



INDIRA PEREIRA DE OLIVEIRA

**INIBIÇÃO DA RESPIRAÇÃO NA LUZ EM *Coffea*
arabica L.
cv. CATUAÍ VERMELHO**

**LAVRAS - MG
2022**

INDIRA PEREIRA DE OLIVEIRA

**INIBIÇÃO DA RESPIRAÇÃO NA LUZ EM *Coffea arabica* L.
CV. CATUAÍ VERMELHO**

Dissertação apresentada a Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do programa de Agronomia/Fisiologia Vegetal, área de concentração em Fisiologia Vegetal, para a obtenção do título de Mestre.

Prof. Dr. João Paulo Rodrigues Alves Delfino Barbosa
Orientador

**LAVRAS - MG
2022**

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

Oliveira, Indira Pereira de.

Inibição da respiração na luz em *Coffea arabica* L. cv. Catuaí
vermelho : Inibição da respiração na luz (Efeito Kok) / Indira
Pereira de Oliveira. - 2022.

44 p. : il.

Orientador(a): João Paulo Rodrigues Alves Delfino Barbosa.

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de
Lavras, 2022.

Bibliografia.

1. Trocas gasosas. 2. Metabolismo de plantas. 3. Taxa
assimilatória líquida. I. Barbosa, João Paulo Rodrigues Alves
Delfino. II. Título.

INDIRA PEREIRA DE OLIVEIRA

**INIBIÇÃO DA RESPIRAÇÃO NA LUZ EM *Coffea arabica* L.
CV. CATUAÍ VERMELHO**

**INHIBITION OF RESPIRATION BY LIGHT IN *Coffea arabica* L. CV. CATUAÍ
VERMELHO**

Dissertação apresentada a Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do programa de Agronomia/Fisiologia Vegetal, área de concentração em Fisiologia Vegetal, para a obtenção do título de Mestre.

Aprovada em 21 de fevereiro de 2022

Dr. Giordane Augusto Martins, INPA

Dr. Túlio Silva Lara, UFOPA

Prof. Dr. João Paulo Rodrigues Alves Delfino Barbosa
Orientador

**LAVRAS - MG
2022**

AGRADECIMENTO

Agradeço a Deus pelo dom da vida, pelo amor incondicional, pelas graças recebidas durante todo este percurso e pelas pessoas especiais que conheci.

Agradeço a cada um da minha família; que, no seu jeito particular, se fizeram presentes, me deram apoio e me incentivaram. Por terem ensinado-me a ser quem sou.

Agradeço ao Professor João Paulo Rodrigues Alves Delfino Barbosa, pela oportunidade de ser sua orientada. Pelos ensinamentos e pelas conversas.

Agradeço ao Professor Scott Reid Saleska por fornecer o equipamento para que essa pesquisa se realizasse.

Agradeço aos colegas de laboratório por estarem sempre dispostos a ajudar. Em especial, agradeço ao João Paulo por toda a paciência, suporte e conselhos ao longo deste tempo.

Agradeço aos colegas da University of Arizona (UofA). Em especial, ao Neill por toda a amizade, paciência e suporte desde outras épocas na minha vida acadêmica.

Agradeço a todos os amigos e amigas do Setor de Fisiologia Vegetal, que de certa forma auxiliaram nessa jornada. Foram 2 anos de crescimento pessoal e profissional acompanhada por vocês.

Agradeço a todos os Professores da Fisiologia pelos ensinamentos e oportunidade de crescimento.

Agradeço aos técnicos e funcionários da UFLA, em especial, Salete.

Agradeço à Universidade Federal de Lavras, pela oportunidade concedida para realizar este Mestrado em Fisiologia Vegetal. Agradeço a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa de estudos concedida.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001

RESUMO

Nesse trabalho, pretendeu-se fazer o detalhamento dos mecanismos do processo respiratório de plantas, buscando a identificação do chamado Efeito Kok, caracterizado pela inibição da respiração na presença de luz. Tal efeito foi relatado pela primeira vez por Kok (1949), com base em medições feitas em algas e, desde então foi observada em várias espécies de plantas, consistindo na mudança abrupta do rendimento quântico sob baixas intensidades de luz, sugerindo que a luz pode causar alterações nas trocas gasosas entre planta e atmosfera. Dessa forma, é importante o entendimento do efeito Kok para a inclusão da variação da respiração foliar sob a luz e da fotorrespiração nas estimativas de produção de plantas e nas estimativas do ciclo de carbono dos ecossistemas. A partir disso, o primeiro capítulo desse trabalho consiste em uma revisão sobre o efeito kok e sua importância para as trocas líquidas de carbono, trazendo também uma sugestão com base bioquímica para uma possível explicação do efeito aparente, com o intuito de influenciar pesquisas futuras. O segundo capítulo desse trabalho traz um estudo realizado na Universidade Federal de Lavras com o objetivo de descrever a respiração na luz relacionada com as diferentes idades de folhas de *Coffea arabica* L. cv. Catuaí vermelho, buscando identificar a inibição da respiração pela luz nas folhas jovens, maduras e velhas. Para isso, foram realizadas curvas de resposta a taxa assimilatória líquida em função da intensidade luminosa (A-RFA), obtendo-se assim a taxa de assimilação líquida de carbono, concentração subestomática de CO₂ e condutância estomática. Esses parâmetros de trocas gasosas foram usados nas estimativas do grau de inibição da respiração pela luz nas folhas. Foi observado que a taxa de assimilação e a eficiência quântica não diferiu entre as folhas jovens, maduras e velhas, porém, a respiração na luz e no escuro foram maiores em folhas jovens e maduras quando comparadas com folhas velhas. Ocorreu a inibição da respiração na luz e de forma semelhante entre as idades de folha. Esse estudo é o primeiro desenvolvido sobre o efeito Kok na cultura do café e os resultados obtidos permitirão melhorar a compreensão sobre a produção de cafeeiros a partir de medidas de trocas gasosas, pois o efeito kok tem potencial aplicação na agricultura, podendo ser o ponto de partida para a criação de tecnologia que visam aumentar a produtividade primária líquida das plantas.

Palavras-chave: Fotossíntese. Respiração. *Coffea arabica*. Fenologia de folha.

ABSTRACT

In this research, it was intended to do the detailing of the mechanisms of the respiratory process of plants, seeking the identification of the so-called kok effect, characterized by the inhibition of leaf respiration on light. This effect was first reported by Kok (1949), based on measurements made in algae and, since then it was observed in several species of plants, consisting of the abrupt change of quantum yield under low intensities of light, suggesting that light can changes gaseous exchanges between plant and atmosphere. In this way, it is important to understand the kok effect for the inclusion of the variation of leaf respiration under light and photorespiration in the estimates of plant production and the estimates of the carbon cycle of ecosystems. From this, the first chapter of this work consists of a review on the Kok effect and its importance for net carbon exchanges, also bringing a biochemical suggestion for a possible explanation of the apparent effect, with the intention of influencing future research. The second chapter brings a study carried out at the Universidade Federal de Lavras to describe the respiration under the light related to the different ages of leaves of *Coffea arabica* L. cv. Catuaí vermelho, seeking to identify the inhibition of respiration by the light on the young, mature and old leaves. For this, response curves were performed the net assimilatory rate due to luminous intensity (A-RAF), thus obtaining the net carbon assimilation rate, CO₂ concentration and stomatal conductance. These gaseous exchanges were used in estimates of the degree of respiration inhibition by light on the leaves. It was observed that the rate of assimilation and quantum efficiency did not differ between young, mature and old leaves, however, respiration under light and under the dark were higher in young and mature leaves when compared to old leaves. Inhibition of respiration in light and similar form between the leaf ages occurred. This study is the first developed on the kok effect in the coffee crops and the results obtained will enhance understanding of coffee production from gaseous exchanges, since the Kok effect has potential application in agriculture, being a starting point for the creation of technology to increase the plants net primary productivity.

Keywords: Photosynthesis. Respiration. *Coffea arabica*. Leaf phenology.

SUMÁRIO

	CAPÍTULO 1	1
2.	INTRODUÇÃO	1
3.	REFERENCIAL TEÓRICO	3
3.1	TROCAS GASOSAS E EFEITO KOK	3
3.2	IMPORTÂNCIA DO EFEITO KOK	7
3.3	APLICAÇÃO E PERSPECTIVAS FUTURAS	9
4.	CONSIDERAÇÕES FINAIS	11
	REFERÊNCIAS	13
	CAPÍTULO 2	16
2.	INTRODUÇÃO	16
3.	OBJETIVO GERAL:	19
3.1	OBJETIVOS ESPECÍFICOS:	20
4.	HIPÓTESES	20
5.	METODOLOGIA	20
5.1	AMOSTRAGEM	20
5.2	MODELAGEM DE RESPIRAÇÃO SOB A LUZ	25
6.	ANÁLISE ESTATÍSTICA	26
7.	RESULTADOS E DISCUSSÕES	27
8.	CONCLUSÃO	34
	REFERÊNCIAS	35

CAPÍTULO 1

INIBIÇÃO DA RESPIRAÇÃO NA LUZ (EFEITO KOK)

2. INTRODUÇÃO

Para as plantas, as folhas são os órgãos especializados em realizar trocas gasosas com a atmosfera. Para a produção vegetal, a folha é vista como a unidade produtora, em que a matéria seca é formada a partir da síntese de matéria orgânica pela fotossíntese, resultando no crescimento vegetal. A produção de matéria orgânica pela folha depende do processo da fotossíntese, que capta CO₂, e dos processos metabólicos que ocorrem simultaneamente e que liberam CO₂. Esses processos que liberam CO₂ são a fotorrespiração (Fr) e a respiração (R).

A quantidade de carbono acumulado nas plantas em crescimento ativo depende do equilíbrio da fotossíntese (produção primária bruta, PB) e da respiração da planta inteira (autotrófica) (R). Com a diferença entre esses fluxos obtém-se a produção primária líquida (PL). Assim, o balanço de carbono foliar, ou a fotossíntese líquida pode ser definida como a diferença entre os fluxos de CO₂ de entrada e de saída da folha (COLLALTI et al, 2020):

$$PL = PB - (FR + R)$$

A taxa de fotorrespiração pode ser prevista usando a fração molar de CO₂ interna e equações que descrevem a troca gasosa (levando em consideração a estequiometria da liberação de CO₂ em relação à fixação de O₂ pela ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase). Estimar a respiração na luz é muito mais desafiador pois não há equação que possa prever sua taxa em função da fotossíntese líquida, fração molar de CO₂ ou outros parâmetros ambientais.

A respiração abrange todos os fluxos não fotorrespiratórios que liberam CO₂ em catabolismo (principalmente degradação do piruvato, o ciclo dos ácidos tricarboxílicos e a rota oxidativa das pentoses fosfato). É um processo metabólico fundamental por converter uma grande fração de fotoassimilados de volta em CO₂, produzindo intermediários de esqueleto de carbono, fornecendo energia na forma de ATP ao metabolismo e poder redutor (NADPH) necessário para a maioria dos processos de crescimento e manutenção. Ao nível da folha, a respiração na luz (RL)

representa uma perda de carbono de 5% do CO₂ fixo bruto, mas esta proporção é altamente variável, dependendo das espécies e condições (ATKIN et al., 2000).

A respiração na luz (RL) é um fluxo de intensidade baixa e deve ser determinada separadamente por modelos empíricos ou simplesmente como sendo 85% da taxa de respiração foliar medida no escuro (RE), quando medidas de trocas gasosas são feitas sem a presença de radiação fotossinteticamente ativa, o que inativa os processos de fotossíntese e fotorrespiração, dependentes de luz (TCHERKEZ et al 2017).

A respiração é um processo que depende da temperatura, massa e da idade do tecido. Sabe-se que a respiração é menor nas folhas maduras do que em folhas jovens e velhas. Também se sabe que a respiração é menor nas folhas mais expostas ao sol do que nas sombreadas, mas não há consenso sobre o que causa essas modificações nos padrões respiratórios das folhas (COLLALTI et al, 2020): Devido a isso, existem várias incertezas nas estimativas dos fluxos de troca de CO₂ entre biosfera e atmosfera relacionadas à produção vegetal. Também revela uma grande lacuna nas pesquisas da fisiologia de plantas em relação à respiração foliar - um componente importante e altamente variável do balanço de carbono, que pode representar de 5 a 20% da produtividade bruta e é amplamente previsto que seja sensível a variações do ambiente físico.

A luz pode causar alterações nas trocas gasosas entre planta e atmosfera. Sob baixas intensidades de luz, em torno da incidência de luz que se apresenta o ponto de compensação, ocorre uma mudança abrupta no rendimento quântico fotossintético, sendo esse incrementado devido ao aumento da taxa respiratória, logo foi assumido que existe uma aparente inibição na taxa respiratória sob a incidência de luz, variando de 0 a 1, onde quanto mais próximo de 1, maior é o grau dessa inibição (GAUTHIER et. al., 2020). Tal efeito foi relatado pela primeira vez por Kok (1949), com base em medições feitas em algas e, desde então foi observada em várias espécies de plantas, sendo nomeado efeito kok (HESKEL 2013; TCHERKEZ et al. 2017).

Entender como o balanço de carbono é afetado pelo efeito Kok é importante para a inclusão da variação da respiração foliar sob a luz e da fotorrespiração nas estimativas de produção de plantas. Negligenciar a inclusão do efeito da luz na mudança nas taxas respiratórias pode resultar em superestimação da produtividade

primária bruta e da respiração da planta que, conseqüentemente fornece resultados errôneos ao ciclo de carbono do ecossistema (KEENAN et. al., 2019).

Considerando a inibição da respiração na luz, vários outros processos relacionados ao balanço de carbono e energia, como a biossíntese de nova biomassa estrutural, translocação de foto assimilados de fontes para drenos, absorção de íons da solução do solo, assimilação de N (incluindo N₂) e S em compostos orgânicos, turnover de proteínas e células e a manutenção de gradiente de íons terão suas estimativas alteradas, os quais são processos individuais ligados ao processo respiratório (AMTHOR, 2000).

Apesar da importância da respiração para o metabolismo das plantas e equilíbrio de carbono, algumas de suas facetas principais ainda são mal compreendidas e identificar e quantificar a taxa de inibição da respiração sob a luz é de grande importância, por ser um fenômeno que impacta diretamente as trocas líquidas de carbono entre plantas e atmosfera, ligada ao crescimento da planta, alterando as estimativas de produção e de uma grande parte do ciclo de carbono terrestre (TRUMBORE, 2006). Diante disso, há a necessidade de se estudar a respiração foliar, esclarecer a ocorrência do efeito Kok e avaliar sua relevância para medir a respiração na luz, impactando assim no desenvolvimento de modelos objetivos que permitem a quantificação de ganho de biomassa e, conseqüentemente, na produtividade das plantas.

3. REFERENCIAL TEÓRICO

3.1 Trocas gasosas e efeito kok

Plantas em crescimento ativo acumulam carbono a partir do processo fotossintético (produção primária bruta, P) e o liberam à atmosfera através do metabolismo, principalmente, pelos processos de respiração e fotorrespiração. A diferença entre os fluxos de absorção do carbono pela fotossíntese e liberação pela respiração da planta inteira fornece a produção primária líquida (PL) (COLLALTI et al, 2020):

A maior parte da PL anual é alocada para o crescimento estrutural das plantas, mas também fornece assimilados que são armazenados como carboidratos não estruturais (principalmente amido e açúcares) em órgãos de reserva. Uma outra parte volta para a atmosfera na forma de compostos orgânicos voláteis e alguns são exsudados para a rizosfera (CHAPIN et al., 2006).

A produção de biomassa das plantas está relacionada com a fotossíntese e respiração. Se R aumenta em paralelo com a biomassa, então PL necessariamente declina. Isso porque, P não pode aumentar, mas se estabiliza no dossel. Da mesma forma, se a R diminui por alguma influência ambiental, então a PL aumenta, aumentando o crescimento da planta, incorporando matéria orgânica em sua estrutura (COLLALTI et al, 2020).

A taxa de assimilação líquida de carbono é determinada pelas características bioquímicas, fisiológicas e morfológicas da maquinaria fotossintética, que variam com as condições ambiente, tais como irradiância que alcança as folhas (órgão fotossintético). A quantidade de radiação que uma planta recebe é um fator importante na regulação de seu crescimento e desenvolvimento.

A fotossíntese líquida das plantas responde de forma hiperbólica (curva) à densidade de fluxo fotônico. Em geral, quando o nível de radiação decresce, a taxa de fotossíntese líquida das plantas também decresce, até chegar a valores negativos. O nível de radiação no qual a taxa fotossintética líquida se iguala a zero é denominado ponto de compensação luminoso (LARCHER, 1995). No ponto de compensação luminoso, o intercâmbio líquido de CO₂ é igual a zero. Abaixo do ponto de compensação luminoso, ocorre perda líquida de carbono na planta.

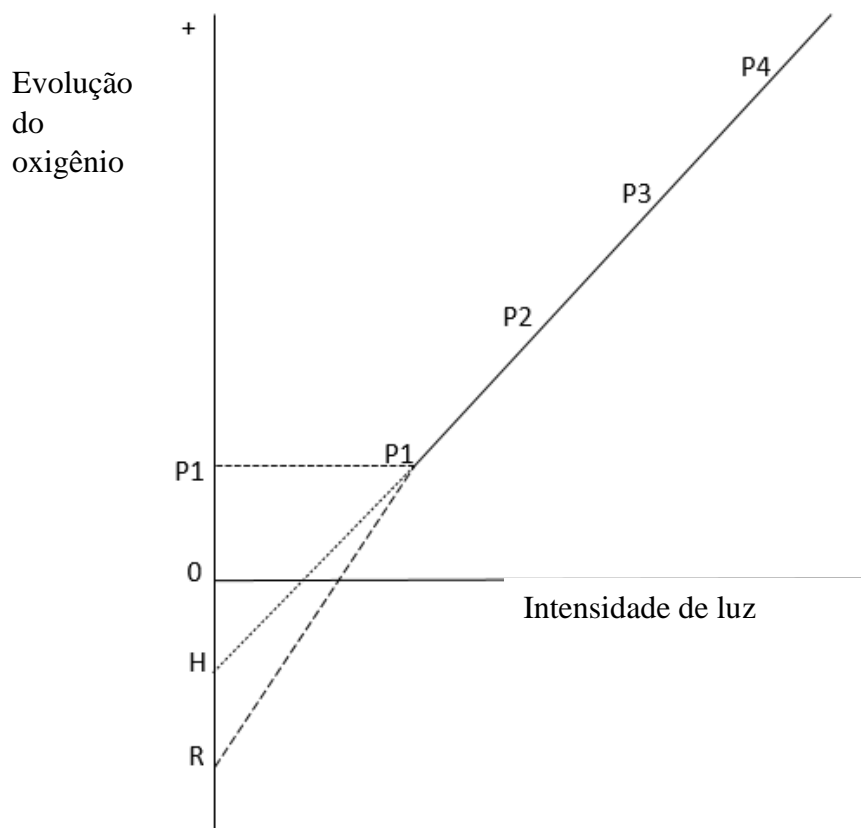
Em seus estudos com algas e plantas aquáticas, Kok (KOK 1949; KOK 1956 a; KOK et. al, 1956 b), encontrou uma queda acentuada na curva de resposta a concentração de CO₂ sob pouca intensidade de luz, mostrando que há um aumento no processo respiratório sob baixa luminosidade e, portanto, uma inibição desse processo pelo efeito da luz, iniciando os estudos sobre o chamado efeito Kok.

Kok estudou a relação entre baixa e média intensidade de luz e taxa fotossintética em algas *Chlorella* e *Haematococcus* e folhas de *Cabomba*, uma planta

aquática, herbácea, perene. Detectou-se uma anomalia no padrão de relação linear entre a fotossíntese e a quantidade de luz absorvida, sugerindo que nem sempre a quantidade de luz absorvida é igual a quantidade de molécula de O₂ em evolução, supondo a ocorrência de mais de um processo induzido fotossinteticamente em plantas e algas. Essa concepção foi obtida a partir do resultado representado pela figura 1, mostrando duas partes estritamente lineares com a existência de uma queda acentuada em P1. A parte P1-P4 corta a ordenada em H, sendo OH=HR (OR representa a magnitude da respiração no escuro). OP1' é quase igual OR. A proporção OP1':OR foi considerada bastante constante em várias medições realizadas com algas.

A hipótese da existência da queda acentuada na curva de fotossíntese em resposta à luz foi então aceita, sendo caracterizada por um número quântico q (P1-P4-quanta absorvido por mol de O₂ em evolução); e do efeito Kok caracterizado por um número quântico equivalente a $\frac{1}{2} q$ (figura 1).

Figura 1- Relação entre a intensidade de luz e evolução de oxigênio de acordo com os primeiros experimentos de Kok.



Legenda: Observa-se uma queda acentuada na taxa fotossintética entre R-P1 (efeito Kok) e a proporção OH:HR é 1. Fonte: KOK, 1949 adaptado.

O efeito Kok é definido pela mudança abrupta no rendimento quântico fotossintético que ocorre em intensidades de luz muito baixas, em torno do ponto de compensação, causando uma inflexão aparente na curva de resposta de taxa assimilatória líquida em função da irradiância. Observando a figura 1, nota-se uma mudança no padrão linear entre fotossíntese e radiação, apresentando uma interceptação e, logo abaixo, o intervalo R-P1. A extrapolação linear da interceptação da curva acima do ponto de quebra é considerada como uma estimativa de respiração na luz. Portanto, o método de estudo de efeito Kok é uma técnica amplamente usada para estimar a respiração na luz e identificar o grau de inibição da respiração na luz (CROUS et al., 2017; GAUTHIER et. al., 2020).

A mudança no rendimento quântico foi primeiramente atribuída à inibição da respiração mitocondrial pela luz. Abaixo de uma determinada intensidade de luz (ponto de quebra Kok), a respiração na luz aumenta, causando menores valores de assimilação e, portanto, um maior rendimento quântico aparente da fotossíntese líquida. Considerando que a inibição da respiração se dá pela razão entre respiração no escuro e respiração na luz, presume-se que a inibição da respiração na luz é menor que 1, abaixo do ponto de quebra de Kok e, acima da quebra, conforme a irradiância aumenta, a inibição se aproxima de 1 sendo, portanto, maior na luz (GAUTHIER et. al., 2020).

O significado da mudança de rendimento quântico permanece um tanto controverso. Mecanismos alternativos não respiratórios foram propostos para explicar o efeito Kok, como: uma resposta da fotorrespiração a luz (CORNIC 1977; AYUB et al., 2011); uma mudança drástica na concentração de CO₂ interno sob baixa luminosidade (FARQUHAR & BUSCH 2017), uma combinação de respiração e efeitos internos do CO₂ (YIN et al., 2020); ou um aumento em rendimento quântico fotossintético abaixo o ponto de quebra, refletindo maior rendimento fotoquímico do fotossistema II, ΦPSII (TCHERKEZ et al., 2017).

Diversos grupos de pesquisa ainda buscam obter mais informações sobre a forma exata da curva no intervalo R-P1, representada na figura 1. Trabalhos analisando o efeito Kok foram realizados em uma variedade de espécies, e foram observadas diferentes respostas para cada espécie (KIRSCHBAUM e FARQUHAR

1987, ATKIN et al., 2000, SHAPIRO et al., 2004, AYUB et al., 2011, CROUS et al., 2012, HESKEL et al., 2012). Contudo, o estudo do efeito inibitório da respiração em plantas de café se torna pioneiro para a predição da produtividade da commodity e da contribuição dos campos de cultivo de café no ciclo de carbono global. As variações nas taxas de inibição da respiração na luz são resultado do efeito Kok, que ocorre ao nível da folha e pode ter grandes implicações na estimativa da taxa de troca de carbono do ecossistema.

Usando o efeito Kok, trabalhos apontam variações na respiração na luz e a sensibilidade do efeito inibitório da respiração sob a luz à muitos fatores ambientais que incluem temperatura, disponibilidade de nutrientes no solo e concentração de CO₂ (HESKEL et al. 2012; HESKEL et al. 2013; ARMSTRONG et. al., 2006; ATKIN et al. 2007; AYUB et al. 2011; ATKIN et. al., 2010; ATKIN et al. 2014). Além disso, fatores fisiológicos e fenológicos também têm importância nas taxas de respiração, influenciando no efeito Kok, sendo que tal influência precisa ser investigada para avaliar padrões de resposta em cada estágio fenológico de folhas.

Calvin & Massini (1952) em estudos com carbono marcado (C¹⁴) observaram que o metabolismo respiratório foi totalmente inibido na luz quando, observando a respiração em algas, não houve C¹⁴ nos intermediários do ciclo do ácido tricarbóxico e, açúcares marcados não eram respirados em folhas iluminadas.

3.2 Importância do Efeito Kok

Os fluxos de carbono podem ser impactados por um importante processo de inibição da respiração foliar pela luz podendo alterar as trocas gasosas a nível de ecossistema, visto que a respiração das plantas representa aproximadamente metade da respiração total do ecossistema, com as folhas contribuindo com aproximadamente 50% da liberação total de CO₂ da planta (AMTHOR, 2000). No entanto, a ocorrência da inibição da respiração permanece debatida e as implicações para as estimativas de respiração e fotossíntese em escala de ecossistema permanecem não quantificadas.

A respiração de um ecossistema é medida, geralmente, pelo método de covariância, tendo duas principais abordagens (método noturno e método diurno) para ser estimada. Na aplicação desses métodos se assume que qualquer diferença entre a respiração no escuro e na luz do ecossistema se deve apenas à variação de

temperatura. O método noturno se baseia no fato que os fluxos noturnos se referem unicamente à respiração, já que a fotossíntese e a fotorrespiração requerem luz para ocorrerem. É então obtida uma taxa de respiração de referência com variação de temperatura, que, combinado com os fluxos de carbono diurnos, é utilizado para estimar a respiração na luz. A diferença entre o fluxo de carbono observado (F_c) e a respiração no escuro estimada (F_r) dá uma estimativa de fotossíntese aparente (F_a) ($F_c = F_r - F_a$) (JANSSENS et al, 2001; REICHSTEIN et al, 2005; HOLLINGER et al, 1998; RAMBAL et al, 2004). Considerando que a utilização desses métodos na estimativa de respiração de um ecossistema não inclui o fenômeno de inibição da respiração na luz (efeito kok), o método noturno irá superestimar a respiração total e a fotossíntese aparente, pois será considerado que a respiração aumenta durante o dia em função do aumento de temperatura.

Em contraste, o segundo método utiliza dados diurnos e estima fotossíntese aparente (F_a) ajustando uma curva de resposta à luz para observações de F_c . A curva ajustada é usada para estimar a respiração de referência e, combinada com uma função de resposta à temperatura, para estimar fluxos de F_r noturnos (SUYKER & VERMA, 2001; GILMANOV et al, 2003a; GILMANOV et al, 2007; LASSLOP et al, 2010; FALGE et al, 2002; GILMANOV & SALIENDRA, 2003b; KEENAN et. al, 2019). Sabendo que o método diurno não considera o Efeito Kok, essa poderá subestimar a respiração total se a respiração das folhas for inibida (KEENAN et. al, 2019).

Informações pouco precisas sobre as trocas gasosas entre planta e atmosfera podem contribuir negativamente para erros na predição do ciclo de carbono global, impactando diretamente no manejo de ecossistemas e nos sistemas de cultivo. É essencial a compreensão de processos metabólicos e, como esses processos se relacionam com a produção de biomassa vegetal. Assim, a identificação de aspectos específicos do metabolismo da planta, que podem ser manipulados para otimizar a eficiência da produção, são imprescindíveis para estimativas mais assertivas de carbono do ecossistema e para a melhoria do potencial de rendimento de culturas e, sabendo que a folha exerce um papel na relação entre respiração e produção de biomassa, pois os nutrientes são assimilados nas folhas iluminadas por meio de estruturas de carbono produzidas pelo metabolismo respiratório, é importante

identificar e incluir a inibição da respiração na luz nas estimativas de produção (TCHERKEZ et al 2017).

Nesse contexto, ecossistemas cultivados merecem destaque, pois possui dois principais estoques de carbono: o solo e a planta. Assim, embora a atividade agrícola seja responsável por uma grande emissão de gases, também pode ser responsável por mitigar parte do excesso de gás carbônico do ambiente por seu papel como “dreno de carbono” (COLTRI et al, 2009). Além disso, considerando o fenômeno de inibição da respiração na luz (efeito kok), os cálculos dos fluxos de carbono são impactados devido à redução do efluxo de carbono para a atmosfera e, a estimativa da produtividade da cultura também é impactada, tendo maior acúmulo de biomassa e maior produtividade líquida com a ocorrência da inibição da respiração sob condições luminosas.

3.3 Aplicação e Perspectivas futuras

A partir do entendimento dos mecanismos de redução da respiração na luz, relacionado à fatores intrínsecos à planta e à fatores ambientais, é possível desenvolver modelos de predição da produtividade potencial de culturas, podendo ser correlacionada com a produção de biomassa na parte aérea e raízes, facilitando a simulação da dinâmica da planta ao longo do ciclo fenológico. Com o desenvolvimento de modelos se pode avaliar o comportamento da planta sob condições variáveis no tempo, incluindo os efeitos de ambiente, como o teor de nitrogênio e disponibilidade de água, e fazer ligações com níveis tróficos mais altos e outros fatores ecológicos (RODRÍGUEZ et al., 2011).

Decifrando o processo respiratório e os mecanismos de redução da respiração na luz podem também ser desenvolvidos métodos de modificação do metabolismo das plantas, para que essas respirem menos nos órgãos fotossintetizantes, tendo assim maior produtividade líquida, seguindo a equação de produtividade $PL = PB - (FR + R)$. Dessa forma, a aplicação de tecnologias com uso de plantas afim de mitigar elevadas emissões de gases do efeito estufa devido à capacidade de captura e armazenamento, retirando o dióxido de carbono da atmosfera e armazenando na forma de esqueleto de carbono e, com a redução da respiração e, conseqüentemente

redução da liberação do CO₂ (efeito Kok), reduz as emissões líquidas de carbono para a atmosfera.

Estudos em busca da compreensão do efeito Kok sugerem os processos bioquímicos que ocorrem inibindo a respiração na luz, mas nenhum conceito ainda foi acordado na ciência para esse fenômeno. Com isso, esse trabalho sugere uma nova visão em busca do entendimento do efeito Kok baseado na atividade de uma proteína dissulfeto conhecida como tiorredoxina (Trx) que pode ser incentivo no desenvolvimento de hipóteses para pesquisas futuras.

As tiorredoxinas formam uma família de pequenas proteínas, composta por cerca de 100 aminoácidos, que contêm como grupo reativo os aminoácidos Cys-GlyPro-Cys, localizados na periferia da proteína. Devido às cadeias laterais de cisteína vizinhas, a tiorredoxina pode ocorrer em dois estados redox: a tiorredoxina reduzida com dois grupos SH e a tiorredoxina oxidada na qual as duas cisteínas estão ligadas por uma ligação dissulfeto (S-S). Elas funcionam como proteínas dissulfeto óxido-redutases, reduzindo as ligações dissulfeto em proteínas-alvo para a forma -SH e reoxidando-as novamente para a forma S-S. Apesar de seu pequeno tamanho, eles possuem uma especificidade de substrato relativamente alta e são convertidas de um estado inativo para um estado ativo por meio de redução sob a presença de luz. (HANS-WALTER et al, 2010).

Em seus estudos em atividade de tiorredoxinas (Trx) fora dos plastídios, em mitocôndrias em específico, Balmer e colaboradores (2004) apoiam a visão de que a Trx atua como um sensor e permite que as mitocôndrias ajustem as principais reações de acordo com o estado redox predominante dessa proteína dissulfeto. Nesse estudo foram identificadas 50 proteínas potenciais ligadas a Trx funcionais em 12 processos: fotorrespiração, ciclo do ácido cítrico e reações associadas, metabolismo lipídico, transporte de elétrons, transformação da síntese de ATP, transporte de membrana, tradução, dobramento do conjunto de proteínas, metabolismo do nitrogênio, metabolismo do enxofre, síntese hormonal e reações relacionadas ao estresse.

Devido a essa e outras descobertas, Balmer et al (2004) sugerem que, ao detectar o estado redox em cloroplastos e mitocôndrias, Trx permite que as duas organelas de tecidos fotossintéticos se comuniquem por meio de uma rede de metabólitos transportáveis, como fosfato de diidroxiacetona, malato e glicolato. Desta forma, a luz absorvida e processada por meio da clorofila pode ser percebida e

funcionar na regulação de processos mitocondriais fundamentais semelhantes ao seu modo de ação no cloroplasto.

Estudando o meio extra plastídio da atividade de tiorredoxina, Daloso et al (2015) caracterizaram o funcionamento de plantas nocauteadas em Trx1, NTRA e NTRB, isoformas de tiorredoxinas, a fim de entender como a atividade dessas tiorredoxinas regulam os fluxos através do ciclo do ácido tricarboxílico (TCA) e observaram que metabólitos do ciclo como o malato, citrato, succinato e alguns relacionados, glutamato e glutamina, apresentaram maior concentração nas plantas mutantes, demonstrando que a atividade dessas Trx regulam negativamente esses compostos. Posteriormente, foram quantificados teores de algumas enzimas relacionadas e observou-se que essas Trx regulam negativamente a atividade da succinato desidrogenase e fumarase, pois mutantes nocauteados apresentaram maior atividade dessas enzimas. Além disso, sob condição luminosa, foi observado que nesses mutantes nocauteados nas thx citadas anteriormente, houve maior teor de malato, ou seja, o carbono que passa pela glicólise e é incluído em malato, tem maior enriquecimento nesses mutantes enquanto em planta selvagem há menor enriquecimento de malato, mostrando que a atividade dos genes que ativam as tiorredoxinas regulam negativamente a produção de malato.

Observando os resultados desses estudos comentados anteriormente pode-se entender que a atividade dessas proteínas tiorredoxinas, ativadas pela luz, estão fortemente relacionadas à redução de compostos importantes para o pleno funcionamento do processo respiratório (malato, citrato, succinato) e à redução da atividade de enzimas importantes como a succinato desidrogenase e fumarase, podendo direcionar assim o desenvolvimento de novas predições e hipóteses para avançar no estudo do efeito kok em plantas.

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

O efeito de inibição de respiração na luz foi detectado em várias espécies por meio da utilização de diferentes métodos, como o Laisk, Kok e métodos isotópicos (TCHERKEZ et al., 2017; GONG et al.; 2018; GAUTHIER et. al., 2020). Apesar disso, pouco se conhece sobre como a respiração na luz ocorre em plantas cultivadas e como a variação nesse processo impacta os orçamentos de carbono dos campos de

cultivo e do ecossistema. Além disso, a caracterização dos controles da inibição da respiração na luz ainda se encara como um desafio e o surgimento de novas pesquisas que tragam novas visões sobre o efeito kok é imprescindível.

REFERÊNCIAS

- AMTHOR, J. S. The McCree-de Wit-Penning de Vries-Thornley respiration paradigms: 30 years later. **Annals of Botany** 86:1–20, 2000.
- ARMSTRONG, A. F.; LOGAN, D. C.; ATKIN, O. K. On the developmental dependence of leaf respiration: responses to short-and long-term changes in growth temperature. **American Journal of Botany**, v. 93, n. 11, p. 1633-1639, 2006.
- BALMER, Y. et al. Thioredoxin links redox to the regulation of fundamental processes of plant mitochondria. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 101, n. 8, p. 2642-2647, 2004.
- CALVIN, M.; MASSINI, P. The path of carbon in photosynthesis. **Experientia**, v. 8, n. 12, p. 445-457, 1952.
- CHAPIN, F. S. III et al. Reconciling carbon-cycle concepts, terminology, and methods. **Ecosystems**, v. 9, n. 7, p. 1041-1050, 2006.
- COLLALTI, A. et al. Plant respiration: controlled by photosynthesis or biomass? **Global Change Biology**, v. 26, n. 3, p. 1739-1753, 2020.
- COLTRI, P. P. et al. Utilização de índices de vegetação para estimativas não destrutivas da biomassa, estoque e sequestro de carbono do cafeeiro arábica. **XIV Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto**. Natal, p. 121-128, 2009.
- CORNIC, G. Analysis of carbon dioxide discharge in carbon dioxide free air [Photorespiration of plants]. **Processus de la Production Vegetale Primaire**, 1977.
- CROUS KY, O’SULLIVAN OS, ZARAGOZA-CASTELLS J, BLOOMFIELD KJ, NEGRINI ACA, MEIR P, TURNBULL MH, GRIFFIN KL, ATKIN OK. Nitrogen and phosphorus availabilities interact to modulate leaf trait scaling relationships across six plant functional types in a controlled-environment study. **New Phytologist** 215: 992–1008, 2017.
- CROUS, K. Y., ZARAGOZA-CASTELLS, J. O. A. N. A., ELLSWORTH, D. S., DUURSMA, R. A., LOEW, M., TISSUE, D. T., & ATKIN, O. K. Light inhibition of leaf respiration in field-grown *Eucalyptus saligna* in whole-tree chambers under elevated atmospheric CO₂ and summer drought. **Plant, Cell & Environment**, 35(5), 966-981. 2012.
- DALOSO, D. M. et al. Thioredoxin, a master regulator of the tricarboxylic acid cycle in plant mitochondria. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 11, p. E1392-E1400, 2015.
- FALGE, E. et al. Seasonality of ecosystem respiration and gross primary production as derived from FLUXNET measurements. **Agric. For. Meteorol.** 113, 53–74, 2002.

FARQUHAR, G. D.; BUSCH, F. A. Changes in the chloroplastic CO₂ concentration explain much of the observed Kok effect: a model. **New Phytologist**, v. 214, n. 2, p. 570-584, 2017.

GAUTHIER, P. PG et al. Is the Kok effect a respiratory phenomenon? Metabolic insight using ¹³C labeling in *Helianthus annuus* leaves. **New Phytologist**, v. 228, n. 4, p. 1243-1255, 2020.

GILMANOV, T. G. et al. Gross primary production and light response parameters of four Southern Plains ecosystems estimated using long-term CO₂ -flux tower measurements. **Global Biogeochem. Cycles** 17, 1071, 2003 a.

GILMANOV, T. G. et al. Partitioning European grassland net ecosystem CO₂ exchange into gross primary productivity and ecosystem respiration using light response function analysis. **Agric. Ecosyst. Environ.** 121, 93–120, 2007.

GILMANOV, T. G., Johnson, D. A. & Saliendra, N. Z. Growing season CO₂ fluxes in a sagebrush-steppe ecosystem in Idaho: Bowen ratio/energy balance measurements and modeling. **Basic Appl. Ecol.** 4, 167–183, 2003 b.

GONG, X. Y. et al. Determination of leaf respiration in the light: comparison between an isotopic disequilibrium method and the Laisk method. **New Phytologist**, v. 218, n. 4, p. 1371-1382, 2018.

HANS-WALTER, H. BIRGIT P. (authors), FIONA H. (collaborator)- **Plant Biochemistry**, 4th Edition -Academic Press. 2010.

HESKEL, M. A. et al. Bringing the Kok effect to light: a review on the integration of daytime respiration and net ecosystem exchange. **Ecosphere**, v. 4, n. 8, p. 1-14, 2013.

HESKEL, M. A. et al. Leaf-and cell-level carbon cycling responses to a nitrogen and phosphorus gradient in two Arctic tundra species. **American Journal of Botany**, v. 99, n. 10, p. 1702-1714, 2012.

HOLLINGER, D. Y. et al. Forest-atmosphere carbon dioxide exchange in eastern Siberia. **Agric. For. Meteorol.** 90, 291–306 (1998).

JANSSENS, I. A. et al. Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. **Glob. Chang. Biol.** 7, 269–278 (2001).

KEENAN, T. F. et al. Widespread inhibition of daytime ecosystem respiration. **Nature ecology & evolution**, v. 3, n. 3, p. 407-415, 2019.

KIRSCHBAUM, M. U., & FARQUHAR, G. D. Investigation of the CO₂ dependence of quantum yield and respiration in *Eucalyptus pauciflora*. **Plant Physiology**, 83(4), 1032-1036, 1987.

KOK, B. On the inhibition of photosynthesis by intense light. **Biochimica et biophysica acta**, v. 21, n. 2, p. 234-244, 1956a.

KOK, B. On the interrelation of respiration and photosynthesis in green plants. **Biochimica et biophysica acta**, v. 3, p. 625-631, 1949.

KOK, B.; SPRUIT, C. J. P. High initial rates of gas-exchange in respiration and photosynthesis of *Chlorella*. **Biochimica et biophysica acta**, v. 19, p. 212-223, 1956b.

LARCHER, W. Photosynthesis as a tool for indicating temperature stress events. In: **Ecophysiology of photosynthesis**. Springer, Berlin, Heidelberg, 1995. p. 261-277. 1995.

LASSLOP, G. et al. Separation of net ecosystem exchange into assimilation and respiration using a light response curve approach: critical issues and global evaluation. **Glob. Change Biol.** 16, 187–208, 2010.

RAMBAL, S., JOFFRE, R., OURCIVAL, J. M., CAVENDER-BARES, J. & ROCHETEAU, A. The growth respiration component in eddy CO₂ flux from a *Quercus ilex* mediterranean forest. **Glob. Change Biol.** 10, 1460–1469 (2004).

REICHSTEIN, M. et al. On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: Review and improved algorithm. **Glob. Change Biol.** 11, 1424–1439 (2005).

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

SHAPIRO, J. B. et al. Response of *Xanthium strumarium* leaf respiration in the light to elevated CO₂ concentration, nitrogen availability and temperature. **New Phytologist**, v. 162, n. 2, p. 377-386, 2004.

SUYKER, A. E. & VERMA, S. B. Year-round observations of the net ecosystem exchange of carbon dioxide in a native tallgrass prairie. **Glob. Change Biol.** 7, 279–289, 2001.

TCHERKEZ, G. et al. Tracking the origins of the Kok effect, 70 years after its discovery. **New Phytologist**, v. 214, n. 2, p. 506-510, 2017.

TRUMBORE, S. Carbon respired by terrestrial ecosystems—recent progress and challenges. **Global Change Biology**, v. 12, n. 2, p. 141-153, 2006.

YIN, X. et al. The Kok effect revisited. **New Phytologist**, 2020.

CAPÍTULO 2

INIBIÇÃO DA RESPIRAÇÃO PELA LUZ EM DIFERENTES IDADES DE FOLHAS DE *Coffea arabica* L. cv. CATUAÍ VERMELHO

2. INTRODUÇÃO

O melhoramento da produção agrícola, principalmente diante das mudanças ambientais, depende fortemente da compreensão dos processos e fatores que influenciam a variação nos parâmetros respiratórios e fotossintéticos. A produção de biomassa das plantas está relacionada com esses processos e, a diferença entre os fluxos de entrada (fotossíntese) e saída (respiração e fotorrespiração) de gás carbônico nas plantas em crescimento, fornece a produção primária líquida, que corresponde à produção de substâncias que constitui a planta subtraindo o carbono que é respirado de volta à atmosfera, ou seja, é toda a energia armazenada a partir da fotossíntese subtraindo a energia dissipada pela respiração (YIN et. al., 2011).

A regulação da respiração mitocondrial desempenha um papel fundamental no crescimento e sobrevivência das plantas, pois está associada ao direcionamento das vias de produção de energia e de esqueletos de carbono, essenciais para a manutenção e biossíntese celular. Considerando os processos de trocas gasosas, é sugerido que a produtividade das plantas pode ser melhorada com a redução da respiração, visto que reduz a perda de carbono para a atmosfera, promovendo o crescimento das plantas, por aumentar a capacidade das plantas de incorporar carbono atmosférico em compostos orgânicos (COLLALTI et al, 2020).

A respiração e a fotossíntese são processos influenciados por uma série de fatores ambientais, sendo a radiação um dos principais. Melhorar a compreensão dos processos de assimilação de C e processos oxidativos em relação à luz nas plantas melhora o entendimento da funcionalidade de um ecossistema e da produtividade primária das plantas (YIN et. al., 2011); HESKEL et. al 2018)

A luz causa alterações nas trocas gasosas entre a planta e a atmosfera. Sob baixas intensidades de luz, em torno da incidência de luz que se apresenta o ponto de compensação, ocorre uma mudança abrupta no rendimento quântico fotossintético, sendo esse incrementado devido ao aumento da taxa respiratória, logo entende-se que existe uma aparente inibição na taxa respiratória sob a incidência de luz, variando de 0 a 1, onde quanto mais próximo de 1, maior é o grau dessa inibição (GAUTHIER et. al., 2020). Tal efeito foi relatado pela primeira vez por Kok (1949), com base em medições feitas em algas e, desde então, foi observada em várias espécies de plantas, sendo nomeado efeito kok (HESKEL 2013; TCHERKEZ et al. 2017).

Entender como o fluxo de carbono é afetado pelo efeito Kok é importante para a inclusão da variação da respiração foliar sob a luz e da fotorrespiração nas estimativas do ciclo do carbono e do ciclo produtivo das plantas. Negligenciar a inclusão do efeito da luz na mudança nas taxas respiratórias pode resultar em superestimação da produtividade primária bruta e da respiração da planta e, consequentemente, do ecossistema. Assim, torna-se necessária a avaliação e incorporação da variação nas taxas respiratórias na luz em modelos de predição de trocas gasosas (KEENAN et. al., 2019).

Medidas de trocas gasosas relacionadas com a fenologia das folhas podem ser usadas para a aquisição de dados a fim de estimar com maior precisão o ciclo do carbono, sendo importante considerar as propriedades de cada escala da respiração que é avaliada, bem como a influência da fenologia das plantas na inibição de respiração na luz.

Em busca da identificação do efeito de inibição da respiração na luz em espécie cultivada, o cafeeiro (*Coffea arabica*) foi utilizado nesse trabalho por ser uma planta lenhosa e perene, modelo para muitas pesquisas (BOTE et. al., 2018; DUBBERSTEIN et. al., 2019). O café é um dos produtos agrícolas de exportação mais comercializados dos países em desenvolvimento sendo, portanto, uma valiosa fonte de renda (ICO, 2015), sendo o Brasil o maior exportador mundial com 22,089 milhões de sacas de 60 Kg em 2020 e, o *Coffea arabica* é a espécie mais comercializada no Brasil e no mundo (ORGANIZAÇÃO INTERNACIONAL DO CAFÉ, 2020).

As fases fenológicas do ciclo do cafeeiro compreende fase vegetativa e formação de gemas florais entre os meses de setembro e março do ano de período vegetativo, indução e maturação de gemas florais entre os meses de abril e agosto, seguida de repouso e, já no ano de período reprodutivo, entre os meses de setembro e dezembro apresenta-se a florada, formação de chumbinho e expansão dos frutos, entre os meses de janeiro a junho tem-se granação e maturação dos frutos e, finalmente, nos meses de julho e agosto, o período de senescência e repouso, se mantendo em preparação para o próximo ciclo bienal (CAMARGO & CAMARGO, 2001; MEIRELES et al., 2009).

O estudo dos processos fisiológicos ao longo do ciclo de crescimento e de maturação é de suma importância para o entendimento profundo de cada estágio do ciclo, caracterizando padrões fisiológicos nesses períodos, permitindo a previsão de floração, colheita e produtividade da cultura. Além de caracterizar padrões fisiológicos em diferentes períodos do ciclo do café arábica, esse estudo utilizará essa planta como modelo base para os estudos de inibição da respiração sob a luz e para outros parâmetros fisiológicos.

As características das trocas gasosas de uma determinada folha de café podem se desviar das características de outras folhas o que exige cautela ao dimensionar as estimativas de trocas gasosas da folha. As taxas de fotossíntese em plantas C3 geralmente variam entre 10 e 20 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (TAIZ & ZEIGER, 2013). O cafeeiro tem baixas taxas de assimilação líquida de CO_2 (A), tipicamente na faixa de 4-11 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ com a concentração atual de CO_2 atmosférico natural e luz saturante, que está na faixa mais baixa registrada para árvores. Os baixos valores de assimilação *in situ* têm sido associados a limitações difusivas (estomáticas e mesofílicas), em vez de bioquímicas, à fotossíntese (DAMATTA et al, 2007).

Para folhas de cafeeiro a irradiância de saturação é relativamente baixa, variando de cerca de 300 a 700 $\mu\text{mol}\cdot\text{fóton}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, com folhas de sombra apresentando os valores mais baixos, porém, como muitas folhas são parcialmente sombreadas dentro da copa do cafeeiro, pode ser sugerido que a fotossíntese do dossel seria saturada em irradiâncias consideravelmente maiores que 700 $\mu\text{mol}\cdot\text{fóton}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (DAMATTA, 2004; SILVA et al, 2004).

O entendimento de trocas gasosas entre planta e atmosfera pode contribuir grandemente com a maximização da produção de café, visto que, de acordo com Santin et. al., 2019, espécies perenes possuem aspectos biológicos peculiares, com longo ciclo reprodutivo, com oscilação acentuada, apresentando diferenças nos períodos de maturidade e longevidade.

A ocorrência do efeito Kok pode impactar no desenvolvimento de modelos objetivos que permitem a quantificação de ganho de biomassa e, conseqüentemente, na produtividade da cultura do café provocada pelo fator luz, baseado nos conceitos de modelagem e nos sistemas de suporte à previsão e decisão agrícola, sendo um avanço para atingir a maior sustentabilidade da cultura (SANTOS, 2002).

Estimar a respiração na luz usando o efeito Kok é uma prática importante e os dados obtidos podem contribuir para modelos preditivos do ciclo do carbono em escala de folha, campo de cultivo e ecossistema. Assim, é importante caracterizar a influência da idade das folhas de cafeeiro arábica em relação ao fenômeno de inibição da respiração das plantas sob a luz. Identificar a inibição da respiração nas plantas de café se tornam importantes para a compreensão do fluxo de carbono desses cultivos, sua contribuição como dreno de carbono e sua produtividade. Além disso, analisar tal fenômeno em plantas de cafeeiro pode fornecer informações base para o estudo do ciclo do carbono em outras espécies e em diferentes ecossistemas.

Com isso, o objetivo do trabalho é descrever as respostas fisiológicas da respiração na luz relacionada com a idade de folhas em plantas de *Coffea arabica*, buscando identificar a inibição do processo respiratório em consequência da presença de luz em folhas jovens, maduras e velhas. O estudo está sendo realizado em um plantio de café arábica, para avaliar como a idade de folhas impacta nos fluxos diurnos de carbono. Finalmente, o trabalho visa quantificar a troca de carbono diurna no café a fim de fornecer parâmetros para o modelo de respiração sob a luz.

3. OBJETIVO GERAL:

Avaliar a influência da idade de folha sobre o processo respiratório e sobre a inibição da respiração na luz em *Coffea arabica*, caracterizando o efeito Kok.

3.1 Objetivos específicos:

- a) Descrever os parâmetros fotossintéticos de folhas jovens, maduras e velhas;
- b) Quantificar a taxa respiratória no escuro nas diferentes idades de folhas;
- c) Quantificar a taxa respiratória sob a luz nas diferentes idades de folhas;
- d) Identificar o grau de inibição da respiração na luz e o efeito Kok em cada nível de maturidade de folha;
- e) Propor um modelo de estudo do efeito kok em plantas cultivadas.

4. HIPÓTESES

Folhas maduras são mais produtivas que folhas jovens e velhas, por apresentarem menor taxa respiratória (RE e RL); por apresentarem maior inibição da respiração na luz (RE-RL: RE) e; maior taxa assimilatória líquida (A), sugerindo mudanças nos processos ontogenéticos envolvendo a maquinaria de reação da luz, o ciclo de Calvin e condutância estomática.

5. METODOLOGIA

5.1 Amostragem

O trabalho foi realizado na Universidade Federal de Lavras-UFLA, em um plantio de *Coffea arabica* L., variedade Catuaí vermelho, implantado em dezembro de 2016. Nas condições climáticas de Lavras-MG, a temperatura média anual é de 19,3°C e a precipitação de 1530 mm (KÖPPEN, 1948). As medidas de trocas gasosas foram realizadas em período de bienalidade positiva do cafeeiro, de novembro de 2020 a junho de 2021, período de crescimento ativo. Esse período apresentou temperatura média de 21 °C, umidade relativa do ar de 62% e precipitação de 148 mm.

No plantio de café foram selecionadas 12 plantas sadias e, foram sorteadas 3 para realizar as medidas. Nas 3 plantas selecionadas foram escolhidos ao acaso ramos

plagiotrópicos no terço médio das plantas, onde foram realizadas as medições de trocas gasosas durante o período de crescimento ativo (período chuvoso e quente). Foram amostrados 2 níveis de maturidade de folha: folha jovem e folha madura, no primeiro período de amostragem, com 3 curvas em cada nível, totalizando 6 curvas; em 3 níveis de maturidade de folhas: folha jovem, madura e velha, no segundo período de amostragem, com 3 curvas em cada nível de folha, totalizando 9 curvas, e em folhas jovens e maduras no terceiro período de amostragem, totalizando 6 curvas, tendo o total de 21 curvas em todo o experimento.

As medidas foram tomadas em folhas de sol (iluminadas), sadias, completamente expandidas, entre o terço médio e distal do ramo plagiotrópico. Os ramos foram divididos em terço proximal, médio e distal. Folhas jovens foram medidas no terço distal, maduras no terço médio e velhas no terço distal. As medidas foram realizadas no período da manhã até início da tarde (8:00-13:00), na posição nordeste do plantio.

Tabela 1. Quantidade de curvas A-RFA realizadas por período de amostragem.

Período de amostragem	Curvas em folha jovem	Curvas em folha madura	Curvas em folha velha	Total de curvas
1°	3	3	-	6
2°	3	3	3	9
3°	3	3	-	6
total				$\Sigma = 21$

As medições de trocas gasosas foram realizadas utilizando o analisador de gás infravermelho IRGA; LI-6400XT, LI-COR, Lincoln, NE, USA nas folhas *in situ*,

obtendo-se assim a taxa de assimilação líquida de carbono (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); concentração subestomática de CO_2 (C_i , $\mu\text{mol mol}^{-1}$); condutância estomática (g_s , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); taxa de transpiração (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) em cada ponto de radiação fotossinteticamente ativa (RFA) aplicado.

Foram realizadas curvas A-RFA fixando a concentração de CO_2 ambiente em 400 ppm, temperatura em 25 °C e umidade relativa mantida em 60-80%. Foram aplicados diferentes níveis de RFA, ao qual foi iniciado no nível de luz 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de fótons a fim de ativar a fotossíntese e obter valores iniciais estáveis. Os valores de RFA foram escolhidos a partir da literatura (HESKEL et. al., 2018) e do conhecimento do comportamento fisiológico da espécie, possibilitando a otimização das curvas de luz. Para isso foram feitos pré-testes seguindo diferentes protocolos em busca da melhor resposta fisiológica da espécie e otimização da curva:

Protocolo 1: 17 níveis de RFA (1200, 800, 400, 200, 70, 64, 55, 48, 41, 35, 24, 21, 17, 15, 9, 3, 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) com o mínimo de 60 segundos e máximo de 120 segundos entre os pontos tomados. Ao final da curva A-RFA, a mesma folha permaneceu na câmara e então foi realizada a medida de troca gasosa sem a incidência de luz (RFA desligada) por 1 hora, assumindo que a fotorrespiração não está ocorrendo e, portanto, todo o efluxo de CO_2 é atribuído à respiração mitocondrial no escuro, com intervalo de 180 segundo entre os pontos tomados. O tempo de aclimação da folha para iniciar a curva foi entre 30 minutos e 1 hora.

Protocolo 2: 25 níveis de luz (800, 400, 200, 75, 70, 62, 55, 50, 45, 40, 36, 32, 29, 26, 23, 21, 19, 17, 15, 13, 12, 11, 10, 9, 4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), repetidos 7 vezes, com o mínimo de 60 segundos e máximo de 120 segundos entre os pontos tomados, seguido do desligamento da RFA e análise dos parâmetros no escuro por 1 hora, com intervalo de 180 segundo entre os pontos tomados. O tempo de aclimação da folha para iniciar a curva foi entre 30 minutos e 1 hora.

Protocolo 3: 27 níveis de luz (1000, 500, 250, 150, 100, 88, 78, 70, 62, 55, 50, 45, 40, 36, 32, 29, 26, 23, 21, 19, 17, 15, 13, 12, 11, 10, 9 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), repetidos 7 vezes, com o mínimo de 60 segundos e máximo de 120 segundos entre os pontos tomados, seguido do desligamento da RFA e análise dos parâmetros no escuro por 1

horas, com intervalo de 180 segundo entre os pontos tomados. O tempo de aclimação da folha para iniciar a curva foi entre 30 minutos e 1 hora.

Protocolo 4: foram feitas 3 curvas manuais e 1 automática a fim de comparar dados. Possui 28 níveis de luz (1000, 500, 250, 150, 100, 88, 78, 70, 62, 55, 50, 45, 40, 36, 32, 29, 26, 23, 21, 19, 17, 15, 13, 12, 11, 10, 9, 5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), com os pontos tomados quando os parâmetros eram estáveis nas curvas manuais e, no mínimo de 60 segundos e máximo de 120 segundos entres os pontos tomados na curva automática, seguido do desligamento da RFA e análise dos parâmetros no escuro por 1 hora, com intervalo de 180 segundo entre os pontos tomados. O tempo de aclimação da folha para iniciar a curva foi entre 30 minutos e 1 hora.

Protocolo 5: 24 níveis de RFA (800, 500, 300, 150, 100, 88, 78, 70, 62, 55, 50, 45, 40, 36, 32, 29, 26, 24, 20, 17, 14, 11, 8, 4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), com o mínimo de 60 segundos e máximo de 120 segundos entres os pontos, seguido do desligamento da RFA e análise dos parâmetros no escuro por 30 minutos, com intervalo de 120 segundo entre os pontos tomados. O tempo de aclimação da folha para iniciar a curva foi entre 30 minutos e 1 hora.

Protocolo 6: 20 níveis de RFA (800, 500, 300, 150, 100, 88,78, 70, 62, 55, 50, 45, 40, 36, 32, 28, 24, 19, 13, 7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), com 5 repetições, tempo mínimo de 50 segundo e máximo de 90 segundos entre os pontos tomados, seguido do desligamento da RFA e análise dos parâmetros no escuro por 40 minutos, com intervalo de 120 segundo entre os pontos tomados. O tempo de aclimação da folha para iniciar a curva foi entre 30 minutos e 1 hora.

Tabela 2. Resumo dos protocolos aplicados durante o pré-teste.

Protocolo	níveis de RFA	repetições	intervalo (segundos)	Tempo de escuro (minutos)	Intervalo (segundos)
1	17	1	60-120	60	180

2	25	7	60-120	60	180
3	27	7	60-120	60	180
4	28	1	60-120	60	180
5	24	1	60-120	30	120
6	20	5	50-90	40	120
7	20	4	50-90	40	120

A partir da análise das curvas A-RFA feitas como pré-testes, escolheu-se inicialmente o protocolo 6 para ser aplicado ao longo do experimento em 3 plantas escolhidas ao acaso, porém, devido ao tempo de espera para a aclimatação da folha na câmara do IRGA, foi reduzido o número de repetições em cada nível de radiação fotossinteticamente ativa- RFA, sendo esse então o protocolo 7 usado desde então. Segue abaixo uma curva modelo feita em folhas madura referente ao primeiro período de amostragem, obtida a partir do protocolo 7, apresentando valores médios de 7 repetições de cada nível de luz.

Figura 1- Valores de Taxa assimilatória líquida em cada nível de RFA em folha madura.

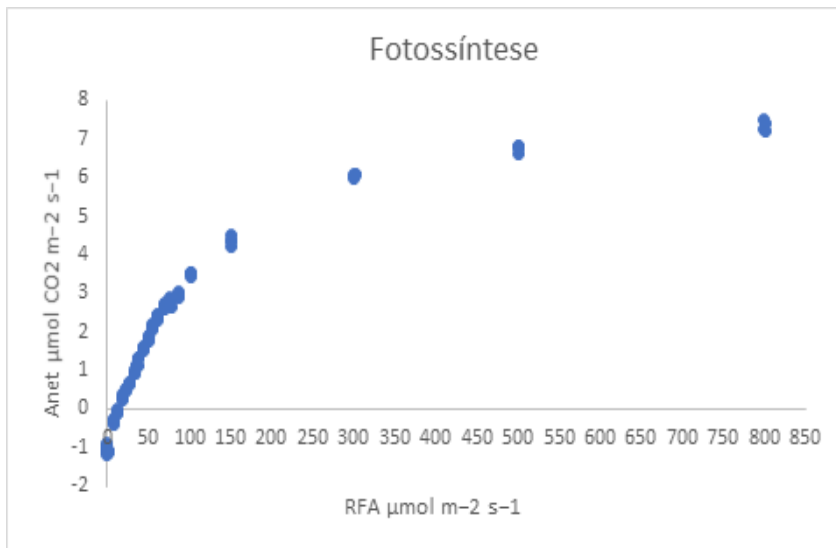
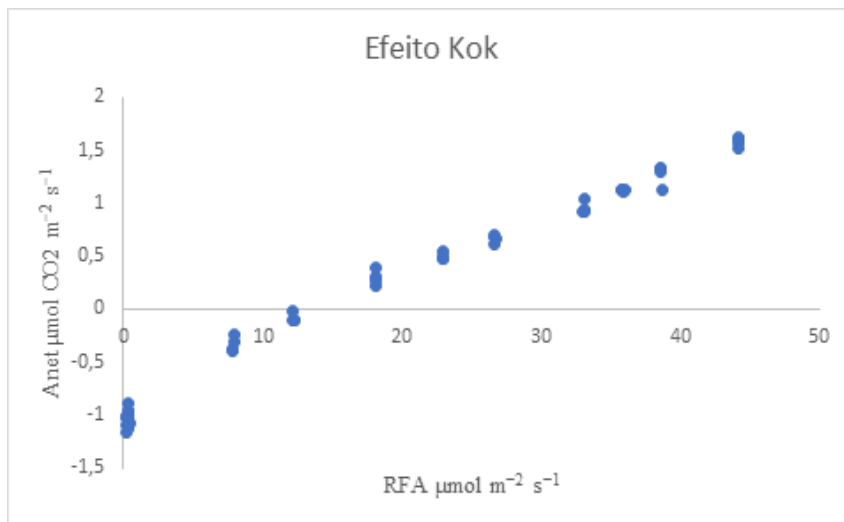


Figura 2- Valores de Taxa assimilatória líquida em níveis mais baixos de RFA.



5.2 Modelagem de respiração sob a luz

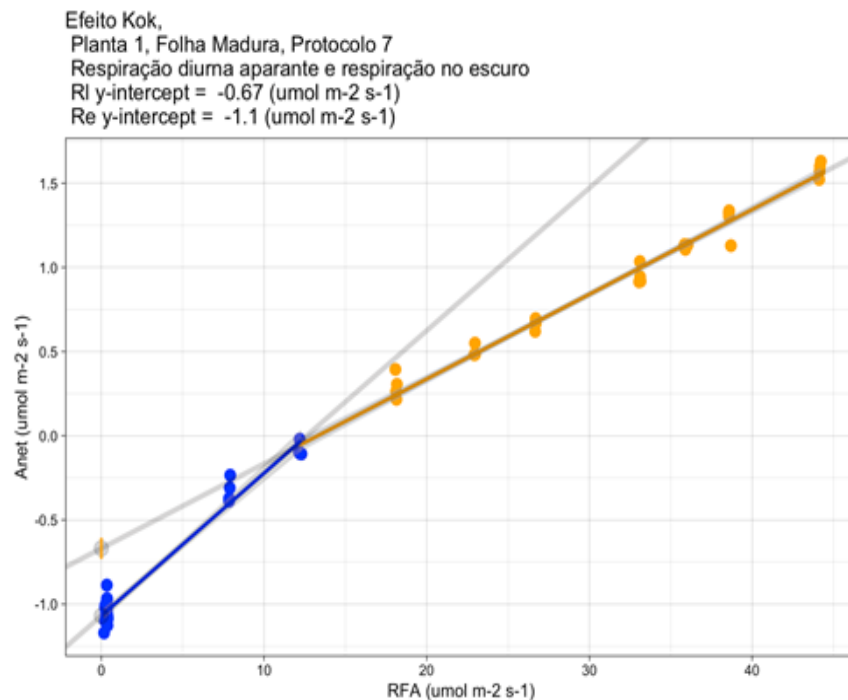
Nesse estudo em cafeeiro arábica a respiração sob a luz foi medida pelo método Kok (1949). Uma linha de regressão foi ajustada entre o ponto de inflexão e o segmento linear da curva de resposta à luz (em torno de $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fótons de RFA), acima da inflexão. A interceptação y dessa regressão é a taxa aparente estimada de respiração na luz (RL). Considerando as mudanças na concentração intercelular de CO_2 (C_i) que ocorrem com a diminuição de intensidade de luz (RFA),

foi feito um ajuste dos valores de RL com a regressão descrita acima com um valor constante de C_i , usando cálculos descritos por Kirschbaum e Farquhar (1987).

A inibição da respiração (IR) é expressa com a proporção de respiração na luz e respiração no escuro ($(RE-RL) / RE$), com valores que variam entre 0 e 1. Quanto mais próximo de 0, mais alto é o grau de inibição e, quanto mais próximo de 1, menor inibição (HESKEL et. al., 2018).

Foi estimada a assimilação na luz saturante (A_{sat}) e a eficiência quântica fotossintética relacionada com o grau de inibição da respiração pela luz nas folhas, e como isso pode variar ao longo do ciclo fenológico de folhas. Tais parâmetros foram calculados em cada curva realizada e manteve-se um valor de referência constante de CO_2 de 400 ppm e valor de luz saturante de $800 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ fótons de RFA.

Figura 3- Curva de assimilação (A_{net}) em resposta a radiação fotossinteticamente ativa (RFA).



Legenda: Efeito Kok aparente representado pela reta em azul.

6. ANÁLISE ESTATÍSTICA

Os dados obtidos correspondem à assimilação na luz saturante, eficiência quântica da fotossíntese, taxa de respiração no escuro (RE) e na luz (RL), grau de inibição da respiração na luz (IR), calculados a partir de cada curva realizada.

O experimento seguiu o modelo delineamento inteiramente casualizado. Entre as 21 curvas escolhidas previamente, apenas 11 foram usadas para realizar as análises estatísticas, após análise de qualidade das curvas. As variáveis medidas e calculadas nesse estudo testaram a normalidade antes de todas as comparações e, então, aplicou-se uma ANOVA para testar a variância significativa entre as idades de folha. O nível de significância dos testes estatísticos foi pré-fixado em 5% (GOMES, 1973). Todas as análises foram conduzidas usando software estatístico R.

7. RESULTADOS E DISCUSSÕES

A figura 4 mostra a taxa de assimilação líquida de CO₂ em luz saturante (A_{sat}, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), com a entrada de CO₂ mantida no valor ambiente. O processo fotossintético não foi afetado pela idade de folhas (p-valor: 0.2176), assim, os valores de assimilação sob luz saturante não apresentaram diferenças significativas entre as folhas jovens, maduras e velhas, com os valores variando entre 4 e 8 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Silva et al (2004) encontrou valores médios de 8,6 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ao longo da estação de crescimento e, Marias et al (2017) encontrou valores médios de fotossíntese de 6,3 e 7,0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ para folhas em expansão e maduras, respectivamente.

Em seu estudo ao longo da estação de crescimento de floresta tropical perene, o qual são predominantes folhas em expansão (jovens) no início da estação, folhas completamente expandidas (maduras) ao meio da estação e folhas velhas ao final, Heskell et al (2018) não verificou diferenças significativas em A_{sat} e nem em outros parâmetros fotossintéticos, porém, observou diferenças em resposta à temperatura e entre folhas crescidas no topo do dossel e folhas do meio do dossel. ARAUJO et al (2008), estudando *coffea arabica* observou que assimilação de CO₂ máxima em folhas do topo do dossel e do meio do dossel apresentaram valores semelhantes em todas as faces da copa.

As taxas de assimilação semelhantes entre as folhas jovens, maduras e velhas encontradas nesse estudo são divergentes com os resultados comumente encontrados em estudos de cafeeiro. Estudando o desenvolvimento das folhas por meio de análises espectrais, avaliando o nível de verde, clorofila e conteúdo de água, Ghazali e colaboradores (2020), observaram que todos os fatores bioquímicos das folhas são diminuídos durante o seu desenvolvimento, mostrando que o comportamento do cafeeiro é claramente definido pela idade das suas folhas.

No cafeeiro a fase reprodutiva do ano corrente e a fase vegetativa do ano seguinte são simultâneas, e os frutos em crescimento são drenos preferenciais, assim, a planta tende a aumentar a produção de fotoassimilados para suprir as demandas dos frutos em formação, bem como a formação de gemas vegetativas (MENDONÇA et al., 2011). Essa alta demanda por fotoassimilados pode explicar as taxas iguais de assimilação em luz saturante entre as folhas jovens, maduras e velhas.

A amostragem de folhas velhas foi realizada apenas ao meio do período de crescimento, nas fases de formação dos frutos, que ocorre de forma simultânea com o crescimento vegetativo do ciclo seguinte. Essa fase coincide com o período de maior radiação fotossinteticamente ativa, temperatura mais elevada e maior precipitação, fatores que influenciam positivamente a capacidade fotossintética (MENDONÇA et al., 2011). Isso pode explicar a semelhança de A_{sat} de folhas velhas comparado com folhas maduras e jovens.

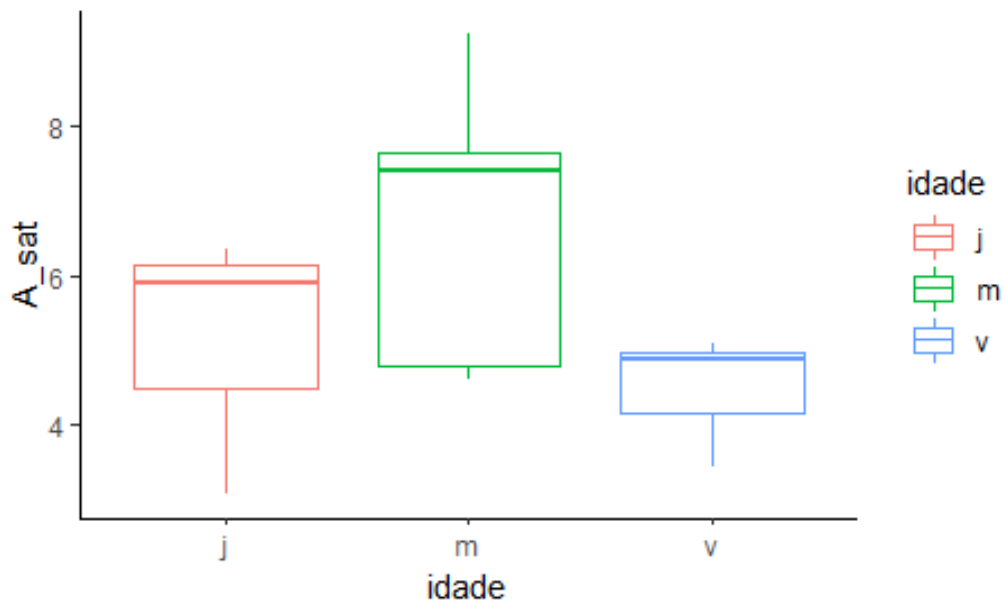
Silva e colaboradores (2004) observaram que do crescimento total durante o período de estudo de 12 meses, 78% ocorreram na estação quente e chuvosa (outubro a março- período de crescimento ativo) e 22% durante a estação fria e seca (abril a setembro- período de crescimento lento). Isso pode indicar que no período de crescimento ativo as folhas maduras podem apresentar capacidade fotossintética semelhante às folhas jovens e maduras, aumentando a incorporação de carbono nesse período.

Albert e colaboradores (2018), estudando trocas gasosas em floresta tropical perene, observaram que folhas maduras tiveram uma redução na taxa de assimilação ao longo da estação de crescimento, e parâmetros relacionados à fotossíntese (velocidade de carboxilação da enzima ribulose 1,5 bifosfato carboxilase/oxigenase,

taxa máxima de transporte de elétrons e uso de trioses fosfato) revelaram uma dependência da idade, a qual as folhas maduras tiveram maior desempenho nesses parâmetros comparado com folhas jovens e velhas. Wu e colaboradores (2016), também estudando floresta tropical perene, observaram que o período de maior capacidade fotossintética ao final da estação seca pode ser atribuído ao aumento da quantidade (demografia) e da qualidade das folhas (capacidade fotossintética por área foliar), como consequência do tempo de maturação das folhas.

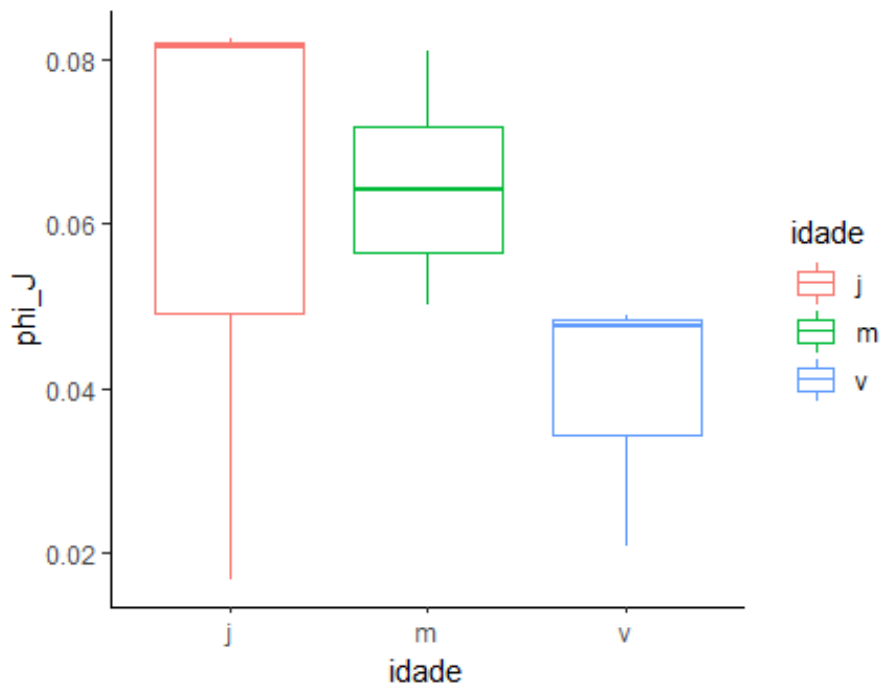
A eficiência quântica (Φ_J), que representa a quantidade molar de CO_2 fixado por mol de fóton absorvido, não diferiu entre as idades de folhas (figura 5, p-valor: 0.3222). Em diversas espécies o rendimento médio de plantas do tipo C3 varia entre 0,090 e 0,11, isto porque na maioria das plantas a absorbância média da folha (α) é de 0,84 (BJORKMAN & DEMMIG, 1987) e, nesse estudo Φ_J alcançou a amplitude de 0,02 a 0,9. Araújo et al (2008), não observou diferença na eficiência quântica entre as folhas de todo do dossel e baixo dossel em todas as posições da copa.

Figura 4- Assimilação na luz saturante em folhas jovens (j), maduras (m) e velhas (v).



Legenda: Os gráficos de caixa mostram a mediana (linha central), 50% do meio da distribuição (bordas da caixa), 1,5 vezes o intervalo interquartil (linhas verticais) e valores discrepantes (pontos). P-valor: 0.2176.

Figura 5- Eficiência quântica de folhas jovens, maduras e velhas. P-valor: 0.3222.



A respiração na luz (RL) apresentou diferenças significativas entre as três diferentes idades de folha, com os valores variando entre 0,5 e 1,3 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (figura 6, p-valor 0.0386), sendo as folhas velhas as que apresentaram menores taxas de RL. Estudando a espécie perene *Eucalyptus pauciflora*, Way e colaboradores (2015) observaram que a RL teve as maiores taxas no verão, período em que a maioria das folhas estavam em expansão (folhas jovens) ou eram completamente expandidas (folhas maduras), com média de 6 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Observaram que a respiração na luz teve correlação positiva com a temperatura, iniciando com menores taxas no início do dia, alcançando valores máximos no meio do dia e reduzindo ao fim da tarde e, variou ao longo dos meses de estudo, corroborando com as sugestões da pesquisa de Crous et al. (2012) em plantas *Eucalyptus saligna*.

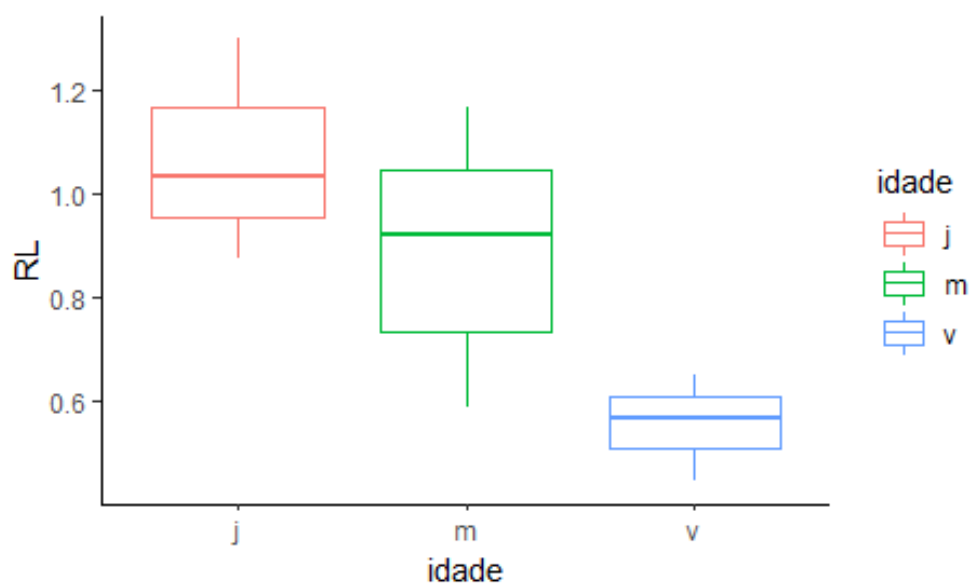
Seguindo a mesma tendência de respiração na luz, a respiração no escuro também teve maiores taxas em folhas jovens e maduras (figura 7, p-valor: 0.008671), diferindo de folhas velhas, que apresentaram menores taxas de respiração no escuro (RE), contudo, as taxas de RE foram superiores às taxas de RL com valores ultrapassando 1,5 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em folhas jovens. Atkin et al (2006), Way et al (2015) e Crous et al (2012), também observaram essa tendência, com valores maiores para RE que RL e, verificaram que a RE também é correlacionada com a temperatura, tendo maiores taxas sob maiores temperaturas e que variaram ao longo das estações.

Way et al (2015) e Crous et al (2012) observaram maiores taxa de RE no verão comparadas com RL, que podem ser associadas tanto com as maiores temperaturas quanto com a maior quantidade de folhas em expansão ou completamente expandidas (jovens e maduras).

Heskel et al (2018) observaram maiores taxas de respiração no escuro e na luz no início da estação de crescimento que podem estar relacionadas com a abundância de folhas jovens e velhas. Essas taxas de RE e RL caíram significativamente ao meio da estação de crescimento (maior quantidade de folhas maduras) e voltaram a aumentar ao final da estação (maior quantidade de folhas velhas) e, dentro de cada período de medição as folhas do topo do dossel apresentaram taxas de respiração mais altas do que as folhas do meio do dossel.

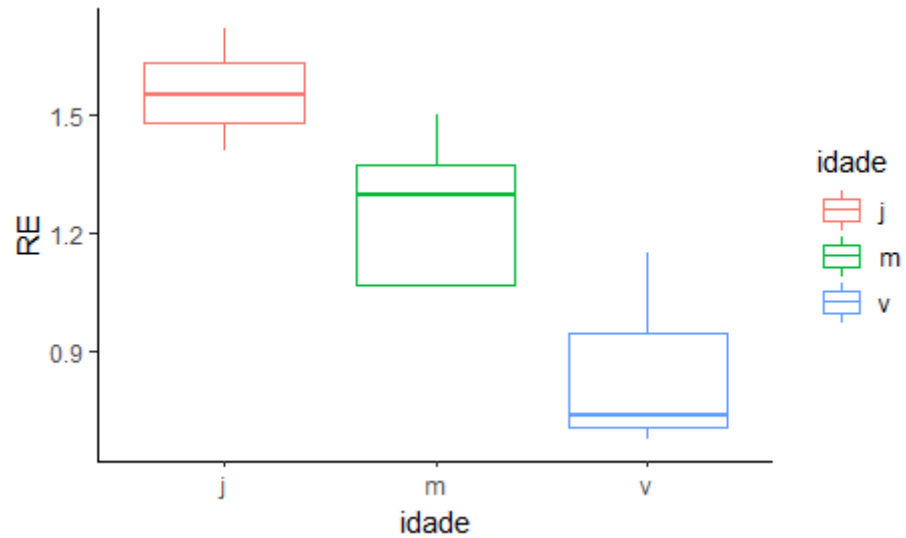
Como RE e RL foram medidos nas mesmas folhas durante um período relativamente curto (<24 h), os dados foram usados para investigar a relação entre RL e RE nas 3 diferentes idades de folha. Verificou-se que RL foi significativamente menor que RE. Esses resultados corroboram com Heskel (2018) que encontrou uma relação positiva de RL com RE sem variação entre os períodos da estação de estudo, altura do dossel ou temperatura de medição.

Figura 6- Respiração na luz de folhas jovens, maduras e velhas ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$).



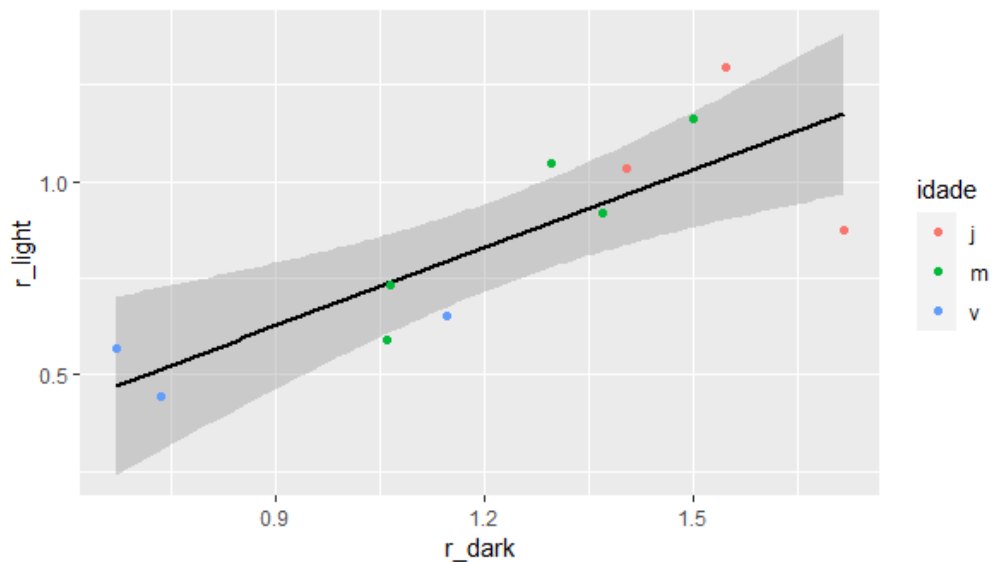
Legenda: Folhas velhas apresentaram menor respiração na luz comparadas as folhas jovens. P-valor 0.0386.

Figura 7- Respiração no escuro de folhas jovens, maduras e velhas ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$).



Legenda: Folhas velhas apresentaram menor respiração no escuro quando comparadas as folhas jovens. P-valor: 0.008671.

Figura 8- Respiração na luz (R) como resposta da respiração no escuro (RE). $R^2=0.628$ e valor p 0.002211.



Como discutido anteriormente, a respiração no escuro teve maiores taxas comparada com a respiração na luz, assumindo a ocorrência da inibição da respiração causada pela luz (efeito kok). A partir disso, estimou-se a porcentagem dessa inibição para cada fase de desenvolvimento da folha e, o efeito kok foi identificado, porém não foram encontradas diferenças significativas entre as 3 idades, logo, entende-se

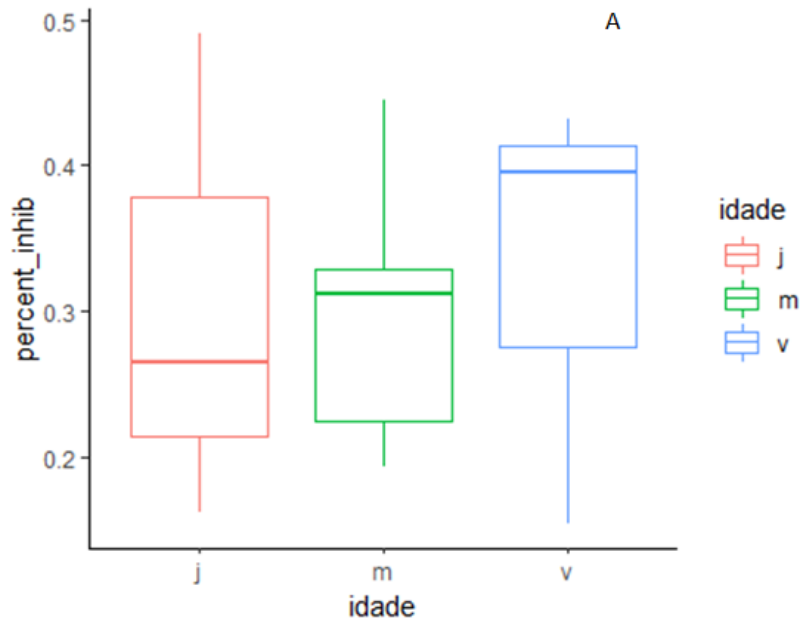
que a inibição da respiração na luz ocorre em todo o ciclo fenológico da folha. Esses resultados podem ser conflitantes com os resultados de Heskell et al (2018) que verificou maior inibição da respiração na luz no período de abundância de folhas maduras (meados da estação de crescimento).

A respiração foi suprimida dentro de uma amplitude de 10 a 50% pela luz (figura 9, p-valor: 0.9616), consistente com a supressão média de aproximadamente 30% da respiração frequentemente relatada na literatura (CROUS et al. 2012; HESKELL et al, 2018). Way et al, (2015) encontraram as taxas médias sazonais de RL de aproximadamente 70% da RE, em plantas cultivadas em 25 °C. Esses autores descobriram que a proporção de RL/RE relacionado a temperatura de folha, aumenta em alguns casos e diminui em outros ao longo dos meses da estação de crescimento. Foi sugerido que a redução na inibição em altas temperaturas podem estar associada ao aumento da fotorrespiração, que aumentam a demanda por intermediários do ciclo do ácido tricarboxílico (TCA), estimulando assim a RL. Esses resultados corroboram com Tcherkez (2008), Ayub (2011) e Crous (2012) e seus colaboradores.

Atkin et al (2006), usando plantas cultivadas sob [CO₂] ambiente, mostraram que a exposição ao calor resulta em um aumento no grau de inibição da respiração na luz da folha, com pouca inibição ocorrendo no frio, pois espécies do gênero *Plantago* tiveram maior inibição da respiração conforme o aumento de temperatura (13, 20 e 27 °C), contrariando os resultados citados anteriormente, mostrando que a RL não deve ser modelada como uma fração constante da RE.

Crous et al (2012), observou a inibição da respiração na luz em resposta a elevadas concentrações de CO₂ e em resposta ao déficit hídrico e observou que elevado CO₂ interfere na inibição, tendo diferença significativa na porcentagem de inibição entre os meses estudados e, a interação H₂O x meses estudados, as quais as plantas submetidas ao déficit hídrico apresentara maior inibição (80%), comparadas às plantas irrigadas (50% de inibição) para todos os meses, exceto para o mês de março, devido às temperaturas mais baixas predominantes nesse mês na região de estudo. Entende-se assim que a estiagem de verão aumentou o grau de inibição luminosa da folha, mas também pode estar associado à idade da folha, visto que no verão à predominância de folhas jovens e maduras no dossel.

Figura 9- Porcentagem da inibição da respiração na luz de folhas jovens, maduras e velhas.



Legenda: Não houve diferença significativa entre as folhas jovens, maduras e velhas quanto à porcentagem e inibição da respiração na luz. P-valor: 0.9616.

8. CONCLUSÃO

O presente estudo é o primeiro desenvolvido sobre o efeito Kok na cultura do café. Os resultados obtidos permitirão melhorar a compreensão sobre o crescimento de cafeeiros e sua produção a partir de medidas de trocas gasosas, pois o efeito kok tem potencial aplicação na agricultura, podendo ser o ponto de partida para a criação de tecnologia que visam aumentar a produtividade primária líquida das plantas.

A maioria dos modelos desenvolvidos tem buscado explicar os efeitos do clima sobre a produtividade da cultura do café, enfatizando fatores individuais, como por exemplo déficit hídrico, não contemplando a interação entre os fatores. Assim, entender a relação da luz interagindo com a fenologia de folha e como esses fatores influenciam a respiração da planta é de suma importância de o refinamento de modelos de produtividade da cultura.

REFERÊNCIAS

ALBERT, L. P. et al. Age-dependent leaf physiology and consequences for crown-scale carbon uptake during the dry season in an Amazon evergreen forest. **New Phytologist**, v. 219, n. 3, p. 870-884, 2018.

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

ATKIN, O. K.; SCHEURWATER, I.; PONS, T. L. High thermal acclimation potential of both photosynthesis and respiration in two lowland *Plantago* species in contrast to an alpine congeneric. **Global Change Biology**, v. 12, n. 3, p. 500-515, 2006.

AYUB, G. et al. Impacts of drought on leaf respiration in darkness and light in *Eucalyptus saligna* exposed to industrial-age atmospheric CO₂ and growth temperature. **New Phytologist**, v. 190, n. 4, p. 1003-1018, 2011.

BJÖRKMAN, O; DEMMIG, B. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. **Planta**, v. 170, n. 4, p. 489-504, 1987.

BOTE, A. D., ZANA, Z., OCHO, F. L., & VOS, J. Analysis of coffee (*Coffea arabica* L.) performance in relation to radiation level and rate of nitrogen supply II. Uptake and distribution of nitrogen, leaf photosynthesis and first bean yields. **European Journal of Agronomy**, 92, 107-114, 2018.

CAMARGO, Â. P. de; CAMARGO, M. B. P. de. Definição e esquematização das fases fenológicas do cafeeiro arábica nas condições tropicais do Brasil. **Bragantia**, v. 60, n. 1, p. 65-68, 2001.

COLLALTI, A. et al. Plant respiration: controlled by photosynthesis or biomass? **Global Change Biology**, v. 26, n. 3, p. 1739-1753, 2020.

CROUS, K. Y., ZARAGOZA-CASTELLS, J. O. A. N. A., ELLSWORTH, D. S., DUURSMA, R. A., LOEW, M., TISSUE, D. T., & ATKIN, O. K. Light inhibition of leaf respiration in field-grown *Eucalyptus saligna* in whole-tree chambers under elevated atmospheric CO₂ and summer drought. **Plant, Cell & Environment**, 35(5), 966-981. 2012.

DAMATTA, F. M. et al. Ecophysiology of coffee growth and production. **Brazilian journal of plant physiology**, v. 19, p. 485-510, 2007.

DAMATTA, F. M. Exploring drought tolerance in coffee: a physiological approach with some insights for plant breeding. **Brazilian journal of plant physiology**, v. 16, p. 1-6, 2004.

DUBBERSTEIN, D., SEMEDO, J. N., PARTELLI, F. L., RODRIGUES, W. P., RIBEIRO-BARROS, A. I., LEITÃO, A. E., & RAMALHO, J. C. Alteração das trocas gasosas foliares em cafeeiros submetidos a déficit hídrico do solo e aumento de temperatura do ar, 2019.

GAUTHIER, P. PG et al. Is the Kok effect a respiratory phenomenon? Metabolic insight using ¹³C labeling in *Helianthus annuus* leaves. **New Phytologist**, v. 228, n. 4, p. 1243-1255, 2020.

GHAZALI, M. F. et al. Spectral analysis for phenological studies of leaves and fruits development in coffee plantation in Gunung Puntang: a preliminary result. **In: IOP Conference Series: Earth and Environmental Science**. IOP Publishing, 2020.

GOMES, F. P. Estatística experimental. **Nobel**, 1973.

HESKEL, M. A. et al. Bringing the Kok effect to light: a review on the integration of daytime respiration and net ecosystem exchange. **Ecosphere**, v. 4, n. 8, p. 1-14, 2013.

HESKEL, M. A.; TANG, J. Environmental controls on light inhibition of respiration and leaf and canopy daytime carbon exchange in a temperate deciduous forest. **Tree physiology**, v. 38, n. 12, p. 1886-1902, 2018.

ICO, “Sustainability of the coffee sector in Africa,” **International Coffee Council, London, U. K.**, Tech. Rep. ICC114-5, 2015.

KIRSCHBAUM, M. U., & FARQUHAR, G. D. Investigation of the CO₂ dependence of quantum yield and respiration in *Eucalyptus pauciflora*. **Plant Physiology**, 83(4), 1032-1036, 1987.

MARIAS, D. E.; MEINZER, F. C.; STILL, Christopher. Impacts of leaf age and heat stress duration on photosynthetic gas exchange and foliar nonstructural carbohydrates in *Coffea arabica*. **Ecology and Evolution**, v. 7, n. 4, p. 1297-1310, 2017.

MEIRELES, E. J. L. et al. Fenologia do Cafeeiro: condições agrometeorológicas e balanço hídrico do ano agrícola 2004–2005. 2009.

MENDONÇA, R. et al. Abordagem sobre a bienalidade de produção em plantas de café. **Enciclopédia Biosfera**, v. 7, n. 13, 2011.

ORGANIZAÇÃO INTERNACIONAL DO CAFÉ, 2020. <http://www.ico.org/prices/new-consumption-table.pdf>. Acesso em 23/10/2020 às 12:02.

SANTIN, M. R., COELHO, M. C., SAYD, R. M., PEIXOTO, J. R., & AMABILE, R. F. Yield, maturation cycle, and estimates of genetic parameters of Robusta coffee genotypes under irrigation in the Cerrado. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, 19(4), 387-394, 2019.

SANTOS, A. A. dos. Desenvolvimento e avaliação de um modelo mecanístico para estimativa da produtividade da cultura do cafeeiro. 2002.

SILVA, E. A. et al. Seasonal changes in vegetative growth and photosynthesis of Arabica coffee trees. **Field Crops Research**, v. 89, n. 2-3, p. 349-357, 2004.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. Fisiologia Vegetal, 5th ed.; **Artmed**: Porto Alegre, Brazil, 2013.

TCHERKEZ, G., GAUTHIER, P., BUCKLEY, T. N., BUSCH, F. A., BARBOUR, M. M., BRUHN, D. & CORNIC, G. Leaf Day respiration: low CO₂ flux but high significance for metabolism and carbon balance. **New Phytologist**, 216(4), 986-1001, 2017.

WOHLFAHRT G, GU L. The many meanings of gross photosynthesis and their implication for photosynthesis research from leaf to globe. **Plant Cell Environ** 38:2500–2507, 2015.

WOHLFAHRT, G. et al. Estimation of daytime ecosystem respiration to determine gross primary production of a mountain meadow. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 130, n. 1-2, p. 13-25, 2005.

WU, J. et al. Leaf development and demography explain photosynthetic seasonality in Amazon evergreen forests. **Science**, v. 351, n. 6276, p. 972-976, 2016.

YIN, X., SUN, Z., STRUIK, P. C., & Gu, J. Evaluating a new method to estimate the rate of leaf respiration in the light by analysis of combined gas exchange and chlorophyll fluorescence measurements. **Journal of experimental botany**, 62(10), 3489-3499, 2011.