



HELBERT REZENDE DE OLIVEIRA SILVEIRA

**VARIAÇÃO SAZONAL DE ATRIBUTOS
ECOFISIOLÓGICOS E METABÓLICOS DE
CAFÉ ARÁBICA EM TRÊS ALTITUDES**

LAVRAS – MG

2014

HELBERT REZENDE DE OLIVEIRA SILVEIRA

**VARIAÇÃO SAZONAL DE ATRIBUTOS ECOFISIOLÓGICOS E
METABÓLICOS DE CAFÉ ARÁBICA EM TRÊS ALTITUDES**

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

Orientador

Dr. José Donizeti Alves

LAVRAS – MG

2014

**Ficha Catalográfica Elaborada pela Coordenadoria de Produtos e
Serviços da Biblioteca Universitária da UFLA**

Silveira, Helbert Rezende de Oliveira.

Varição sazonal de atributos ecofisiológicos e metabólicos de
café arábica em três altitudes / Helbert Rezende de Oliveira Silveira.
– Lavras : UFLA, 2014.

73 p. : il.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Lavras, 2014.

Orientador: José Donizeti Alves.

Bibliografia.

1. Troca gasosa. 2. Respiração. 3. Fotorrespiração. 4. Estresse
oxidativo. 5. Ascorbato. I. Universidade Federal de Lavras. II.
Título.

CDD – 583.52043

HELBERT REZENDE DE OLIVEIRA SILVEIRA

**VARIAÇÃO SAZONAL DE ATRIBUTOS ECOFISIOLÓGICOS E
METABÓLICOS DE CAFÉ ARÁBICA EM TRÊS ALTITUDES**

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

APROVADA em 18 de fevereiro de 2014.

Dra. Patrícia de Fátima Pereira Goulart	UNILAVRAS
Dra. Vânia Aparecida Silva	EPAMIG
Dr. Sidnei Deuner	UFPEL
Dr. Flávio Meira Borém	UFLA

Dr. José Donizeti Alves
Orientador

LAVRAS – MG

2014

*A meus pais, instrumentos na mão de Deus na criação, pela sabedoria,
ensinamentos e apoio incondicional.*

OFEREÇO

*A meus irmãos, irmã, a Livia e ao meu filho Arthur que me alegraram e deram
força durante esta caminhada*

DEDICO.

AGRADECIMENTOS

A Deus, por guiar-me em busca do crescimento e dar-me força nos momentos difíceis.

À minha família, que sempre se fez presente em cada passo que dei.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudos, à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) pelo financiamento desta pesquisa, à UFLA pela oportunidade de estudo e ao setor de Fisiologia Vegetal pelo crescimento profissional e pessoal.

Ao MAPA, CNPq e INCT Café pelo apoio na condução desta pesquisa.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal e a todos que participaram do meu processo de formação, pelos conhecimentos transmitidos.

À Associação dos Produtores de Café da Mantiqueira (APROCAM) e a todos os produtores de Carmo de Minas, por terem cedido suas fazendas para que este trabalho pudesse ser realizado, sempre oferecendo todo o apoio necessário. Muito obrigado pela hospitalidade e simpatia.

Ao orientador, Prof. José Donizeti, pelos ensinamentos, confiança, paciência e apoio durante o desenvolvimento deste trabalho.

Aos membros da banca examinadora pela disponibilidade em participarem da banca de defesa e pela contribuição intelectual.

Aos colegas Kamila, Meline, Cinthia, Isabel, Dayane, Jacqueline, Lorena, Paula, Cleide e Iasminy pela amizade, disponibilidade e ajuda para a realização deste trabalho. Ao Ian, Lissa, Valter e Jéssica pela ajuda nas avaliações do experimento.

Aos meus amigos, Robson Junior, Ivan Pytcho, Elisângela, Genáina, Leandro, André, Jean, Marília Mércia, Marília Carvalho. Vocês são como o vento: às vezes perto, outras longe, mas eternos em meu coração.

Aos colegas de pós-graduação pela convivência e pelo aprendizado em conjunto.

Aos funcionários do Setor de Fisiologia Vegetal, Daniela, Lena, Tanhan, Joel, Odorêncio, Barrinha e Evaristo pela disponibilidade em ajudar sempre.

A todas as pessoas que contribuíram, de maneira direta ou indireta para a realização deste trabalho, minha gratidão!

“Existem muitas hipóteses em ciência que estão erradas. Isso é perfeitamente aceitável, elas são a abertura para achar as que estão certas.”

RESUMO

A região Sul de Minas Gerais é a maior produtora de café do estado e do Brasil, marcada por grandes variações edafoclimáticas, o que faz com que a qualidade do café se expresse de maneiras distintas. As características relacionadas ao desenvolvimento e frutificação do cafeeiro são altamente influenciadas pelo ambiente, dessa maneira, torna-se necessária a associação de estudos comportamentais da planta que permitam ampliar este conhecimento. Portanto, diante da falta de estudos que identifiquem e caracterizem padrões fisiológicos comparativos entre cafeeiros, sob diferentes cotas de altitudes, este trabalho foi realizado com o objetivo de identificar o comportamento do crescimento e desenvolvimento do cafeeiro, por meio de análises de trocas gasosas, atividade do metabolismo de carboidratos, quantificação da peroxidação lipídica e do teor de peróxido de hidrogênio, além da quantificação do antioxidante não enzimático ascorbato. Cafeeiros submetidos à elevada altitude apresentam menores taxas fotossintéticas, respiratórias e fotorrespiratórias, porém possuem maiores acúmulos de carboidratos aliados a uma menor formação de espécies reativas de oxigênio e maior teor de ascorbato. Esses cafeeiros possuem maior crescimento de ramos o que, juntamente com maior acúmulo de reservas, leva a uma maturação mais tardia.

Palavras-chave: Trocas gasosas. Respiração. Fotorrespiração. Estresse oxidativo. Ascorbato.

ABSTRACT

The south of Minas Gerais is the largest coffee producer in the state and Brazil, marked by great soil and climatic variations, which makes the coffee quality is expressed in different ways. The features related to the development and fruiting of the coffee are highly influenced by the environment in this way, it becomes necessary to combine behavioral studies of plant that can widen this knowledge. Therefore, given the lack of studies that identify and characterize comparative physiological patterns among coffee under different quotas altitudes this study aimed to identify the behavior of the growth and development of the coffee through analysis of gas exchange, carbohydrate metabolism, lipid peroxidation and quantification of the levels of hydrogen peroxide, beyond the quantification of non-enzymatic antioxidant ascorbate. Coffee undergoing high altitude have lower photosynthetic, respiratory and photorespiratory rates, but have higher accumulation of carbohydrates combined with a lower formation of reactive oxygen species and higher content of ascorbate. Those coffee trees had higher growth of branches which, along with increased accumulation of reserves leads to a late maturation.

Keywords: Gas exchange. Respiration. Photorespiration. Oxidative stress. Ascorbate.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 Modelo gerado por meio do processo de descoberta do conhecimento, utilizando dados de crescimento e desenvolvimento de cafeeiros submetidos a diferentes altitudes; 965 m, 1.195 m e 1.430 m; nas quatro estações do ano, primavera, verão, outono e inverno47
- Figura 2 Modelo gerado inicialmente por meio do processo de descoberta do conhecimento utilizando dados de trocas gasosas de cafeeiros.....53
- Figura 3 Modelo gerado por meio do processo de descoberta do conhecimento, utilizando dados de trocas gasosas de cafeeiros (g_s – condutância estomática, A – taxa fotossintética, C_i/C_a – eficiência carboxilativa e T_{leaf} – temperatura foliar) submetidos a diferentes altitudes; 965 m, 1.195 m e 1.430 m; nas quatro estações do ano, primavera, verão, outono e inverno55

LISTA DE GRÁFICOS

Gráfico 1	Taxas fotossintéticas líquidas (A) em folhas de cafeeiros submetidos a diferentes altitudes; 965 m, 1195 m e 1430 m nas quatro estações do ano.....	61
Gráfico 2	Pressão atmosférica incidente nos talhões localizados em diferentes altitudes.....	62
Gráfico 3	Radiação diária incidente em cada estação do ano nos talhões localizados em diferentes altitudes.....	64
Gráfico 4	Precipitação acumulada em cada estação do ano nos talhões localizados em diferentes altitudes.....	64
Gráfico 5	Temperatura média incidente em cada estação do ano nos talhões localizados em diferentes altitudes.....	65
Gráfico 6	Respiração noturna (Rd) em folhas de cafeeiros submetidos a diferentes altitudes; 965 m, 1195 m e 1430 m nas quatro estações do ano.....	68
Gráfico 7	Fotorrespiração (Pr) em folhas de cafeeiros submetidos a diferentes altitudes; 965 m, 1195 m e 1430 m nas quatro estações do ano.....	70
Gráfico 8	Açúcares redutores (AR) em folhas de cafeeiros submetidos a diferentes altitudes; 965 m, 1195 m e 1430 m nas quatro estações do ano.....	72
Gráfico 9	Açúcares solúveis totais (AST) em folhas de cafeeiros submetidos a diferentes altitudes; 965 m, 1195 m e 1430 m nas quatro estações do ano.....	74

Gráfico 10	Teores de amido em folhas de cafeeiros submetidos a diferentes altitudes; 965 m, 1195 m e 1430 m nas quatro estações do ano.....	75
Gráfico 11	Peróxido de hidrogênio (H ₂ O ₂) em folhas de cafeeiros submetidos a diferentes altitudes; 965 m, 1195 m e 1430 m nas quatro estações do ano.....	78
Gráfico 12	Conteúdo de malondialdeído (MDA), em folhas de cafeeiros submetidos a diferentes altitudes; 965 m, 1195 m e 1430 m nas quatro estações do ano.....	83
Gráfico 13	Conteúdo de ácido ascórbico (AsA) em folhas de cafeeiros submetidos a diferentes altitudes; 965 m, 1195 m e 1430 m nas quatro estações do ano.....	87

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	14
2	REFERENCIAL TEÓRICO	17
2.1	A cultura do café e sua importância	17
2.2	Aspectos ecofisiológicos e metabólicos e suas influências na cafeicultura	22
3	MATERIAL E MÉTODOS	32
3.1	Seleção dos ambientes	32
3.2	Avaliações de crescimento e desenvolvimento	32
3.3	Trocas gasosas	33
3.4	Análises bioquímicas	35
3.4.1	Carboidratos - CHOs	36
3.4.2	Peróxido de hidrogênio - H₂O₂	37
3.4.3	Ascorbato - AsA	37
3.4.4	Peroxidação lipídica - MDA	39
3.5	Análises estatísticas	40
3.5.1	Mineração de dados	40
3.5.2	Análise de variância	45
4	RESULTADOS E DISCUSSÃO	46
4.1	Crescimento e desenvolvimento	46
4.2	Trocas gasosas	52
4.3	Carboidratos	71
4.4	Acúmulo de peróxido de hidrogênio e peroxidação lipídica	77
4.5	Ácido ascórbico	85
5	CONCLUSÃO	94
	REFERÊNCIAS	96

1 INTRODUÇÃO

A cafeicultura brasileira está distribuída, principalmente, nos estados de Minas Gerais, Espírito Santo, São Paulo, Bahia, Paraná, Rondônia e Rio de Janeiro, cada um com suas características próprias de ambiente e nível tecnológico. Neste contexto, a região Sul de Minas é a maior produtora de café do estado e do Brasil, marcada por grandes variações edafoclimáticas, o que faz com que a qualidade do café se expresse de maneiras distintas.

Dentro dessa região destaca-se, pela elevada qualidade sensorial dos cafés produzidos, a microrregião da Serra da Mantiqueira. As características singulares dos cafés desta microrregião e a consistência apresentada nos resultados dos principais concursos de qualidade realizados no Brasil comprovam a vocação para a produção de cafés especiais. Em razão dessas características, os cafés produzidos na microrregião da Serra da Mantiqueira

vêm obtendo crescente reconhecimento pelo mercado internacional.

Apesar de todo o potencial para a produção de cafés de alta qualidade, são raras as informações técnico-científicas, que evidenciem as relações entre os fatores ambientais e a qualidade do café no Brasil e, notadamente, em Minas Gerais. Desta maneira, o estudo da interação do ambiente com a lavoura cafeeira, baseado na fisiologia do desenvolvimento vegetativo e suas interações ecofisiológicas, é fundamental para o conhecimento acerca dos atributos que podem influenciar na qualidade dos cafés em diferentes altitudes.

As características relacionadas ao desenvolvimento e frutificação do cafeeiro são altamente influenciadas pelo ambiente, dessa maneira, torna-se necessária a associação de estudos comportamentais da planta a técnicas e ferramentas que

permitam ampliar o conhecimento sobre o seu comportamento.

Diante da falta de estudos que caracterizem padrões fisiológicos comparativos entre cafeeiros sob diferentes cotas de altitudes, como aqueles cultivados na microrregião da Serra da Mantiqueira, este trabalho objetivou avaliar parâmetros ecofisiológico e metabólico de cafeeiros localizados em três diferentes cotas de altitudes.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 A cultura do café e sua importância

O café é a *commodity* mais importante do comércio mundial de produtos agropecuários, representando uma considerável fonte de renda para vários países da América Latina, África e Ásia. No cenário mundial, o Brasil é o principal produtor e exportador de café, responsável por 30% desta produção, representada por 49 milhões de sacas de 60 Kg beneficiadas no ano de 2013 (COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO, 2014).

No mundo existem inúmeras regiões produtoras de café que apresentam características edafoclimáticas diferentes e que são determinantes para o sabor da bebida (NATIONAL COFFEE ASSOCIATION, 2014). Dentre essas, as regiões tropicais com temperaturas diurnas elevadas e noturnas mais amenas, caracterizadas pela altitude elevada e solo fértil

possuem potencial para produzir cafés de qualidade (AVELINO et al., 2005).

A cafeicultura brasileira está distribuída, principalmente, nos estados de Minas Gerais, Espírito Santo, São Paulo, Bahia, Paraná, Rondônia e Goiás que correspondem a 98,6% da produção nacional, com as suas características próprias de ambiente e nível tecnológico. Minas Gerais destaca-se no cenário brasileiro como o maior produtor, com 27,1 milhões de sacas beneficiadas, representando cerca de 55,1% do café produzido no país (COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO, 2014).

Por sua extensão territorial e variação ambiental peculiar, a cafeicultura mineira tem sua produção distribuída em quatro regiões principais: Sul (Sul/Sudoeste), Mata (Zona da Mata/Rio Doce), Cerrado (Triângulo Mineiro/Alto Paranaíba) e Chapada (Vale do Jequitinhonha/Mucuri) (COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO, 2014). Essas

regiões apresentam características distintas, tanto em relação ao meio físico quanto às condições socioeconômicas, proporcionando aos cafés de Minas Gerais uma diversidade de sabor e aroma, em decorrência, principalmente, das variações de clima, altitude e sistemas de produção, permitindo conquistar os mercados nacionais e internacionais (BARBOSA et al., 2010).

A influência do ambiente sobre a qualidade da bebida do café depende da adaptação e da expressão de cada genótipo e a interação de diferentes atributos pode resultar em cafés de qualidade superior com características sensoriais distintas. A cultivar Bourbon é considerada, atualmente, a que possui, no âmbito nacional, o maior potencial para a produção de cafés especiais. Cafés Bourbons apresentam nuances de sabor e aroma associadas a perfis sensoriais, predominantemente florais, frutados, caramelados e

achocolatados, altamente valorizados no mercado de cafés especiais (FIGUEIREDO et al., 2013).

As plantas de Bourbon são altamente suscetíveis à ferrugem e apresentam porte médio/alto, frutos vermelhos ou amarelos, maturação precoce e sementes com peneira média 16. Tem excelente qualidade de bebida, sendo indicada para plantio em regiões acima de 1.000 m para a produção de cafés especiais (GUERREIRO FILHO; FAZUOLI; AGUIAR, 2006).

Mesmo sendo suscetível à ferrugem, a cultivar Bourbon foi amplamente cultivada no Brasil. A precocidade de maturação favoreceu o seu cultivo, em locais de maior altitude, situação em que, além de ser menos atacada pela ferrugem, apresenta, naturalmente, maior potencial para a produção de cafés de melhor qualidade, com desejável acidez cítrica. Blends exclusivos de Bourbon produzem, normalmente, uma bebida suave e agradável (FIGUEIREDO et al., 2013).

A qualidade intrínseca do Bourbon, relacionada ao seu potencial genético para produzir café de excelente qualidade de bebida, é mundialmente conhecida, em razão de suas características sensoriais diferenciadas, como elevada doçura natural, sabor achocolatado, aroma intenso e agradável acidez, sendo bastante utilizada para a produção de cafés especiais em diversas regiões do mundo. O Bourbon com frutos amarelos, um provável híbrido natural entre Bourbon Vermelho e Amarelo de Botucatu, foram encontradas em 1930, no estado de São Paulo (CARVALHO et al., 1957).

Cafés especiais estão associados a alguma forma de diferenciação por seu local de origem, forma de cultivo ou cultivares específicas (FIGUEIREDO et al., 2013). A demanda por cafés especiais no mercado mundial cresce em proporções maiores do que os cafés comuns e, desta maneira, a qualidade da bebida vem se tornando um critério para se atingir os mercados que melhor remuneram o produto (LÄDERACH et al., 2011; NIEDERHAUSER et al., 2008). Considerando que o café especial pode ter um valor de venda de até 50% acima do café commodity, verifica-se a importância dos cafés especiais para a agregação de valor ao café brasileiro (ORMOND; PAULA; FAVERET FILHO, 1999). No Brasil, as regiões produtoras de cafés especiais são o sul, o cerrado e

o vale do Jequitinhonha de Minas Gerais, a região Mogiana do estado de São Paulo, o oeste da Bahia e as chapadas baianas (FIGUEIREDO, 2010).

O Sul de Minas Gerais produz cafés de elevada qualidade sensorial, sendo a microrregião da Serra da Mantiqueira uma das mais importantes produtoras de cafés especiais do Brasil, com produção média de 500 mil sacas por ano (BARBOSA et al., 2012). As características singulares dos cafés da microrregião da Serra da Mantiqueira e a consistência apresentada nos resultados dos principais concursos de qualidade realizados no Brasil comprovam a vocação dessa região para a produção de cafés especiais. Em virtude dessas características, os cafés da Mantiqueira vêm obtendo crescente reconhecimento no mercado internacional, estando entre os melhores cafés do mundo (LEE, 2006; BARBOSA et al., 2010). Tal reconhecimento tem contribuído para a atividade nesta microrregião tanto pela qualidade quanto pela valorização do produto (BARBOSA et al., 2010).

2.2 Aspectos ecofisiológicos e metabólicos e suas influências na cafeicultura

Os aspectos climáticos do local de plantio do café estão intimamente relacionados à qualidade da bebida, que é determinada, principalmente, pelo sabor e aroma, formados durante a torração, com base em precursores presentes no grão cru. A formação e a presença destes precursores nos grãos do café dependem de fatores genéticos, fisiológicos, ambientais, fenológicos e tecnológicos (AMORIM et al., 1965; SILVA et al.,

2004a; VILELA; PEREIRA, 1998; ALPIZAR; BERTRAND, 2004; FARAH et al., 2005). O efeito genético, as condições fisiológicas e edafoclimáticas e os procedimentos na pós-colheita têm sido considerados como os mais importantes e determinantes do perfil sensorial da bebida do café (MARTINS; CAMARGO; BATAGLIA, 2005).

A altitude e a latitude constituem os fatores mais importantes para a diferenciação de regiões cafeeiras (DECAZY et al., 2003; BARBOSA et al., 2012; AVELINO et al., 2005), pois exercem influência direta sobre a temperatura, radiação, regime de chuvas, velocidade dos ventos, pressão parcial dos gases (ÖNCEL et al., 2004; ZHU et al., 2010).

O cafeeiro (*Coffea arabica* L.) é originário de áreas florestais elevadas da Etiópia, localizadas em altitudes de 1.500 a 1.900 m, entre as latitudes de 6° N a 9° N. O clima dessa região é ameno e úmido, com uma estação seca de dois a quatro meses e temperaturas variando entre 17° C e 20° C (ALFONSI, 2000). No Brasil, as cultivares de café foram selecionadas a pleno sol, e, por isso, apresentam, potencialmente, adaptações à elevada irradiância (FAHL; CARELLI, 1994; DAMATTA; RENA, 2001). Dessa maneira, o cafeeiro pode ser considerado como uma planta facultativa de sombra, com alta plasticidade às variações de irradiância (DAMATTA; RENA, 2001).

Nas regiões mais altas há maior índice de precipitação pluviométrica e a cada 100 metros de aumento da altitude, a temperatura diminui cerca de

1°C, o que é favorável para a obtenção de uma maturação mais uniforme. Resultados de análises sensoriais de cafés cultivados em diferentes altitudes na região de Patrocínio, no estado de Minas Gerais, evidenciaram que a altitude exerce grande influência sobre a qualidade da bebida do café, que se manifesta com o aumento da acidez (ORGANIZACION INTERNACIONAL DEL CAFÉ, 1991).

Silva et al. (2004b) apontam que temperaturas médias mais baixas desempenham papel importante no desenvolvimento dos atributos que conferem boa qualidade de bebida ao café. Regiões com temperaturas mais amenas proporcionam melhores condições para a maturação dos frutos, favorecendo a manifestação plena de todas as etapas bioquímicas necessárias para o desenvolvimento da qualidade da bebida, em comparação com regiões mais quentes (GUYOT et al., 1996; DECAZY et al., 2003).

As temperaturas médias anuais do ar mais favoráveis são aquelas que ocorrem entre 18 e 22°C e a ideal entre 19 e 21°C, desde que sejam regiões livres ou pouco sujeitas a geadas. As regiões que possuem temperatura média anual inferior a 18°C e superior a 23°C são consideradas inaptas para o café arábica (CAMARGO, 1985; ASSAD; PINTO, 2001). Temperaturas médias anuais inferiores a 18°C provocam atrasos demasiados no desenvolvimento dos frutos, cuja maturação pode sobrepor-se ou ultrapassar a florada seguinte, prejudicando a vegetação e a produção do cafeeiro (CAMARGO, 1985). Segundo Sedyama et al. (2001), temperaturas do ar iguais ou inferiores a 2°C implicam na formação de geadas de radiação.

Plantas cultivadas em elevadas altitudes estão expostas à maior irradiância, flutuações diurnas de temperatura, alta velocidade do vento, redução de pressão parcial de gases, limitação de água e nutrientes,

curto espaço de tempo para o crescimento e desenvolvimento. Essas condições a que as plantas estão expostas podem alterar as suas respostas fisiológicas e morfológicas em comparação com as plantas em baixa altitude (ZHU et al., 2010).

Em condições normais, as células vegetais são capazes de manter um equilíbrio entre a produção e a remoção de espécies reativas de oxigênio (EROs) tais como o radical superóxido (O_2^-), peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e radical hidroxila (OH^-) que são, inevitavelmente, geradas nas células das plantas pelo metabolismo normal (SHARMA et al., 2012).

A homeostase celular é mantida pela ação de um sistema antioxidante que atua na neutralização das EROs produzidas. O sistema antioxidante de defesa é composto pelas enzimas dismutase do superóxido (SOD), peroxidase do ascorbato (APX), catalase (CAT), redutase do dehidroascorbato (DHAR), redutase da glutathione (GR) e redutase do monodehidroascorbato (MDHAR). Existem, também, os antioxidantes não enzimáticos que são compostos solúveis em água, tais como ácido ascórbico, glutathione, flavonoides, carotenoides e tocoferóis (SHARMA et al., 2012). Apesar da presença de um eficiente sistema antioxidante, danos oxidativos, ainda, ocorrem nas células vegetais, quer em virtude da produção descontrolada ou remoção ineficiente das EROs em casos de estresse oxidativo (BHATTACHARJEE, 2005).

O nível de EROs determina o tipo de resposta: enquanto suas baixas concentrações podem induzir a expressão de genes de defesa, concentrações elevadas levam à morte celular. Em condições de estresse, as EROs induzem à desestruturação da membrana lipídica (acúmulo de malondialdeído - MDA) e

perturbam muitas funções biológicas em decorrência dos danos estruturais de proteínas e (ZHU et al., 2010) ácidos nucleicos (BHATTACHARJEE, 2005).

Ren et al. (1999) demonstram que o acúmulo de antioxidantes em raízes de *Plantago major* sob condições de elevadas altitudes foi uma resposta ao estresse por altas irradiâncias e baixas temperaturas. Assim sendo, a altitude pode afetar o conteúdo de componentes antioxidantes de plantas e o efeito de seu gradiente nas folhas e raízes pode variar com as estações do ano. Desta maneira, novas pesquisas são necessárias para determinar as mudanças sazonais de sistema antioxidante em plantas de elevadas altitudes.

A alta intensidade de luz e a diferença de temperatura entre o dia e a noite aumentam a geração de EROs e, portanto, o risco de dano oxidativo em plantas sob altas altitudes. Mecanismos de defesa antioxidante podem ser de vital importância para a sobrevivência das plantas em ambientes de elevadas altitudes. No entanto, estas plantas podem não precisar de todos os componentes de proteção antioxidante podendo conter um ou dois destes componentes em concentrações muito elevadas. O aumento na concentração de compostos solúveis como açúcares, prolina e proteínas, também, está relacionado à tolerância em condições de altitudes elevadas (ÖNCEL et al., 2004).

Yin, Pang e Lei (2009) verificaram que plantas originárias de altas altitudes foram mais tolerantes ao estresse hídrico do que plantas originárias de baixas altitudes, alocando relativamente mais massa seca em raízes e apresentando mecanismos de proteção antioxidante enzimáticos e não enzimáticos mais eficientes, além de níveis inferiores de vazamento de eletrólitos, MDA, e H₂O₂.

Um processo fisiológico relacionado à geração de EROs é a fotossíntese, uma vez que a cadeia de transporte de elétrons opera em um ambiente aeróbico. Assim, um sistema antioxidante eficaz é essencial para processar e manter concentrações intracelulares de EROs em níveis baixos. Plantas com maior

eficiência de remoção de EROs apresentam menor sensibilidade às mudanças ambientais, uma vez que a persistência de EROs, em condições estressantes, limita a capacidade fotossintética (FOYER; SHIGEOKA, 2011).

Chan et al. (2012) demonstram que estresses ambientais diminuem a eficiência da fotossíntese e, por vezes, causam danos irreversíveis ao aparato fotossintético. Estes autores demonstram que, com aumento na temperatura e radiação luminosa visível, há redução do rendimento quântico do Fotossistema II, em razão dos danos na proteína D1 em virtude da peroxidação lipídica. Provavelmente radicais de oxigênio singlete sejam as EROs envolvidas nos danos às subunidades do FS II.

Araujo et al. (2008), explorando a limitação fotossintética em folhas de cafeeiros situadas em diferentes condições de radiação na copa, verificaram que independentemente da posição da folha, as limitações difusas explicam as baixas taxas de fotossíntese exibidas por folhas de cafeeiros

A capacidade de fixação de CO₂ é reduzida, principalmente, por fatores estomáticos nas plantas, cafeeiros expostos por um período ao sombreamento apresentaram maiores taxas fotossintéticas e maiores eficiências do uso da água e do nitrogênio (RODRÍGUEZ-LÓPEZ et al., 2013). Batista et al. (2012) sugerem que espécies, como o café, que exibem baixa condutância estomática são capazes de evitar a diminuição da fotossíntese por meio de uma elevada capacidade de acúmulo de amido.

A compreensão da alocação de fotoassimilados entre folhas e frutos de cafeeiro é um fator importante para se identificar os períodos de maior demanda de fotoassimilados. Com essa informação, é possível maximizar, por meio de práticas culturais, a produção de fotoassimilados nos períodos mais críticos, de forma que a planta venha a produzir carboidratos em quantidades suficientes para o desenvolvimento e para a manutenção do crescimento vegetativo (LAVIOLA et al., 2007).

Segundo Camargo (2007), variáveis macro e microclimáticas como temperatura do ar, radiação, precipitação pluviométrica e as características do solo estão entre os fatores que mais afetam o desenvolvimento de cafeeiros, variando o grau de influência desses fatores com a fenologia. As fases vegetativas e reprodutivas passam por estádios de desenvolvimento que determinam fases fenológicas importantes, que resultam na uniformidade da floração e consequente qualidade do café (PEZZOPANE et al., 2003).

É comum observar em uma mesma lavoura cafeeira implantada em regiões montanhosas, como no Sul de Minas Gerais, variações no crescimento e desenvolvimento dos componentes vegetativos e reprodutivos das plantas, dentro e entre talhões (ALVES, 2008), conseqüentemente, a produção e a qualidade desses cafés são diversificadas. Nessas regiões ocorre um crescimento vegetativo rápido na estação quente e chuvosa (setembro a março) e de menor intensidade na estação seca e fria (março a setembro) (AMARAL, 1991; NACIF, 1997; ALVES; LIVRAMENTO, 2003). Este crescimento sazonal está bem estabelecido em termos de macroclima.

Chaves et al. (2012) observaram que não ocorre nenhuma alteração no padrão de produção bienal entre as faces oriental e ocidental do dossel observado e que a maior produção encontrada na face oriental pode ser associada com a maior disponibilidade de luz sobre esse lado da copa do cafeeiro.

A fase reprodutiva se caracteriza por apresentar várias floradas, sendo uma principal, seguida de outras cujo número varia de um ano para outro, de acordo com as diferenças climáticas, genéticas e de manejo. Este fenômeno acontece porque os botões experimentam antese em períodos diferentes o que resulta em floradas sucessivas, já que a iniciação dos primórdios florais se dá por períodos mais ou menos extensos (ALVES; LIVRAMENTO, 2003). Floradas sucessivas provocam a desuniformidade da maturação, resultando em várias

colheitas, o que representa uma desvantagem para um sistema de cultura extensiva (ALVES, 2008), uma vez que exerce grande influência na qualidade final do produto (RENA; MAESTRI, 1986).

Pezzopane et al. (2003), caracterizaram os estádios fenológicos de desenvolvimento do cafeeiro classificando-os em gema dormente, gema intumescida, abotoamento, florada, chumbinho, expansão dos frutos, grão verde, verde cana, cereja, passa e seco.

Em regiões cujo clima é mais quente e/ou úmido no período da colheita, o ciclo de maturação é mais curto, os frutos passam rapidamente do estágio cereja para passa e há grande risco de ocorrência da fermentação inicial dos frutos (acética e láctica), que é extremamente prejudicial à qualidade do café (SOUZA, 1996; NOGUEIRA et al., 2005). Segundo Matiello (1991), as regiões que apresentam altos níveis de umidade relativa do ar prolongada nos períodos pré-colheita e secagem no terreiro, apresentam bebidas de pior qualidade e com maior incidência de defeitos no café, em virtude da ocorrência de fermentações e deteriorações.

A extensão do ciclo do cafeeiro e a duração dos estádios reprodutivos são influenciadas pela altitude de cultivo da lavoura. Laviola et al. (2007) verificaram que, em menores altitudes, o desenvolvimento de frutos necessitou de 211 dias para sua formação, ao passo que em maiores altitudes a formação do fruto foi até 262 dias após a antese. É provável que a ocorrência de menores temperaturas máximas tenha influenciado as reações enzimáticas e o transporte de fotoassimilados, ampliando o tempo de formação do fruto do cafeeiro (LAVIOLA et al., 2007).

De acordo com Camargo e Camargo (2001), os estádios de formação dos frutos são bem definidos, porém podem adiantar-se ou atrasar-se, de acordo com o clima e a região, até mesmo a altitude. O acúmulo de amido em frutos de cafeeiros é mais precoce em altitudes menores. Desta forma, o enchimento de

grãos é mais crítico em condições de menor altitude, já que a planta completa esse processo em menor tempo. Além disso, em altitudes menores, plantas de cafeeiro podem sofrer maior desgaste por apresentarem menor período de formação dos frutos. Nessas circunstâncias, as plantas necessitam absorver nutrientes e produzir carboidratos em menor espaço de tempo para suprir as necessidades dos frutos (LAVIOLA et al., 2007). A microrregião da Serra da Mantiqueira possui uma alta variabilidade altitudinal em um pequeno ambiente geográfico o que possibilita o estudo das respostas dos cafeeiros nas diferentes cotas de altitudes.

Os padrões de desenvolvimento do cafeeiro são altamente influenciados pelo ambiente, dessa maneira, torna-se necessária a associação de estudos comportamentais da planta que identifiquem e caracterizem padrões ecofisiológicos e metabólicos comparativos entre cafeeiros sob diferentes cotas de altitudes, como aqueles cultivados na microrregião da Serra da Mantiqueira.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Seleção dos ambientes

O estudo foi realizado no município de Carmo de Minas, localizado na Serra da Mantiqueira. Sua posição é determinada pelas coordenadas geográficas de: 22°07'21" de latitude sul e 45°07'45" de longitude oeste, com temperatura média anual de 19,1 °C e índice pluviométrico anual de 1568,9 mm. O clima do local, de acordo com a classificação de Köppen, é tropical de altitude (Cwb) com verões muito brandos e úmidos e invernos secos, com um período de estiagem de 5 a 6 meses (abril a setembro).

Foram selecionadas três cotas de altitudes: 965 m, 1.195 m e 1.430 m. A cultivar avaliada foi Bourbon Amarelo, *Coffea arabica* L. cv. Bourbon Amarelo. Foram utilizadas estações meteorológicas automáticas, modelo E5000 – Irriplus, em cada cota de altitude para acompanhamento das condições climáticas locais. Os dados das estações meteorológicas foram cedidos pelo projeto “Protocolo de identidade, qualidade e rastreabilidade para embasamento da Indicação Geográfica dos Cafés da Mantiqueira” coordenado pelo Prof. Flávio Meira Borém.

As avaliações foram realizadas nas quatro estações do ano (Primavera, Verão, Outono e Inverno), no período de Setembro de 2011 a Agosto de 2012, sendo uma avaliação por estação.

3.2 Avaliações de crescimento e desenvolvimento

As avaliações de crescimento e desenvolvimento foram realizadas no terço médio das plantas, em ramos

marcados de ambos os lados da rua. Foram analisados o comprimento de ramos, número de nós, número de folhas, área foliar, número de frutos e os estádios de desenvolvimento dos frutos. Utilizaram-se seis repetições em cada cota de altitude estudada e em cada estação do ano.

O comprimento de ramos foi mensurado com a utilização de uma régua graduada medindo-se a distância do ramo plagiotrópico até a gema apical do ramo. O número de nós, folhas e frutos dos ramos foram obtidos por contagem direta. A área foliar foi estipulada pela fórmula $AF = [(comprimento \times largura) \times 0,667]$ (BARROS et al., 1973; GOMIDE et al., 1977). Para a classificação dos estádios de desenvolvimento dos frutos utilizou-se a escala proposta por Pezzopane et al. (2003).

3.3 Trocas gasosas

As análises de trocas gasosas foram realizadas, aleatoriamente, no terceiro ou quarto par de folha, folha completamente expandida, do terço médio de plantas em cada altitude, avaliando-se seis repetições por altitude estudada em cada estação do ano. Utilizou-se um analisador de gás por infravermelho (LI-6400XT Portable Photosynthesis System, LI-COR, Lincoln, USA). Avaliou-se: taxa fotossintética líquida (A), temperatura foliar (T_{leaf}), concentração intercelular de CO_2 (C_i), concentração atmosférica de CO_2 (C_a), condutância estomática (g_s) e transpiração (E). A eficiência de carboxilação (CE) foi obtida pela relação C_i/C_a . As avaliações foram realizadas entre 9 h e 10 h e 30 min (horário solar). A respiração foliar (R_d) foi determinada em avaliações noturnas com as folhas em escuridão, durante 60 minutos ou mais, após o por do sol, a fim de evitar transiente na liberação de CO_2 associadas à pós-iluminação. Fotorrespiração (Pr) foi calculada, de acordo com Sharkey (1988) como se

segue: $v_0 = (A + R_d) / (1/\Phi - 0.5)$, onde v_0 é a taxa de oxigenação da Rubisco (ribulose 1,5 bifosfato-carboxilase/oxigenase), A é a assimilação líquida de CO_2 , R_d é a respiração medida sob escuro, e Φ é a relação entre a carboxilação e índices de oxigenação da Rubisco de acordo com Farquhar e Von Caemmerer (1982). Todas as medições de trocas gasosas foram tomadas sob condições ambientais naturais (luz, temperatura, CO_2 e umidade do ar), uma vez que a intenção foi avaliar o desempenho das plantas em condições naturais.

3.4 Análises bioquímicas

O material coletado, para as análises bioquímicas, foi obtido aleatoriamente, no terceiro ou quarto par de folha, folha completamente expandida, do terço médio de plantas em cada uma das altitudes estudadas e em cada estação do ano, foram coletadas seis repetições por altitude. As amostras foram coletadas em

nitrogênio líquido e armazenadas em ultrafreezer até a realização das análises.

3.4.1 Carboidratos - CHOs

Os carboidratos solúveis foram extraídos da massa fresca de folhas pela homogeneização de 200 mg de tecido vegetal em 5 mL de tampão fosfato de potássio, 100 mM, pH 7,0, seguido de banho-maria por 30 minutos a 40°C. O homogenato foi centrifugado a 5.000 x g por 10 minutos, coletando-se o sobrenadante. O processo foi repetido por duas vezes e os sobrenadantes, combinados (ZANANDREA et al., 2010).

Para extração do amido, os *pellets* foram novamente ressuspendidos com 8 mL do tampão acetato de potássio 200 mM, pH 4,8. Em seguida foram adicionadas 16 unidades enzima amiloglicosidase e, novamente, incubado em banho-maria a 40°C por duas horas. Após a centrifugação a 5.000g por 20 minutos, o

sobrenadante foi coletado e o volume completado para 15 mL. Para a quantificação dos açúcares solúveis totais e do amido, foi utilizado o método da Antrona (DISCHE, 1962) e, para os açúcares redutores, o protocolo descrito por Miller (1959), pelo DNS.

3.4.2 Peróxido de hidrogênio - H₂O₂

Duzentos miligramas de tecido foliar foram macerados em nitrogênio líquido, homogeneizados em 5 mL de ácido tricloroacético, TCA 0,1% (m/v) e centrifugados, a 12.000 x g por 15 minutos, a 4°C. O H₂O₂ foi determinado, medindo-se a absorvância a 390 nm em um meio de reação, contendo tampão fosfato de potássio 100 mM, pH 7,0, 500 µL do extrato e 1 mL de iodeto de potássio (VELIKOVA; YORDANOV; EDREVA, 2000).

3.4.3 Ascorbato - AsA

Ascorbato foi determinado, conforme descrito por Arakawa et al. (1981), com algumas modificações. Cinquenta miligramas de tecido de folhas foram macerados em TCA 5% (m/v) e o homogeneizado centrifugado a 10.000 x g por 15 minutos, a 4 °C. Ascorbato foi determinado após a redução do DHA pelo etanol a 95%. Vinte microlitros do sobrenadante foram adicionados ao meio de reação composto por TCA 5% (m/v), etanol 95% e fosfato de sódio 0,2 M, pH entre 7 e 8 (ajustado com NaOH 1,2 M). Em seguida, adicionou-se ácido fosfórico (H_3PO_4) 4% (v/v), bathophenantrolina 0,5% (p/v) e FeCl_3 0,03% (m/v), homogeneizando-se a mistura vigorosamente e incubando-a, a 30 °C, por 90 minutos. As leituras foram realizadas a 534 nm. Todas as soluções foram preparadas em etanol 95%, exceto o TCA e o fosfato de sódio.

3.4.4 Peroxidação lipídica - MDA

A peroxidação lipídica foi determinada, por meio da quantificação de espécies reativas ao ácido tiobarbitúrico, conforme descrito por Buege e Aust (1978). Duzentos miligramas de tecido foliar foram macerados em N₂ líquido, acrescido de 20% de polivinilpolipirrolidona (m/v) e homogeneizados em ácido tricloroacético (TCA) 0,1% (m/v). O homogeneizado foi centrifugado a 10.000 x g, por 10 minutos. Alíquotas do sobrenadante foram adicionadas ao meio de reação (0,5% (m/v) de ácido tiobarbitúrico (TBA) e 10% (m/v) de TCA), incubando-se, em seguida, a 95°C, por 30 minutos. A reação foi paralisada por resfriamento rápido em gelo e as leituras determinadas em espectrofotômetro a 535 nm e 600 nm. O TBA forma complexos de cor avermelhada, com aldeídos de baixa massa molecular, como o

malondialdeído (MDA), produto secundário do processo de peroxidação. A concentração do complexo MDA/TBA foi calculada pela seguinte equação: $[MDA] = (A_{535} - A_{600})/(\xi \cdot b)$, em que: ξ (coeficiente de extinção = $1,56 \times 10^5 \text{ cm}^{-1}$); b (comprimento ótico = 1). A peroxidação foi expressa em $\mu\text{mol de MDA g}^{-1}$ de matéria fresca.

3.5 Análises estatísticas

Foram utilizadas duas técnicas estatísticas nas análises e interpretações dos dados obtidos em campo, sendo a estatística computacional, por meio da mineração de dados, e a análise de variância.

3.5.1 Mineração de dados

Utilizou-se a mineração de dados para analisar os dados de crescimento, desenvolvimento e trocas gasosas do cafeeiro, baseando-se no processo de descoberta de conhecimento proposto por Fayyad et al. (1996).

Os dados de crescimento e desenvolvimento do cafeeiro utilizados englobaram 96 instâncias da base de dados. Os atributos analisados foram:

- a) Avaliação: indica as estações do ano em que ocorreram as avaliações: primavera, verão, outono ou inverno;
- b) Número de nós: é a quantidade de nós que se desenvolveram no período de avaliação, representado por valores contínuos;
- c) Número de frutos: valores contínuos indicando a quantidade de frutos existentes no ramo;

- d) Crescimento de ramos: valor contínuo (em cm) representando o crescimento dos ramos em cada avaliação;
- e) Número de Folhas: indica o número de folhas do ramo nas diferentes avaliações;
- f) AF: área foliar, representado em cm^2 ;
- g) Altitude: valores discretos representando as três altitudes estudadas, 965 m, 1.195 m e 1.430 m.

Os dados de trocas gasosas utilizados inicialmente, também, englobaram 96 instâncias da base de dados. As variáveis analisadas, denominadas de atributos, foram:

- a) Avaliação: indica as estações do ano em que ocorreram as avaliações: primavera, verão, outono ou inverno;

- b) A: taxa fotossintética líquida, representada por valores contínuos;
- c) g_s: representado por valores contínuos, indica a condutância estomática;
- d) E: taxa de transpiração, representado por valores contínuos;
- e) V_{pd}: valores contínuos indicando o déficit de pressão de vapor do cafeeiro;
- f) T_{leaf}: valores contínuos indicando a temperatura da folha no momento em que ocorreram as avaliações;
- g) Pressão: pressão atmosférica exercida sobre a planta;
- h) C_i/C_a: valores contínuos indicando a eficiência de carboxilação;
- i) Altitude: valores discretos representando as três altitudes estudadas, 965 m, 1.195 m e 1.430 m.

Os dados passaram por pré-processamentos e transformações necessárias para uso da ferramenta computacional. Na etapa de mineração de dados aplicou-se a técnica de classificação, cujo objetivo foi identificar características distintas de classes pré-definidas, baseadas num conjunto de instâncias. Utilizou-se algoritmo de classificação, baseado em árvores de decisão, uma vez que representa de forma simples e eficiente o conhecimento. Nas árvores de decisão geradas, os nós representam os atributos; as arestas os valores possíveis para cada atributo; e os nós folhas as diferentes classes de um conjunto de treinamento.

Os dados foram analisados, utilizando o software WEKA (versão 3.6.1, Universidade de Waikato, Nova Zelândia). A escolha da ferramenta foi pela facilidade de uso e sua diversidade em algoritmos de aprendizado de máquina e ferramentas relacionadas. O software oferece suporte ao processo completo de mineração de

dados. O algoritmo utilizado foi o J48 (WITTEN; FRANK, 2005), um indutor de árvore de decisão disponível na ferramenta WEKA. O algoritmo J48 foi utilizado pela sua grande aceitação bem como pelo formato em que os dados se encontravam, discretos e contínuos.

3.5.2 Análise de variância

Os dados obtidos pelas análises de trocas gasosas (fotossíntese, respiração noturna e fotorrespiração) e bioquímicas, foram submetidos à análise de variância utilizando-se o programa estatístico SISVAR 4.3 (Sistema de Análise de Variância Para Dados Balanceados) (FERREIRA, 2011). As médias entre os tratamentos foram comparadas pelo teste de Scott-Knott, a 0,05 de probabilidade.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Crescimento e desenvolvimento

A leitura dessa árvore é feita, considerando o topo (nó raiz) em direção aos nós folhas, passando pelos seus ramos, de acordo com os testes nos valores dos atributos. Os nós folhas representam o objeto de estudo, ou seja, as diferentes altitudes estudadas. Cada ramo na árvore é uma conjunção de condições, assim, o percurso na árvore (da raiz à folha) corresponde a uma regra de classificação.

Para a análise de crescimento e desenvolvimento, a etapa de mineração de dados gerou um modelo exposto por meio de uma árvore de decisão (Figura 1).

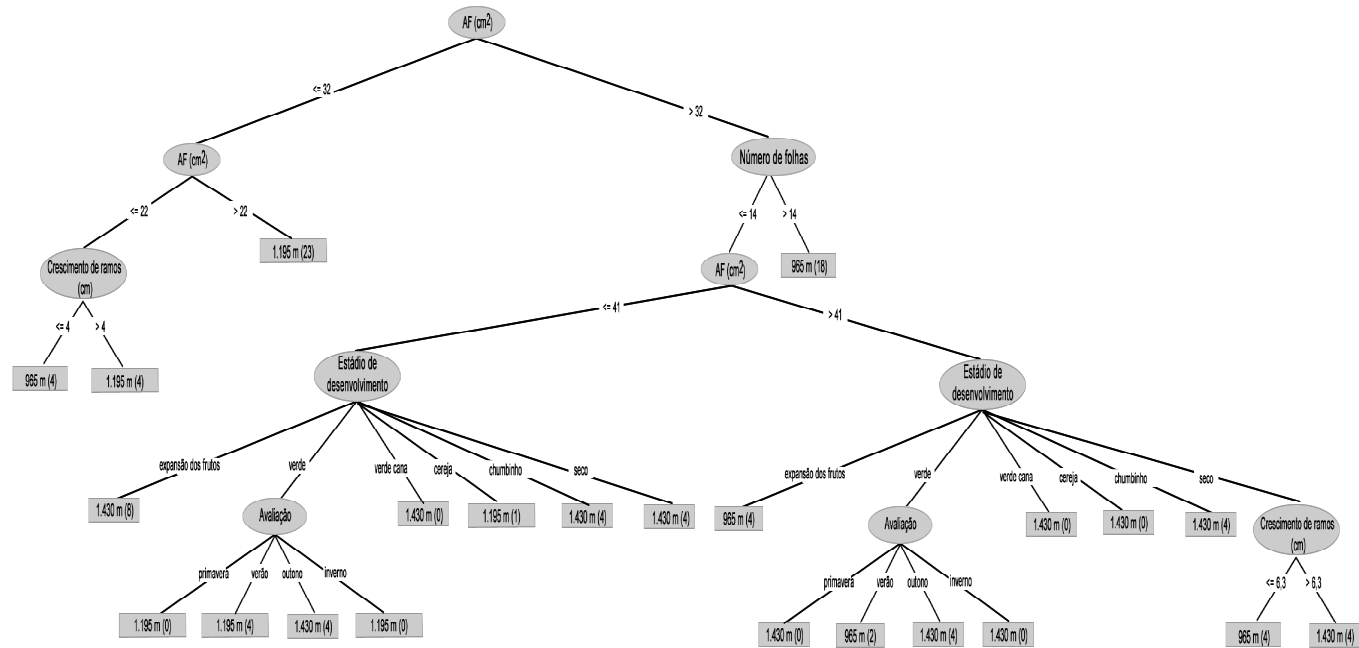


Figura 1 Modelo gerado por meio do processo de descoberta do conhecimento, utilizando dados de crescimento e desenvolvimento de cafeeiros submetidos a diferentes altitudes; 965 m, 1.195 m e 1.430 m; nas quatro estações do ano, primavera, verão, outono e inverno

O atributo área foliar foi identificado pela mineração como parâmetro de maior separabilidade dentre todas as instâncias. A ramificação à esquerda da raiz da árvore representa cafeeiros cuja área foliar é inferior ou igual a 32 cm^2 , apresentando 27 instâncias de cafeeiros, localizados em média altitude, mais especificamente a 1.195 m, e 4 instâncias de cafeeiros cultivados em baixa altitude, 965 m. Das 27 instâncias de cafeeiros de altitude intermediária, 23 possuem AF entre 23 e 32 cm^2 , e apenas 4 possuem AF inferior ou igual a 22 cm^2 . A ramificação à direita da árvore representa cafeeiros com área foliar superior a 32 cm^2 , com instâncias de cafeeiros cultivados tanto em baixa como em alta altitude, respectivamente, a 965 e 1.430 m. Com esse comportamento, pode-se perceber que cafeeiros localizados em altitudes mais baixas e mais altas apresentaram maior área foliar do que os cafeeiros cultivados em média altitude.

Seguindo a ramificação à direita da raiz da árvore o próximo atributo identificado pela mineração foi o atributo número de folhas, que se divide em duas ramificações, separando cafeeiros com quantidade de folhas inferior ou superior a 14. Cafeeiros situados em menor altitude possuem maior número de folhas, representado por 18 instâncias.

Cafeeiros em alta altitude, com área foliar maior que 32 cm², apresentaram crescimento maior que 6,3 cm, enquanto que cafeeiros em baixa altitude o crescimento foi menor ou igual que 6,3 cm. Já cafeeiros com área foliar inferior ou igual a 22 cm² apresentaram na altitude intermediária crescimento de ramos superior a 4,0 cm e cafeeiros na menor altitude apresentaram crescimento de ramos inferior ou igual a 4 cm. Isso demonstra que cafeeiros em baixa altitude apresentam crescimento de ramos mais lento do que cafeeiros sob altitudes intermediárias e altas. Sendo assim, cafeeiros situados em baixa altitude, 965 m,

apresentam menor crescimento de ramos, porém maior número de folhas.

Seguindo pela ramificação representativa de cafeeiros com maiores valores de área foliar, neste caso à direita, destacam-se duas grandes subarvores com o atributo estágio de desenvolvimento. Esse atributo apresentou ramificações relacionadas ao estágio em que o fruto se encontrava no momento da avaliação. As ramificações identificadas como verde foram divididas entre as estações do ano em que ocorreram as avaliações.

O atributo avaliação foi identificado neste ponto pelo fato dos cafeeiros apresentarem diferentes estágios de desenvolvimento dos frutos nas diferentes altitudes em uma mesma estação do ano. No outono visualizaram-se 4 instâncias na maior altitude, a 1.430 m, em que os cafeeiros se encontravam na fase de frutos verdes. Em contrapartida, na menor e intermediária altitude, os frutos se encontravam neste

mesmo estágio de desenvolvimento no verão, uma estação anterior.

Com isso verificou-se que enquanto os frutos de cafeeiros em maiores altitudes encontram-se no estágio de frutos verdes no outono, cafeeiros em altitudes mais baixas e intermediárias possuíam frutos verdes no verão, em uma estação anterior, mostrando que cafeeiros em maior altitude possuem desenvolvimento mais tardio e lento que os cultivados em baixa e intermediária altitude. Segundo Santos (2013), o aumento da altitude prolonga e uniformiza o desenvolvimento do fruto.

Laviola et al. (2007) verificaram que cafeeiros em regiões de maior altitude levam mais tempo para completar o seu ciclo e que o pico de exigência em fotoassimilados destes cafeeiros é mais tardio que em regiões de menores altitudes.

O estágio de desenvolvimento chumbinho foi verificado apenas na maior altitude. Isso ocorreu pelo

fato do desenvolvimento em maiores altitudes ser mais lento, sendo visualizado apenas para essa altitude esse estágio, que é anterior à expansão dos frutos.

Observa-se que a cada 100 metros de aumento na altitude ocorre a redução de 1°C na temperatura, que pode estar correlacionada com o menor enfolhamento de cafeeiros localizados em alta altitude, a 1.430 m. Segundo Silva et al. (2004b), o crescimento de cafeeiros acompanham a flutuação da temperatura e, em condições de redução na temperatura, ocorre um menor crescimento em cafeeiros. Estes mesmos autores demonstraram que cafeeiros apresentam 78% do seu crescimento no período de crescimento ativo, que compreende estações mais quentes e chuvosas, como primavera e verão e um período de crescimento lento, que compreende estações mais frias e secas, como outono e inverno.

4.2 Trocas gasosas

A árvore de decisão gerada inicialmente, utilizando o banco de dados de trocas gasosas, classificou as altitudes em diferentes faixas de pressão, uma vez que representou o atributo de maior relevância, como pode ser observado na Figura 2.

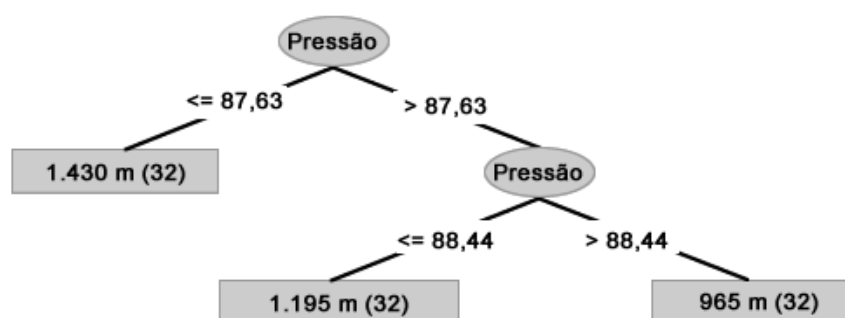


Figura 2 Modelo gerado inicialmente por meio do processo de descoberta do conhecimento utilizando dados de trocas gasosas de cafeeiros

Na menor altitude, os cafeeiros estavam expostos à pressão atmosférica acima de 89,2 kPa, já na altitude intermediária a pressão atmosférica encontrava-se entre 87,6 e 89,2 kPa, enquanto que em alta altitude esses valores eram inferiores ou iguais a 87,6 kPa.

Verificando-se que quanto maior a altitude menor será a pressão atmosférica exercida sobre a planta, o

comportamento visualizado foi o esperado. Embora o modelo possa ter retornado dados precisos e realistas, a árvore de decisão não explicou o comportamento das trocas gasosas realizadas pelos cafeeiros nas diferentes altitudes. Assim, retornou-se às etapas anteriores do processo de descoberta de conhecimento e retirou-se o atributo pressão, gerando outro modelo exposto na árvore de decisão (Figura3).

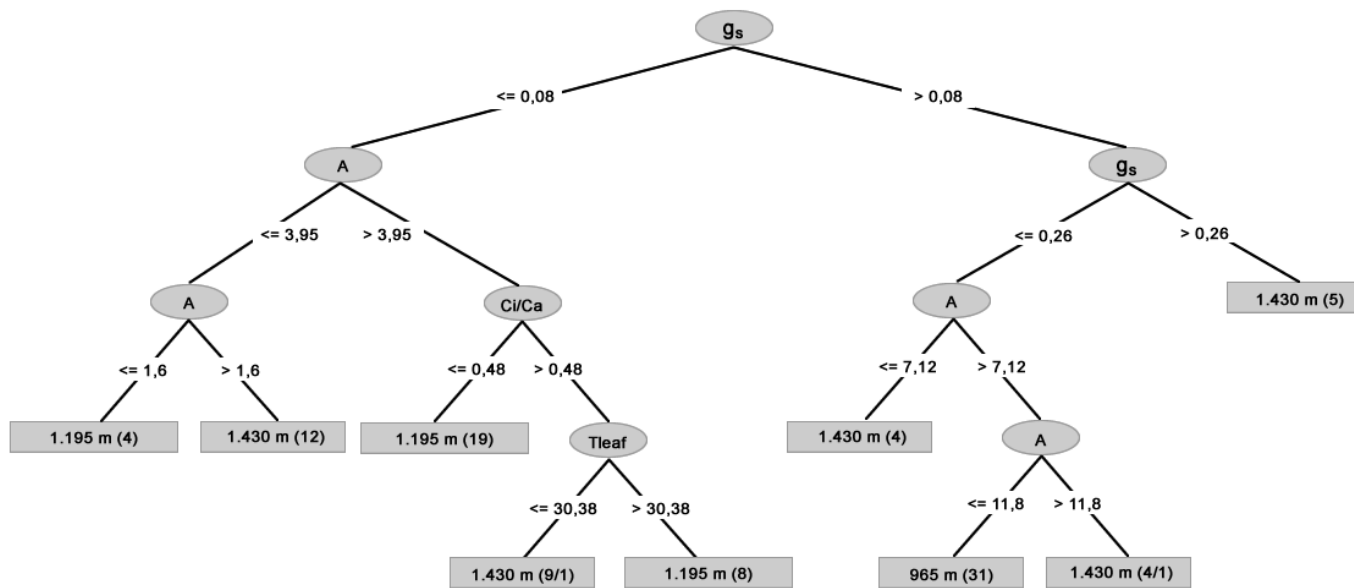


Figura 3 Modelo gerado por meio do processo de descoberta do conhecimento, utilizando dados de trocas gasosas de cafeeiros (g_s – condutância estomática, A – taxa fotossintética, Ci/Ca – eficiência carboxilativa e Tleaf – temperatura foliar) submetidos a diferentes altitudes; 965 m, 1.195 m e 1.430 m; nas quatro estações do ano, primavera, verão, outono e inverno

A condutância estomática foi o atributo de maior separabilidade. A ramificação da direita representou cafeeiros com valores de condutância estomática superiores a $0,08 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Já a ramificação da esquerda representou cafeeiros com condutância estomática inferiores ou iguais a $0,08 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ que, por sua vez, foram divididos por sua taxa fotossintética.

Verificou-se que grande parte das instâncias de cafeeiros, localizados nas altitudes de 1.195 m e 1430 m, encontraram-se na parte esquerda da árvore, e um pequeno conjunto na parte direita, demonstrando que quanto maior a altitude do cafeeiro menores foram as taxas de condutância estomática.

Pode-se observar que a altitude intermediária foi identificada com maior frequência no lado esquerdo da árvore, com, aproximadamente, 31 instâncias, indicando cafeeiros com valores de condutância estomática inferiores a $0,08 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Destas,

aproximadamente, 19 instâncias foram identificadas com valores de relação C_i/C_a menores ou iguais que 0,48 e, em maiores altitudes, a relação C_i/C_a foi superior a 0,48. Com isso pode-se concluir que cafeeiros localizados em altitudes intermediárias possuem maior eficiência carboxilativa. Cafeeiros localizados na maior altitude apresentaram menor temperatura foliar ($\leq 30,38$ °C), enquanto cafeeiros em altitude intermediária apresentaram valores superiores de temperatura foliar.

Este comportamento complementou a observação inicial, relatando que cafeeiros localizados em altitudes mais elevadas terão baixos valores de condutância estomática. Esse comportamento pode ser confirmado, analisando-se o lado direito da árvore, com aproximadamente 31 instâncias de cafeeiros cultivados em menor altitude com valores de condutância estomática superiores a $0,08 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, que, apesar de não ter sido destacado na árvore, ocorrem,

principalmente, nas estações primavera e verão, épocas do ano representadas por maiores temperaturas.

Cafeeiros localizados em baixa altitude apresentaram 31 instâncias na parte direita da árvore. Seguindo por este lado da árvore, o atributo taxa fotossintética é o próximo a influenciar o comportamento destes cafeeiros, que apresentaram valores entre 7,12 e 11,8.

Na maior altitude as taxas fotossintéticas foram dependentes da condutância estomática e menores condutâncias estomáticas desses cafeeiros resultaram em menores taxas fotossintéticas, sugerindo que as limitações difusivas foram um dos principais entraves para a fotossíntese nos cafeeiros localizados em condições de menores temperaturas.

Batista et al. (2012) demonstraram que oscilações diurnas nas taxas fotossintéticas e nos níveis de carboidratos em folhas de ramos anelados e não anelados de cafeeiros foram uma consequência de

limitações difusivas, em vez de limitações fotoquímicas ou mediadas pela retro alimentação do produto final da fotossíntese. Resultados semelhantes foram encontrados por Pompelli et al. (2010) os quais visualizaram que baixas temperaturas podem, em grande parte, deprimir a condutância estomática, mesmo quando a temperatura durante o dia é suficiente para a troca gasosa no cafeeiro. Verificaram, ainda, que baixa condutância estomática e relação C_i/C_a , nestas condições, sugerem que limitações estomáticas, em vez de bioquímicas, são responsáveis pela baixa taxa fotossintética.

Os efeitos promovidos por baixas temperaturas não são prontamente reversíveis e, em grande parte, são responsáveis pela baixa taxa fotossintética em cafeeiros. A fotossíntese pode ser afetada pela baixa temperatura por várias maneiras, sendo uma delas a fotoinibição (SILVA 2004b; RAMALHO et al., 2003).

Observando a taxa fotossintética, verificou-se que a menor altitude foi a que apresentou, entre as demais, maiores valores no verão, no outono e no inverno (Gráfico 1). Somente na primavera cafeeiros expostos à alta altitude foram os que apresentaram maiores taxas fotossintéticas. Na menor altitude as taxas se mantiveram ao longo das estações do ano, enquanto na intermediária o maior valor foi no verão e, na maior altitude, a maior taxa fotossintética foi encontrada na primavera e a menor no inverno.

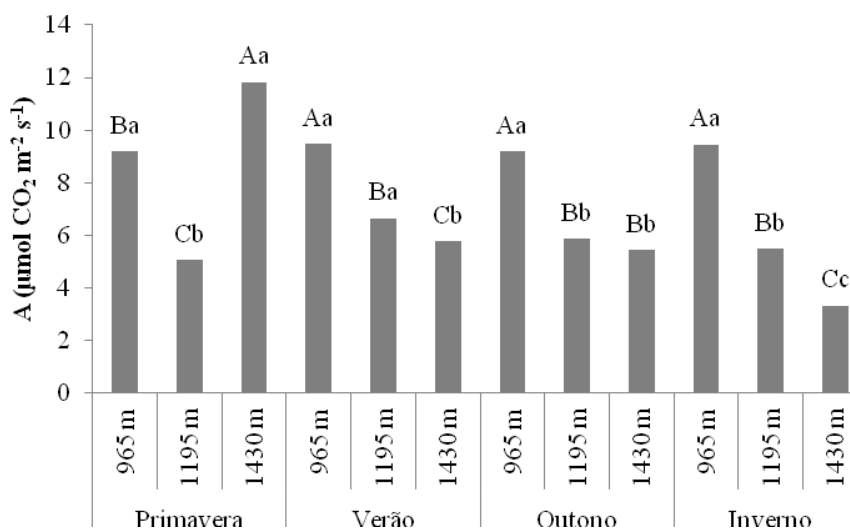


Gráfico 1 Taxas fotossintéticas líquidas (A) em folhas de cafeeiros submetidos a diferentes altitudes; 965 m, 1195 m e 1430 m nas quatro estações do ano

Nota: Letras maiúsculas comparam as altitudes em cada estação do ano e letras minúsculas comparam cada altitude ao longo das estações do ano. Letras diferentes indicam diferenças significativas a 0,05 de probabilidade, com base no teste de Scott-Knott.

Quanto aos dados climáticos, verificou-se que a pressão atmosférica apresentou pouca variação nas diferentes estações do ano (Gráfico 2). Embora tenham sido observadas diferenças na pressão atmosférica incidente nas diferentes altitudes, estas não foram suficientes para reduzir a pressão parcial de CO₂, que permaneceu praticamente constante nas diferentes altitudes e talhões durante todo o período experimental ($377,6 \pm 6,0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol ar}^{-1}$).

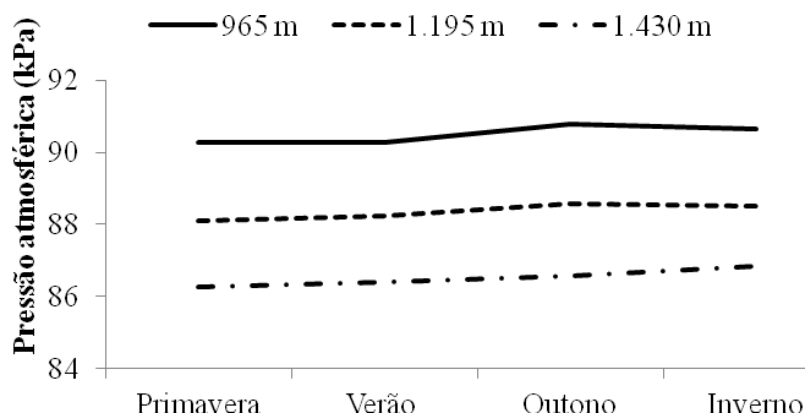


Gráfico 2 Pressão atmosférica incidente nos talhões localizados em diferentes altitudes

Pode-se verificar que a radiação incidente na menor altitude foi inferior a observada nos talhões situados nas altitudes intermediárias e altas e quanto maior a altitude maior a radiação diária incidente em cada estação do ano (Gráfico 3). O aumento da irradiância na cafeicultura promove uma redução significativa no crescimento foliar, na área foliar por planta, no índice de área foliar e no acúmulo de matéria seca das folhas. No entanto, o aumento no nível de irradiância promove um aumento na massa foliar específica (LARRAMENDI et al., 2005). Tal fato foi

observado neste trabalho e cafeeiros expostos a maiores altitudes, 965 e 1.195 m, apresentaram menor enfolhamento (Figura 1).

Observou-se, também, que na menor altitude ocorreu a maior precipitação em todas as estações do ano. Na maior altitude foi observada uma menor precipitação nas estações de outono e inverno do que nas demais altitudes, estações nas quais ocorre a colheita do café arábica no Brasil, o que pode influenciar, benéficamente, a qualidade de bebida do café em maiores altitudes (Gráfico 4).

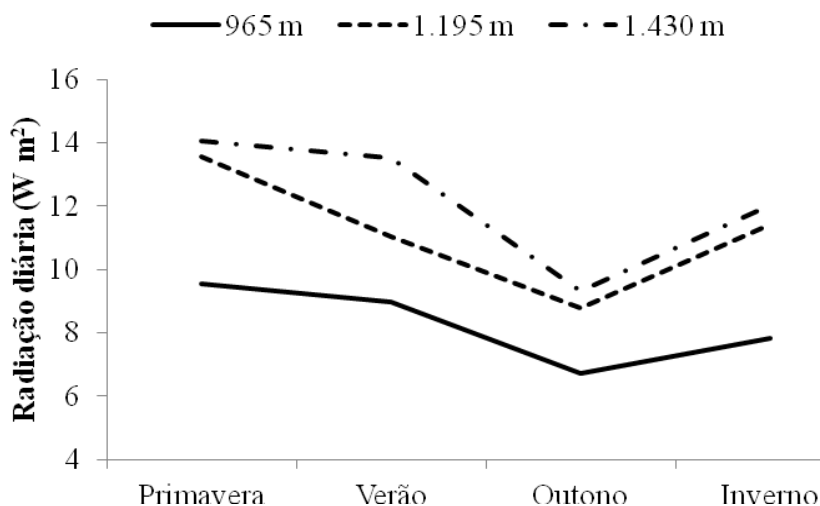


Gráfico 3 Radiação diária incidente em cada estação do ano nos talhões localizados em diferentes altitudes

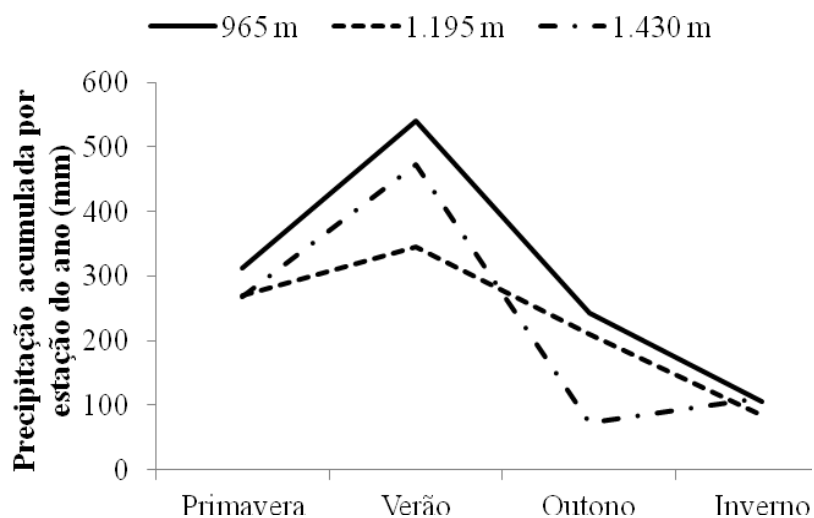


Gráfico 4 Precipitação acumulada em cada estação do ano nos talhões localizados em diferentes altitudes

Quanto à temperatura incidente, observou-se que na menor altitude ocorreram as maiores temperaturas incidentes em todas as estações do ano e cafeeiros situados em altitude média e alta as temperaturas tiveram poucas variações (Gráfico 5).

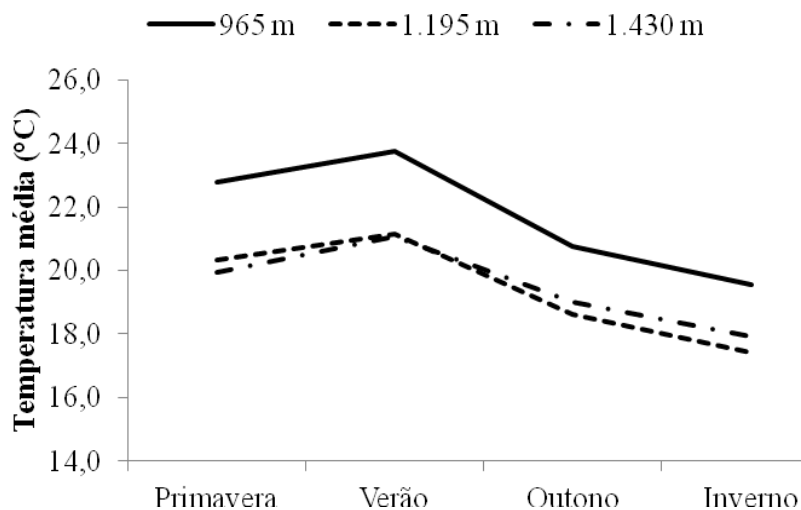


Gráfico 5 Temperatura média incidente em cada estação do ano nos talhões localizados em diferentes altitudes

A temperatura foliar variou de acordo com as estações do ano, apresentando maiores valores na primavera e verão, estações marcadas por períodos quentes e com alta radiação incidente, (Gráficos 3 e 5) e queda nas estações frias, outono e inverno. Na maior altitude verificaram-se os menores valores de temperatura, durante a condução do experimento, seguido por temperaturas intermediárias nas altitudes

entre 1.195 m e maiores temperaturas nas menores altitudes (Gráfico 5).

No Brasil, as regiões produtoras de café, muitas vezes, estão sujeitas a uma combinação de temperaturas noturnas frias (temperaturas mínimas normalmente variando de 5 a 12 °C) e de radiação solar diurna elevada. Estas condições estressantes podem levar a reduções marcantes no crescimento vegetativo e nas taxas de fotossíntese, levando ao excesso de energia de excitação no aparelho fotoquímico, que, em última análise, pode levar ao estresse oxidativo (POMPELLI et al., 2010).

Silva et al. (2004b) verificaram que, em condições de baixa temperatura, a taxa fotossintética tende a ser reduzida em cafeeiros. Estes dados corroboram com os verificados neste trabalho, no qual cafeeiros situados em altitudes intermediária e alta, onde ocorrem menor temperatura, apresentaram as menores taxas fotossintéticas.

Quanto à respiração noturna (Figura 19), cafeeiros situados na menor altitude apresentaram os maiores valores, exceto no inverno, quando maiores taxas respiratórias foram observadas em plantas da maior altitude. No entanto, nesta estação, as taxas respiratórias foram mínimas quando comparadas às apresentadas na estação de crescimento ativo do cafeeiro, primavera e verão. Na maior altitude, verificaram-se as menores taxas respiratórias na primavera e no verão.

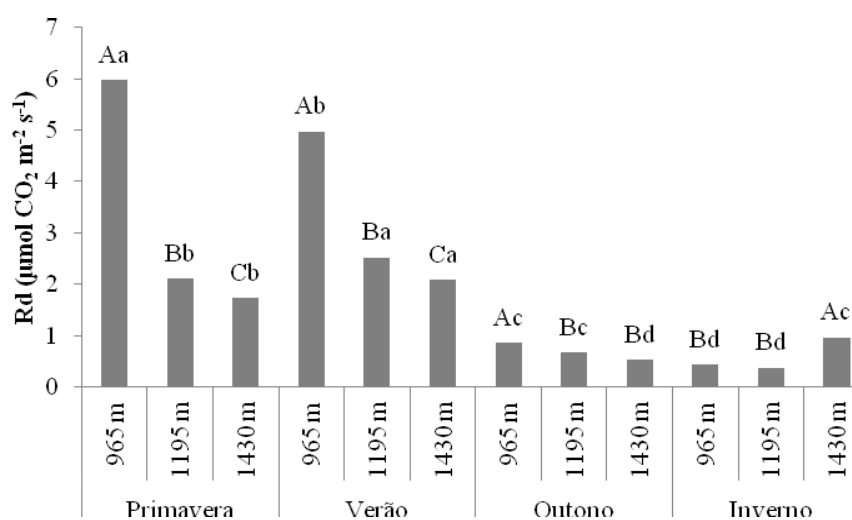


Gráfico 6 Respiração noturna (Rd) em folhas de cafeeiros submetidos a diferentes altitudes; 965 m, 1195 m e 1430 m nas quatro estações do ano

Nota: Letras maiúsculas comparam as altitudes em cada estação do ano e letras minúsculas comparam cada altitude ao longo das estações do ano. Letras diferentes indicam diferenças significativas a 0,05 de probabilidade, com base no teste de Scott-Knott.

A fotorrespiração, também, apresentou um padrão de comportamento semelhante, em que cafeeiros cultivados na baixa altitude apresentaram as maiores taxas fotorrespiratórias em todas as estações do ano (Gráfico 7). As menores taxas fotorrespiratórias foram observadas em cafeeiros situados na maior altitude, exceto na primavera. Pode-se observar, também, que, nas estações de crescimento ativo (primavera e verão), ocorreu maior fotorrespiração na menor e maior altitudes do que nas estações de crescimento reduzido (outono e inverno).

As temperaturas mais elevadas, como observado na menor altitude, promovem aumento no fluxo fotorrespiratório, mesmo com a menor radiação incidente nesta altitude. Isto ocorre pelo fato da relação

carboxilação/oxigenação da ribulose 1,5-bisfosfato (RuBP) ser dependente da preferência intrínseca da Rubisco ao CO₂ em comparação com O₂ (fator de especificidade) e da concentração de CO₂ do estroma em relação à de O₂. Ambos os fatores diminuem com o aumento da temperatura, favorecendo a fotorrespiração em relação à fotossíntese. Em baixas temperaturas, a fotorrespiração é baixa, porque o metabolismo fotossintético fica lento e a concentração de CO₂ se mantém alta (KANGASJÄRVI et al., 2012).

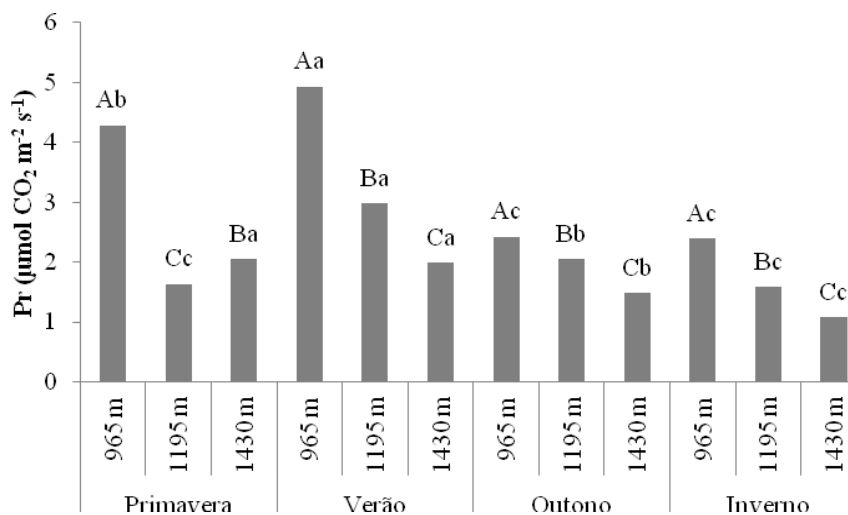


Gráfico 7 Fotorrespiração (Pr) em folhas de cafeeiros submetidos a diferentes altitudes; 965 m, 1195 m e 1430 m nas quatro estações do ano

Nota: Letras maiúsculas comparam as altitudes em cada estação do ano e letras minúsculas comparam cada altitude ao longo das estações do ano. Letras diferentes indicam diferenças significativas a 0,05 de probabilidade, com base no teste de Scott-Knott.

4.3 Carboidratos

Os teores de açúcares redutores, no geral, foram superiores na altitude mais elevada (Gráfico 8). Os cafeeiros situados em altitudes intermediárias apresentaram valores próximos ou inferiores aos cafeeiros sob baixa altitude, em todas as estações do ano. Para as altitudes menor e intermediária, maiores teores de AR foram encontrados no inverno, enquanto para a maior altitude os maiores teores foram encontrados no inverno e na primavera.

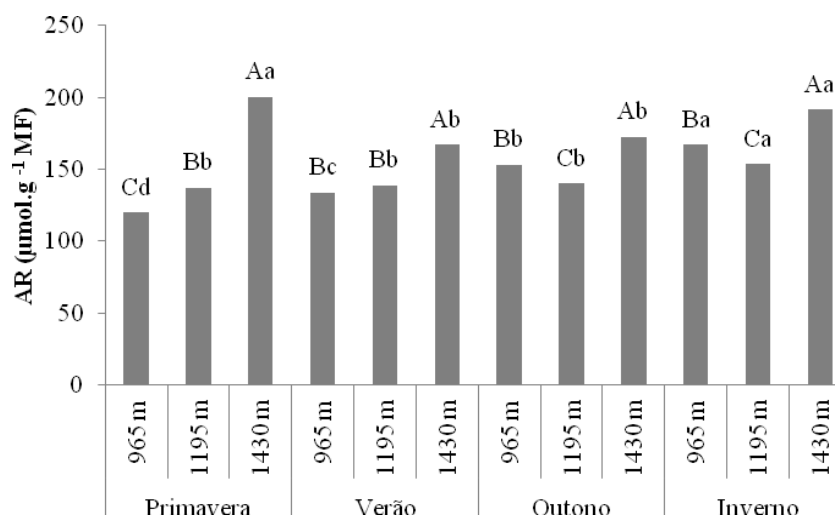


Gráfico 8 Açúcares redutores (AR) em folhas de cafeeiros submetidos a diferentes altitudes; 965 m, 1195 m e 1430 m nas quatro estações do ano

Nota: Letras maiúsculas comparam as altitudes em cada estação do ano e letras minúsculas comparam cada altitude ao longo das estações do ano. Letras diferentes indicam diferenças significativas a 0,05 de probabilidade, com base no teste de Scott-Knott.

Os açúcares solúveis totais apresentaram o mesmo comportamento observado nos açúcares redutores, com maiores concentrações nas maiores altitudes em todas as estações do ano (Gráfico 9).

Verificou-se que, na maior altitude, os açúcares solúveis totais tiveram uma redução nos seus teores, com menores valores no outono e no inverno. Esse fato pode estar relacionado à maior respiração noturna observada nos cafeeiros localizados em alta altitude no inverno (Gráfico 6). Como os cafeeiros nas maiores altitudes apresentaram menores temperaturas foliares (Gráfico 5), provavelmente, esse aumento na taxa respiratória na estação mais fria do ano foi para manter o metabolismo em níveis basais, evitando danos promovidos por baixas temperaturas.

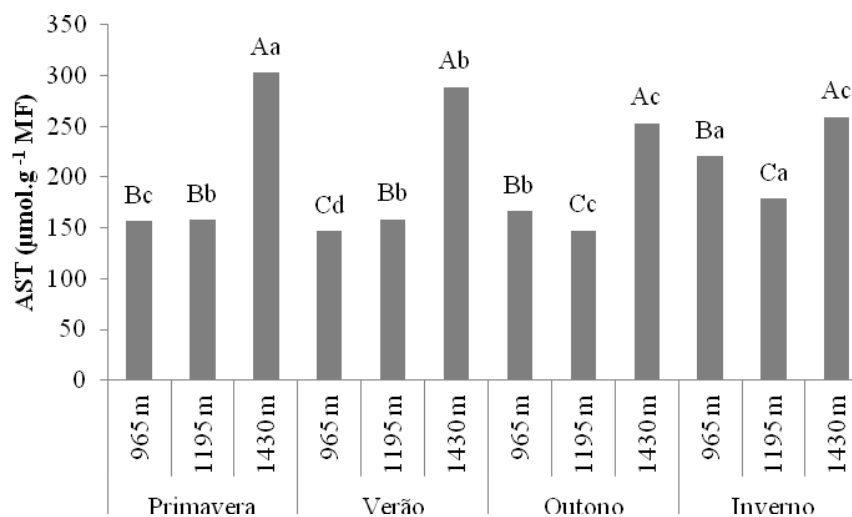


Gráfico 9 Açúcares solúveis totais (AST) em folhas de cafeeiros submetidos a diferentes altitudes; 965 m, 1195 m e 1430 m nas quatro estações do ano

Nota: Letras maiúsculas comparam as altitudes em cada estação do ano e letras minúsculas comparam cada altitude ao longo das estações do ano. Letras diferentes indicam diferenças significativas a 0,05 de probabilidade, com base no teste de Scott-Knott.

Quanto ao teor de amido verificou-se que, assim como os demais carboidratos, na maior altitude havia maior concentração de amido, enquanto os menores valores foram encontrados na menor altitude (Gráfico 10). Enquanto no período da primavera até o inverno houve um aumento nos teores de amido nas altitudes menor e intermediária, na maior altitude houve uma redução gradual desses teores.

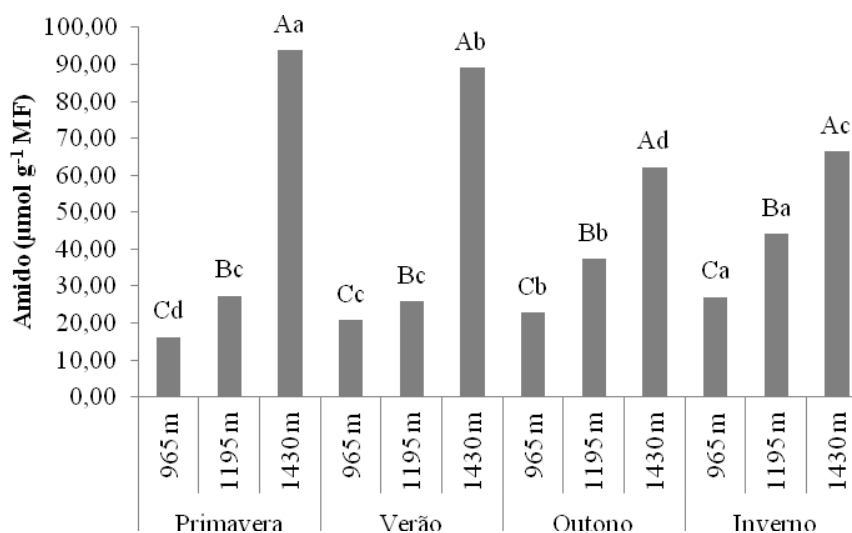


Gráfico 10 Teores de amido em folhas de cafeeiros submetidos a diferentes altitudes; 965 m, 1195 m e 1430 m nas quatro estações do ano

Nota: Letras maiúsculas comparam as altitudes em cada estação do ano e letras minúsculas comparam cada altitude ao longo das estações do ano. Letras diferentes indicam diferenças significativas a 0,05 de probabilidade, com base no teste de Scott-Knott.

O menor consumo de carboidratos na maior altitude, durante o período de crescimento lento, sugere que a oferta de carbono ultrapassou a demanda metabólica da folha. Assim, pode ser proposto que o menor enfolhamento em cafeeiros sob altas altitudes não está relacionado com a limitação de carbono, mas, provavelmente, com as baixas temperaturas,

corroborando com os resultados encontrados por Pompelli et al. (2010) e por Batista et al. (2012). Silva et al. (2004b), também, observaram que, em cafeeiro, a redução nas taxas de crescimento e fotossíntese, ocorreu em virtude do declínio da temperatura, não estando diretamente relacionada com os teores de carboidratos foliares.

Chanishvili et al. (2007) demonstraram que o aumento da altitude levou a um acúmulo de amido nas folhas de plantas herbáceas, ocasionado por uma diminuição no seu consumo fisiológico, em decorrência da redução do crescimento.

Os efeitos da altitude no crescimento e no acúmulo de carboidratos estão relacionados, principalmente, a variações de temperaturas. A temperatura possui influência direta sobre processos regulatórios da planta, interferindo na velocidade das reações enzimáticas. Menores temperaturas estão

relacionadas ao decréscimo nas taxas fotossintéticas e respiratórias (LAVIOLA et al., 2007).

O acúmulo de amido em frutos de cafeeiros é mais precoce em altitudes menores. Desta forma, o enchimento de grãos é mais crítico em condições de menor altitude, já que a planta completa esse processo em menor tempo. Além disso, em altitudes menores, plantas de cafeeiro podem sofrer maior desgaste, por apresentarem menor período de formação dos frutos. Nessas circunstâncias, as plantas necessitam absorver nutrientes e produzir carboidratos em menor espaço de tempo para suprir as necessidades dos frutos (LAVIOLA et al., 2007).

4.4 Acúmulo de peróxido de hidrogênio e peroxidação lipídica

Verificaram-se maiores teores de peróxido de hidrogênio (H_2O_2) nos cafeeiros que estavam localizados na menor altitude, enquanto os menores teores foram encontrados na maior altitude (Gráfico

11). Zhu et al. (2010), estudando o efeito da altitude em *Calligonum roborovskii*, verificaram que, em menores altitudes, ocorreu maior geração de H_2O_2 levando a uma maior peroxidação lipídica. Observou-se uma maior concentração de H_2O_2 nas estações de crescimento ativo (primavera e verão) e menores teores nas estações de crescimento reduzido (outono e inverno).

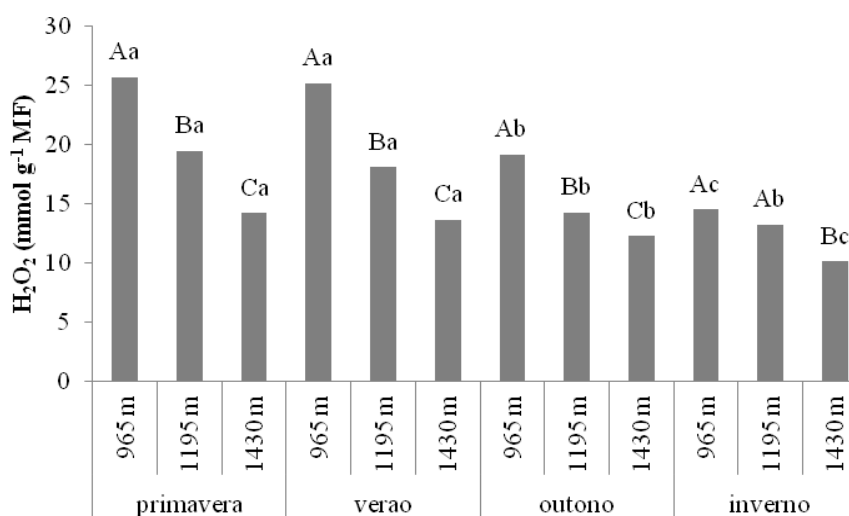


Gráfico 11 Peróxido de hidrogênio (H_2O_2) em folhas de café submetidos a diferentes altitudes; 965 m, 1195 m e 1430 m nas quatro estações do ano

Nota: Letras maiúsculas comparam as altitudes em cada estação do ano e letras minúsculas comparam cada altitude ao longo das estações do ano. Letras

diferentes indicam diferenças significativas a 0,05 de probabilidade, com base no teste de Scott-Knott.

Os cafeeiros localizados nas menores altitudes apresentaram maiores atividades do metabolismo fotossintético, respiratório e fotorrespiratório (Gráficos 1, 6 e 7). Este metabolismo ativo, juntamente com a exposição destes cafeeiros a maiores temperaturas, podem ser os responsáveis pelo aumento na produção de espécies reativas de oxigênio (EROs) nas menores altitudes.

Os cloroplastos são considerados a principal organela geradora de EROs em plantas. Uma vez que as plantas necessitam de mecanismos para dissipar o excesso de radiação luminosa recebido, aceptores alternativos de elétrons como o oxigênio são usados, resultando na formação de EROs. Condições que limitam a fixação de CO_2 , tais como altas temperaturas, conduzem inevitavelmente a um aumento do acúmulo de EROs, à medida que mais moléculas de

O_2 serão usadas como receptores de elétrons (DAT et al., 2000).

Pelo fato do H_2O_2 ser a única EROs que pode difundir por meio das aquaporinas nas membranas e em distâncias maiores dentro da célula, além de ser relativamente estável em relação as outras EROs , tem recebido atenção especial como uma molécula sinalizadora envolvida na regulação de processos biológicos específicos, promovendo tolerância contra vários estresses ambientais (SHARMA et al., 2012). Em baixas ou moderadas concentrações, o H_2O_2 atua como mensageiro secundário em cascatas de sinalização intracelular, mediando várias respostas em células vegetais como o fechamento estomático, a morte celular programada e a aquisição de tolerância a stresses bióticos e abióticos. A resistência, tempo de vida e a concentração de EROs depende do equilíbrio entre a sua produção e remoção pelos antioxidantes. As plantas desenvolveram uma rede de regulação

complexa, para mediar respostas bióticas e abióticas de estresse com base na síntese, limpeza e sinalização de EROs. Os processos de produção e remoção de EROs devem ser rigorosamente controlados de modo a evitar o estresse oxidativo (MITTLER et al., 2011).

Fotorrespiração atualmente é apreciada como uma parte importante da resposta ao estresse em tecidos vegetais evitando o acúmulo de EROs. Reações fotorrespiratórias podem dissipar o excesso de equivalentes redutores e energia direta (usando ATP, NAD(P)H e a ferredoxina reduzida) ou indiretamente (oxidase alternativa), proporcionando um aumento interno de CO₂. No entanto, a fotorrespiração é, também, uma fonte de H₂O₂ que, possivelmente, esteja envolvida na transdução de sinais, resultando na modulação da expressão gênica (VOSS et al., 2013).

Sendo assim, no presente estudo, o aumento da fotorrespiração em cafeeiros situados em baixas altitudes pode ser visto como um mecanismo para

reduzir a concentração de espécies reativas de oxigênio, prevenindo a peroxidação lipídica e danos associados. No entanto, esta sinalização vai depender da relação entre formação e remoção das EROs afim de evitar qualquer lesão oxidativa.

Os teores de malondialdeído (MDA), produto resultante da peroxidação lipídica, foram mais elevados na menor altitude, enquanto os menores valores foram encontrados na maior altitude (Gráfico 12). Comparando-se os níveis de peroxidação lipídica entre as estações do ano, plantas da menor altitude apresentaram os menores valores no inverno, enquanto as plantas da maior altitude tiveram seus níveis aumentados nesta estação. Para altitude intermediária, maiores valores foram encontrados no verão.

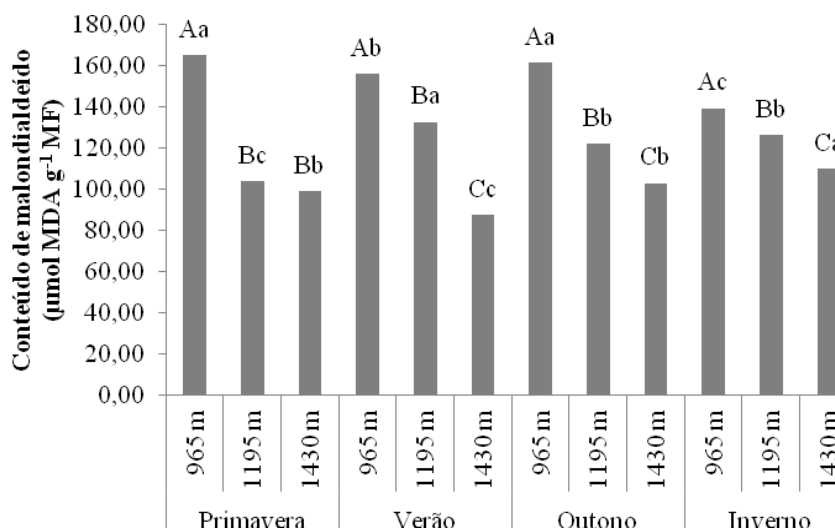


Gráfico 12 Conteúdo de malondialdeído (MDA), em folhas de cafeeiros submetidos a diferentes altitudes; 965 m, 1195 m e 1430 m nas quatro estações do ano

Nota: Letras maiúsculas comparam as altitudes em cada estação do ano e letras minúsculas comparam cada altitude ao longo das estações do ano. Letras diferentes indicam diferenças significativas a 0,05 de probabilidade, com base no teste de Scott-Knott.

Quando o nível de EROs excede a capacidade antioxidante de uma célula, há ocorrência de estresse oxidativo. No entanto, a produção e a eliminação de EROs em equilíbrio é perturbada sob uma série de condições estressantes, como salinidade, seca, alta luminosidade, aumento na temperatura, patógenos e

assim por diante (GILL; TUTEJA, 2010). Maior nível de EROs pode causar danos a biomoléculas tais como lípidos, proteínas e DNA. Estas reações podem alterar as propriedades intrínsecas da membrana, como a fluidez, o transporte de íons, a perda de atividades enzimáticas, a inibição da síntese de proteínas, danos no DNA e, em último caso, levar à morte celular (SHARMA et al., 2012).

O nível de peroxidação lipídica tem sido amplamente utilizado como um indicador do dano mediado por EROs para membranas celulares sob condições de estresse. A concentração de malondialdeído reflete o nível de peroxidação lipídica resultante do estresse oxidativo. O conteúdo MDA em genótipos de arroz tolerantes ao frio manteve-se em baixos níveis após o tratamento pelo frio, enquanto em genótipos sensíveis aumentou rapidamente (HUANG; GUO, 2005). Segundo Suzuki e Mittler (2006), o estresse térmico, em virtude de temperaturas elevadas,

provoca deficiências na função mitocondrial e resulta na indução de danos oxidativos que se manifesta na peroxidação lipídica. Neste trabalho foi verificado que, em menor altitude, onde as temperaturas foram mais elevadas ao longo do ano, houve uma elevada produção de EROs que culminou com maior peroxidação lipídica nas plantas expostas a esta condição.

4.5 Ácido ascórbico

Ao contrário do observado nos teores de peróxido de hidrogênio e peroxidação lipídica, as plantas localizadas na maior altitude apresentaram maiores teores de ácido ascórbico (AsA) (Gráfico 13). Nas estações mais frias do ano, outono e inverno, podem-se observar maiores teores de ácido ascórbico. Provavelmente esta maior concentração de AsA evitou que, em condições de estresse por redução na temperatura, houvesse maior produção de EROs e,

consequentemente, maiores danos ao sistema fotossintético do cafeeiro.

O ácido ascórbico, antioxidante de baixo peso molecular, encontrado em maiores concentrações nos cafeeiros, localizados em altas altitudes, provavelmente, agiu neutralizando e reduzindo os teores de H_2O_2 , evitando que ocorressem danos celulares em cafeeiros expostos ao estresse por baixas temperaturas.

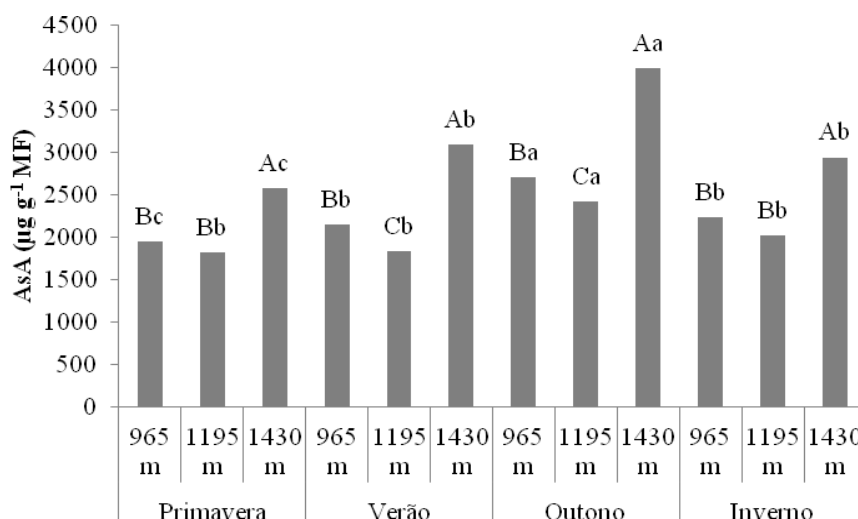


Gráfico 13 Conteúdo de ácido ascórbico (AsA) em folhas de cafeeiros submetidos a diferentes altitudes; 965 m, 1195 m e 1430 m nas quatro estações do ano

Nota: Letras maiúsculas comparam as altitudes em cada estação do ano e letras minúsculas comparam cada altitude ao longo das estações do ano. Letras diferentes indicam diferenças significativas a 0,05 de probabilidade, com base no teste de Scott-Knott.

Estudos têm comprovado que, em plantas de altitudes elevadas, ocorre um aumento na concentração de antioxidantes e de outros compostos solúveis que estão associados à sobrevivência nestas condições (ÖNCELL et al., 2004; REN et al., 1999).

Estresse por frio é um fator ambiental fundamental que limita o crescimento e a produtividade

das plantas cultivadas. O resfriamento provoca excesso de produção de EROs por agravar o desequilíbrio entre a absorção de irradiância luminosa e seu uso por meio da inibição da atividade do ciclo de Calvin-Benson, aumentando o fluxo de elétrons fotossintéticos para O₂ (SHARMA et al., 2012). Esse estresse, também, provoca reduções significativas no conteúdo e atividade inicial da RUBISCO, levando a um maior fluxo de elétrons para o O₂ (ZHOU et al., 2006).

Antioxidantes não enzimáticos como o AsA, carotenoides e α -tocoferol desempenham papel importante na resposta ao frio. Sob condições de estresse pelo frio, os antioxidantes de baixo peso molecular, especialmente o AsA, têm sido sugeridos como um componente importante na defesa da célula vegetal (SHARMA et al., 2012). O ciclo ascorbato - glutathiona pode ser o mecanismo antioxidante mais importante nos cloroplastos das plantas. As enzimas envolvidas neste ciclo são peroxidase do ascorbato

(APX), redutase do monodehidroascorbato (MDHAR), redutase do dehidroascorbato (DHAR) e redutase da glutatona (GR). O ascorbato (AsA) desempenha uma função central na proteção das células vegetais contra o estresse oxidativo e 12-30 % do AsA pode ser acumulado nos cloroplastos (HOREMANS; FOYER; ASARD, 2000). O AsA atua como um doador de elétrons na reação de desintoxicação de H_2O_2 catalisada pela APX, o que pode otimizar o processo de reparação do PSII (LI et al., 2010). AsA, também, reduz a fotoinibição, promovendo a conversão de violaxantina a zeaxantina no ciclo das xantofilas para dissipar o excesso de energia de excitação (CHEN; GALLIE, 2006).

Sob estresse por exposição a baixas e altas temperaturas, plantas transgênicas de tomate com superexpressão da redutase do monodehidroascorbato apresentaram menor nível de peróxido de hidrogênio (H_2O_2), maior taxa fotossintética, maior eficiência

fotoquímica do PSII (Fv/Fm) e maior peso fresco em comparação com plantas do tipo selvagem. Estes resultados indicam que a superexpressão da redutase do monodehidroascorbato desempenhou um papel importante em aliviar a fotoinibição do PSI e PSII e aumentar a tolerância a estresses abióticos por elevar o nível de AsA (LI et al., 2010).

Estudos comparativos utilizando genótipos de arroz tolerantes e sensíveis ao frio têm demonstrado que atividades mais elevadas de enzimas antioxidantes e maior teor de AsA estão associados com a tolerância ao frio (HUANG; GUO, 2005).

Na menor altitude foram observados maiores acúmulos de H₂O₂ e maior peroxidação lipídica. No entanto, plantas localizadas nas maiores altitudes apresentaram maiores teores de ácido ascórbico que, provavelmente, agiu neutralizando e reduzindo os teores de EROs, evitando que ocorressem danos celulares na maior altitude. Isto pode ser comprovado

pelos menores níveis de H_2O_2 e de peroxidação lipídica nas plantas da maior altitude. Os cafeeiros localizados nas menores altitudes apresentaram maiores atividades do metabolismo fotossintético, respiratório e fotorrespiratório e menores concentrações de carboidratos. Este metabolismo ativo, juntamente com a exposição destes cafeeiros a maiores temperaturas e menores conteúdos de AsA, podem ser os responsáveis pelo aumento na produção de EROs nas menores altitudes, culminando com o aumento de peroxidação lipídica nestes cafeeiros.

Maiores concentrações de carboidratos e ascorbato, em todas as estações do ano em plantas da maior altitude, podem estar relacionadas com a menor peroxidação lipídica e menores danos promovidos pelo estresse nestas plantas. Os efeitos da altitude no crescimento e no acúmulo de carboidratos estão relacionados, principalmente, a variações de temperaturas entre as altitudes. A temperatura possui

influência direta sobre processos regulatórios da planta, interferindo na velocidade das reações enzimáticas. Cafeeiros cultivados em maior altitude possuem desenvolvimento mais tardio e lento que os cultivados em baixas e intermediárias altitudes prolongando o desenvolvimento do fruto.

Silva et al. (2004a), avaliando a qualidade do café produzido na região sul de Minas em diferentes altitudes, verificaram que a combinação dos atributos acidez baixa, corpo baixo e doçura alta observadas nas amostras, indica que os cafés produzidos em maior altitude apresentam potencialmente melhores características para obtenção de bebidas finas.

Os atributos aqui verificados em cafeeiros localizados na microrregião da Serra da Mantiqueira sob alta altitude, como maiores acúmulos de carboidratos e ácido ascórbico e menores teores de peróxido de hidrogênio e peroxidação lipídica, podem

levar à obtenção de qualidade superior em frutos de cafeeiros obtidos nestas condições.

5 CONCLUSÃO

Cafeeiros submetidos à elevada altitude apresentam menores taxas fotossintéticas, respiratórias e fotorrespiratórias, porém possuem maiores acúmulos de carboidratos aliados a uma menor formação de espécies reativas de oxigênio e maior teor de ascorbato. Esses cafeeiros possuem maior crescimento de ramos e menor enfolhamento o que, juntamente com maior acúmulo de reservas, leva a uma maturação mais tardia.

A altitude foi determinante para as diferenças fisiológicas entre as plantas estudadas. O estresse oxidativo foi mais intenso em cafeeiros de menor altitude, uma vez que os níveis de antioxidantes foram mais elevados em maiores altitudes, o que atenuou a formação de EROs, fato que pode estar relacionado com a melhor qualidade de bebida apresentada por cafés em maiores altitudes.

REFERÊNCIAS

- ALFONSI, R. R. **Histórico climatológico da cafeicultura brasileira**. Campinas: Instituto Agronômico, 2000.
- ALPIZAR, E.; BERTRAND, B. Incidence of elevation on chemical composition and beverage quality of coffee in Central America. In: INTERNATIONAL CONFERENCE IN COFFEE SCIENCE, 20., 2004, Bangalore. **Proceedings...** Bangalore-India: ASIC, 2004. 1 CD ROOM.
- ALVES, J. D. Morfologia do cafeeiro. In: CARVALHO, C. H. S. **Cultivares de café: origem, características e recomendações**. Brasília: Embrapa Café, 2008. p. 35-57.
- ALVES, J. D.; LIVRAMENTO, D. E. **Morfologia e fisiologia do cafeeiro: volume 1** Lavras. Editora da UFLA, 2003.
- AMARAL, J. A. T. **Crescimento vegetativo estacional do cafeeiro e suas interações com fontes de nitrogênio, fotoperíodo, fotossíntese e assimilação do nitrogênio**. 1991. 139 p. Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 1991.
- AMARANTE, C. V. T. et al. Radiação, fotossíntese, rendimento e qualidade de frutos em macieiras 'Royal Gala' cobertas com telas antigranizo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 42, n. 7, p. 925-931, jul. 2007.
- AMORIM, H.V. et al. Estudo sobre a alimentação mineral do cafeeiro XVII: efeito da adubação N, P e K, na composição química do solo, do fruto e na qualidade da bebida. **Anais da Escola Superior Luiz de Queiroz**, Piracicaba, v. 22, p. 130-152, 1965.
- ARAKAWA, N. et al. A rapid and sensitive method for the determination of ascorbic acid using 4,7-diphenyl-1,10-phenanthroline. **Agricultural and Biological Chemistry**, Tóquio, v. 45, n. 5, p. 1289-1290, May 1981.
- ARAUJO, W. L. et al. Limitations to photosynthesis in coffee leaves from different canopy positions. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v. 46, n. 10, p. 884-890, Oct. 2008.

ASSAD, E. D.; PINTO, H. S. (Org.). **Zoneamento agroclimático para o cultivo do café (C. arabica) para os estados de São Paulo, Paraná, Minas Gerais, Goiás e sudoeste da Bahia**. Brasília: Embrapa, 2001.

AVELINO, J. et al. Effects of slope exposure, altitude and yield on coffee quality in two altitude terroirs of Costa Rica, Orosi and Santa María de Dota. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, London, v. 85 n. 11, p. 1869–1876. Aug. 2005.

BARBOSA, J. et al. Coffee quality and its interactions with environmental factors in Minas Gerais, Brazil. **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 4, n. 5, p. 181-190, Mar. 2012.

BARBOSA, J. N. et al. Distribuição espacial de cafés do estado de Minas Gerais e sua relação com a qualidade. **Coffee Science**, Lavras, v. 5 n. 3, p. 237-250, set./dez. 2010.

BARROS, R. S. et al. Determinação da área de folhas do café (Coffea arabica L cv. 'Bourbon Amarelo'). **Revista Ceres**, Viçosa, v. 20, n. 107, p. 44-52, mar. 1973.

BATISTA, K. D. et al. Photosynthetic limitations in coffee plants are chiefly governed by diffusive factors. **Trees**, Santa Mônica, v. 26, n. 2, p. 459-468, Apr. 2012.

BHATTACHARJEE, S. Reactive oxygen species and oxidative burst: Roles in stress, senescence and signal transduction in plants. **Current Science**, Columbus, v. 89, n. 7, p. 1113-1121, Oct. 2005.

BUEGE, J. A.; AUST, S. D. Microsomal lipid peroxidation. **Methods in Enzimology**, New York, v. 52, p. 302-310, 1978.

CAMARGO, A. P. Arborização de cafezais. **O Agrônomo**, Campinas, v. 59, n. 1, p. 25-27, 2007.

CAMARGO, A. P. Florescimento e frutificação de café arábica nas diferentes regiões cafeeiras do Brasil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 20, n. 7, p. 831-839, 1985.

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

CARVALHO, A. et al. Melhoria do cafeeiro XIII: café bourbon amarelo. **Bragantia**, Campinas, v. 16, n. 28, p. 411-454, 1957.

CHAN, T. et al. Quality control of photosystem ii: lipid peroxidation accelerates photoinhibition under excessive illumination. **Plos One**, Califórnia, v. 7, n. 12, p. 1-14, Dec. 2012.

CHANISHVILI, S. et al. Effect of altitude on the contents of antioxidants in leaves of some herbaceous plants. **Russian Journal of Ecology**, New York, v. 38, n. 5, p. 367-373, Sept. 2007.

CHAVES, A. R. M. et al. Varying leaf-to-fruit ratios affect branch growth and dieback, with little to no effect on photosynthesis, carbohydrate or mineral pools, in different canopy positions of field-grown coffee trees. **Environmental and Experimental Botany**, Elmsford, v. 77, p. 207-218, Apr. 2012.

CHEN, Z.; GALLIE, D. R. Dehydroascorbate reductase affects leaf growth, development, and function. **Plant Physiology**, Washington, v. 142, n. 2, p. 775-787, Oct. 2006.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. **Acompanhamento da safra brasileira de café: primeiro levantamento: volume 1**. Brasília: Conab, 2014. Disponível em: <http://www.conab.gov.br/OlalaCMS/uploads/arquivos/14_01_09_09_18_57_boletim_cafe_-_original.pdf>. Acesso em: 23 jan. 2014.

DAMATTA, F. M.; RENA, A. B. Tolerância do café à seca. In: ZAMBOLIN, L. **Tecnologias de produção de café com qualidade**. Viçosa: Editora da UFV, 2001. p. 65-100.

DAT, J. et al. Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. **Cellular and Molecular Life Sciences**, Basel, v. 57, n. 5, p. 779-795, May 2000.

DECAZY, F. et al. Quality of different honduran coffees in relation to several environments. **Journal of Food Science**, Chicago, v. 68, n. 7, p. 2356-2361, Sept. 2003.

DISCHE, Z. General color reactions. In: WHISTLER, R. L.; WOLFRAM, M. L. **Carbohydrate chemistry**. New York: Academic Press, 1962. p. 477-520.

FAHL, J. I.; CARELLI, M. L. C. Influência do sombreamento nas características fisiológicas envolvidas no crescimento de espécies de coffeea. In: SIMPÓSIO

INTERNACIONAL SOBRE CAFÉ ADENSADO, 1994, Londrina. **Anais...**
Londrina: IAP, 1994. p. 289-290. 1 CD ROM.

FARAH, A. et al. Correlation between cup quality and chemical attributes of Brazilian coffee. **Food Chemistry**, London, v. 98, n. 2, p. 373-380, 2005.

FARQUHAR, G. D.; VON CAEMMERER, S. Modelling of photosynthetic responses to environmental conditions. In: LANGE, O. L. et al. (Ed.). **Physiological plant ecology II: encyclopedia of plant physiology**. Heidelberg: Springer-Verlag, 1982. p. 550-587.

FAYYAD, U. et al. **Advances in knowledge discovery and data mining**. Cambridge: MIT Press, 1996.

FERREIRA, D. F. Sisvar: a computer statistical analysis system. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 35, n. 6, p. 1039-1042, nov./dec. 2011.

FIGUEIREDO, L. P. et al. The potencial for high quality Bourbon coffees from different environments. **Journal of Agricultural Science**, Canada, v. 5, n. 10, p. 87-98, 2013.

FIGUEIREDO, L. P. **Perfil sensorial e químico de genótipos de cafeeiro bourbon de diferentes origens geográficas**. 2010. 81 p. Dissertação (Mestrado em Ciências dos Alimentos) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2010.

FOYER, C. H.; SHIGEOKA, S. Understanding oxidative stress and antioxidant functions to enhance photosynthesis. **Plant Physiology**, London, v. 155, n. 1, p. 93-200, Jan. 2011.

GILL, S. S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v. 48, n. 12, p. 909-930, Dec. 2010.

GOMIDE, M. B. et al. Comparação entre métodos de determinação de área foliar em cafeeiros Mundo Novo e Catuaí. **Ciência e Prática**, Lavras, v. 1, n. 2, p. 118-123, dez. 1977.

GUERREIRO FILHO, O.; FAZUOLI, L. C.; AGUIAR, A. T. E. Cultivares de Coffea Arabica selecionadas pelo IAC: características botânicas, tecnológicas, agronômicas e descritores mínimos. **O Agrônomo**, Campinas, v. 55, n. 2, p. 34-37, 2006.

- GUYOT, B. et al. Influence de l'altitude et de l'ombrage des cafés Arabica. **Plantations, Recherche, Développement**, Versalhes, v. 3, n. 4, p. 272-283, 1996.
- HOREMANS, N.; FOYER, C. H.; ASARD, H. Transport and action of ascorbate at the plant plasma membrane. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 5, n. 6, p. 263-267, June 2000.
- HUANG, M.; GUO, Z. Responses of antioxidative system to chilling stress in two rice cultivars differing in sensitivity. **Biologia Plantarum**, Praha, v. 49, n. 1, p. 81-84, Mar. 2005.
- KANGASJÄRVI, S. et al. Photosynthesis, photorespiration, and light signalling in defence responses. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 63, n. 4, p. 1619-1636, Feb. 2012.
- LÄDERACH, P. et al. Systematic agronomic farm management for improved coffee quality. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 120, n. 3, p. 321-329, Feb. 2011.
- LARRAMENDI, L. R. et al. Aplicación del enfoque multivariado para estudiar las respuestas fisiológicas del cafeto (*Coffea arabica* L. var. Caturra rojo) a diferentes niveles de radiación solar. **Centro Agrícola**, Cuba, v. 32, n. 2, p. 23-30, abr./jun. 2005.
- LAVIOLA, B. G. et al. Alocação de fotoassimilados em folhas e frutos de cafeeiro cultivado em duas altitudes. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 42, n. 11, p. 1521-1530, nov. 2007.
- LEE, H. J. Most expensive coffee. **Forbes**, New York, July 2006. Disponível em: <http://www.forbes.com/2006/07/19/priciest-coffee-beans_cx_hl_0720featA_ls.html>. Acesso em: 18 jan. 2014.
- LI, F. et al. Overexpression of chloroplastic monodehydroascorbate reductase enhanced tolerance to temperature and methyl viologen-mediated oxidative stresses. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 139, n. 4, p. 421-434, Aug. 2010.
- MARTINS, D. R.; CAMARGO, O. A. de.; BATAGLIA, O. C. Qualidade do grão e da bebida em cafeeiros tratados com lodo de esgoto. **Bragantia**, Campinas, v. 64, n. 1, p. 115-126, 2005.

MATIELLO, J. B. Processamento, classificação, industrialização e consumo de café. In: MATIELLO, J. B. **O café: do cultivo ao consumo**. São Paulo: Globo, 1991. p. 272-319.

MILLER, G. L. Use of dinitrosalicylic acid reagent for determination of reducing sugar. **Analytical Chemistry**, Washington, v. 31, n. 3, p. 426-428, 1959.

MITTLER, R. et al. ROS signaling: the new wave? **Trends in Plant Science**, Kidlington, v. 16, n. 6, p. 300-309, June 2011.

NACIF, A. P. de. **Fenologia e produtividade do cafeeiro (Coffea arábica L.) cv. Catuaí sob diferentes densidades de plantio e doses de fertilizantes, no cerrado de Patrocínio-MG**. 1997. 124 p. Tese (Doutorado em Fitotecnia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 1997.

NATIONAL COFFEE ASSOCIATION. **All about coffee**. New York: Broadway, 2014. Disponível em: <<http://www.ncausa.org/i4a/pages/index.cfm?pageid=75>>. Acesso em: 28 jan. 2014.

NIEDERHAUSER, N. et al. Information and its management for differentiation of agricultural products: the example of specialty coffee. **Computers and Electronics in Agriculture**, New York, v. 61, n. 2, p. 241-253, May 2008.

NOGUEIRA, A. et al. Avaliação da maturação dos frutos de linhagens das cultivares Catuaí Amarelo e Catuaí Vermelho (*Coffea arabica* L.) plantadas individualmente em combinações. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 29, n. 1, p. 18-26, jan./fev. 2005.

ÖNCEL, I. et al. Role of antioxidant defense system and biochemical adaptation on stress tolerance of high mountain and steppe plants. **Acta Oecologica**, Paris, v. 26, n. 3, p. 211-218, Dec. 2004.

ORGANIZACION INTERNACIONAL DEL CAFÉ. **Estudios de investigación de evaluación sensorial sobre la calidad del café cultivado en la región de Patrocínio en el Estado de Minas Gerais en Brasil**. Londres: [s.n], 1991.

ORMOND, J. G. P.; PAULA, S. R. L.; FAVERET FILHO, P. Café: (re)conquista dos mercados. **BNDES Setorial**, Rio de Janeiro, n. 10, set. 1999, p. 1-56.

PEZZOPANE, J. R. M. et al. Escala para avaliação de estádios fenológicos do cafeeiro Arábica. **Bragantia**, Campinas, v. 62, n. 3, p. 499-505, 2003.

POMPELLI, M. F. et al. Photosynthesis and photoprotection in coffee leaves is affected by nitrogen and light availabilities in winter conditions. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 167, n. 13, p. 1052-1060, Sept. 2010.

RAMALHO, J. C. et al. Cold acclimation ability and photosynthesis among species of the tropical *Coffea* genus. **Plant Biology**, Stuttgart, v. 5, n. 5, p. 631-641, Nov. 2003.

REN, H. X. et al. Antioxidative responses to different altitudes in *Plantago major*. **Environmental and Experimental Botany**, Elmsford, v. 42, n. 1, p. 51-59, Aug. 1999.

RENA, A. B.; MAESTRI, M. Fisiologia do cafeeiro. In: RENA, A. B. et al. **Cultura do cafeeiro: fatores que afetam a produtividade**. Piracicaba: Potafos, 1986. p. 13-85.

RODRÍGUES-LÓPEZ, N. F. et al. Physiological and biochemical abilities of robusta coffee leaves for acclimation to cope with temporal changes in light availability. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 149, n. 1, p. 45-55, Sept. 2013.

SANTOS, M. O. **Aspectos fisiológicos do desenvolvimento de frutos de cafeeiros cultivados em um gradiente de altitude na Serra da Mantiqueira**. 2013. 77 p. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2013.

SEDIYAMA, G. C. et al. Zoneamento agroclimático do cafeeiro (*Coffea arábica* L.) para o estado de Minas Gerais. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, Passo Fundo, v. 9, n. 3, p. 501-509, dez. 2001.

SHARKEY, T. D. Estimating the rate of photorespiration in leaves. **Plant Physiology**, Washington, v. 73, n. 1, p. 147-152, May 1988.

SHARMA, P. et al. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. **Journal of Botany**, London, v. 2012, p. 1-26, 2012.

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

SILVA, R. F. et al. Qualidade do café-cereja descascado produzido na região sul de Minas Gerais. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 28, n. 6, p. 1367-1375, Nov./dez. 2004a.

SOUZA, S. M. C. de. **O café (Coffea arabica L.) na região Sul de Minas Gerais: relação da qualidade com fatores ambientais, estruturais e tecnológicos**. 1996. 171 p. Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, 1996.

SUZUKI, N.; MITTLER, R. Reactive oxygen species and temperature stresses: A delicate balance between signaling and destruction. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 126, n. 1, p. 45-51, Jan. 2006.

VELIKOVA, V.; YORDANOV, I.; EDREVA, A. Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants : protective role of exogenous polyamines. **Plant Science**, Limerick, v. 151, n. 1, p. 59-66, Feb. 2000.

VILELA, E. R.; PEREIRA, R. G. F. A. Pós-colheita e qualidade do café. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENGENHARIA AGRÍCOLA, 1998, Lavras. **Resumos...** Lavras: Editora da UFLA, 1998. p. 219-274.

VOSS, I. et al. Emerging concept for the role of photorespiration as an important part of abiotic stress response. **Plant Biology**, Stuttgart, v. 15, n. 4, p. 713-722, July 2013.

WITTEN, I. H.; FRANK, E. **Data mining: practical machine learning tools and techniques**. San Francisco: Morgan Kaufmann, 2005.

YIN, C.; PANG, X.; LEI, Y. Populus from high altitude has more efficient protective mechanisms under water stress than from low-altitude habitats: a study in greenhouse for cuttings. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 137, n. 1, p. 22-35, Sept. 2009.

ZANANDREA, I. et al. Tolerance of Sesbania virgata plants to flooding. **Australian Journal of Botany**, New York, v. 57, n. 8, p. 661-669, Feb. 2010.

ZHOU, Y. H. et al. Genotypic variation of Rubisco expression, photosynthetic electron flow and antioxidant metabolism in the chloroplasts of chill-exposed cucumber plants. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v. 47, n. 2, p. 192-199, Feb. 2006.

ZHU, J. T. et al. Ecophysiological adaptation of calligonum roborovskii to decreasing soil water content along an altitudinal gradient in the Kunlun Mountains, Central Asia. **Russian Journal of Plant Physiology**, New York, v. 57, n. 6, p. 826-832, Nov. 2010.