilidade hídrica. Espera-se assim adquirir informações de como processos fisiológicos foliares estão interligados durante o desenvolvimento do estresse hídrico em cafeeiros, que possam posteriormente ser utilizadas para compor abordagens que visem melhorar a acurácia das predições da produtividade e de riscos frente às alterações ambientais.

## **2 REFERENCIAL TEÓRICO**

### **2.1 Mudanças globais e eventos extremos**

O aumento da emissão dos gases de efeito estufa em função da queima de combustíveis fósseis, aliado a intensificação das atividades agrícolas e ao desmatamento, vem contribuindo de forma significativa para as mudanças climáticas globais ao longo dos últimos 100 anos (INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE - IPCC, 2007a; KERR, 2005). Com as mudanças climáticas é esperado um aumento tanto da frequência quanto da intensidade de extremos climáticos, como ondas de calor ou frio e mudanças nos padrões de precipitação (CHOI et al., 2011; ROYER et al., 2011; SMITH, 2011; WILLIAMS et al., 2011). Essas consequências têm trazido sérios impactos ao setor agrícola, principalmente em países em desenvolvimento, como o Brasil, onde a agricultura é a forma predominante de atividade econômica (CHOI et al., 2011; HERTEL; ROSCH, 2010 ).

A amplificação do ciclo hidrológico no centro-sul da América do Sul, caracterizada por regimes sazonais de precipitação anual, bem como por longos eventos de precipitação e longos intervalos entre os eventos, é um dos efeitos das mudanças climáticas de maior impacto potencial sobre o funcionamento de sistemas agrícolas brasileiros (CERRI et al., 2007; IPCC, 2007b). Em geral, a amplificação do ciclo hidrológico regional pode levar a um aumento na duração e severidade do déficit hídrico anual, pelo aumento dos intervalos entre estações de precipitação, provocando variações sobre o rendimento das culturas, e assim, afetando a produtividade agrícola como um todo. (IPCC, 2007a; KNAPP et al., 2008). Para o Brasil, o conhecimento da vulnerabilidade de sistemas cultivados e a alterações hidrológicas são de grande importância, uma vez que agricultura

representa uma das principais atividades econômicas do país e é dependente de precipitação em quase sua totalidade (CERRI et al., 2007).

## **2.2 Cafeeiro e as mudanças ambientais**

O Brasil é o maior produtor de café arábica do mundo (31,89 milhões de sacas), e tem como destaque a região sul de Minas Gerais, responsável por 67,1% da produção brasileira (COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO - CONAB, 2011; UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE - USDA, 2011). A exportação de café no Brasil movimentou cerca de US\$ 5,7 bilhões no ano de 2010, e envolveu mais de oito milhões de empregos, do cultivo até o produto final para o consumo (INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA - IBGE, 2010). Portanto, a compreensão dos possíveis impactos da variação nos padrões de precipitação sobre a fisiologia do cafeeiro arábica (*Coffea arabica* L.) é um ponto chave para se evitar danos causados pelas alterações climáticas sobre a cadeia produtiva do café.

O cafeeiro é oriundo da África, de regiões tropicais onde predominam pequenas flutuações de temperatura (entre 18° a 22°C) e chuvas bem distribuídas ao longo do ano (de 1600 a 2000 mm, com uma estação seca de três a quatro meses coincidindo com a estação fria) (DA MATTA; RAMALHO 2006). Segundo Alegre (1959), valores ótimos anuais de precipitação para a cultura estão entre 1200 e 1800 mm. No Brasil, o cafeeiro se adaptou bem, principalmente às condições edafoclimáticas do sudeste brasileiro. No entanto, segundo alguns trabalhos de zoneamento agroclimático, baseados em cenários climáticos, com as alterações ambientais previstas e em curso, será inviável o seu cultivo nesta região, podendo ocorrer uma migração para região sul (Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul).

Segundo essas previsões, a inaptidão para o cultivo do cafeeiro nas áreas de produção atuais seria devido, em grande parte, a limitações impostas por longos períodos de déficit hídrico associados a temperaturas mais elevadas durante o inverno (abril a setembro), ocasionando déficit hídrico acentuado, prejudicando o crescimento e desenvolvimento vegetativo e reprodutivo do cafeeiro (ASSAD et al., 2004; CAMARGO, 2010; ZACHARIAS; CAMARGO; FAZUOLI, 2008).

### **2.3 Efeitos do déficit hídrico sobre a fisiologia das plantas**

O déficit hídrico pode afetar diversas características morfofisiológicas das plantas, sendo a fotossíntese um dos processos mais limitados pelo incremento da seca. O processo fotossintético pode ser separado em três etapas: a difusiva, controlada principalmente pela abertura e fechamento estomático; a fotoquímica, que tem como função primária absorver a radiação incidente, formação de ATP e poder redutor; e a bioquímica, responsável pela fixação do carbono (KREUZWIESER; GESSLER, 2010). Dessa forma, a fotossíntese pode ser restringida pelo déficit hídrico de duas maneiras: limitação estomática ou difusiva e/ou não estomática ou metabólica (GRASSI; MAGNANI, 2005). Dependendo da duração e da intensidade do déficit hídrico, essas etapas podem ser desestabilizadas ou, até mesmo, pode ocorrer um dano irreversível em seus mecanismos, comprometendo a integridade funcional da planta (DAMATTA; RAMALHO, 2006).

Em estágios iniciais de redução da disponibilidade de água no solo, as plantas fecham os seus estômatos como uma estratégia para minimizar a perda de água para a atmosfera. No entanto, o fechamento estomático aumenta a resistência de difusão do CO<sub>2</sub> para o sítio de carboxilação da Rubisco, podendo levar a uma redução da taxa fotossintética, como observado em diversos estudos



com *C. arabica* (CAI et al., 2005; DA MATTA; MAESTRI; BARROS, 1997; SILVA et al., 2006). Outros estudos também discutem o papel decisivo do controle estomático sobre o estado hídrico do cafeeiro, apresentando relação direta com o potencial hídrico e, portanto, com as mudanças na disponibilidade de água no solo (DIAS; BRÜGGEMANN, 2010; PINHEIRO et al., 2005).

À medida que a deficiência hídrica aumenta, a redução da fotossíntese deixa de ser atribuída apenas à redução da abertura estomática e restrição difusiva de CO<sub>2</sub>, e passa a ser relacionada também aos mecanismos das etapas fotoquímica e bioquímica. O déficit hídrico pode resultar na superexcitação do aparato fotoquímico levando a formação de espécies reativas de oxigênio (*EROs*), que danificam o sítio catalítico da enzima Rubisco, reduzindo a sua atividade e diminuindo os mecanismos de *turnover* (IRVING; ROBINSON, 2006; KANECHI et al., 1996). Outro mecanismo bioquímico que sofre limitação em função do déficit hídrico é o da regeneração da Ribulose 1,5 bifosfato (*RuBP*) que pode se dar antes mesmo da queda na taxa de carboxilação da Rubisco (ESCALONA; FLEXAS; MEDRANO, 1999; VON CAEMMERER; FARQUHAR, 1984).

Com o aumento da duração e intensidade do estresse causado pelo déficit hídrico, os mecanismos de proteção contra o estresse oxidativo são severamente afetados e o declínio da fotossíntese passa a ser associado a uma redução na capacidade da planta em utilizar a radiação incidente para os processos fotoquímicos. Na etapa fotoquímica, o déficit hídrico pode levar a uma desestruturação das membranas dos tilacóides, o que resultaria na inativação das reações de transferência de elétrons (FLEXAS; MEDRANO, 2002). O excesso de poder redutor promove a formação de *EROs*, resultando em estado fotoinibitório e/ou num dano foto-oxidativo (DIAS; BRÜGGEMANN, 2010; LIMA et al., 2002; MEDRANO, 2002). Esse estado geralmente conduz a

diminuição na concentração dos pigmentos fotossintéticos, alterando as propriedades ópticas da folhas (CAI et al., 2005).

#### **2.4 Espectro de reflectância foliar**

As clorofilas e os carotenoides são responsáveis pela absorção de radiação e, no caso dos carotenoides, esses atuam também na proteção do aparato fotossintético contra o excesso da radiação incidente (WU et al., 2009). Dessa maneira, variações nos teores desses pigmentos podem fornecer informações importantes sobre o estado fisiológico das plantas e como respondem a fatores de estresse (SIMS; GAMON, 2002). Baseando-se nisso, uma forma de estudar as repostas das plantas induzidas pelo incremento do déficit hídrico é através da aplicação de técnicas de espectrometria, que permitem avaliar a reflectância espectral no nível foliar (LEVIZOU et al., 2005; RICHARDSON; BERLYN, 2002; RYU et al., 2010; SIMS; GAMON, 2002).

As observações espectrais relacionadas à reflectância das folhas são utilizadas para a obtenção de índices, que podem ser empregados como indicadores fisiológicos. O índice de diferença normalizada (*NDI*), por exemplo, é a diferença normalizada entre a reflectância do infravermelho e a região do vermelho do espectro e pode servir como um estimador empírico da fotossíntese para diversas espécies (GARBUSKY; PARUELO, 2004). Já o índice de reflectância fotoquímico (*PRI*), foi desenvolvido para avaliar a eficiência fotossintética usando as bandas de reflectância nos comprimentos de onda do azul e do verde (GAMON; PEÑUELAS; FIELD, 1992). Este índice está estritamente relacionado ao estado de-epoxidação da xantofila, e pode ser usado para acessar a eficiência fotossintética, associada ao ciclo das xantofilas e da relação clorofila/carotenoides, em resposta ao estresse hídrico (PEÑUELAS; FILELLA; BARET, 1995; STYLINSKI et al., 2002).

## 2.5 As plantas como sistemas Biológicos Complexos

As abordagens clássicas de avaliação de processos biológicos, através da análise de significância dos valores médios de uma variável, foram desenvolvidas para verificar qual o peso de uma variável na determinação de um comportamento morfofisiológico em função de uma perturbação imposta. Essas formas de análise de dados consideram as respostas do sistema planta-perturbação como casos determinísticos unidimensionais de regulação, no qual a perturbação externa tem efeito direto sobre a variável em questão. Todavia, quando se trata de sistemas biológicos, a análise de significância entre os valores médios das variáveis nem sempre explica de forma realista o efeito do tratamento imposto sobre as mudanças nos padrões morfofisiológicos das plantas (AMZALLAG, 2001).

As plantas, enquanto sistemas biológicos devem ser tratados como sistemas dinâmicos complexos, caracterizados a partir de relações não lineares entre os elementos, cujas interações com o ambiente apresentam importantes implicações sobre seus processos de regulação e sobrevivência. A partir destas interações, pode emergir uma complexa rede de respostas, na qual múltiplas vias homeostáticas dos processos regulam uma determinada variável em questão (SOUZA et al., 2005).

Um ponto central no estudo da dinâmica dos sistemas biológicos complexos é a estabilidade. Os sistemas buscam a ajustar suas redes de respostas de forma que características da dinâmica do sistema são retidas frente a pequenas variações no ambiente externo. Isto significa que uma dada perturbação imposta a uma planta pode resultar em pequenas variações sobre os processos fisiológicos, mantendo-os dentro das condições próximas àquelas desenvolvidas no estado de equilíbrio dinâmico, ou seja, sem alterar o estado original do sistema (DAMINELI, 2008). Estudos de redes de respostas a

perturbações permitem verificar como as plantas regulam o seu funcionamento frente às condições de estresse ambiental e entender o padrão de organização dos processos que levam a manutenção e/ou a capacidade de reorganização da planta diante de condições adversas e sua capacidade de retornar às condições próximas ao seu estado inicial após a retirada do estresse (CAMARGO–BORTOLIN et al., 2008; SOUZA; OLIVEIRA, CARDOSO, 2004).

Isso leva a algumas questões importantes, como: Que características, em diferentes condições, conferem estabilidade a um sistema? Estabilidade é um processo “adaptativo”, “vantajoso” para um determinado sistema biológico? Que definições de complexidade podem informar características do sistema? Maior complexidade confere maior estabilidade?

Antes de aprofundar nas questões acima, deve-se ter em mente três definições importantes para a compreensão de como os sistemas biológicos se organizam e reestruturam seus processos fisiológicos: complexidade, plasticidade e homeostase.

Complexidade é relativa às formas de organização das redes de um sistema. Num sistema com diversidade máxima, todos os elementos são diferentes, mas não necessariamente interagem entre si. Dessa maneira, um sistema com diversidade máxima não seria necessariamente mais complexo que um de menor diversidade. De forma mais abrangente, a complexidade depende da quantidade e diversidade de elementos além da quantidade e diversidade de relações entre esses elementos, formando redes de respostas (DAMINELI, 2008).

Plasticidade é a propriedade de um sistema mudar de forma de modo irreversível ao ser submetido a uma perturbação externa. O grau de plasticidade e os pontos de maior susceptibilidade de uma rede às variações ambientais podem ser avaliados através da força de conectividade entre os elementos formadores da rede e o grau de acoplamento ou de autonomia do sistema ao

ambiente. A partir da análise destas interações, pode emergir uma complexa rede de respostas que raramente são observadas pelas abordagens analíticas tradicionais (AMZALLAG, 2001; SOUZA; BUCKERIDGE, 2004).

Já a homeostase é um termo relativo somente à estabilidade, ou seja, a capacidade de um sistema de manter-se estável num estado estacionário frente a perturbações. Este termo é utilizado de forma mais ampla, muitas vezes relacionado à adaptabilidade do sistema. Segundo a proposta de Yates (2001) e Lloyd et al. (2001) a definição de homeostase pode ser aplicada na caracterização de alguns conceitos ecológicos como, resiliência e resistência.

A interação entre as variáveis fisiológicas foliares e a sua relação com o ambiente podem ser avaliados pela autonomia e conectância global, através dos valores dos coeficientes de correlação entre as variáveis fisiológicas e as variáveis ambientais que afetam a rede (AMZALLAG, 2001; SOUZA et al., 2005). Os valores dos coeficientes de correlação podem fornecer informações sobre o quanto as variáveis estão interconectadas, e sobre as vias individuais da rede (AMZALLAG, 2001).

O valor de autonomia representa o quanto às alterações das variáveis fisiológicas de uma rede são independentes das alterações do ambiente. A autonomia é determinada pelas médias da correlação entre as variáveis fisiológicas com as variáveis ambientais que afetam a rede. O valor de autonomia possibilita estimar em qual extensão às variáveis fisiológicas estão sincronizadas com as mudanças ambientais. Maior valor de autonomia, menor é a capacidade de resposta às variações do meio e menor é o acoplamento do sistema com o ambiente (SOUZA et al., 2005).

Já os valores de conectância global representam o grau de interatividade entre os componentes da rede. É determinado através da estreita correlação entre os componentes fisiológicos (AMZALLAG, 2001; SOUZA et al., 2005). Altos valores de conectância podem promover maior capacidade de controle à rede,

uma vez que possibilitaria programar ajustes mais rápidos e mais precisos (SOUZA; OLIVEIRA, 2004). Todavia, maior integração entre os elementos pode acarretar maior propagação de oscilações, já que mesmo pequenas mudanças em um elemento repercutirão sobre os outros (CSERMELY, 2006).

Em algumas situações, maior autonomia pode proporcionar maior estabilidade por mitigar o efeito de possíveis perturbações, mas em outras situações, compromete a rapidez de resposta às variações (SOUZA; OLIVEIRA; CARDOSO, 2004). De forma equivalente, maior acoplamento do sistema com o ambiente permite respostas mais rápidas e precisas, mas implica em maior susceptibilidade às oscilações do meio. Assim, a estabilidade de um sistema frente a perturbações ambientais depende de um compromisso entre a organização interna da rede e o acoplamento do sistema a um dado contexto ambiental.

Alguns resultados experimentais apresentaram que a conectância global e autonomia possuem forte relação com a capacidade de a planta responder ao ambiente. Particularmente, o aumento na conectância da rede em resposta a perturbações externas pode ser considerado como uma resposta adaptativa, elevando o controle da rede fotossintética sob condições de demanda ambiental, sugerindo uma alta capacidade homeostática (DAMINELI, 2008; SOUZA; OLIVEIRA; CARDOSO, 2004; SOUZA et al., 2005).

Neste sentido, a avaliação de características fisiológicas no nível foliar, em resposta ao déficit hídrico, através de técnicas de reflectância espectral, de fluorescência da clorofila e de trocas gasosas, constituem um ponto de partida adequado para se estudar as interações entre uma complexa rede de processos fisiológicos respondendo às condições ambientais. Estudos com essa natureza permitem verificar como as plantas regulam o seu funcionamento frente às condições de perturbação ambiental (autonomia), entender o padrão de organização dos processos que levam a manutenção e ou a capacidade de

reorganização da planta diante de condições adversas (conectância) e sua capacidade de retornar às condições próximas ao seu estado inicial após a retirada da perturbação externa (CAMARGO-BORTOLIN et al., 2008; SOUZA; OLIVEIRA; CARDOSO, 2004).

São raros os estudos que exploram a rede de respostas de cafeeiros ao déficit hídrico com essa perspectiva, uma vez que, para isso, se exige a análise de múltiplas variáveis, em diferentes níveis de organização da planta, com variações temporais relacionadas ao crescimento e às condições ambientais. Entretanto, é crescente a necessidade de aquisição de mais informações com esse foco, para se aproximar de maneira mais realista dos reais impactos que as mudanças nas condições ambientais podem ter sobre a cafeicultura nacional.

### 3 MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 Caracterização experimental

O estudo foi realizado com mudas de *Coffea arabica L.var* Catuai vermelho 44, adquiridas da empresa de pesquisa agropecuária de Minas Gerais (EPAMIG) oriundas da fazenda experimental de Três Pontas – MG. As mudas foram transplantadas de sacos plásticos para recipientes cilíndricos de PVC com 8 L de volume, após atingirem 45 dias de idade. O substrato de cultivo foi composto por solo de subsolo e areia na proporção 2:1, enriquecido com formulado comercial NPK 4 – 14 – 8 na quantidade de 7 Kg m<sup>-3</sup>.

As mudas foram cultivadas em casa de vegetação com cobertura e revestimento lateral em polietileno de baixa densidade, com o controle de temperatura máxima em 35°C±2°C. As mudas receberam adubação de cobertura com formulado 20 – 0 - 20, na proporção de 7 Kg m<sup>-3</sup>, divididos em duas parcelas, até o momento de início do experimento, quando completaram 135 dias. As mudas foram cultivadas sem restrições de irrigação, recebendo uma lâmina de água de 6,8mm dia<sup>-1</sup>, dividida em dois períodos: 12:00 e 16:00 horas. Essa lâmina de água foi definida após pré-testes, que apontaram a manutenção da água no sistema solo-planta, verificados pelo potencial hídrico foliar, após 45 dias de cultivo, em condições semelhantes às condições experimentais descritas.

#### 3.2 Indução do déficit hídrico e delineamento experimental

Após completarem 135 dias, procedeu-se à indução do déficit hídrico, caracterizado pela restrição total da irrigação. As avaliações das características fisiológicas foram conduzidas em diferentes tempos de suspensão de rega (0, 3, 10, 17, 24 e 31 dias). Vinte e cinco plantas permaneceram sem restrição da



irrigação, caracterizando o tratamento controle, e 50 plantas foram deixadas sem irrigação, sendo utilizadas 10 plantas para representar cada tempo de suspensão de rega. Após cada tempo de suspensão de rega, as plantas foram reirrigadas com a mesma quantidade de água aplicada às plantas controle. As avaliações das características fisiológicas foram conduzidas por duas semanas consecutivas nas plantas reirrigadas.

O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado. Foram avaliadas cinco plantas por tratamento, em cada tempo de avaliação, escolhidas de forma aleatória, uma folha por planta, do terço superior, completamente expandida, sem vestígios de injúrias por pragas, patógenos ou deficiência nutricional.

### **3.3 Estado hídrico das plantas**

Para acompanhamento do estado hídrico dos cafeeiros ao longo do período experimental, foi utilizado o potencial hídrico máximo ( $\Psi_{max}$ ) e o potencial hídrico mínimo ( $\Psi_{min}$ ). O potencial hídrico máximo foi avaliado antes do amanhecer e o potencial hídrico mínimo foi avaliado ao meio-dia, com o auxílio de uma bomba de pressão (PMS Instruments-PlantMoisture 1000).

### **3.4 Características de trocas gasosas**

A taxa fotossintética líquida ( $A - \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), a condutância estomática ( $g_s - \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), a taxa transpiratória ( $E - \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), o carbono interno ( $C_i - \text{ppm}$ ), o carbono atmosférico ( $C_a - \text{ppm}$ ), o déficit de pressão de vapor da atmosfera ( $DPV - \text{kPa}$ ) e a Densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos ( $DFFFA - \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) foram medidos sob condições ambientais, entre as 09:00 e 11:00 horas com o auxílio de um sistema portátil de análise de gases a

infravermelho (IRGA LCA4 - ADC Instruments). A partir dos dados de trocas gasosas, foram estimadas as seguintes características: eficiência do uso da água instantânea, dada pela razão entre  $A$  e  $E$  ( $EUA$ -  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ ); eficiência de carboxilação ( $A.Ci^{-1}$ - $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ ppm}^{-1}$ ) estimada pela relação entre  $A$  e  $Ci$ ; e razão de carboxilação, ( $Ci Ca^{-1}$ ), dada pela razão entre  $Ci$  e  $Ca$ .

### 3.5 Fluorescência da clorofila

As características de fluorescência da clorofila foram obtidas por um fluorômetro portátil de amplitude de pulso modulado (MINI-PAM-1999, Walz, Effeltrich, Alemanha). A eficiência fotoquímica atual ou produtividade quântica ( $Y$ ) foi medida em condições ambientais, sendo que a primeira medida da eficiência fotoquímica máxima foi realizada na ausência da luz actínica e, depois, em uma série de oito medidas consecutivas, aumentando a intensidade da radiação fotossinteticamente ativa, em pulsos aplicados de acordo com as configurações padrões do equipamento. Nas mesmas condições, foram avaliadas também a taxa de transporte de elétrons ( $ETR$ ) e os valores do coeficiente de extinção não fotoquímico ( $NPQ$ ).

### 3.6 Espectro de reflectância foliar

O espectro de reflectância foliar foi avaliado com o auxílio de um espectroradiômetro portátil USB-850 RED TIDE, acoplado a uma fonte de radiação eletromagnética DT-MINI (200 a 2000 nm) e a uma sonda de reflectância R400-7-VIS-NIR (US BioSolutionsOceanOptics). Após a obtenção do espectro de reflectância, com resolução espectral de 1nm, com  $R\lambda$  indicando reflectância ( $R$ ) em um comprimento de onda  $\lambda$  (valores em nanômetros - nm) do espectro compreendido entre o violeta ao infravermelho próximo, foram

calculados os índices NDI (Índice de diferença Normalizada) (2) (GITELSON; MERZLYAK, 1994) e PRI (Índice de reflectância fotoquímico) (3) (GAMON; PEÑUELAS; FIELD, 1992).

$$NDI = \frac{(R_{750} - R_{705})}{(R_{705} + R_{750})} \quad (2)$$

$$PRI = \frac{(R_{681} - R_{670})}{(R_{681} + R_{670})} \quad (3)$$

### 3.7 Análises de dados

Para verificar as alterações das respostas fisiológicas em consequência da progressão do déficit hídrico, os valores médios das características avaliadas foram comparados, dentro de cada período de suspensão de rega, para os cafeeiros com deficiência hídrica, sem restrição da irrigação e reirrigados. A comparação de médias foi realizada pelo teste de Mann-Whitney (U;  $P < 0,05$ ), em datas com apenas duas amostras independentes, ou análise de variância tipo Kruskal–Wallis (H,  $P < 0,05$ ), em datas com mais de duas amostras independentes. Os dados obtidos também foram submetidos à análise de componentes principais (PCA). Essas análises foram executadas utilizando-se o programa estatístico R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2011).

O estudo de rede para compreender as respostas fotossintéticas dos cafeeiros em condições de deficiência hídrica foi realizado através da obtenção dos valores de conectância ou conectividade global. Esses valores foram estimados pelos valores normalizados dos coeficientes de correlação de Pearson (r) entre as variáveis fisiológicas, após normalização dos dados, transformados para valores da medida de força entre variáveis (z) (4) (AMZALLAG, 2001), que quantifica o nível de articulação da rede dentro de um sistema biológico. A

autonomia, ou independência da rede de respostas fisiológicas do ambiente, foi calculada a partir dos valores normalizados de  $r$  entre as variáveis fisiológicas e as variáveis ambientais, transformados para  $z$  (CAMARGO-BORTOLIN et al., 2008).

Dessa maneira, foram correlacionadas as variáveis fisiológicas  $A$ ,  $E$ ,  $gs$ ,  $Ci/Ca$ ,  $EUA$ ,  $A/Ci$ ,  $ETR$ ,  $Y$ ,  $NPQ$ ,  $PRI$ ,  $NDI$ ,  $Ci$ ,  $\psi_{max}$  e  $\psi_{min}$  para conectância, e as variáveis fisiológicas com as variáveis ambientais  $DPV$  e  $DFFFA$  para autonomia. A partir da média dos valores de  $z$  para cada par de características fisiológicas em cada tratamento estimou-se a conectância global e, a partir da média dos valores de  $z$  para cada par de características fisiológicas com características ambientais estimou-se a autonomia da rede.

$$z = 0,5 \ln \left[ \frac{z+r}{z-r} \right] \quad (4)$$

## 4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 4.1 Estado hídrico das plantas

Com a progressão do déficit hídrico ao longo do período experimental, os valores de potencial hídrico máximo e mínimo para as plantas não irrigadas diminuíram, mostrando que houve incremento gradual do déficit hídrico após a suspensão da rega (Figura 1). Os valores de  $\psi_{min}$  e  $\psi_{max}$  foram menores para as plantas controle a partir do 10º dia de suspensão da irrigação (DSR) e atingiram os menores valores aos 31 DSR, quando foram observados valores médios do  $\psi_{max}$  em torno de -3,5 MPa. Esses valores de potencial hídrico observados são menores que os observados por Almeida e Maestri (1977) e Rodrigues (1988), que indicam que abaixo de um potencial hídrico em torno de -1 MPa iniciam-se sintomas de déficit hídrico, como redução da abertura estomática e dos valores de assimilação de C.

Após reirrigação das plantas submetidas a 17 DSR, os  $\psi_{min}$  e  $\psi_{max}$  apresentaram aumento para valores semelhantes aos observados para as plantas sem restrição hídrica (Figura 1). Além disso, os valores  $\psi_{max}$  mostraram recuperação após a reirrigação para todos os períodos de restrição hídrica. Contudo, a recuperação dos valores de  $\psi_{min}$  após reirrigação das plantas submetidas a 24 DSR, ocorreu somente na segunda semana, e aos 31 DSR, apesar do aumento acentuado nos valores de  $\psi_{min}$  após reirrigação, não se observou recuperação do estado hídrico das plantas aos níveis observados nas plantas controle, mesmo após duas semanas de retomada da irrigação.

Isso pode indicar que após atingir valores de potencial hídrico mínimo abaixo de -3,5MPa, a recuperação do estado hídrico dos cafeeiros pode ser comprometida e assim, a determinação de um limiar do potencial hídrico no qual a capacidade de recuperação começa a declinar, seria de grande relevância, pois

determinaria uma escala do estado hídrico do solo e da planta que resultaria em alterações do funcionamento da planta.

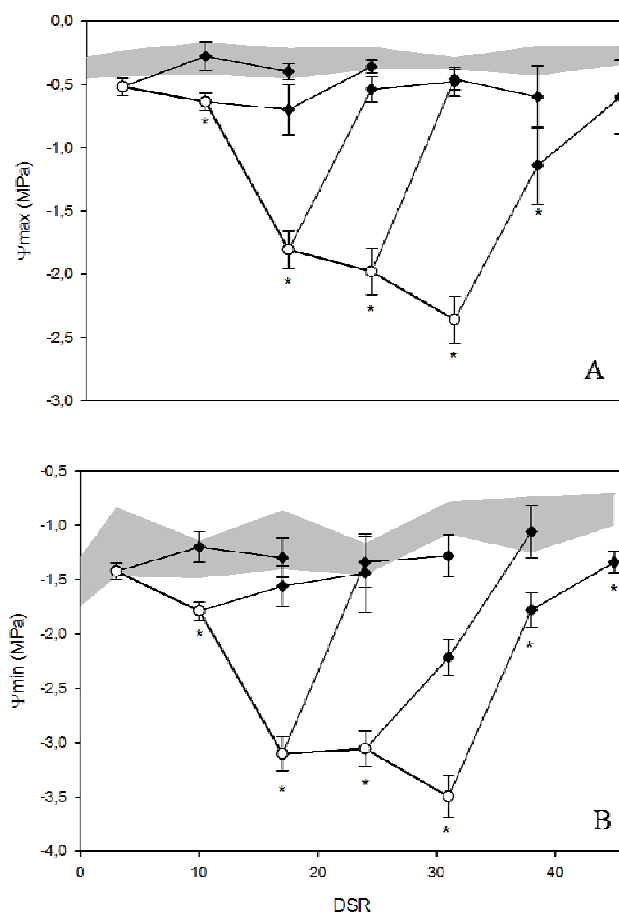


Figura 1 Comportamento do potencial hídrico máximo -  $\psi_{max}$  (A) e potencial hídrico mínimo -  $\psi_{min}$  (B) em cafeeiros jovens.

Nota: A área cinza corresponde à variação do controle (sem restrição hídrica) dentro de um intervalo de confiança de 95%. Os círculos claros correspondem aos valores médios observados nas plantas com restrição hídrica e os losangos escuros se referem aos valores médios observados após recuperação do déficit hídrico por reirrigação. As barras de erro representam o intervalo de confiança de 95% e os asteriscos indicam diferença significativa pelo teste H ou U a  $P < 0,05$  entre os tratamentos em um mesmo período de avaliação.

#### 4.2 Comportamento das trocas gasosas com a progressão do déficit hídrico

A redução brusca nos valores de potencial hídrico máximo e mínimo pode estar relacionada a esses padrões de características trocas gasosas, uma vez que se observou a diminuição mais acentuada de potencial hídrico do 10° para o 17° DSR (35% para  $\psi_{\max}$  e 58% para  $\psi_{\min}$ ).

À medida que o déficit hídrico aumentou ao longo do período experimental, houve redução dos valores médios de  $A$ ,  $g_s$  e  $E$  além do aumento dos valores de  $C_i$  (Figura 2). Os valores de  $A$  e de  $g_s$  apresentaram redução em relação às plantas sem restrição hídrica após o 10° DSR (Figuras 2A e 2C, respectivamente), enquanto  $E$  e  $C_i$  apresentaram diferença depois do 17° DSR (Figuras 2B e 2D, respectivamente). A redução dos valores de  $A$  e  $g_s$  antes da redução dos valores de  $C_i$  pode indicar que até o 10° DSR a queda dos valores de  $A$  se dá pela restrição estomática à difusão de  $\text{CO}_2$ . A partir do 17° DSR, a diminuição da  $A$  ocorre por fatores estomáticos e não estomáticos, uma vez que a  $g_s$  permanece com valores constantes e há incremento nos valores de  $C_i$ .

O déficit hídrico afetou a eficiência de carboxilação ( $A/C_i$ ) a partir do 17° DSR (Figura 3A) e a razão  $C_i/C_a$  a partir do 10° DSR (Figura 3B), no entanto, não afetou de forma expressiva a  $EUA$ , como observado para as demais características de trocas gasosas (Figura 3C).

Após a reirrigação, observou-se que não houve recuperação da fotossíntese das plantas submetidas a 10 e 31 DSR na primeira semana, bem como para as plantas com 24 dias de restrição hídrica após duas semanas (Figura 2C). Para  $g_s$ , verificou-se redução dos valores após duas semanas de recuperação para as plantas submetidas a 24 e 31 DSR (Figura 2D). No entanto, houve recuperação dos valores de  $E$  e de  $C_i$  para todos os tempos de restrição hídrica (Figuras 2E e 2F).

Para as plantas recuperadas observou-se um aumento na taxa de carboxilação ( $A/C_i$ ), sem diferença em relação às plantas controle, exceto na primeira semana de recuperação após o 10º DSR (Figura 3A). Para a razão  $C_i/C_a$  verificou-se que após reirrigação não houve recuperação na primeira semana para as plantas submetidas a 24 e 31 DSR (Figura 3B).

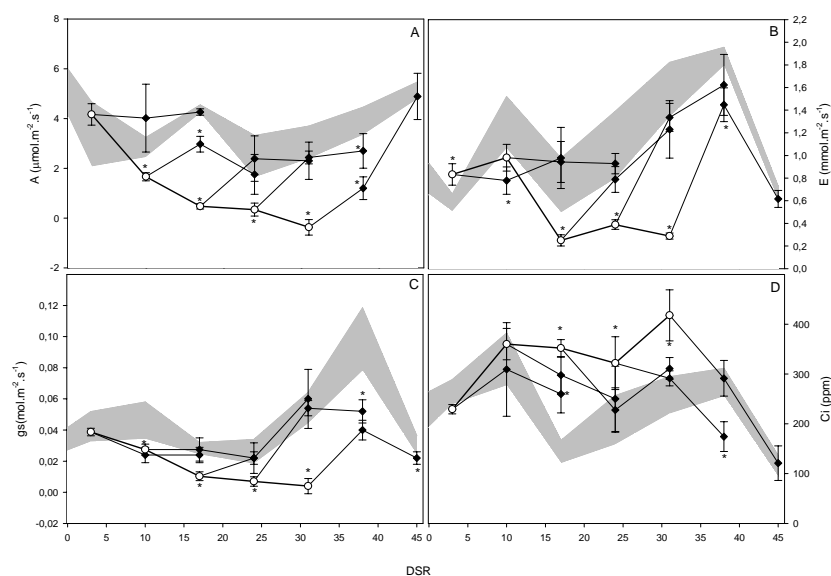


Figura 2 Comportamento de características de trocas gasosas em relação ao déficit hídrico progressivo (Dias de Suspensão de rega - DSR) em cafeeiros jovens.

Nota: A – Fotossíntese líquida; B – Transpiração; C – Condutância estomática; D – Carbono interno. A área cinza corresponde à variação do controle (sem restrição hídrica) dentro de um intervalo de confiança de 95%. Os círculos claros correspondem aos valores médios observados nas plantas com restrição hídrica e os losangos escuros se referem aos valores médios observados após recuperação do déficit hídrico por reirrigação. As barras de erro representam o intervalo de confiança de 95% e os asteriscos indicam diferença significativa pelo teste H ou U a  $P < 0,05$  entre os tratamentos em um mesmo período de avaliação.



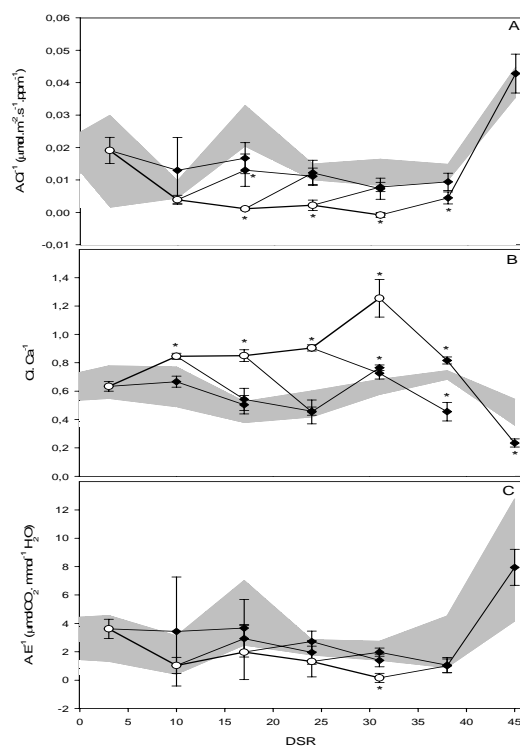


Figura 3 Comportamento de características de trocas gasosas em relação ao déficit hídrico progressivo (Dias de Suspensão de rega - DSR) em cafeeiros jovens.

Nota: A – Eficiência de carboxilação; B – Relação de carboxilação; C – Eficiência instantânea de uso da água. A área cinza corresponde à variação do controle (sem restrição hídrica) dentro de um intervalo de confiança de 95%. Os círculos claros correspondem aos valores médios observados nas plantas com restrição hídrica e os losangos escuros se referem aos valores médios observados após recuperação do déficit hídrico por reirrigação. As barras de erro representam o intervalo de confiança de 95% e os asteriscos indicam diferença significativa pelo teste H ou U a  $P < 0,05$  entre os tratamentos em um mesmo período de avaliação.

A redução da eficiência de carboxilação e o aumento da razão entre a concentração de carbono interno pela de carbono atmosférico reforçam a prerrogativa de uma limitação não estomática da fotossíntese após os 10 dias de restrição hídrica, ocasião em que o  $\psi_{max}$  e  $\psi_{min}$  atingiram os valores  $-0,6\text{MPa}$  e  $-1,84\text{MPa}$  respectivamente.

Em geral, essas observações reforçam a prerrogativa que o cafeeiro teve uma baixa capacidade de ajuste estomático das trocas gasosas, visto que o decréscimo na assimilação de  $\text{CO}_2$  foi observado nos estágios iniciais de déficit hídrico concomitantemente aos baixos valores de fotossíntese, que foram relacionados a valores elevados da relação  $C_i/C_a$  (Figura 3B) do que a  $g_s$  (Figura 2C), sugerindo menor sensibilidade estomática no controle da fotossíntese e, portanto, na perda de água.

Resultados semelhantes foram relatados por outros autores (CAI et al., 2005; DA MATTA; MAESTRI; BARROS, 1997; GRASSI; MAGNANI, 2005; LIN, 2007; SILVA et al., 2006) que discutem a importância do comportamento estomático para a manutenção de processos funcionais do cafeeiro. Camargo-Bortolin et al. (2008) ainda discutem que a sensibilidade da condutância estomática a fatores ambientais tem grande influência sobre a regulação da rede fotossintética como um todo. Os baixos valores de  $g_s$  podem indicar uma estratégia das plantas em manter um balanço hídrico positivo, minimizando assim, a perda de água para a atmosfera. No entanto, o fechamento estomático vai aumentando a resistência de difusão do  $\text{CO}_2$  para o sítio catalítico da Rubisco, levando a um efeito negativo nos valores do carbono intercelular, resultando na queda  $A$  (DAMOUR; VANDAME; URBAN, 2009).

#### **4.3 Comportamento da fluorescência da clorofila e dos índices de reflectância com a progressão do déficit hídrico**

Em geral, observou-se que o aumento progressivo do déficit hídrico levou a um decréscimo nos valores de  $ETR$  e  $Y$ , porém não afetou o  $NPQ$ , que apresentou redução apenas ao 31° DSR (Figura 4). Houve recuperação dessas variáveis após a reidratação, ocorrendo um acréscimo significativo para os valores de  $ETR$  nas plantas expostas a 3, 10 e 24 DSR (Figura 4A). Após 31

DSR, os valores de *ETR* e *Y* ao final do segundo período de recuperação foram menores em relação às plantas controle (Figuras 4A e 4B).

Os valores dos índices de reflectância *PRI* e *NDI* apresentaram redução com a progressão da deficiência hídrica (Figura 5). A partir do 24° DSR os valores de *PRI* apresentaram uma queda significativa em relação às plantas controle, no entanto, após a reirrigação, os valores recuperaram os níveis iniciais (Figura 5A). Os valores de *NDI* reduziram a partir do 17°DSR e, após 31 DSR, as plantas não apresentaram recuperação ao final da segunda semana (Figura 5B).

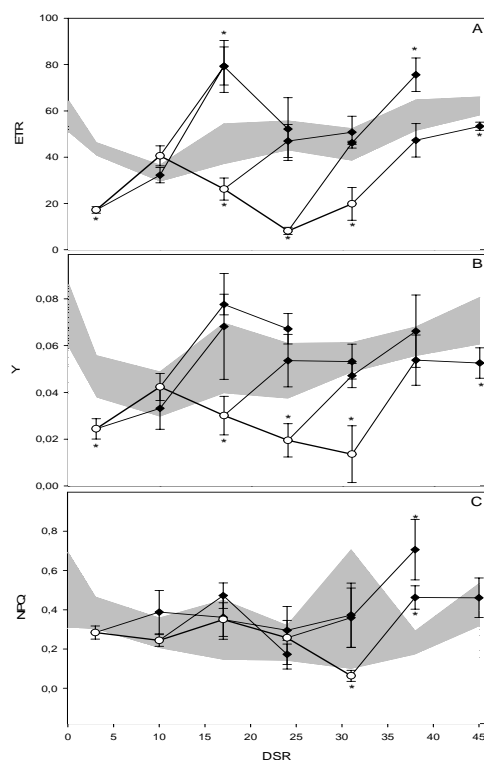


Figura 4 Comportamento de características de fluorescência da clorofila em relação ao déficit hídrico progressivo (Dias de Suspensão de rega - DSR) em cafeeiros jovens.

Nota: A – Taxa de transporte de elétrons; B – Rendimento quântico; C – Quenching não fotoquímico. A área cinza corresponde à variação do controle (sem restrição hídrica) dentro de um intervalo de confiança de 95%. Os círculos claros correspondem aos valores médios observados nas plantas com restrição hídrica e os losangos escuros se referem aos valores médios observados após recuperação do déficit hídrico por reirrigação. As barras de erro representam o intervalo de confiança de 95% e os asteriscos indicam diferença significativa pelo teste H ou U a  $P < 0,05$  entre os tratamentos em um mesmo período de avaliação.

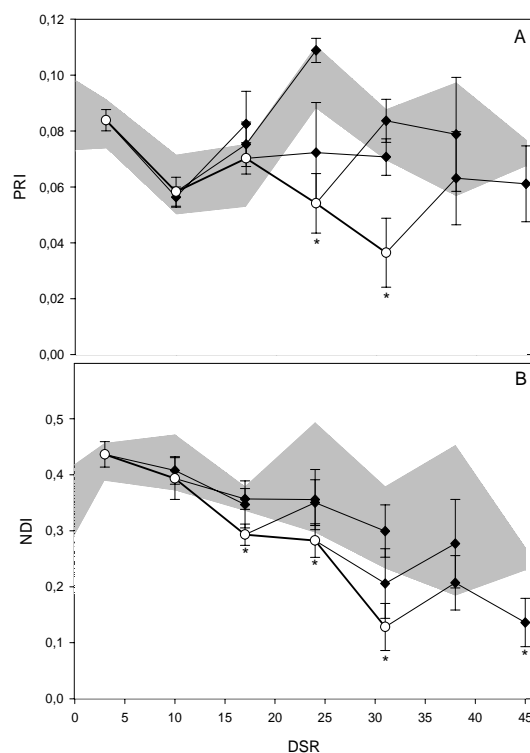


Figura 5 Comportamento de índices de reflectância foliar em relação ao déficit hídrico progressivo (Dias de Suspensão de rega - DSR) em cafeeiros jovens.

Nota: A – Índice de refletância fotoquímico; B – Índice de diferença normalizado. A área cinza corresponde à variação do controle (sem restrição hídrica) dentro de um intervalo de confiança de 95%. Os círculos claros correspondem aos valores médios observados nas plantas com restrição hídrica e os losangos escuros se referem aos valores médios observados após recuperação do déficit hídrico por reirrigação. As barras de erro representam o intervalo de confiança de 95% e os asteriscos indicam diferença significativa pelo teste H a  $P < 0,05$  entre os tratamentos em um mesmo período de avaliação.

Além da sensibilidade da etapa difusiva, a fotossíntese também foi restringida por processos fotoinibitórios ou fotooxidativos, uma vez que *ETR* e *Y* apresentou redução expressiva com o incremento do déficit hídrico, contribuindo para a redução da fotossíntese. A redução dos valores de *ETR* e de *Y* pode indicar um dano fotoinibitório na etapa fotoquímica da fotossíntese, o que pode

ter contribuído para a restrição da absorção de carbono observada através dos dados de trocas gasosas. Na etapa fotoquímica, a desidratação foliar pode levar a uma desestruturação das membranas dos tilacóides podendo resultar na inativação das reações de transferência de elétrons, diminuindo os valores da taxa fotossintética (DIAS; BRÜGGEMANN, 2010). A diminuição dessa taxa pode ter contribuído para um excesso de poder redutor que levou a formação de espécies reativas de oxigênio (*EROs*). Isso faz com o que o processo de dissipação térmica e o estado de-epoxidado das xantofilas sejam um importante mecanismo fotoprotetor contra danos no aparato fotossintético em função do incremento do déficit hídrico (DIAS; BRÜGGEMANN, 2010; LIMA et al., 2002; MEDRANO, 2002). No entanto, à medida que aumentaram a intensidade e a duração do déficit hídrico, esses mecanismos de proteção passaram a ser afetados, especialmente o ciclo das xantofilas, pois houve redução do *PRI* (Figura 5A) sem redução de *NPQ* (Figura 4C), provavelmente resultando na degradação de clorofilas, conforme apresentado pela queda nos valores de *NDI* (Figura 5B).

Com isso, a redução dos valores de *A* podem estar associados a uma ineficiência da planta em aproveitar a radiação incidente para os processos fotoquímicos, em conjunto a uma diminuição na concentração dos pigmentos fotossintéticos. (CAI et al., 2005; DIAS; BRÜGGEMANN, 2010). Esses resultados apontam que os índices de reflectância têm potencial para serem utilizados como indicadores do estado fisiológico de cafeeiros frente a variações ambientais. Esses índices consistem em importantes características para auxiliar na interpretação de respostas funcionais de plantas em condições de estresse.

#### **4.4 Estudo da rede de respostas fisiológicas e o processo fotossintético do cafeeiro ao déficit hídrico**

Para acessar a rede de respostas fisiológicas do cafeeiro ao déficit hídrico, primeiramente foi realizada a análise de componentes principais (PCA) para cada tempo de suspensão da irrigação a partir do 10º DSR. Buscou-se dessa forma, sumarizar todas as variáveis fisiológicas em conjunto com o índice de estresse, e assim verificar quais são os padrões de comportamento das características fisiológicas à medida que há o incremento da deficiência hídrica.

Em geral, as componentes 1 e 2 das PCA's explicaram mais de 40% da alteração das variáveis fisiológicas e do *DPV* e *DFFFA* em função do tempo de submissão ao déficit hídrico (Figuras 6 - 10). Em geral, observou-se que com o passar do tempo de submissão ao déficit hídrico, os vetores que representam as variáveis *Ci* e *Ci/Ca*, aparecem cada vez mais em direção oposta as demais variáveis fisiológicas. Essas variáveis foram as mais significativas na separação entre as plantas estressadas, das plantas controle e das recuperadas. Vale destacar que a análise de componentes principais mostra que todas as variáveis fisiológicas foram recuperadas após a reirrigação, o que não foi observado pelo método clássico de análise de dados, que mostrou que em alguns tempos de submissão ao déficit hídrico não houve recuperação aos níveis observados para as plantas controle após reirrigação.

Tabela 1 Valores médios do déficit de pressão de vapor (DPV - KPa) para as plantas sob suspensão da irrigação e após sua recuperação com uma e duas semanas de reirrigação

	DPV-kPa					Controle
	3 dias	10dias	17dias	24dias	31dias	
<b>Suspensão da irrigação</b>	2,793*±	3,727±	3,105*±	3,630*±	4,834*±	<b>3,881±</b>
<b>Reirrigação</b>	0,09	0,170	0,120	0,068	0,112	<b>0,139</b>
<i>Primeira semana</i>	4,834*±	4,144*±	4,241*±	3,758±0,02	4,599*±	0,76
<i>Segunda semana</i>	4,113*±	4,261*±	3,865*±	4,459±0,71	2,125*±	0,02

Médias ± intervalos confiança de 95% seguidas por asteriscos diferem estatisticamente pelo teste H, em nível de 5 % de probabilidade de erro em relação às plantas controle (irrigadas).

Tabela 2 Valores médios da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativo (DFFFA- $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) para as plantas sob suspensão da irrigação e após sua recuperação com uma e duas semanas de reirrigação.

	DFFFA- $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$					Controle
	3 dias	10dias	17dias	24dias	31dias	
<b>Suspensão da irrigação</b>	696,2*±	422,2±	954,4*±	740,6*±	1108,4*±	<b>385,4±</b>
<b>Reirrigação</b>	53,85	170,1	139,95	100,39	353,32	<b>25,3</b>
<i>Primeira semana</i>	757,4*±	719,2±	640,4*±	620,6*±	779*±	116,05
<i>Segunda semana</i>	1024*±	792,8±	572,2*±	779*±	426*±	64,34

Médias ± intervalos confiança de 95% seguidas por asteriscos diferem estatisticamente pelo teste H, em nível de 5 % de probabilidade de erro em relação às plantas controle (irrigadas).

A direção oposta dos vetores *EUA*, *A/Ci*, *NPQ*, *PRI*, *NDI*,  $\psi_{max}$  e  $\psi_{min}$  em relação às demais variáveis fisiológicas implica que as plantas controle e recuperadas tiveram maior eficiência de carboxilação, maior concentração de clorofilas e maior capacidade fotoprotetora contra danos no aparato



fotossintético em relação às plantas estressadas. As plantas após o segundo período de recuperação apresentaram maior eficiência de carboxilação, com a menor perda de água, resultando em maior taxa fotossintética, porém isso não refletiu em maior eficiência de uso da água.

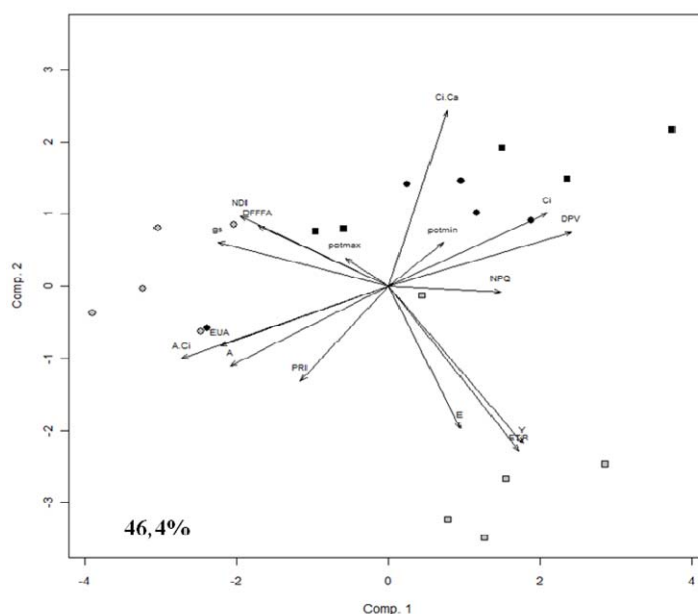


Figura 6 Análise de componente principal das variáveis fisiológicas e as variáveis ambientais. - 10º dia de suspensão de irrigação.

Nota: Círculos escuros – plantas controle (sem restrição de irrigação); Quadrados escuros - uma semana após a reirrigação; Quadrados abertos - duas semanas após a reirrigação; Círculos cinza – plantas sob déficit hídrico. Os vetores representam o peso de cada variável dentro da variação de cada componente principal. A variância acumulada das duas componentes principais é dada no canto inferior direito de cada painel. Foram usadas cinco plantas por tratamento.  $A$  = Fotossíntese líquida;  $gs$  = Condutância estomática;  $E$  = Transpiração;  $A/Ci$  = Fotossíntese líquida/ carbono interno;  $EUA$  = Eficiência do uso da água;  $Ci/Ca$  = Carbono interno/carbono atmosférico;  $Ci$  = carbono interno;  $ETR$  = taxa de transporte de elétrons;  $PSII$  = Eficiência fotoquímica do fotossistema II;  $NPQ$  = quenching não fotoquímico;  $Y$  = eficiência fotoquímica atual;  $\psi_{max}$  = potencial hídrico máximo;  $\psi_{min}$  = potencial hídrico mínimo;  $DPV$  = déficit de pressão de vapor;  $DFFFA$  = densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativo.

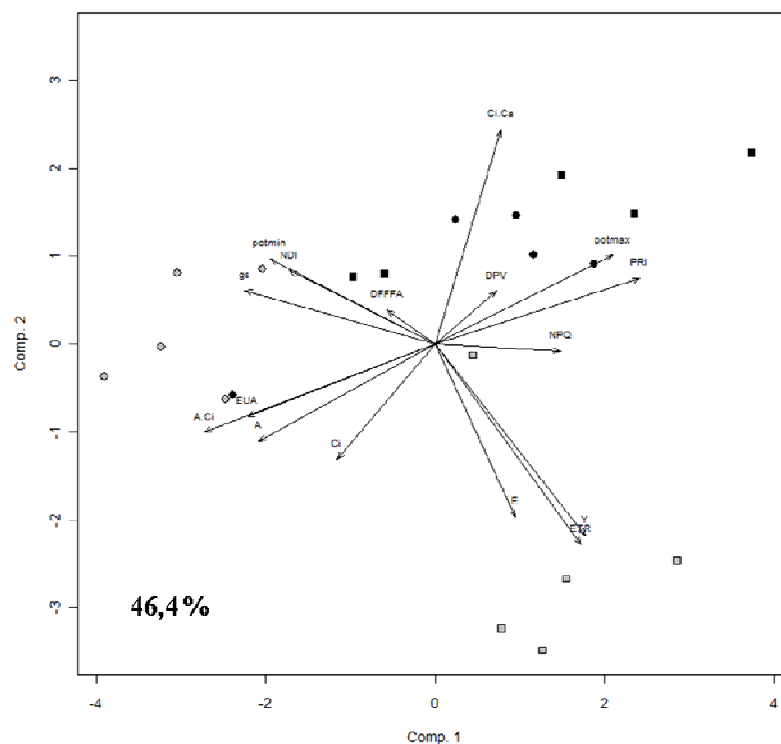


Figura 7 Análise de componente principal das variáveis fisiológicas e as variáveis ambientais. - 17º dia de suspensão de irrigação.

Nota: Círculos escuros – plantas controle (sem restrição de irrigação); Quadrados escuros - uma semana após a reirrigação; Quadrados abertos - duas semanas após a reirrigação; Círculos cinza– plantas sob déficit hídrico. Os vetores representam o peso de cada variável dentro da variação de cada componente principal. A variância acumulada das duas componentes principais é dada no canto inferior direito de cada painel. Foram usadas cinco plantas por tratamento. *A* = Fotossíntese líquida; *gs* = Condutância estomática; *E* = Transpiração; *A/Ci* = Fotossíntese líquida/ carbono interno; *EUA* = Eficiência do uso da água; *Ci/Ca* = Carbono interno/carbono atmosférico; *Ci* = carbono interno; *ETR* = taxa de transporte de elétrons; *PSII* = Eficiência fotoquímica do fotossistema II; *NPQ* = quenching não fotoquímico; *Y* = eficiência fotoquímica atual;  $\psi_{max}$  = potencial hídrico máximo;  $\psi_{min}$  = potencial hídrico mínimo; *DPV* = déficit de pressão de vapor; *DFFFA* = densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativo.

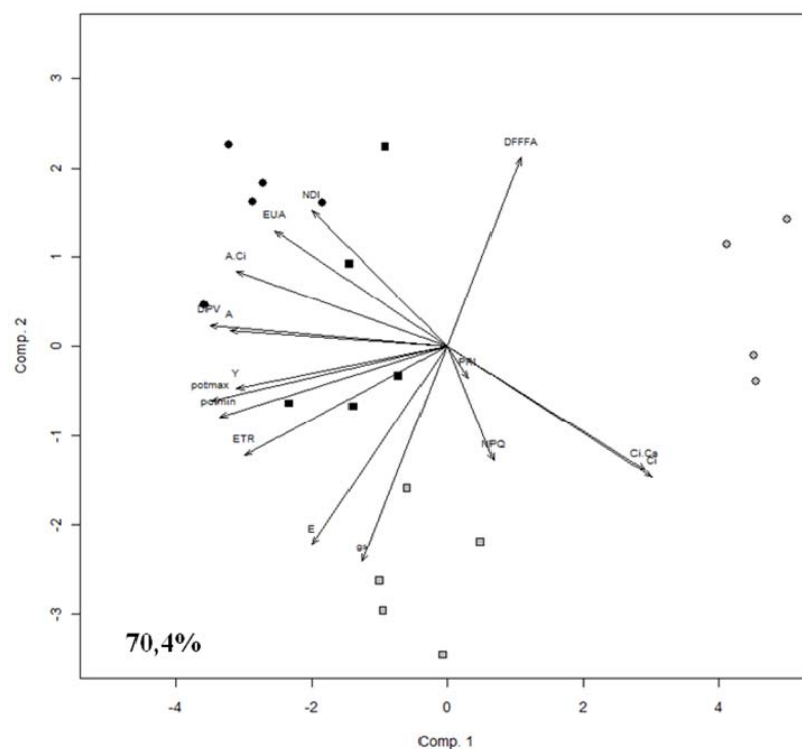


Figura 8 Análise de componente principal das variáveis fisiológicas e as variáveis ambientais. - 24<sup>o</sup> dia de suspensão de irrigação.

Nota: Círculos escuros – plantas controle (sem restrição de irrigação); Quadrados escuros - uma semana após a reirrigação; Quadrados abertos - duas semanas após a reirrigação; Círculos cinza– plantas sob déficit hídrico. Os vetores representam o peso de cada variável dentro da variação de cada componente principal. A variância acumulada das duas componentes principais é dada no canto inferior direito de cada painel. Foram usadas cinco plantas por tratamento. *A* = Fotossíntese líquida; *gs* = Condutância estomática; *E* = Transpiração; *A/Ci* = Fotossíntese líquida/ carbono interno; *EUA* = Eficiência do uso da água; *Ci/Ca* = Carbono interno/carbono atmosférico; *Ci* = carbono interno; *ETR* = taxa de transporte de elétrons; *PSII* = Eficiência fotoquímica do fotossistema II; *NPQ* = quenching não fotoquímico; *Y* = eficiência fotoquímica atual;  $\psi_{max}$  = potencial hídrico máximo;  $\psi_{min}$  = potencial hídrico mínimo; *DPV* = déficit de pressão de vapor; *DFFFA* = densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativo.

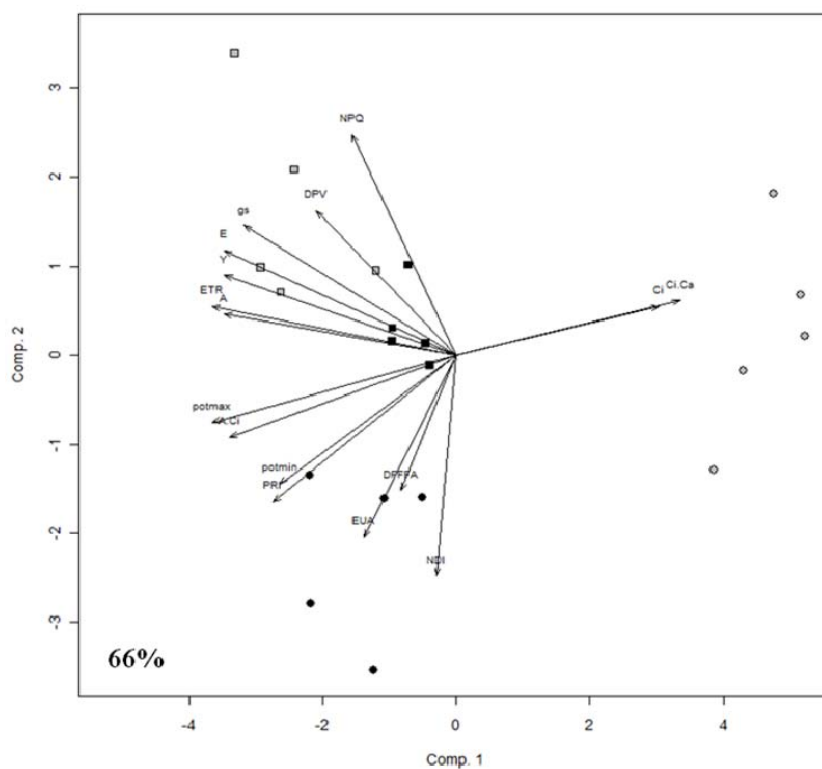


Figura 9 Análise de componente principal das variáveis fisiológicas e as variáveis ambientais. – 31° dia de suspensão de irrigação.

Nota: Círculos escuros – plantas controle (sem restrição de irrigação); Quadrados escuros - uma semana após a reirrigação; Quadrados abertos - duas semanas após a reirrigação; Círculos cinza – plantas sob déficit hídrico. Os vetores representam o peso de cada variável dentro da variação de cada componente principal. A variância acumulada das duas componentes principais é dada no canto inferior direito de cada painel. Foram usadas cinco plantas por tratamento. *A* = Fotossíntese líquida; *gs* = Condutância estomática; *E* = Transpiração; *A/Ci* = Fotossíntese líquida/ carbono interno; *EUA* = Eficiência do uso da água; *Ci/Ca* = Carbono interno/carbono atmosférico; *Ci* = carbono interno; *ETR* = taxa de transporte de elétrons; *PSII* = Eficiência fotoquímica do fotossistema II; *NPQ* = quenching não fotoquímico; *Y* = eficiência fotoquímica atual;  $\psi_{max}$  = potencial hídrico máximo;  $\psi_{min}$  = potencial hídrico mínimo; *DPV* = déficit de pressão de vapor; *DFFFA* = densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativo.

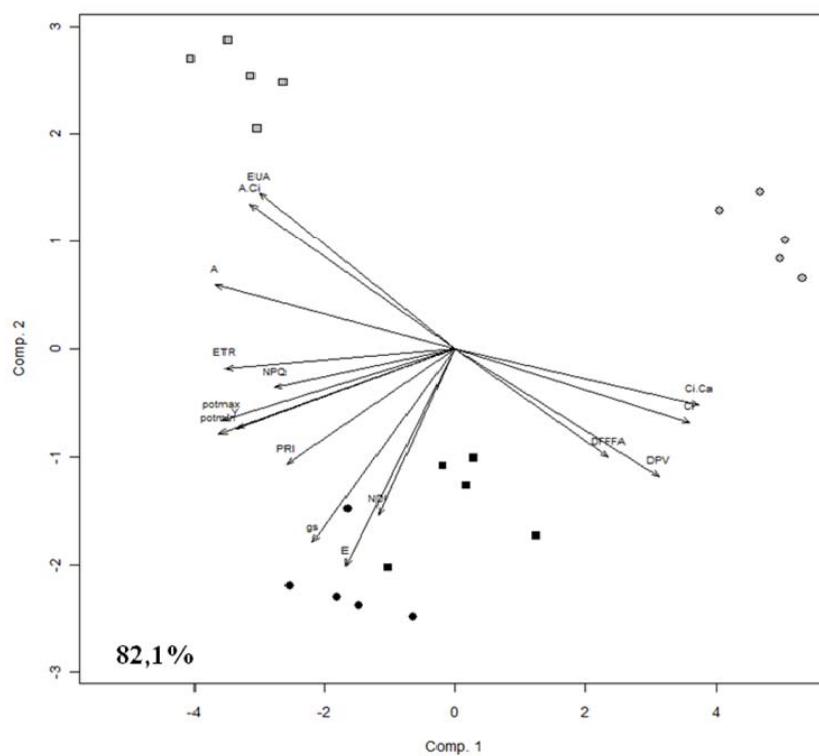


Figura 10 Análise de componente principal das variáveis fisiológicas e as variáveis ambientais. – 31º dia de suspensão irrigação.

Nota: Círculos escuros – plantas controle (sem restrição de irrigação); Quadrados escuros - uma semana após a reirrigação; Quadrados abertos - duas semanas após a reirrigação; Círculos cinza – plantas sob déficit hídrico. Os vetores representam o peso de cada variável dentro da variação de cada componente principal. A variância acumulada das duas componentes principais é dada no canto inferior direito de cada painel. Foram usadas cinco plantas por tratamento. *A* = Fotossíntese líquida; *gs* = Condutância estomática; *E* = Transpiração; *A/Ci* = Fotossíntese líquida/ carbono interno; *EUA* = Eficiência do uso da água; *Ci/Ca* = Carbono interno/carbono atmosférico; *Ci* = carbono interno; *ETR* = taxa de transporte de elétrons; *PSII* = Eficiência fotoquímica do fotossistema II; *NPQ* = quenching não fotoquímico; *Y* = eficiência fotoquímica atual;  $\psi_{max}$  = potencial hídrico máximo;  $\psi_{min}$  = potencial hídrico mínimo; *DPV* = déficit de pressão de vapor; *DFFFA* = densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativo.

Esses resultados da PCA sugerem que o déficit hídrico causou um dano na etapa bioquímica da fotossíntese, reduzindo a eficiência de carboxilação, aumentando assim os valores de  $C_i$  e  $C_i/C_a$ , porém sem grandes influências no controle da perda de água para a atmosfera. Com o progresso do estresse pela intensificação do déficit hídrico, a limitação bioquímica pode ter causado um efeito de *feedback* negativo sobre a etapa fotoquímica, o que poderia ter levado a um excesso de poder redutor e a danos fotoinibitórios, sem, no entanto, causar danos irreversíveis nas membranas dos tilacóides, o que explicaria a queda nos valores de  $Y$  e de  $ETR$  durante a imposição do estresse e sua rápida recuperação após reirrigação. Essas constatações também se baseiam no fato de que as alterações em  $NDI$  e  $PRI$  estiveram, provavelmente, relacionadas a uma modificação nas relações entre concentrações ou funcionalidade de pigmentos cloroplastídicos com o incremento do estresse, e não a danos estruturais, e corroboram com resultados apresentados em outros estudos com objetivos semelhantes (LIMA et al., 2002; MEDRANO, 2002). Contudo, essa constatação deverá ser confirmada por análises das ultraestruturais, através de microscopia eletrônica e por análises bioquímicas do conteúdo de pigmentos em estudos futuros.

Os valores de conectância global ( $cg$ ) e autonomia ( $At$ ) (Figura 11) ao longo do tempo de suspensão da irrigação mostram uma elevada capacidade do cafeeiro em se recuperar do déficit hídrico após reirrigação, mas pouca capacidade em contrapor ao progresso do estresse por meio da modulação de sua rede de respostas fisiológicas, de forma a estabilizar seus processos sob essas condições. No 17° DSR, o aumento dos valores de  $cg$  pode ser considerado como uma resposta plástica da planta, aumentando o controle do processo fotossintético sob o aumento da duração do déficit hídrico (Figura 11 A). De acordo com Souza, Oliveira e Cardoso (2004), isso implicaria em ajustes mais

refinados na dinâmica da rede, já que pequenas alterações em um elemento da rede repercutiriam sobre os outros.

No entanto, com o aumento da duração do estresse (24° DSR) ocorre uma queda nos valores de  $cg$  e um aumento dos valores de  $At$ . Essa seria outra estratégia que impediria que a perturbação causada pelo déficit hídrico se propagasse ao longo da rede (SOUZA; BUCKERIDGE, 2004). Sob essas condições, uma maior autonomia das variáveis fisiológicas pode ser vantajosa, pois deixa o sistema menos susceptível a mudanças no ambiente, proporcionando maior estabilidade por se ajustar aos efeitos do estresse e um maior direcionamento dos recursos energéticos para reparar os danos causados pelo déficit hídrico (CSERMELY, 2006). Entretanto, se a perturbação externa aumentar, ou se as condições ambientais forem desfavoráveis, a capacidade de resposta e a reestruturação da rede fisiológica em função de alterações ambientais podem ser comprometidas (SOUZA; BUCKERIDGE, 2004).

No 31° DSR ocorreu redução no valor de  $At$  e aumento do valor de  $cg$ , proporcionando maior acoplamento do sistema com o ambiente e melhor capacidade de respostas fisiológicas, permitindo maior flexibilidade do sistema sob essas condições, elevando o controle da rede fotossintética sob condições de demanda ambiental, sugerindo uma alta capacidade homeostática (DAMINELI, 2008; SOUZA et al., 2005; SOUZA; OLIVEIRA; CARDOSO, 2004).

Assim, com o avanço da duração do déficit hídrico a  $gs$  apresentou declínio, o que pode ter ocorrido pelo maior acoplamento com o  $DPV$  e  $DFFFA$  (Figura 10), significando perda de conectância da etapa difusiva com a rede fisiológica do processo fotossintético. Em outras palavras, com um déficit hídrico mais intenso, pode-se afirmar que houve perda da capacidade do cafeeiro de recuperar o controle estomático dentro da rede de respostas que controlam o processo de troca de carbono com a atmosfera.

No caso dos dois últimos períodos de recuperação, os cafeeiros podem ter sofrido processos de aclimação, ou a rede ainda continua oscilando entre diferentes estados homeostáticos após a exposição prolongada ao déficit hídrico. Esse poderia ser o marco de um novo estado homeostático das plantas. Contudo, resta elevar o tempo de duração do déficit hídrico para confirmar essa hipótese.

Como as PCA's apontaram que todas as características fisiológicas foram recuperadas após reirrigação, há um forte indicativo de que a capacidade de resposta ao estresse do cafeeiro não foram comprometidos, mas sofreram ajustes para que novos estados homeostáticos fossem atingidos, dentro das condições ambientais impostas. Portanto, o incremento da intensidade e da duração do déficit hídrico parece não ter desestabilizado a rede de respostas do cafeeiro dentro das condições experimentais, mas pode ter levado a modulações que permitiram mudanças funcionais que não comprometeram os principais mecanismos fisiológicos das plantas, impossibilitando a recuperação do processo fotossintético depois de retirada do estresse.

Finalmente, os resultados indicam que conectância global e autonomia possuem uma forte relação com a capacidade do cafeeiro em responder ao déficit hídrico e a modulação das redes fisiológicas do processo fotossintético. Isso pode conferir maior ou menor estabilidade a um sistema dependendo das condições ambientais em que determinada planta se encontra.



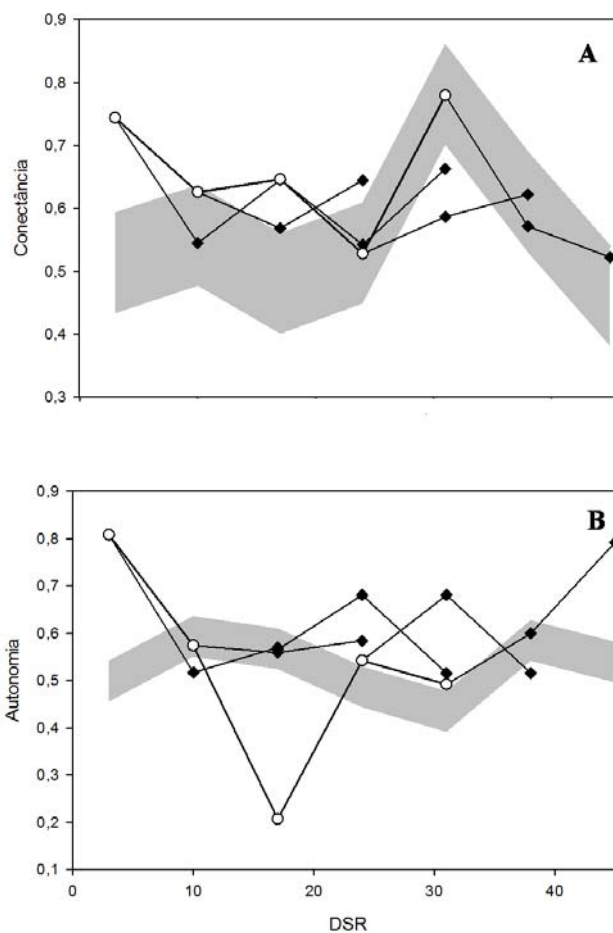


Figura 11 Valores de A – Conectância e B – Autonomia observados ao longo do período experimental.

Nota: A área cinza corresponde à variação do controle (sem restrição hídrica). Os círculos claros correspondem aos valores observados nas plantas com restrição hídrica e os losangos escuros se referem aos valores observados após recuperação do déficit hídrico por reirrigação.

## 5 CONCLUSÃO

Até o 10 DSR, que corresponde ao potencial hídrico máximo de -0,6 MPa e Mínimo de 1,84 MPa, o déficit hídrico causou a diminuição da condutância estomática, limitando a disponibilidade  $\text{CO}_2$  para os espaços intercelulares, causando a queda na taxa fotossintética por fatores difusivos / estomáticos. Com a progressão do déficit hídrico, observada especialmente após os 17 DSR, quando as plantas atingiram valores de potencial hídrico máximo de -1,82 MPa e Mínimo de 2,9 MPa, a etapa bioquímica foi comprometida, causando *feedback* negativo sobre os mecanismos de dissipação do excesso de energia incidente responsáveis pela preservação das estruturas e o funcionamento da etapa fotoquímica, como o ciclo das xantofilas, o que pode ter levado a desestruturação das membranas dos tilacóides e degradação das moléculas de clorofila, afetando o processo de transferência de elétrons e absorção da radiação, contribuindo ainda mais para a redução da assimilação do carbono.

As modulações da rede de respostas fisiológicas do cafeeiro à intensificação do déficit hídrico parecem ocorrerem fim de preservar processos sob essas condições de forma a permitir uma rápida recuperação depois de retirada a condição de estresse.

Dessa forma, e considerando que a etapa bioquímica e a difusiva apresentaram menor capacidade de respostas com o avanço do déficit hídrico, pode-se afirmar que a estratégia do cafeeiro é proteger os mecanismos da etapa fotoquímica do processo fotossintético. Contudo, estudos mais detalhados devem ser realizados em escalas espaciais menores (estrutural e molecular) e de indivíduo (tempo de vida das folhas) para se comprovar essa constatação.

As análises dos valores de conectância e autonomia mostraram-se bons indicadores para avaliar a capacidade de características fisiológicas foliares em responder ao incremento da duração e da intensidade do déficit hídrico. Essas análises mostram ainda como as plantas alteram o funcionamento do processo fotossintético para manter a estabilidade do sistema frente às constantes adversidades do ambiente externo. Além dessas variáveis, os índices de reflectância foliar podem ser ferramentas importantes para estudos de base fisiológica e de relevante potencial para serem aplicados como indicadores do estado fisiológico de cafeeiros.

As previsões e cenários sobre o futuro do sistema de produção de café em face das mudanças climáticas deverão considerar o elevado grau de plasticidade e resiliência do cafeeiro às variações ambientais. Essas características da planta podem garantir, junto a técnicas de cultivo, sucesso vegetativo frente aos novos padrões de variabilidade climática em curso.

## REFERÊNCIAS

- ALEGRE, C. Climates et caféiers d'Arabie. **Agronomie Tropicale**, Paris, v. 14, p. 23-58, 1959.
- ALMEIDA, A.A.F.; MAESTRI, M. Photosynthetic oxygen evolution by four *Coffea arabica* genotypes subjected to a dehydration rehydration cycle. *Journal of Horticultural*, London, v. 72, p. 593-599, 1997.
- AMZALLAG, G. N. Data analysis in plant physiology: are we missing the reality? **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 24, n. 9, p. 881-890, 2001.
- ASSAD, E. D. et al. Impacto das mudanças climáticas no zoneamento agroclimático do café no Brasil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 39, n. 11, p. 1057-1064, 2004.
- BARROS, R. S.; MAESTRI, M. Influencia dos fatores clima sobre a periodicidade do crescimento vegetativo do café (*Coffea arabica* L.). **Revista Ceres**, Viçosa, MG, v. 21, p. 268-279, 1974.
- CAI, Z. Q. et al. Responses of two field-grown coffee species to drought and rehydration. **Photosynthetica**, Prague, v. 43, p. 187-193, 2005.
- CAMARGO-BORTOLIN, L. H. G. et al. Autonomy and network modulation of photosynthesis and water relations of *Coffea arabica* in the field. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Piracicaba, v. 20, n. 2, p. 141-151, 2008.
- CAMARGO, M. B. P. The impact of climatic variability and climate change on arabic coffee crop in Brazil. **Bragantia**, Campinas, v. 69, n. 1, p. 239-247, 2010.
- CERRI, C. E. P. et al. Tropical agriculture and global warming: impacts and mitigation options. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 64, n. 1, p. 83-99, 2007.
- CHOI, S. et al. Total factor productivity change in agriculture and emissions from deforestation. **American Journal of Agricultural Economics**, Saint Paul, v. 93, n. 2, p. 349-355, 2011.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. **Segundo levantamento da safra de café 2009/2010**. Disponível em: <<http://www.conab.gov.br/conabweb/download/safra/3BoletimCafé.pdf>>. Acesso em: 22 jan. 2011.

CSERMELY, P. **Weak links**: stabilizers of complex systems from proteins to social networks. Berlin: Springer-Verlag, 2006.

DA MATTA, F. M.; MAESTRI, M.; BARROS, R. S. Photosynthetic performance of two coffee species under drought. **Photosynthetica**, Prague, v. 34, p. 257-264, 1997.

DA MATTA, F. M.; RAMALHO, J. D. C. Impacts of drought and temperature stress on coffee physiology and production: a review. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Piracicaba, v. 18, n. 1, p. 9-21, 2006.

DAMINELI, D. S. C. **Contribuições da conectância de rede e complexidade da dinâmica do sistema de trocas gasosas para a estabilidade na utilização de luz por espécies florestais**. 2008. 90 p. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho, Rio Claro, 2008.

DAMOUR, G.; VANDAME, M.; URBAN, L. Long-term drought results in a reversible decline in photosynthetic capacity in mango leaves, not just a decrease in stomatal conductance. **Tree physiology**, Oxford, v. 29, n. 5, p. 675-84, 2009.

DIAS, M. C.; BRÜGGEMANN, W. Limitations of photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* under drought stress: gas exchange, chlorophyll fluorescence and Calvin cycle enzymes. **Photosynthetica**, Prague, v. 48, n. 1, p. 96-102, 2010.

ESCALONA, J. M.; FLEXAS, J.; MEDRANO, H. Stomatal and Non–Stomatal limitations of photosynthesis under water stress in field–grown grapevines. **Australian Journal of plant Physiology**, Melbourne, v. 26, p. 421-433, 1999.

FLEXAS, J.; MEDRANO, H. Effects of drought on photosynthesis in grapevines under Field conditions: an evaluation of stomatal and mesophyll limitations. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 29, n. 4, p. 461-471, 2002.

GAMON, J. A.; PEÑUELAS, J.; FIELD, C. B. A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. **Remote Sensing of Environment**, New York, v. 41, p. 35–44, 1992.

GITELSON, A. A.; MERZLYAK, M. N. Spectral reflectance changes associate with autumn senescence of *Aesculus hippocastanum* L. and *Acer platanoides* L. leaves. Spectral features and relation to chlorophyll estimation. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 143, p. 286–292, 1994.

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**, Oxford, v. 28, p. 834–849, 2005.

HERTEL, T. W.; ROSCH, S. D. Climate change, agriculture, and poverty. **Applied Economic Perspectives and Policy**, Oxford, v. 32, n. 3, p. 355-385, 2010.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Estudos e pesquisas**: informação geográfica número 7: indicadores de desenvolvimento sustentável, Brasil. 2010. Disponível em: <<http://www.ibge.gov.br/home/geociencias/recursosnaturais/ids/ids2010.pdf>>. Acesso em: 23 jan. 2011.

INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE. **Climate change 2007**: the physical science basis: summary for policymakers: contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Paris, 2007a.

INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE. **Climate change 2007**: impacts, adaptation and vulnerability: contribution of working group II to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge: Cambridge University, 2007b.

IRVING, L. J.; ROBINSON, D. A dynamic model of Rubisco turnover in cereal leaves. **New Phytologist**, Cambridge, v. 169, p. 493–504, 2006.

KANECHI, M. et al. Non-Stomatal inhibition associated with inactivation of Rubisco in dehydrated coffee leaves under unshaded and shaded conditions. **The Plant Cell**, Rockville, v. 37, n. 4, p. 455-460, 1996.

KERR, R. A. How hot will the greenhouse world be? **Science**, Washington, v. 309, n. 5731, p. 100, 2005.

KREUZWIESER, J.; GESSLER, A. Global climate change and tree nutrition: influence of water availability. **Tree physiology**, Oxford, v. 30, n. 9, p. 1221-34, 2010.

LEVIZOU, E. et al. Nondestructive assessment of leaf chemistry and physiology through spectral reflectance measurements may be misleading when changes in trichome density co-occur. **New Phytologist**, Cambridge, v. 165, p. 463-472, 2005.

LIMA, A. L. S. et al. Photochemical responses and oxidative stress in two clones of *Coffea canephora* under water deficit conditions. **Environmental and Experimental Botany**, Elmsford, v. 47, p. 239-247, 2002.

LIN, B. B. Agroforestry management as an adaptive strategy against potential microclimate extremes in coffee agriculture. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 144, p. 85-94, 2007.

LLOYD, D.; AON, M. A.; CORTASSA, S. Why homeodynamics not homeostasis? **Scientific World Journal**, New York, v. 4, n. 1, p. 133-45, 2001.

MEDRANO, H. Regulation of photosynthesis of C3 plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. **Annals of Botany**, London, v. 87, n. 7, p. 895-905, 2002.

NEIDHARDT, J. et al. Photosystem II repair and chloroplast recovery from irradiance stress: relationship between chronic photoinhibition, light-harvesting antenna size and photosynthetic productivity in *Dunaliella salina* (green algae). **Photosynthesis Research**, The Hague, v. 56, p. 175-184, 1998.

PEÑUELAS, J.; FILELLA, I.; BARET, F. Semiempirical indices to assess carotenoids/chlorophyll a ratio from leaf spectral reflectance. **Photosynthetica**, Prague, v. 31, p. 221–230, 1995.

PINHEIRO, H. A. et al. Drought tolerance in relation to protection against oxidative stress in clones of *Coffea canephora* subjected to long-term drought. **Plant Science**, Washington, v. 167, n. 6, p. 1307-1314, 2005.

RICHARDSON, A. D.; BERLYN, G. P. Changes in foliar spectral reflectance and chlorophyll fluorescence of four temperate species following branch cutting. **Tree Physiology**, Oxford, v. 22, p. 499–506, 2002.

ROYER, P. D. et al. Extreme climatic event-triggered over- storey vegetation loss increases understory solar input regionally: primary and secondary ecological implications. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 99, p.714–723, 2011.

RYU, Y. et al. Testing the performance of a novel spectral reflectance sensor, built with light emitting diodes (LEDs), to monitor ecosystem metabolism, structure and function. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 150, p. 1597–1606, 2010.

SILVA, A. L. et al. Variability of water balance components in a coffee crop in Brazil. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 63, p. 105-114, 2006.

SIMS, D. A.; GAMON, J. A. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. **Remote Sensing of Environment**, New York, v. 81, p. 337–354, 2002.

SMITH, M. D. The ecological role of climate extremes: current understanding and future prospects. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 99, n. 3, p. 651-655, 2011.

SOUZA, G. M.; BUCKERIDGE, M. S. Sistemas complexos: novas formas de ver a botânica. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 27, p. 407-19, 2004.



SOUZA, G. M. et al. Network connectance and autonomy analyses of the photosynthetic apparatus in tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 28, n. 1, p. 47-59, 2005.

SOUZA, G. M.; OLIVEIRA, R. F.; CARDOSO, V. J. M. Temporal dynamics of stomatal conductance of plants under water deficit: can homeostasis be improved by more complex dynamics? **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, v. 47, n. 3, p. 423-431, 2004.

SOUZA, G. M.; OLIVEIRA R. F. Estabilidade e complexidade em sistemas biológicos. In: SOUZA, G. M.; D'OTTAVIANO, I. M. L.; GONZALES, M. E. Q. (Ed.). **Auto-organização: estudos interdisciplinares**. Campinas: CLE/ UNICAMP, 2004. p. 123-136.

UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE. Foreign Agricultural Service. **Tropical products: world markets and trade**. [S. l.], 2007. Circular Series FTROP 2-07.

VON CAEMMERER, S.; FARQUHAR, G. D. effects of partial defoliation changes of irradiance during growth short-term water stress and growth at enhanced  $p(\text{CO}_2)$  on photosynthetic capacity of leaves of *Phaseolus vulgaris* L. **Planta**, Berlin, v. 160, p. 320 - 329, 2004.

WU, C. et al. Remote estimation of gross primary production in wheat using chlorophyll-related vegetation indices. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 149, p. 1015–1021, 2009.

YATES, F. E. Umwelt theory implies heuristics. **Semiotica**, The Hague, v. 134, n. 1/4, p. 399-408, 2001.

ZACHARIAS, A. O.; CAMARGO, M. B. P.; FAZUOLI, L. C. Modelo agrometeorológico de estimativa do início da florada plena do cafeeiro. **Bragantia**, Campinas, v. 67, p. 249-256, 2008.