

**ALTERAÇÕES MORFOFISIOLÓGICAS EM
FOLHAS DE CAFEIROS (*Coffea arabica* L.)
'Oeiras', SOB INFLUÊNCIA DO
SOMBREAMENTO POR LEGUMINOSAS**

INÊS ANGÉLICA CORDEIRO GOMES

2004

57630

049341

INÊS ANGÉLICA CORDEIRO GOMES

**ALTERAÇÕES MORFOFISIOLÓGICAS EM FOLHAS DE
CAFEEIROS (*Coffea arabica* L.) 'Oeiras', SOB INFLUÊNCIA DO
SOMBREAMENTO POR LEGUMINOSAS**

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

Orientador

Prof. Dr. Evaristo Mauro de Castro

LAVRAS
MINAS GERAIS -
2004

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

Gomes, Inês Angélica Cordeiro

Alterações morfofisiológicas em folhas de cafeeiros (*Coffea arabica* L.)
'Oeiras', sob influência do sombreamento por leguminosas / Inês Angélica
Cordeiro Gomes. -- Lavras : UFLA, 2004.

63 p. : il.

Orientador: Evaristo Mauro de Castro.

Dissertação (Mestrado) – UFLA.

Bibliografia.

1. *Coffea arabica* L. 2. Leguminosas. 3. Sombreamento. 4. Trocas gasosas. 5. Clorofila. 6. Carotenóides. 7. Anatomia foliar. 8. Sistema Agroflorestal. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

DD-633.73

INÊS ANGÉLICA CORDEIRO GOMES

**ALTERAÇÕES MORFOFISIOLÓGICAS EM FOLHAS
DE CAFEEIROS (*Coffea arabica* L.) 'Oeiras', SOB
INFLUÊNCIA DO SOMBREAMENTO POR
LEGUMINOSAS**

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

APROVADA em 04 de março de 2004.

Profa. Dra. Angela Maria Soares

UFLA

Prof. Dr. José Donizeti Alves

UFLA

Evaristo Mauro de Castro
Prof. Dr. Evaristo Mauro de Castro

UFLA

(Orientador)

LAVRAS

MINAS GERAIS - BRASIL

*Aos meus pais, Alípio e Dalva, pelo amor e apoio incondicionais. À
minha irmã, Fernanda, pela compreensão e carinho;*

DEDICO.

AGRADECIMENTOS

A Deus, por tudo que sou.

Aos meus pais, Alípio Gomes e Dalva, e à minha irmã Fernanda, pelo incentivo, apoio e carinho incondicionais dedicados a mim.

À Universidade Federal de Lavras (UFLA), especialmente ao Setor de Fisiologia Vegetal do Departamento de Biologia, pela oportunidade de realização do curso.

À CAPES, pela concessão da bolsa de estudos.

À EPAMIG, em especial aos funcionários da Fazenda Experimental do município de São Sebastião do Paraíso, pelo apoio ao nosso trabalho, além da hospitalidade e amizade.

Aos Professores Evaristo Mauro de Castro e Angela Maria Soares, pela orientação, apoio e amizade.

Ao Prof. José Donizeti Alves e à Dra Maria Inês Nogueira Alvarenga pela ajuda imprescindível à execução deste trabalho, além da atenção e amizade.

Ao Prof. Eduardo Alves, por sua orientação nos estudos referentes à microscopia eletrônica.

À Profa. Lisete Chamma Davide, pelo apoio à execução dos estudos anatômicos.

Aos professores Luiz Edson Mota de Oliveira, Renato Paiva, José Donizeti, Amauri Alves de Alvarenga, Angela Maria Soares, Marcelo Murad, Néilson Delu Filho e Evaristo Mauro de Castro, pelos ensinamentos, convivência e amizade.

Aos professores Maria Neudes Sousa Oliveira (FAFIDI) e Ernane Ronie Martins (NCA/UFMG), pela confiança e por seu empenho pela minha formação.

Ao amigo João Paulo, pelo companheirismo, amizade e dedicação à execução deste trabalho. À Dani Gaúcha e Alessandro, pela atenção, ensinamentos e amizade.

Aos estudantes: Lucas, Guilherme, Jana, Flavinha, Mariana, Sue Ellen, Mirian, Fernanda, Nicolau, Stella, Elisa, pelo desprendimento e apoio ao trabalho.

Aos colegas da minha turma de mestrado: Érico, Bel, Anne, Dani e Giandrê, pelos momentos únicos vivenciados durante o curso.

Aos funcionários do Setor de Fisiologia Vegetal: Evaristinho, Joel, Odorêncio, Lena, Izonel, Mauro, Tanhã e Solange, pelo apoio ao trabalho, além do carinho e convivência. Aos funcionários do Departamento de Biologia: Erondina, Rosângela, Rafaela, Zélia, Sol e Lamartine, pela amizade e apoio ao trabalho.

Aos demais colegas e amigos: Carmem, Carol, Lúcia, Rairys, Léo Gaúcho, Miudinho, Morbeck, Breno, Fernandinha, Guto, Cristina, Louise, Gustavo, Cristiano, Darlan, Soami, Hyrandir, Rodrigo Kelson, Andréa Shan, Aurélio, Peterson, Lenaldo, Lisandro, Marquinho Paraense, Marco Antônio, Paulo Cairo, Patrícia, Rupert, Claudinha, Lílian, Silvinha, em especial à Teresa e à Grécia, pela convivência e amizade.

Aos meus eternos amigos: Grá, Laine, Gisa, Déia e Sanábria que, apesar da distância, apoiaram-me e são responsáveis também por mais esta conquista.

À minha irmãzinha Elka, por todo o carinho, perseverança e apoio.

Obrigada!!!

SUMÁRIO

RESUMO.....	i
ABSTRACT.....	ii
1 INTRODUÇÃO	1
2 REFERENCIAL TEÓRICO	3
2.1 Efeitos do sombreamento em cafeeiros	3
2.2 Radiação solar e características morfoanatômicas em folhas.....	5
2.3 Radiação solar e teores de pigmentos cloroplastídicos	8
3 MATERIAL E MÉTODOS	10
3.1 Época e localização do experimento.....	10
3.2 Material vegetal.....	10
3.3 Características fisiológicas.....	12
3.3.1 Trocas gasosas.....	12
3.3.2 Teor de clorofila	13
3.3.3 Teor de carotenóides	14
3.3.4 Área foliar	15
3.4 Características anatômicas	15
3.4.1 Microscopia de luz (ML)	15
3.4.2 Microscopia eletrônica de transmissão (MET).....	17
3.5 Delineamento experimental	18
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO	19
4.1 Características fisiológicas.....	19
4.1.1 Características microclimáticas	19
4.1.2 Trocas gasosas.....	22
4.1.3 Teores de clorofila e carotenóides	27
4.1.4 Área foliar	33
4.2 Aspectos da anatomia foliar	35
4.2.1 Características da epiderme.....	35
4.2.2 Características do mesofilo	42
4.2.3 Características da ultra-estrutura dos cloroplastos e parede celular	46

5 CONCLUSÕES.....	49
6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	50
ANEXOS	58

RESUMO

GOMES, Inês Angélica Cordeiro. **Alterações morfofisiológicas em folhas de cafeeiros (*Coffea arabica* L.) 'Oeiras' sob influência do sombreamento por leguminosas.** 2004. 63 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.*

Embora no Brasil predomine o cultivo de cafeeiros a pleno sol, a utilização de sistemas agroflorestais é uma técnica muito difundida na América Latina, com grande importância para a melhoria das condições edafoclimática dos cafeeiros e potencialização de sistemas de produção mais sustentáveis. O objetivo deste trabalho foi avaliar os efeitos do sombreamento por leguminosas nas características morfofisiológicas em folhas de cafeeiros (*Coffea arabica* L.) 'Oeiras' cultivados em sistema agroflorestal. Os resultados obtidos na avaliação das trocas gasosas mostraram um desempenho fotossintético melhor durante a estação chuvosa, para todos os tratamentos, em especial às linhas de cafeeiros sob influência do sombreamento causado pelo guandu e testemunha. Com relação ao teor de clorofila e carotenóides, os maiores valores para clorofila total foram observados nos tratamentos sob influência do sombreamento causado pela acácia, principalmente durante a estação seca. A relação clorofila *a/b* foi superior nos tratamentos sob influência do sombreamento causado pelo guandu, bem como a testemunha e a terceira linha de plantio a oeste da faixa de leucena. Já o teor de carotenóides foi alto em todos os tratamentos em ambas as estações. A área foliar dos cafeeiros sob influência do guandu, assim como dos cafeeiros a pleno sol, foi inferior às linhas sob influência do sombreamento causado pela acácia, principalmente a primeira linha a oeste da faixa de acácia. As respostas anatômicas foram também influenciadas pelas estações, verificando-se um maior espessamento da epiderme adaxial em função do sombreamento sob os cafeeiros, bem como uma associação positiva entre a espessura do parênquima paliádico e esponjoso e a taxa fotossintética.

*Comitê Orientador: Prof. Dr. Evaristo Mauro de Castro - DBI/UFLA (Orientador), Profa. Dra. Angela Maria Soares - DBI/UFLA (Co-orientadora).

ABSTRACT

GOMES, Inês Angélica Cordeiro. **Morphophysiological alterations in coffee (*Coffea arabica* L.) 'Oeiras' leaves under influence of shading by leguminosae.** 2004. 63 p. Dissertation (Master Program in Plant Physiology) – Federal University of Lavras, MG.*

Although in Brazil has the predominance to cultivate coffee at full sunlight, the utilization of agroforest systems is very disseminated in Latin American, with great importance to improve edafoclimatic conditions of coffee tree and the potentialization of production systems more sustainable the objective of this work has to evaluate the effects of shanging by leguminosae on morphophysiological characteristics in coffee (*Coffea arabica* L.) 'Oeiras' leaves cultivated in agroforest system. The results obtained in gaseous exchange experiment showed a photosyntetic performance better during the rainy season, for all treatments, in special for that coffee row under shading influence caused by guandu bean and control. In relation to chlorophyll and carotenoid levels, the highest valuos for total chorophyll vere obseved in treatments under influence of shading caused by acacia, mainly dry season. The chlorophyll a/b ratio washigher in treatments under influence of shading caused by guandu, as well as the conted and the third live of the plantation located at west from leucena range. The anatomic results were also influenced by seasons, verifying a higher adaxial epiderm tickening in function of coffee shading, and also a positive association among palicatic parenchym tickening, spongy and photosyntetic rate.

*Guidance Committee: Prof. Dr. Evaristo Mauro de Castro - DBI/UFLA (Adviser), Profa. Dra. Angela Maria Soares - DBI/UFLA (Co-adviser).

1INTRODUÇÃO

O café é umas das culturas mais tradicionais no Brasil e em países como Colômbia, México e Guatemala nos quais, durante vários anos, foi o produto agrícola que sustentou as economias crescentes. Atualmente, os baixos preços gerados pelos excedentes de grãos (que entre o ano de 2000 e 2001 foram de 7 milhões de sacas em relação à demanda mundial) e os altos investimentos em insumos demandados pela cultura estão fazendo com que os agricultores dos países produtores enfrentem uma grande crise nos preços do café. Frente a tal fato, alguns produtores têm analisado a possibilidade de entrar no mercado dos cafés diferenciados. Entre eles destaca-se o cultivo de café em sistemas agroflorestais, produto reconhecido no mercado exterior, com melhores preços do que o café comum.

Estudos sobre a estrutura e a dinâmica de sistemas agroflorestais têm mostrado a importância do sombreamento para a melhoria das condições edafoclimáticas de cafeeiros. O sombreamento permite a criação de um microclima que ameniza a variação de temperatura do ar e do solo, conserva a umidade do solo, protege do impacto da água pelo excesso de chuva e granizo e atenua a força dos ventos. Porém, o comportamento produtivo dos cafeeiros sob sombra é muito variado, dependendo do local onde é desenvolvida a cultura, da cultivar de café utilizado e do manejo agrônômico adotado. Existem raros relatos de cafeeiros sob sombra com excelentes resultados produtivos, comparáveis com a produção de cafeeiros a pleno sol altamente tecnificados (Mello & Guimarães, 2000). A maioria das experiências relata produções extremamente baixas com relação à produção de cafezais a pleno sol em condições similares de cultivo (Beer et al., 1997; Campanha, 2001; Neves, 2001).

O conhecimento dos efeitos do sombreamento sobre a fisiologia de cafeeiros é importante para se determinar níveis ótimos de radiação e temperatura, já que nesses aspectos residem as causas de diferentes atividades fotossintéticas. Estudos sobre a anatomia foliar de plantas sombreadas fornecem informações sobre modificações adaptativas que eventualmente ocorram nestas condições de cultivo.

Diante do interesse em conhecer o comportamento dos cafeeiros cultivados sob sombra foi realizado este trabalho, que teve como objetivo avaliar os efeitos do sombreamento por leguminosas nas características morfofisiológicas de folhas de cafeeiro (*Coffea arabica* L.) 'Oeiras' cultivado em sistema agroflorestal.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Efeitos do sombreamento em cafeeiros

Embora haja predomínio do cultivo de cafeeiros a pleno sol no Brasil, os cafeicultores estão, cada vez mais, aderindo ao sistema de cultivo sombreado, em razão da redução de custos de produção, aumento da renda do agricultor, melhoria da qualidade da bebida, preservação do ecossistema e melhoria das condições edafoclimáticas. Além disso, devido à crise do café cultivado de modo convencional e à possibilidade de entrar no mercado dos diferenciados, agricultores da América Central e Norte da América do Sul estão convertendo os cafezais a pleno sol em sistemas agroflorestais, aproveitando a vantagem deste de permitir a conservação dos recursos naturais e a geração de outros produtos além do café, que podem ser comercializados localmente.

Algumas pesquisas mostram efeitos positivos da sombra sobre o desenvolvimento vegetativo dos cafeeiros em sistemas agroflorestais, particularmente em condições climáticas adversas de déficit hídrico e ventos frios, assim como grandes variações de temperatura, fortes ventos e solos erodíveis, nas quais as plantas a pleno sol apresentam menor crescimento do que as plantas protegidas pelas árvores. Porém, este sistema apresenta desvantagens. Entre elas observam-se o aumento da competição, os efeitos de alelopatia e os danos mecânicos resultantes do cultivo e da colheita.

A luz é um recurso crítico para plantas, que pode freqüentemente limitar o crescimento e a reprodução. As propriedades fotossintéticas da folha fornecem valiosas informações sobre as adaptações da planta ao seu ambiente luminoso. Maior ou menor plasticidade adaptativa das espécies às diferentes condições de radiação solar dependem do ajuste de seu aparelho fotossintético, de modo a

garantir maior eficiência na conversão da energia radiante em carboidratos e, conseqüentemente, maior crescimento.

Os níveis de radiação e temperatura sobre os cafeeiros, bem como a água e nutrientes disponíveis para a planta, são fatores importantes na regulação da atividade fotossintética. Segundo Kumar & Tieszen (1980), cafeeiros sob moderada irradiância (entre 1.200 e 1.300 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) não sofreram perdas na atividade fotossintética. No entanto, radiações acima de 2.200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, comuns em dias ensolarados nas regiões tropicais, podem induzir a fotoinibição (Nunes et al., 1993). Reduções na assimilação de CO_2 observadas em folhas de cafeeiros sob alta radiação têm sido associadas com temperaturas foliares entre 25°C e 35°C, as quais provocam decréscimo na condutância do mesofilo (Kumar & Tieszen, 1980).

Embora as plantas de café arábica tenham origem nas florestas da Etiópia, onde se encontram sob a proteção das árvores, os cultivares mais difundidos atualmente foram melhorados geneticamente para apresentarem alta produção em condições a pleno sol. As plantas submetidas à sombra devem adaptar-se às condições de baixa radiação, porém, segundo Da Matta & Rena, (2002), os cafeeiros apresentam diminuição de produção. Morais et al. (2003), estudando a produtividade de cafeeiros sob denso sombreamento de guandu, verificaram que os cafeeiros sombreados apresentaram frutos maiores e com maturação mais lenta, fato que pode propiciar melhor qualidade do produto, mas, a produção foi significativamente maior no cultivo a pleno sol.

2.2 Radiação solar e características morfoanatômicas em folhas

A anatomia da folha é altamente especializada para a absorção de luz. A camada celular mais externa, a epiderme, é transparente à luz visível e suas células são, com frequência, convexas. As células epidérmicas convexas podem atuar como lentes e concentrar a luz, de modo que a quantidade que atinge alguns dos cloroplastos pode ser, muitas vezes, maior do que a quantidade da luz do ambiente (Vogelmann et al., 1996).

Por manter contato direto com o ambiente, a epiderme está sujeita a modificações estruturais em decorrência de vários fatores ambientais. Bone et al. (1985) mencionam que, nas plantas adaptadas à sombra, as células epidérmicas de paredes curvas são bem características e que esta curvatura aumenta a eficiência do órgão para a captação da energia luminosa, aumentando a densidade do fluxo luminoso no interior da folhas e incrementando, dessa forma, a proporção de fotossíntese e o crescimento da planta. Vieira & Machado (1992) também sugerem a mesma função para as células epidérmicas papilosas da face abaxial das folhas de sombra e de ambiente intermediário de *Bauhinia radiata* Vell.

Goulet & Bellefleur (1986) afirmam que os efeitos da luz (sol e sombra) influenciam na plasticidade foliar, alterando a espessura, a área e outras características desse órgão vegetal. Algumas plantas têm plasticidade suficiente para se desenvolverem e adaptarem-se a uma amplitude de regimes de luz, crescendo como plantas de sol em áreas ensolaradas e como plantas de sombra em habitats de baixa luminosidade. As folhas de sol são mais espessas e têm células paliçádicas mais longas do que as de sombra. As células na superfície superior da folha, expostas ao fluxo fotônico mais alto, caracterizam folhas crescendo à plena luz do sol; as células na superfície inferior têm características encontradas em folhas de sombra. Segundo Björkman (1981), a capacidade de

alterar a estrutura das folhas em resposta a diferentes níveis de luz é um atributo comum das espécies que apresentam amplo potencial da aclimação. Entretanto, em algumas espécies não ocorre uma relação muito clara entre os níveis de radiação e a anatomia foliar (Ashton & Berlyn, 1992).

Nobel et al. (1975), estudando *Plectranthus parviflorus* Hankel em diferentes níveis de irradiância, verificaram que houve variações na espessura das folhas, a qual triplicou com o aumento da luz. Vale ressaltar que, para Gaba & Black (1983), os dois fatores que contribuem para um aumento na dimensão das folhas de sombra são a maior disponibilidade de água e a redução de luz.

Características anatômicas contrastantes também podem ser encontradas em folhas da mesma planta, expostas a regimes luminosos diferentes. Mesmo partes distintas de uma folha mostram adaptações ao seu microambiente luminoso (Terashima, 1992).

Dedecca (1957) descreveu a anatomia e o desenvolvimento ontogenético de *Coffea arabica* L. var. *typica* Cramer. Posteriormente, poucos trabalhos em anatomia têm sido desenvolvidos com esta espécie, destacando-se o de Voltan et al. (1992), Oliveira (2002) e Silva (2002).

Segundo Bolhàr-Nordenkampf & Draxler (1993), as mudanças que ocorrem em um ambiente de luz proporcionam adaptações aos cloroplastos, modificando propriedades das membranas dos tilacóides, como o arranjo dos cloroplastos nas células. Os cloroplastos apresentam uma tendência a se movimentarem em direção anticlinal à parede das células sob luz intensa para reduzir a absorção pelas folhas. No parênquima paliádico, os cloroplastos podem estar aglomerados, formando uma haste próxima a paredes periclinais ou podem estar aderidos longitudinalmente a paredes anticlinais, funcionando como um tubo para passagem da luz para o parênquima esponjoso situado logo abaixo do parênquima paliádico, isso em uma folha dorsiventral. Os cloroplastos no parênquima esponjoso podem também se orientar de acordo com a quantidade e

qualidade de luz penetrada. A movimentação dos cloroplastos pode aumentar o coeficiente de absorção de luz pelas folhas em até 20% e assim contribuir para adaptação em curto prazo após mudanças de condições de baixa para alta irradiância ou vice-versa.

A área foliar também é uma característica muito utilizada na avaliação dos efeitos do sombreamento sob a planta. Em geral, o incremento da área foliar com o sombreamento é uma das maneiras da planta aumentar a superfície fotossintética, assegurando um aproveitamento mais eficiente das baixas intensidades luminosas e conseqüentemente, compensando as baixas taxas de fotossíntese por unidade da área foliar característica da folha de sombra (Jones & Mcleod, 1990).

Segundo Dale (1992), a área foliar das espécies que evitam o sombreamento diminui com a elevação da radiação solar, ao passo que a área foliar de espécies tolerantes ao sombreamento tende a ser aumentada em condições de baixa disponibilidade de radiação solar. Para o autor, possivelmente, em plantas que evitam a sombra, a expansão foliar está intimamente ligada à fotossíntese e à disponibilidade de esqueletos de carbono, provenientes das folhas mais velhas ou da fotossíntese da própria folha. Assim, a resposta é determinada pela quantidade de substrato disponível.

Numerosas pesquisas verificam a maior área foliar em plantas sombreadas (Campanha, 2001; Carelli et al., 2001; Souza et al., 2000), em relação às de pleno sol. Porém, tal característica apresenta alta variabilidade, dependendo das condições climáticas. Fatores influenciados pela sombra, como a temperatura das folhas e a umidade do solo, que afetam a eficiência fotossintética podem causar modificações na área foliar por folha sem que o efeito possa ser atribuído exclusivamente à baixa radiação.

2.3 Radiação solar e teores de pigmentos cloroplastídicos

Um dos fatores ligados à eficiência fotossintética de plantas e conseqüentemente, ao crescimento e adaptabilidade a diversos ambientes é a clorofila, presente em todos os vegetais verdes. Segundo Engel & Poggiani (1991), a eficiência fotossintética está ligada ao teor de clorofila das plantas, afetando o crescimento e influenciando a adaptabilidade das mesmas aos diversos ambientes.

A clorofila é constantemente sintetizada e destruída (foto-oxidação) em presença da luz, mas, sob intensidades luminosas muito altas, a velocidade de decomposição é maior, sendo o equilíbrio estabelecido sob uma intensidade de luz mais baixa (Kramer & Kozlowski, 1979). Boardman (1977) salienta que as folhas de sombra apresentam maior concentração de clorofila (mg/g de matéria fresca) do que folhas de sol; porém, se o conteúdo for expresso por unidade de área foliar, a concentração é menor nas folhas de sombra. Não só a concentração total de clorofila, mas também a proporção entre os diversos tipos desta mudam em função da intensidade luminosa. Em geral, demonstra-se que a proporção entre clorofila *a* e *b* tende a diminuir com a redução da intensidade luminosa (Lee, 1988). Uma maior proporção relativa de clorofila *b* em plantas sombreadas é uma característica importante, pois possibilita a captação de energia de outros comprimentos de onda e transferência para uma molécula específica de clorofila *a*, que efetivamente toma parte das reações fotoquímicas da fotossíntese (Whatley & Whatley, 1982). Este aumento relativo pode estar ligado a um aumento da proporção do complexo coletor clorofila *a/b* proteína, associado ao fotossistema I nos "grana", em relação ao complexo P 700 (que contém somente clorofila *a* - proteína) do fotossistema II nos tilacóides e que é facilmente fotooxidado (Thornber, 1975). Um outro fator pode ser a maior proporção de "grana" em cloroplastos de folhas de sombra (Mitchell, 1979).

Os teores de clorofila também podem variar muito entre as espécies assim como entre genótipos de uma mesma espécie. De acordo com Lee (1988), estudos realizados evidenciaram que os teores de clorofila variam muito entre as espécies. Resultados obtidos por Nogueira & Silva Jr. (2001), trabalhando com genótipos de gravioleira (*Annona muricata* L.), demonstraram esta variação tendo a degradação da clorofila *b* sido menos acentuada na graviola 'Comum' que na 'Morada'.

Estudando a concentração de clorofila e seu espectro de absorção de luz em quatro espécies florestais nativas submetidas a quatro níveis de sombreamento (0%, 41%, 68% e 82%), Engel & Poggiani (1991) observaram que o teor de clorofila nas folhas correlacionou-se positivamente com o nível de sombra em todas as espécies. Esta correlação foi mais elevada para clorofila *b*, enquanto a razão entre clorofila *a/b* correlacionou-se negativamente com o sombreamento em duas das espécies estudadas. Resultados semelhantes foram relatados por Thorner (1975); Boardman (1977); Tinoco & Vasquez-Yanes (1985); Lee (1988); Naves (1993) e Atroch (1999).

Os carotenóides são tetraterpenos de cores vermelha, amarela e laranja que agem como pigmentos acessórios na fotossíntese e protegem os tecidos fotossintéticos contra a fotoxidação. Além de sua função como pigmento acessório, os carotenóides desempenham um papel essencial na fotoproteção. Se grandes quantidades de energia absorvida pelos pigmentos não puderem ser armazenadas pela fotoquímica, as membranas fotossintéticas podem ser facilmente danificadas; esta é a razão da necessidade de um mecanismo de proteção (Taiz & Zeiger, 2003). Estresse devido à luminosidade é freqüente sob condições tropicais e as concentrações de clorofila e carotenóides nas plantas são indicadores da ação deste fator sobre as mesmas (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz, 1991).

3 MATERIAL E MÉTODOS


3.1 Época e localização do experimento

O presente trabalho foi conduzido no período de agosto de 2002 a setembro de 2003, em condições de campo, na Fazenda Experimental da Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais (EPAMIG), em São Sebastião do Paraíso. Este município está localizado na região sul do estado de Minas Gerais, entre 894 a 1.183 m de altitude, nas coordenadas 20°54'48'' latitude S e longitude 46°59'36'' W GRW.

3.2 Material vegetal

As avaliações foram realizadas em folhas de plantas de café (*Coffea arabica* L.) 'Oeiras', plantadas há cinco anos juntamente com a acácia (*Acacia mangium* Willd.), a leucena (*Leucaena leucocephala* Lam.) e o guandu (*Cajanus cajan* L. Millsp.) que estão plantados perpendiculares ao sentido predominante dos ventos. A acácia está plantada em três linhas, com espaçamento de 3,0m entre plantas e 1,5m entre linhas, de modo que, na linha central, as plantas ficam desencontradas daquelas da extremidade. A leucena está plantada em três linhas, no espaçamento de 0,5m entre plantas e 1,5m entre linhas. O guandu está plantado em quatro linhas no espaçamento de 0,70m entre linhas e com cinco plantas por metro linear.

Em relação às plantas de café utilizadas neste estudo, a área experimental caracteriza-se por um plantio no qual o café está plantado paralelo às faixas de leguminosas, com espaçamento de 3,60m entre as linhas e 0,60m entre plantas. Na Figura 1 observa-se o esquema da área experimental. As plantas estudadas foram às situadas na primeira linha a leste, primeira e terceira



linha a oeste das faixas de leguminosa. Como testemunha, foram estudados cafeeiros da terceira linha de plantio a leste da faixa de guandu, pois nesta condição, os cafeeiros estão expostos à radiação solar, sem influência do sombreamento causado por alguma leguminosa, (pleno sol). As plantas situadas a leste da linha de leguminosas foram denominadas de A₃ (leste acácia), L₃ (leste leucena) e G₃ (leste guandu). As plantas situadas a oeste das linhas de leguminosa foram denominadas de A₂ (primeira linha a oeste da acácia), L₂ (primeira linha a oeste da leucena) e G₂ (primeira linha a oeste do guandu). Estando ainda localizada a oeste das linhas de leguminosas, denominou-se como A₁, L₁ e G₁ a terceira linha à oeste da acácia, da leucena e do guandu, respectivamente.

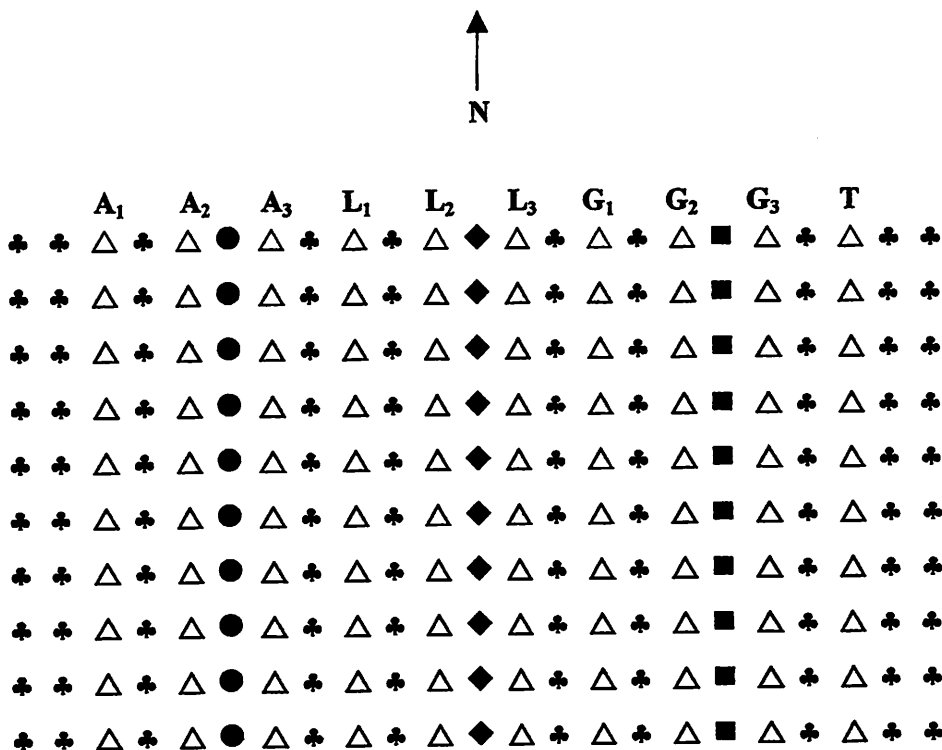


FIGURA 1- Esquema representativo da área experimental. Cafeeiros (♣) e leguminosas: acácia (●) leucena (◆) e guandu (■). Plantas avaliadas (Δ).

3.3 Características fisiológicas

3.3.1 Trocas gasosas

Foram realizadas em dias típicos, predominantemente claros, das estações chuvosa e seca, avaliações das características associadas às trocas gasosas. As medições foram feitas em folhas totalmente expandidas do 3º internó do terço superior de quatro plantas de cada tratamento, expostas à radiação solar no momento da medida. Cada planta representou uma repetição.

As avaliações foram feitas com um analisador portátil de CO₂ a infravermelho (IRGA), modelo ADC-LCA-4 (Hoddesdon, UK), que permite a

obtenção das seguintes características: fotossíntese líquida, transpiração, condutância estomática, concentração de CO₂ intracelular, densidade do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA), temperatura da folha, temperatura e umidade relativa da cubeta. A partir dos dados de umidade relativa e temperatura da cubeta foram determinados os valores do déficit de pressão de vapor da atmosfera (DPV).

Estas avaliações foram realizadas sempre no horário de 9 horas (hora solar), com o objetivo de evitar horários em que o fator radiação representasse um inibidor da fotossíntese.

3.3.2 Teor de clorofila

A determinação dos teores de clorofila foi realizada nas mesmas datas em que foram feitas as medidas das características de trocas gasosas. Portanto, foi feita uma coleta na estação chuvosa e outra na estação seca. Para tal avaliação foram retiradas, ao acaso, cinco folhas por tratamento, maduras e completamente expandidas, localizadas no 3° internó do terço superior da planta, que foram imediatamente acondicionadas em papel alumínio e mantidas sob refrigeração. A quantificação das clorofilas *a*, *b* e total foi realizada segundo o método proposto por Arnon (1949). Inicialmente, as folhas foram cortadas em pequenos pedaços e, em seguida, foram determinadas as massas de matéria fresca por tratamento.

Para a extração, 580 mg de folhas picadas por tratamento foram macerados em cadinho com pistilo, com aproximadamente 20 mL de acetona 80% (v/v). Em seguida, os extratos foram filtrados em lã de vidro, completando-se o volume para 50 mL com acetona 80%. Imediatamente após este procedimento, foi efetuada a leitura das absorvâncias a 663 nm para clorofila *a* e 645 nm para a clorofila *b*. A determinação dos teores de clorofila

(mg de clorofila por g de matéria fresca de tecido foliar) foram realizadas utilizando-se das equações:

$$\text{Clorofila } a = (12,7 \times A_{663} - 2,69 \times A_{645}) \times (V/1000 W)$$

$$\text{Clorofila } b = (22,9 \times A_{645} - 4,68 \times A_{663}) \times (V/1000 W)$$

Em que:

A = absorvância dos extratos no comprimento de onda indicado;

V = volume final do extrato clorofila - acetona;

W = matéria fresca em gramas do material vegetal utilizado.

3.3.3 Teor de carotenóides

A determinação dos teores de carotenóides foi realizada nas mesmas datas em que foram feitas as medidas das características de trocas gasosas. Portanto, foi feita uma coleta na estação chuvosa e outra na estação seca. Foram retiradas, ao acaso, cinco folhas por tratamento, maduras e completamente expandidas, localizadas no 3º internó do terço superior da planta, as quais foram imediatamente acondicionadas em papel alumínio e mantidas sob refrigeração. A extração e a quantificação dos carotenóides foram realizada segundo a metodologia descrita por Duke & Kenyon (1986). Porém, os teores de carotenóides são quantificados utilizando-se os coeficientes de absorvidade molar de Sandmann & Borger (1983).

Para a extração foram utilizados 500 mg de folhas picadas por tratamento, que foram maceradas em cadinho com pistilo, com 10 mL de hidróxido de potássio em metanol (6% p/v). Em seguida, os extratos foram centrifugados a 5000g por cinco minutos, sob temperatura ambiente 10°C ou 20°C, com ressuspensão, sendo o sobrenadante depositado em tubo de ensaio. Para a extração dos pigmentos, o extrato foi particionado com 3 ml de éter de petróleo (ponto de ebulição 60°C a 80°C), com agitação vigorosa. Coletou-se a

epifase com auxílio de uma pipeta automática e o extrato pôde ser particionado repetidamente por mais duas vezes. Após completar o volume final da fase etérea, procedeu-se a leitura espectrofométrica a 445 nm.

3.3.4 Área foliar

A área foliar foi avaliada juntamente com as trocas gasosas, em duas etapas que correspondem aos dias de avaliação das mesmas, sendo feita uma na estação chuvosa e outra na estação seca, a partir da observação do comprimento e largura de quatro folhas de quatro plantas por tratamento, tanto da posição leste quanto da oeste de cada linha. As medidas foram obtidas utilizando-se uma régua graduada em centímetros e milímetros. O fator de correção utilizado foi 0,667 (Barros et al., 1973).

3.4 Características anatômicas

3.4.1 Microscopia de luz (ML)

A estrutura anatômica das folhas foi estudada juntamente com as trocas gasosas, efetuando-se duas avaliações que correspondem aos dias de avaliação das mesmas. O estudo foi realizado utilizando-se cinco folhas totalmente expandidas, retiradas aleatoriamente do 3º internó do terço superior das plantas de cada tratamento. Após a coleta, as folhas foram fixadas em álcool etílico 70% e transportadas ao Laboratório de Anatomia Vegetal do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras, para os estudos anatômicos.

Os cortes transversais foram obtidos por meio de cortes histológicos nas folhas na região mediana com as quais foram efetuados estudos anatômicos baseados no exame microscópico de secções obtidas com o auxílio do

micrótomo manual. Em seguida, as secções foram clarificadas em solução a 50% de hipoclorito de sódio sendo, em seguida, lavadas em água destilada, neutralizadas em água acética 1%, em seguida, as secções foram submetidas ao processo de coloração com a mistura de azul de astra-safanina, seguindo-se os métodos descritos por Kraus e Arduin (1997), tendo as lâminas sido montadas em glicerina a 50%.

Por meio das secções transversais, efetuou-se a determinação da espessura foliar de cinco plantas com o auxílio de ocular micrométrica. Foram feitas 20 medições, em locais distintos, da espessura das epidermes superior e inferior, dos parênquimas paliçádicos e esponjosos.

As determinações da espessura foliar foram efetuadas por meio de secções transversais de lâminas semipermanentes de cinco folhas das linhas de cada tratamento, com o auxílio de ocular micrométrica. Foram feitas três medições das espessuras das epidermes (adaxial) superior e (abaxial) inferior, dos parênquimas paliçádico e esponjoso e da espessura total da lâmina foliar em posições distintas em cada folha. Portanto, a amostra foi constituída de 15 medições para cada tratamento.

Para as avaliações relativas à caracterização dos estômatos (número médio por mm^2 , diâmetro polar e equatorial), foram feitos cortes paradérmicos manuais, utilizando-se uma lâmina de barbear. Os cortes foram realizados na região mediana das folhas na epiderme da face abaxial, colocados sobre uma lâmina contendo safranina e água glicerinada. A contagem do número de células epidérmicas, estômatos e medições do diâmetro polar e equatorial foi realizada com o auxílio de câmara clara, em microscópio OLYMPUS CCB, segundo técnica de Labouriau et al. (1961). Foram observados quatro campos da região mediana de cada folha, totalizando 20 campos por tratamento (cinco folhas por tratamento). O índice estomático (Si) foi calculado com a utilização da seguinte

fórmula: $Si (\%) = [Sn / (Sn + Em)] \times 100$, sendo Sn o número de estômatos e Em o número de células da epiderme.

As fotomicrografias foram realizadas no Laboratório de Citologia do Departamento de Biologia, utilizando-se um fotomicroscópio Olympus BX-60 existente no Laboratório de Citologia do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras (UFLA).

3.4.2 Microscopia eletrônica de transmissão (MET)

As preparações das amostras e as observações para MET foram realizadas no Laboratório de Microscopia Eletrônica e Análise Ultra-estrutural (LME) do Departamento de Fitopatologia da UFLA. No final do período experimental, coletaram-se cinco folhas dos dois tratamentos mais contrastantes do experimento, que foram os cafeeiros da primeira linha de plantio a oeste da faixa de acácia, (A₂) e de cafeeiros a pleno sol (testemunha). Depois de coletadas, foram retirados fragmentos de 0,5 cm², aproximadamente, os quais foram imersos em solução fixativa (2,5% glutaraldeído e 2,5% paraformaldeído em tampão cacodilato, pH 7,0, 0,05M + CaCl₂ 0,001M por, pelo menos 1 hora, sob temperatura ambiente) lavados em tampão cacodilato 0,05M (três vezes de 10 minutos), pós-fixados em tetróxido de ósmio 1% em tampão cacodilato 0,05 M por 1-2 horas. Em seguida iniciou-se a desidratação em gradiente de acetona (30, 50, 70, 90 por 10 minutos e três vezes por 10 minutos em 100%). Logo após, o material foi incluído em gradiente crescente de acetona e resina Spurr 30% por 8 horas, 70% por 12 horas e 100% duas vezes por 24 horas cada. Os tecidos foram montados em formas de silicone em resina pura que foram colocadas em estufa a 70°C por 48 horas para polimerização.

Os blocos obtidos foram desbastados com lâminas de barbear para a retirada dos excessos. Em seguida, secções semifinas (0,85µm) e ultrafinas

(<100nm) foram cortadas usando-se um ultramicrotomo Reichert-jung (ultracut), com o auxílio de navalha de diamante. Os cortes semifinos foram coletados com anel de ouro, colocados em lâminas de vidro, coloridos com azul de toluidina (1g azul de toluidina, 1g borato de sódio e 100 mL água filtrados em filtro Millipore 0,2 μ m) e montados permanentemente em meio Permalt. Os cortes ultrafinos foram coletados em grades de ouro (golden slot grids), secos em raques de alumínio cobertos com formvar (Rowley & Moran, 1975). As secções foram pós-contrastadas em acetato de uranila, seguido por acetato de chumbo por 3 minutos cada e, em seguida, examinadas em microscópio eletrônico de transmissão Zeiss EM 902 a 80Kv.

3.5 Delineamento experimental

O delineamento experimental utilizado foi em blocos ao acaso, sendo a unidade experimental composta por duas plantas.

Foram feitas análises de variância, tendo as médias sido comparadas pelo teste de Scott-Knott, a 5% de probabilidade.

Para realização das análises de variância e dos testes de comparação de médias, utilizou-se o programa SISVAR 4.3 (Ferreira, 1999).

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Características fisiológicas

4.1.1 Características microclimáticas

A Figura 2 mostra os valores médios para as características densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) e déficit de pressão de vapor (DPV), referentes às avaliações realizadas em um dia típico da estação chuvosa, e da estação seca, às 9:00 horas, em cafeeiros sob influência do sombreamento causado pela acácia (A), pela leucena (L) e pelo guandu (G).

Pode ser observado que os valores médios da densidade de fluxo de fótons diferiram entre as estações seca e chuvosa para os cafeeiros situados na linha A₁. Na linha A₂ foram observados os menores valores de DFFFA em ambas as estações, sendo os valores observados próximos dos verificados em plantas situadas na linha A₁, na estação seca. Em relação à linha A₃, em ambas as estações, foram verificados valores próximos aos observados na testemunha.

Foram observados os maiores valores de DPV na estação seca, nas plantas mais expostas à radiação solar (A₃ e testemunha), caracterizando um microclima com maior demanda evaporativa da atmosfera. Para as plantas mais sombreadas (A₁ estação seca e A₂ em ambas estações), foram observados menores valores de DPV, não sendo observadas para plantas da linha A₂, diferenças entre as estações.

Para os cafeeiros sob influência da leucena, observa-se, ainda na Figura 2, que os menores valores de DFFFA ocorreram na linha L₂, não tendo sido observadas diferenças entre as estações. Observa-se, ainda, que, para estação chuvosa, a posição das plantas, L₁, L₃ e testemunha, não afetou a DFFFA. Em geral, as diferenças no nível de radiação não influenciou o DPV, pois observa-se

diferença entre as estações apenas para testemunha, enquanto que em relação às posições, o DPV foi semelhante.

Já os resultados obtidos em cafeeiros sob influência do guandu, tanto para variável DFFFA como DPV, mostram uma menor influência das plantas de guandu no microclima dos cafeeiros, uma vez que as diferenças entre as posições e estações são pouco acentuadas. Tal comportamento é associado tanto às diferenças de porte do guandu, em relação à leucena e à acácia, bem como o fato de ter ocorrido, durante todo o período experimental, quebra de ramos desta leguminosa pelo vento.

As demais diferenças observadas para plantas situadas em posições distintas em relação à faixa de leguminosa e estações observadas também são associadas às diferenças de arquitetura das leguminosas e à orientação do plantio, evidenciando que fatores, como tipo de árvore e estágio de desenvolvimento da árvore, são determinantes no microclima de um sistema agroflorestal. Segundo Monteith et al. (1991), um sistema agroflorestal já desenvolvido apresenta uma maior umidade que aquele em início de desenvolvimento e com área mais aberta, uma vez que o déficit de pressão de vapor depende da temperatura e da umidade relativa do ar.

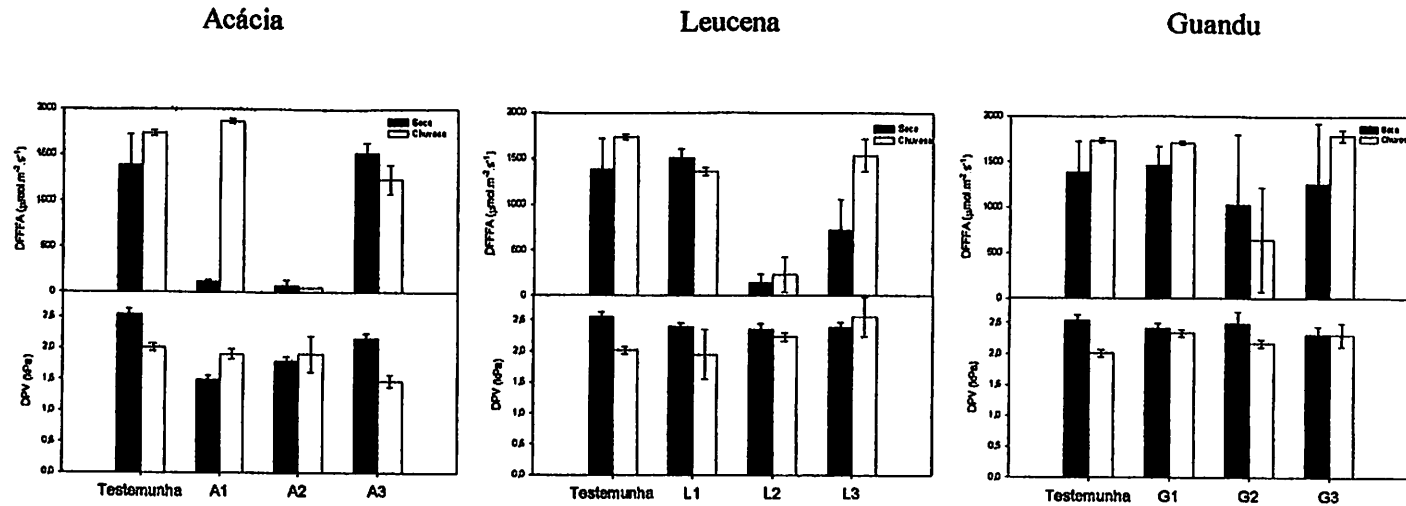


FIGURA 2- Densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) e déficit de pressão de vapor (DPV) em cafeeiros, sob influência do sombreamento causado pela acácia, leucena e guandu, em dia típico da estação chuvosa e da estação seca, localizados nas seguintes posições: primeira linha de plantio a leste da faixa de acácia (A₃), a leste da faixa de leucena (L₃), a leste da faixa de guandu (G₃), a oeste da faixa de acácia (A₂), a oeste da faixa de leucena (L₂), a oeste da faixa de guandu (G₂) e na terceira linha de plantio a oeste da faixa de acácia (A₁), a oeste da faixa de leucena (L₁) e a oeste da faixa de guandu (G₁), e também, cafeeiros situados à terceira linha de plantio a leste da faixa de guandu (testemunha). Cada barra refere-se à média de quatro repetições \pm erro padrão



4.1.2 Trocas gasosas

Na Figura 3 encontram-se os valores médios da taxa de fotossíntese líquida (A) e condutância estomática (gs) dos tratamentos localizados na primeira linha de plantio a leste da faixa de leguminosa (A₃), da primeira linha de plantio a oeste da faixa de acácia (A₂) e da terceira linha de plantio a oeste da faixa (A₁), além dos cafeeiros a pleno sol, testemunha. Os cafeeiros a pleno sol (testemunha) foram os que apresentaram os maiores valores para esta característica em ambas as estações avaliadas, porém, não há diferença com relação à primeira linha de plantio a leste da faixa de acácia (A₃). Ressalta-se que nestes tratamentos (A₃ e testemunha), os níveis de DFFFA são semelhantes.

Embora haja referências de que a saturação do processo fotossintético em cafeeiros ocorre em níveis de irradiância variando entre 300 e 600 $\mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$ (Kumar & Tieszen, 1980; Fahl et al., 1994) o que permite considerar o cafeeiro como uma planta de sombra, neste estudo os maiores níveis de taxa fotossintética foram observados em níveis mais elevados de DFFFA. Tais resultados podem ser associados à capacidade de desenvolver características fisiológicas e anatômicas que permitem sua aclimação sob níveis elevados de irradiância.

Deve-se destacar, ainda, que na estação seca constatou-se uma redução da taxa fotossintética, indicando que a baixa disponibilidade de água no solo, associada a uma maior demanda evaporativa da atmosfera, limitou a fotossíntese. Estes resultados estão de acordo com Kaiser (1987), que mostrou evidências de que a baixa disponibilidade de água no solo, além de prejudicar a fotossíntese devido à restrição ao fluxo de CO_2 , afetou também o aparelho fotossintético de cafeeiros. Ao se observar os resultados obtidos para condutância estomática, tem-se um comportamento semelhante para plantas mais expostas à radiação solar (A_3 e testemunha). Quando há maior disponibilidade de água (estação chuvosa), a condutância estomática é maior, conseqüentemente, maiores valores de taxa fotossintética. Segundo Turner et al. (1986), condições de déficit hídrico acentuado afetam o desenvolvimento de cafeeiros, uma vez que a queda na taxa de assimilação de CO_2 pode ocorrer devido ao fechamento estomático, limitando o influxo de CO_2 nas células do mesófilo, podendo essa resposta estomática ser rápida em função da umidade do ar ou do solo.

Os maiores (menores) valores de DFFFA (DPV) encontrados para plantas situadas na linha A_1 e A_2 na estação seca, embora possibilitem, em geral, níveis de abertura estomática próximos dos obtidos para plantas situadas nas outras linha de plantio estudadas em ambas as estações, não estão associados a uma maior taxa fotossintética. Tal observação sugere que os níveis de sombreamento provocados pela acácia podem reduzir de maneira significativa a taxa fotossintética, afetando as respostas das plantas nesta posição. Em geral, esses resultados concordam com os verificados em experimentos realizados na Costa Rica (Cannell, 1975) e no Brasil (Fahl et al., 1994; Carelli et al., 1999) nos quais a fotossíntese foi menor em cafeeiros cultivados em condições sombreadas, quando comparados a cafeeiros cultivados a pleno sol.

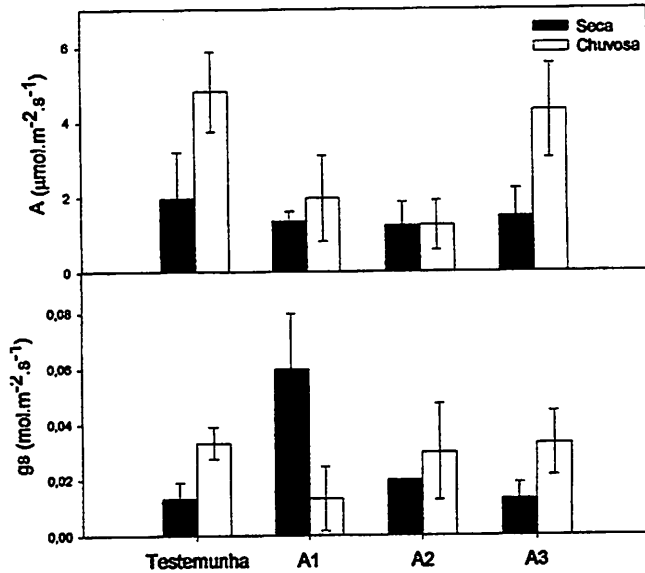


FIGURA 3 - Fotossíntese líquida (A) e condutância estomática (gs) de cafeeiros sob influência do sombreamento causado pela acácia (*Acacia mangium* Willd.), em dia típico da estação chuvosa e estação seca, situados na primeira linha de plantio a leste da faixa de acácia (A₃), a oeste da faixa de acácia (A₂), na terceira linha de plantio a oeste da faixa de acácia (A₁), e de cafeeiros a pleno sol (testemunha). Cada barra refere-se à média de quatro repetições \pm erro padrão.

A Figura 4 apresenta os valores da taxa fotossintética (A) e condutância estomática (gs) da primeira linha de plantio a leste da faixa de leucena (L₃), da primeira linha de plantio a oeste da faixa (L₂), da terceira linha de plantio a oeste da faixa de leucena (L₁), bem como de cafeeiros a pleno sol (testemunha). A taxa fotossintética apresentou, em média, diferenças entre as estações, sendo maior na estação chuvosa, mais uma vez sugerindo que a disponibilidade hídrica pode afetar de maneira significativa a resposta fotossintética do cafeeiro. A terceira linha de plantio a oeste da faixa de leucena (L₁) apresentou o maior valor para esta característica durante a estação chuvosa.

Já a condutância estomática (gs) verificada para plantas nesta posição (L₁), apresentou o maior valor para esta característica também na estação chuvosa. Especificamente nesta linha, a taxa fotossintética foi de aproximadamente 9,5 $\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ na estação chuvosa; já na estação seca, foi de aproximadamente 1,0 $\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Esta diminuição pode ser atribuída ao fechamento estomático, que foi maior durante a estação seca em relação à estação chuvosa, em resposta a uma menor disponibilidade de água no solo e uma alta demanda evaporativa da atmosfera. A demanda evaporativa da atmosfera foi maior na estação seca.

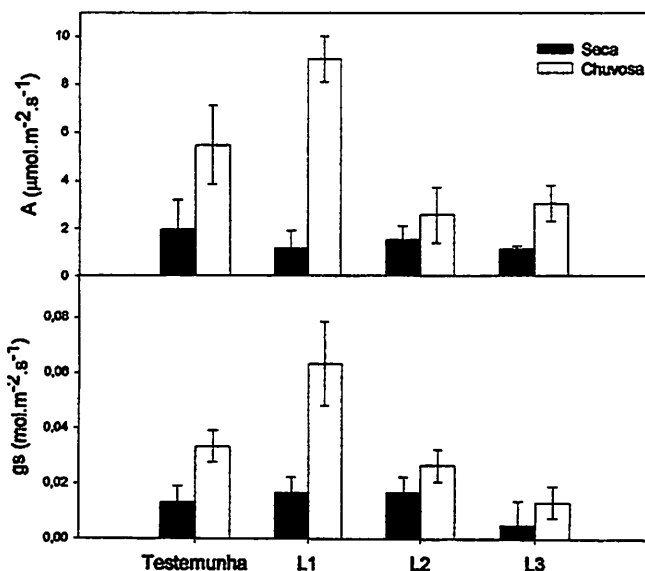


FIGURA 4- Fotossíntese líquida (A) e condutância estomática (gs) de cafeeiros sob influência do sombreamento causado pela leucena (*Leucaena leucocephala* Lam.), em dia típico da estação chuvosa e estação seca, situados na primeira linha de plantio a leste da faixa de leucena (L₃), a oeste da faixa de leucena (L₂), na terceira linha de plantio a oeste da faixa de leucena (L₁), e de cafeeiros a pleno sol (testemunha). Cada barra refere-se à média de quatro repetições \pm erro padrão.

A Figura 5 apresenta os valores da taxa fotossintética (A) e condutância estomática (gs) obtidos em cafeeiros sob influência do guandu. Em geral, não foram observadas diferenças entre posições e as estações. As variações observadas acompanham as variações da abertura estomática, como já observado para as plantas sob influência da acácia e a leucena. Devido às características de porte e variações da copa das árvores de guandu, já mencionadas, a influência das árvores no comportamento das características de fotossíntese e condutância estomática é pouco significativa.

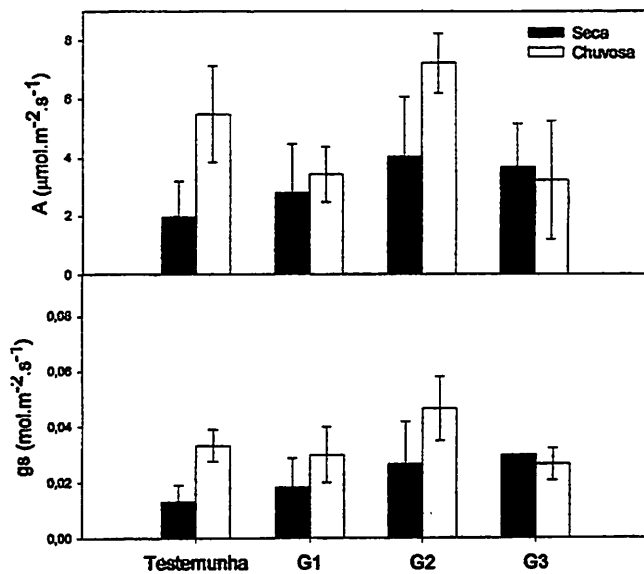


FIGURA 5- Fotossíntese líquida (A) e condutância estomática (gs) de cafeeiros sob influência do sombreamento causado pelo guandu (*Cajanus cajan* L. Millsp.), em dia típico da estação chuvosa e estação seca, situados na primeira linha de plantio a leste da faixa de guandu (G₃), a oeste da faixa de guandu (G₂), na terceira linha de plantio a oeste da faixa de guandu (G₁) e de cafeeiros a pleno sol (testemunha). Cada barra refere-se à média de quatro repetições \pm erro padrão.

4.1.3 Teores de clorofila e carotenóides

A relação clorofila a/b apresentou diferenças entre as linhas e entre as estações (Tabela 1). Segundo os resultados, a relação clorofila a/b dos tratamentos sob influência do sombreamento causado pela acácia (A_1 , A_2 e A_3) apresentou os valores mais baixos para esta característica. A proporção entre clorofila a e b , de maneira geral, tende a diminuir com a redução da intensidade luminosa (Boardman, 1977; Kozlowski et al., 1991), devido a uma maior proporção relativa de clorofila b em ambientes sombreados. Este aumento da clorofila b em diferentes ambientes sombreados está associado à sua degradação, que é mais lenta em relação à clorofila a (Engel & Poggiani, 1991). Estes resultados concordam com os obtidos por Atroch (1999), Lee et al. (2000) e Castro (2002).

Porém, a influência do sombreamento sobre a proporção dos teores de clorofila a/b não foi verificada no resultado obtido da linha G_2 durante a estação seca. Isto ocorreu, provavelmente, porque a clorofila a está presente nos dois tipos de complexo clorofila-proteína, que variam diferentemente sob ação da luz, de acordo com Thornber (1975).

Para os cafeeiros das linhas A_1 e A_2 , uma maior proporção relativa de clorofila b pode ser vantajosa sob sombreamento, já que permite uma maior eficiência da absorção de luz menos intensa (Whatley & Whatley, 1982), e uma ampliação do espectro de ação da fotossíntese (Mitchell, 1979).

Com relação à concentração de clorofila total, observa-se, pela Tabela 1, que houve um incremento no seu teor proporcional ao sombreamento causado por cada faixa de leguminosa. Verificou-se que a concentração foi maior durante a estação seca em relação à chuvosa para todos os tratamentos.

Observando-se os resultados das linhas de cafeeiros sob influência do sombreamento causado pela faixa de acácia (A_1 , A_2 e A_3), verifica-se que em

tais linhas houve um aumento no teor de clorofila total. Já os tratamentos sob influência do sombreamento causado pela faixa de guandu (G_1 , G_2 e G_3) obtiveram os menores valores para esta característica, pelo fato de ser quase inexistente um sombreamento causado por tal leguminosa.

TABELA 1 - Teores de clorofila total (mg/g de matéria fresca) e relação clorofila *a/b* em folhas de cafeeiros, sob influência do sombreamento causado pela acácia, leucena e guandu, em dia típico da estação chuvosa e da estação seca, em linhas de cafeeiros localizados nas seguintes posições: primeira linha de plantio a leste da faixa de acácia (A_3), a leste da faixa de leucena (L_3), a leste da faixa de guandu (G_3), a oeste da faixa de acácia (A_2), a oeste da faixa de leucena (L_2), a oeste da faixa de guandu (G_2) e na terceira linha de plantio a oeste da faixa de acácia (A_1), a oeste da faixa de leucena (L_1) e a oeste da faixa de guandu (G_1), e também, cafeeiros situados à terceira linha de plantio a leste da faixa de guandu (testemunha).

Linhas	Clorofila total (mg/g de matéria fresca)		Relação <i>a/b</i> (mg/g de matéria fresca)	
	Seca	Úmida	Seca	Úmida
Testemunha	8,82 cA	6,76 cB	7,67 aA	4,98 aB
A_1	13,02 aA	11,58 aB	2,40 dA	1,86 dB
A_2	13,19 aA	11,80 aB	1,39 eA	1,11 dB
A_3	12,73 aA	10,28 aB	1,62 eA	1,49 dB
L_1	10,95 bA	9,92 bB	4,67 bA	2,77 cB
L_2	11,45 bA	9,49 bB	2,34 dA	1,40 dB
L_3	11,06 bA	7,62 cB	2,36 dA	1,62 dB
G_1	10,23 cA	8,56 cB	7,23 aA	3,99 bB
G_2	9,38 cA	7,01 cB	3,84 cA	3,57 bB
G_3	9,82 cA	7,46 cB	5,18 bA	4,39 aB

*Médias seguidas pelas mesmas letras, minúsculas na vertical e maiúsculas na horizontal, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott, a 5% de probabilidade.

Na Figura 6 encontram-se as médias do teor total de clorofila foliar por tratamento durante as estações seca e úmida, bem como o erro padrão das médias. Verifica-se que a maior concentração de clorofila total foi obtida durante a estação seca, pelas plantas da linha A_2 , que apresentaram também os valores mais elevados de clorofila durante a estação chuvosa. As plantas da linha

G₁, por outro lado, foram as que apresentaram menor concentração de clorofila total durante ambas as estações.

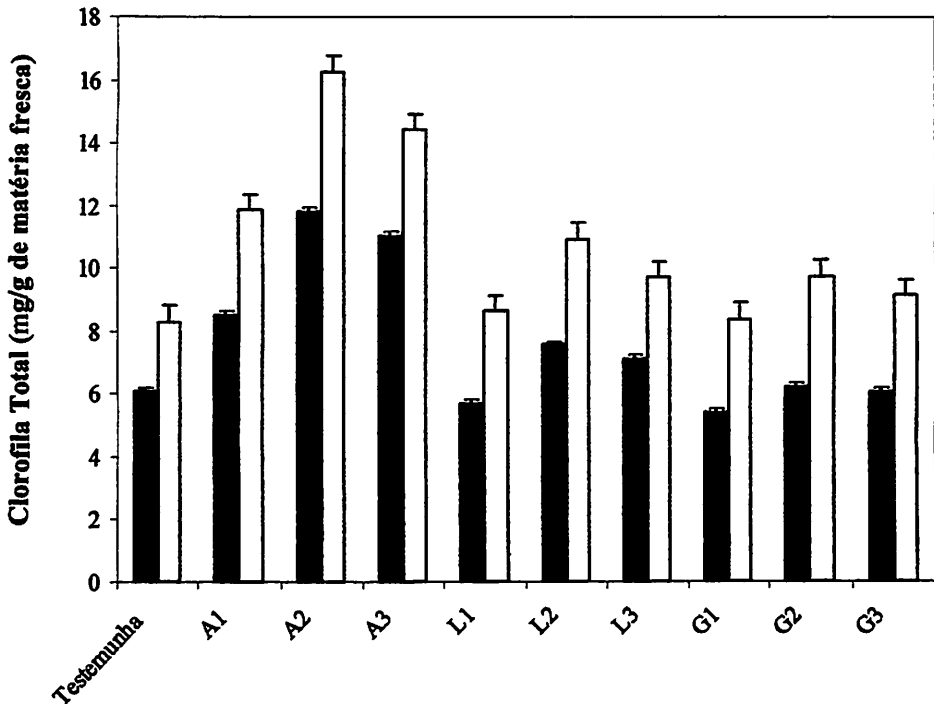


FIGURA 6- Clorofila total (mg/g de matéria fresca) em folhas de cafeeiros, sob influência do sombreamento causado pela acácia, leucena e guandu, em dia típico da estação chuvosa (■) e da estação seca (□), em linhas de cafeeiros localizados nas seguintes posições: primeira linha de plantio a leste da faixa de acácia (A₃), a leste da faixa de leucena (L₃), a leste da faixa de guandu (G₃), a oeste da faixa de acácia (A₂), a oeste da faixa de leucena (L₂), a oeste da faixa de guandu (G₂) e na terceira linha de plantio a oeste da faixa de acácia (A₁), a oeste da faixa de leucena (L₁) e a oeste da faixa de guandu (G₁), e também, cafeeiros situados à terceira linha de plantio a leste da faixa de guandu (testemunha). Cada barra refere-se à média de quatro avaliações ± erro padrão.

Na Figura 7 são apresentados os resultados referentes à razão de clorofila *a/b* por tratamento, obtidos durante as estações seca e úmida. A razão *a/b* foi baixa na estação chuvosa em relação à estação seca, concordando com o

resultado obtido por Justo (2003), embora, em geral, a razão a/b seja mais alta para plantas sob irradiância mais elevada (Atroch, 1999 e Lee et al., 2000). Verifica-se também que, ainda nesta estação, as linhas testemunha, L_1 e G_1 apresentaram os maiores valores para esta relação, uma vez que a DFFFA chegada em tais linhas foi bem aproveitada.

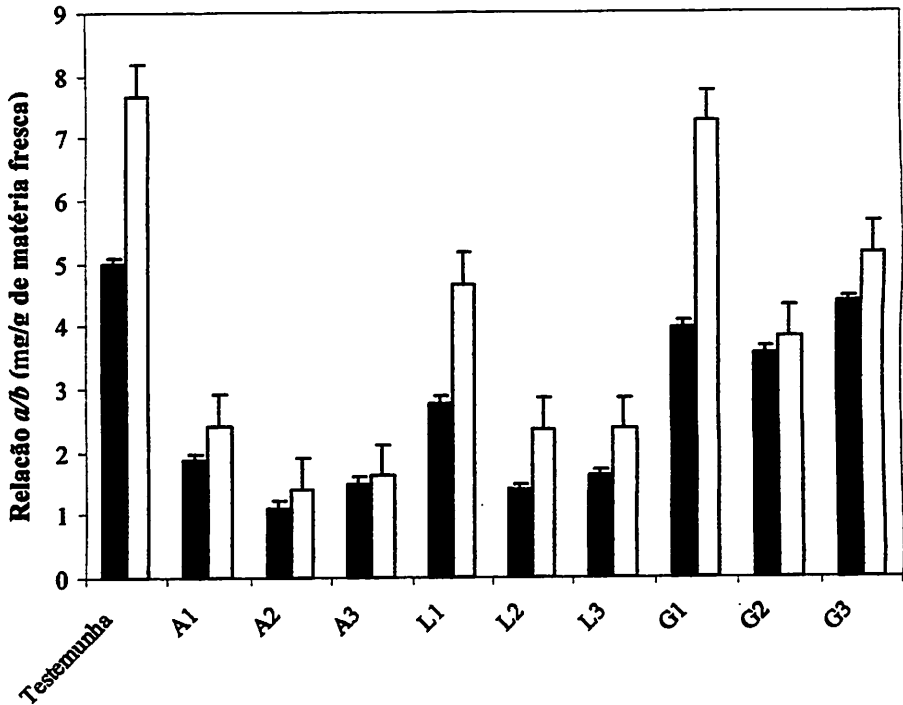


FIGURA 7- Relação clorofila a/b (mg/g de matéria fresca) em folhas de caféiros, sob influência do sombreamento causado pela acácia, leucena e guandu, em dia típico da estação chuvosa (■) e da estação seca (□), em linhas de caféiros localizados nas seguintes posições: primeira linha de plantio a leste da faixa de acácia (A_3), a leste da faixa de leucena (L_3), a leste da faixa de guandu (G_3), a oeste da faixa de acácia (A_2), a oeste da faixa de leucena (L_2), a oeste da faixa de guandu (G_2) e na terceira linha de plantio a oeste da faixa de acácia (A_1), a oeste da faixa de leucena (L_1) e a oeste da faixa de guandu (G_1), e também, caféiros situados à terceira linha de plantio a leste da faixa de guandu (testemunha). Cada barra refere-se à média de quatro avaliações \pm erro padrão.

Houve diferença estatística do teor de carotenóides ($\mu\text{g/g}$ de matéria fresca) entre os tratamentos em ambas as estações (Tabela 2). Observa-se que os maiores valores foram obtidos pelas plantas das linhas G_1 e testemunha em ambas as estações, tendo sido verificado também o menor teor de carotenóides na linha L_1 . Gonçalves et al. (2001), estudando a concentração de pigmentos fotossintéticos em mogno e cumaru sob dois ambientes de luz, verificaram que a concentração de carotenóides ($\mu\text{g/g}$ de matéria fresca) foi sempre maiores no ambiente de sol.

TABELA 2 - Teor de carotenóides ($\mu\text{g/g}$ de matéria fresca) de folhas de cafeeiros, sob influência do sombreamento causado pela acácia, leucena e guandu, em dia típico da estação chuvosa e da estação seca, em linhas de cafeeiros localizados nas seguintes posições: primeira linha de plantio a leste da faixa de acácia (A_3), a leste da faixa de leucena (L_3), a leste da faixa de guandu (G_3), a oeste da faixa de acácia (A_2), a oeste da faixa de leucena (L_2), a oeste da faixa de guandu (G_2) e na terceira linha de plantio a oeste da faixa de acácia (A_1), a oeste da faixa de leucena (L_1) e a oeste da faixa de guandu (G_1), e também, cafeeiros situados à terceira linha de plantio a leste da faixa de guandu (testemunha).

Linhas	Carotenóides ($\mu\text{g/g}$ de matéria fresca)	
	Seca	Úmida
Testemunha	6,52 aA	6,72 aA
A_1	5,64 bA	5,02 dA
A_2	5,70 bA	5,52 cA
A_3	6,29 aA	6,17 bA
L_1	5,15 cA	5,72 cA
L_2	5,47 bA	6,79 aA
L_3	6,28 cA	5,64 cA
G_1	6,30 aA	6,65 aA
G_2	6,26 cA	6,23 bA
G_3	6,55 aA	6,40 bA

*Médias seguidas pelas mesmas letras, minúsculas na vertical e maiúsculas na horizontal, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott, a 5% de probabilidade.

Ainda com relação a esta característica, verifica-se, pela Figura 8, que a terceira e a primeira linha de plantio a oeste da faixa de acácia (A_1 e A_2), juntamente com a terceira linha de plantio a oeste da faixa de leucena (L_1), apresentaram os menores valores para o teor de carotenóides em ambas as estações em relação aos demais tratamentos.

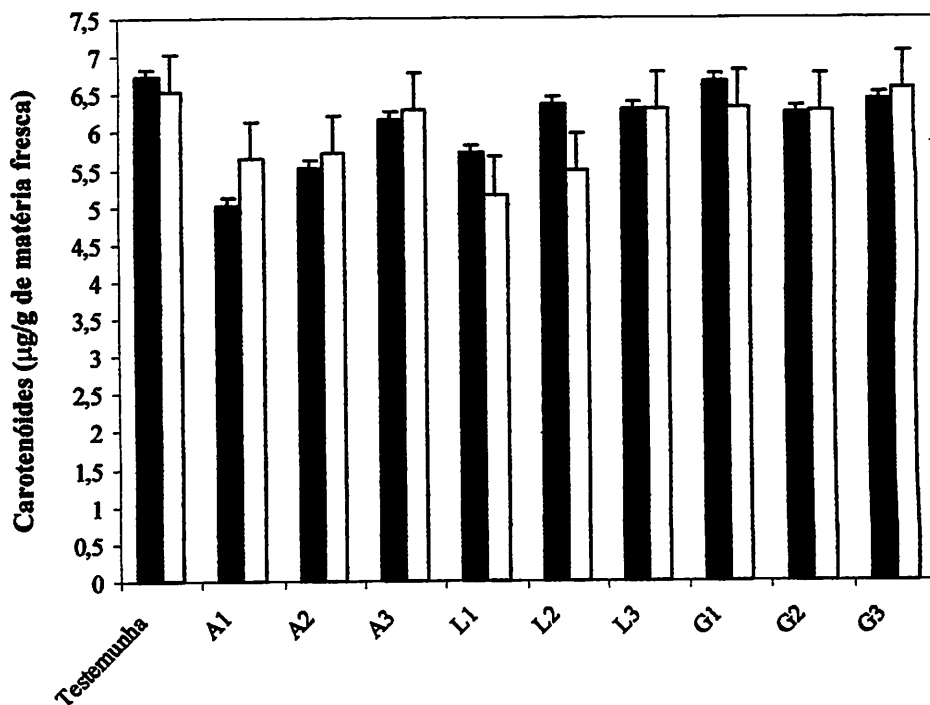


FIGURA 8- Teor de carotenóides ($\mu\text{g/g}$ de matéria fresca) em folhas de cafeeiros, sob influência do sombreamento causado pela acácia, leucena e guandu, em dia típico da estação chuvosa (■) e da estação seca (□), em linhas de cafeeiros localizados nas seguintes posições: primeira linha de plantio a leste da faixa de acácia (A_3), a leste da faixa de leucena (L_3), a leste da faixa de guandu (G_3), a oeste da faixa de acácia (A_2), a oeste da faixa de leucena (L_2), a oeste da faixa de guandu (G_2) e na terceira linha de plantio a oeste da faixa de acácia (A_1), a oeste da faixa de leucena (L_1) e a oeste da faixa de guandu (G_1), e também, cafeeiros situados à terceira linha de plantio a leste da faixa de guandu (testemunha). Cada barra refere-se à média de quatro avaliações \pm erro padrão.

Estes resultados referentes ao teor de pigmentos cloroplastídicos revelam diferentes estratégias quanto ao acúmulo e ao uso dos pigmentos fotossintéticos no que se refere à captação de luz em ambientes de menor luminosidade e à proteção contra a fotodestruição em ambientes de maior luminosidade.

4.1.4 Área foliar

A Tabela 3 apresenta os resultados referentes à área foliar (AF) por tratamento, obtidos nas estações seca e úmida. Para esta variável, houve diferença significativa entre os tratamentos, porém não houve entre as estações. O posicionamento da linha A₂, em relação à faixa de leguminosa acácia, proporcionou a ela a maior AF em ambas as estações.

Morais et al. (2003), estudando a área foliar situada em diferentes locais da planta de *Coffea arabica* cultivadas sob sombreamento de guandu e a pleno sol, verificaram que as características de desenvolvimento foliar variam de acordo com a posição da folha na planta. Folhas das partes superiores e orientadas para o norte não apresentam diferenças significativas entre os tratamentos, ou seja, as folhas presentes nesta posição da planta nos cafeeiros sombreados tendem a ter tamanho similar às folhas de plantas cultivadas a pleno sol (menores e compactas), pois estão mais expostas à radiação solar. Segundo Medri & Lleras (1980), as folhas podem variar em forma, tamanho, espessura, densidade e rusticidade, considerando diferentes posicionamentos numa mesma planta, porque estão expostas a condições microclimáticas diversas, provocando alterações hormonais e, por conseguinte, modificações estruturais e morfofisiológicas, efeito conhecido como auto-sombreamento. Assim, folhas mais expostas à radiação podem ser morfológicamente diferentes das folhas menos expostas de uma mesma planta. Para Gaba & Black (1983) os dois fatores

que contribuem para um aumento na dimensão das folhas de sombra são a maior disponibilidade de água e redução da luz.

TABELA 3- Área foliar de cafeeiros, sob influência do sombreamento causado pela acácia, leucena e guandu, em dia típico da estação chuvosa e da estação seca, em linhas de cafeeiros localizados nas seguintes posições: primeira linha de plantio a leste da faixa de acácia (A₃), a leste da faixa de leucena (L₃), a leste da faixa de guandu (G₃), a oeste da faixa de acácia (A₂), a oeste da faixa de leucena (L₂), a oeste da faixa de guandu (G₂) e na terceira linha de plantio a oeste da faixa de acácia (A₁), a oeste da faixa de leucena (L₁) e a oeste da faixa de guandu (G₁), e também, cafeeiros situados à terceira linha de plantio a leste da faixa de guandu (testemunha).

Linhas	Área foliar (cm ²)	
	Estação	
	Seca	Úmida
Testemunha	37,18 dA	51,67 cA
A ₁	82,23 aA	74,72 aA
A ₂	73,24 aA	73,88 aA
A ₃	54,11 cA	48,56 cA
L ₁	40,12 dA	39,49 dA
L ₂	37,03 dA	68,54 aA
L ₃	62,80 bA	38,84 dA
G ₁	49,27 cA	58,00 bA
G ₂	47,31 cA	31,01 dA
G ₃	41,57 dA	50,06 cA

*Médias seguidas pelas mesmas letras, minúsculas na vertical e maiúsculas na horizontal, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott, a 5% de probabilidade.

4.2 Aspectos da anatomia foliar

4.2.1 Características da epiderme

No estudo da epiderme da face abaxial, em vista frontal, observa-se, na Tabela 4, que o número total de estômatos por mm^2 não foi influenciado pelas estações. Observando-se os valores desta característica nos tratamentos mais contrastantes do experimento, que são a primeira linha de plantio a oeste da faixa de acácia (A_2), e os cafeeiros da linha testemunha, observa-se que o número de estômatos por mm^2 da linha testemunha foi superior em relação à linha A_2 . Este resultado é uma característica observada em folhas de plantas expostas a pleno sol, fato relatado por muitos autores, entre eles Knecht & O'Leary (1972); Silva & Anderson (1985); Castro et al. (1996); Almeida (2001) e Zanela (2001).

Vários trabalhos mostram alterações do número de estômatos e do índice estomático na mesma espécie, em diferentes condições ambientais. Nos trabalhos de Gonçalves (2001), a frequência e o número de estômatos na epiderme foliar, adaxial e abaxial de *Ocimum selloi* Benth foram significativamente diferentes entre as plantas crescidas sob radiação solar plena e nas crescidas no sombreamento de 50%. Em *Phaseolus vulgaris*, a densidade dos estômatos foi maior em plantas cultivadas sob alta intensidade luminosa; entretanto, o número total de estômatos por folha permaneceu aproximadamente constante (Knecht & O'leary, 1972). Voltan et al. (1992), no estudo da epiderme em cinco diferentes cultivares de cafeeiro, observaram que o número de estômatos decresceu linearmente com o nível de luz em todas as cultivares.

Segundo Boardman (1977), o aumento da frequência de estômatos geralmente está correlacionado com a maior condutância estomática e, portanto, com uma menor resistência à difusão de gases. Para Kozłowski et al. (1991), a

capacidade de resposta dos estômatos às variáveis ambientais são mais importantes para a determinação da condutância do que o seu número.

Verifica-se, pela Tabela 4, que na estação úmida, a linha L₁ apresentou o maior valor para esta característica, assim como o maior valor para a condutância estomática (Figura 3) também na estação chuvosa. Estes resultados também foram obtidos por Atroch (1999) Trabalhando com plantas jovens de *Bauhinia forficata* Link., esta autora constatou que a condutância estomática das mesmas foi quatro vezes maior durante a estação chuvosa em relação à estação seca.

Verifica-se que o número de estômatos/mm² dos cafeeiros a pleno sol (testemunha), e das demais linhas de cafeeiros expostas a uma maior radiação solar devido ao baixo nível de sombreamento oferecido pelas leguminosas, como ocorre nas linhas G₁, G₂ e G₃, foi superior quando comparado aos valores encontrados nas plantas da linha A₂, que são mais sombreadas. Observa-se, ainda, que as maiores taxas fotossintéticas foram apresentadas pelas plantas a pleno sol, principalmente durante a estação chuvosa, sugerindo que esta característica anatômica influencia na capacidade fotossintética. Foi demonstrado por Voltan et al. (1992) que, em folhas de cinco cultivares de cafeeiro, o número de estômatos decresceu linearmente à medida que se reduziram os níveis de radiação.

TABELA 4 - Número de estômatos/mm² de folhas de cafeeiros, sob influência do sombreamento causado pela acácia, leucena e guandu, em dia típico da estação chuvosa e da estação seca, em linhas de cafeeiros localizados nas seguintes posições: primeira linha de plantio a leste da faixa de acácia (A₃), a leste da faixa de leucena (L₃), a leste da faixa de guandu (G₃), a oeste da faixa de acácia (A₂), a oeste da faixa de leucena (L₂), a oeste da faixa de guandu (G₂) e na terceira linha de plantio a oeste da faixa de acácia (A₁), a oeste da faixa de leucena (L₁) e a oeste da faixa de guandu (G₁), e também, cafeeiros situados à terceira linha de plantio a leste da faixa de guandu (testemunha).

Linhas	Número de estômatos/mm ²	
	Estação	
	Seca	Úmida
Testemunha	192,40 bA	171,68 bA
A ₁	207,20 bA	173,16 bA
A ₂	127,78 dA	162,80 bA
A ₃	189,44 bA	165,76 bA
L ₁	199,80 bA	207,20 aA
L ₂	102,12 dA	170,20 bA
L ₃	159,84 cA	139,12 bA
G ₁	260,48 aA	161,32 bA
G ₂	185,00 bA	152,44 bA
G ₃	177,60 bA	183,52 aA

*Médias seguidas pelas mesmas letras, minúsculas na vertical e maiúsculas na horizontal, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott, a 5% de probabilidade.

Na Figura 9 verificam-se as características das células epidérmicas abaxial das dez linhas de cafeeiros. Nota-se que os cafeeiros do tratamento A₂ (sob intensa influência do sombreamento causado pela acácia) as células exibem paredes sinuosas mais acentuadas que a pleno sol (testemunha). Medri & Lleras (1980), sugeriram que a menor sinuosidade da parede celular pode estar relacionada às características adaptativas contra a perda excessiva de água, justificando assim a menor sinuosidade observada na epiderme adaxial dos tratamentos mais expostos à radiação solar.

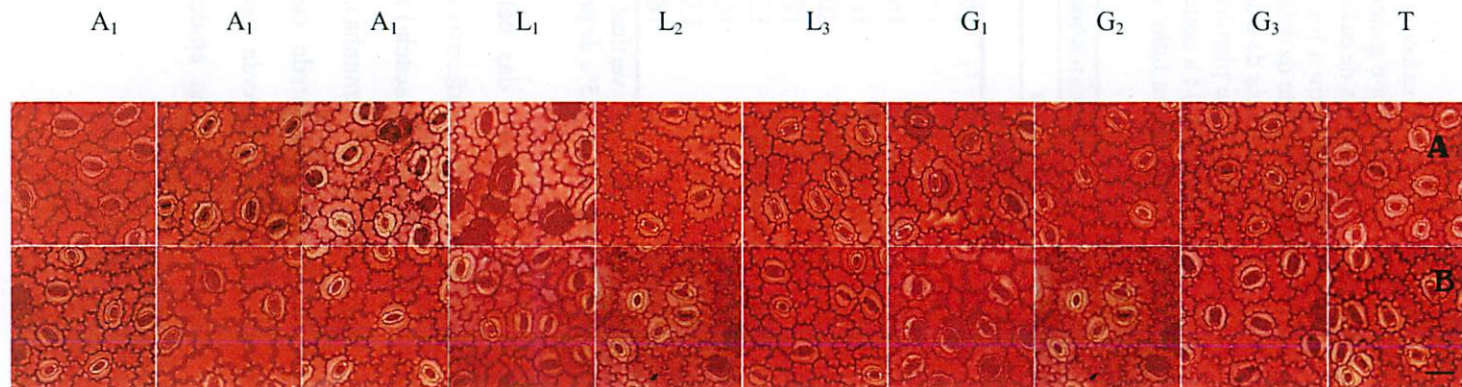


Figura 9- Fotomicrografias de seções paradermicas da epiderme da face abaxial de folhas de cafeeiros sob influência do sombreamento causado pela acácia, leucena e guandu, em dia típico da estação chuvosa (A), e da estação seca (B), localizados nas seguintes posições: primeira linha de plantio a leste da faixa de acácia (A_3), a leste da faixa de leucena (L_3), a leste da guandu (G_3), a oeste da faixa de acácia (A_2), a oeste da faixa de leucena (L_2), a oeste da faixa de guandu (G_2) e na terceira linha de plantio a oeste da faixa de acácia (A_1), a oeste da faixa de leucena (L_1) e a oeste da faixa de guandu (G_1), e também, cafeeiros situados à terceira linha de plantio a leste da faixa de guandu (testemunha). Barra= 100 μ m.

A análise de variância para os diâmetros polar e equatorial apresentou diferença significativa entre as estações (Tabela 5), não havendo diferença significativa destas variáveis na estação seca em todas as linhas. A linha A₁ foi a que apresentou os maiores valores para ambas as características. Esta resposta anatômica reflete na condutância estomática que foi elevada nesta mesma linha (A₁), em relação aos demais tratamentos, também na estação seca, sendo a demanda evaporativa da atmosfera elevada nesta estação. Em condições xéricas, a folha necessita aproveitar o tempo limitado de alta umidade relativa para realizar as trocas gasosas, o que poderá ser mais eficiente quanto maior for a área estomática útil (Leite & Lleras, 1978; Medri & Lleras, 1980).

TABELA 5- Diâmetro polar e equatorial (μm) dos estômatos de folhas de cafeeiros, sob influência do sombreamento causado pela acácia, leucena e guandu, em dia típico da estação chuvosa e da estação seca, em linhas de cafeeiros localizados nas seguintes posições: primeira linha de plantio a leste da faixa de acácia (A₃), a leste da faixa de leucena (L₃), a leste da faixa de guandu (G₃), a oeste da faixa de acácia (A₂), a oeste da faixa de leucena (L₂), a oeste da faixa de guandu (G₂) e na terceira linha de plantio a oeste da faixa de acácia (A₁), a oeste da faixa de leucena (L₁) e a oeste da faixa de guandu (G₁), e também, cafeeiros situados à terceira linha de plantio a leste da faixa de guandu (testemunha).

Linhas	Diâmetro polar (μm)		Diâmetro equatorial (μm)	
	Estação		Estação	
	Seca	Úmida	Seca	Úmida
Testemunha	2,67 aA	2,78 bB	1,69 aA	1,57 bB
A ₁	2,70 aA	4,12 aB	1,83 aA	1,91 aB
A ₂	2,81 aA	2,89 bB	1,90 aA	1,81 aB
A ₃	2,75 aA	2,60 bB	1,67 aA	1,62 bB
L ₁	2,75 aA	2,82 bB	1,74 aA	1,79 aB
L ₂	2,87 aA	2,70 bB	1,76 aA	1,74 aB
L ₃	2,67 aA	2,79 bB	1,77 aA	1,74 aB
G ₁	2,75 aA	2,72 bB	1,71 aA	1,52 bB
G ₂	2,75 aA	2,65 bB	1,69 aA	1,69 bB
G ₃	2,87 aA	2,70 bB	1,76 aA	1,64 bB

*Médias seguidas pelas mesmas letras, minúsculas na vertical e maiúsculas na horizontal, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott, a 5% de probabilidade.

Observa-se, na Tabela 6, que houve diferença significativa entre as estações, tanto na epiderme adaxial como na abaxial. Observando-se os dois tratamentos mais contrastantes do experimento, cafeeiros a pleno sol (testemunha) e a primeira linha de cafeeiros a oeste da faixa de acácia (A_2), verifica-se que a testemunha apresentou as maiores alturas para as epidermes adaxial e abaxial em ambas as estações. Já a linha A_2 , apresentou os menores valores para estas duas características em ambas as estações (Tabela 6). Os demais resultados demonstram a influência de cada sombreamento específico sob os tratamentos. Geralmente, plantas mantidas sob maior irradiância apresentam uma ou ambas as epidermes mais espessas (Lee et al., 2000; Castro, 2002).

Segundo Goulet & Bellefleur (1986), os efeitos da luz (sol e sombra) influenciam na plasticidade foliar, alterando a espessura, a área e outras características desse órgão vegetal.

TABELA 6- Espessura (μm) do tecido epidérmico (abaxial e adaxial) de folhas de cafeeiros, sob influência do sombreamento causado pela acácia, leucena e guandu, em dia típico da estação chuvosa e da estação seca, em linhas de cafeeiros localizados nas seguintes posições: primeira linha de plantio a leste da faixa de acácia (A_3), a leste da faixa de leucena (L_3), a leste da faixa de guandu (G_3), a oeste da faixa de acácia (A_2), a oeste da faixa de leucena (L_2), a oeste da faixa de guandu (G_2) e na terceira linha de plantio a oeste da faixa de acácia (A_1), a oeste da faixa de leucena (L_1) e a oeste da faixa de guandu (G_1), e também, cafeeiros situados à terceira linha de plantio a leste da faixa de guandu (testemunha).

Linhas	Face adaxial (μm)		Face abaxial (μm)	
	Estação		Estação	
	Seca	Úmida	Seca	Úmida
Testemunha	34,14 aA	33,48 aB	34,14 aA	22,81 aB
A_1	33,87 aA	32,98 aB	34,68 aA	21,61 bB
A_2	31,38 bA	29,69 bB	31,38 bA	18,99 cB
A_3	30,39 bA	31,12 bB	30,39 bA	19,78 cB
L_1	34,68 aA	33,45 aB	35,26 aA	20,99 bB
L_2	31,55 bA	31,96 bB	31,55 bA	18,49 cB
L_3	34,18 aA	32,20 bB	33,87 aA	21,44 bB
G_1	35,26 aA	33,30 aB	34,18 aA	23,93 aB
G_2	32,98 aA	33,92 aB	32,98 aA	21,37 bB
G_3	33,68 aA	33,63 aB	33,68 aA	23,52 aB

*Médias seguidas pelas mesmas letras, minúsculas na vertical e maiúsculas na horizontal, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott, a 5% de probabilidade.

Observando-se as médias de espessura dos parênquimas paliçádico e esponjoso (μm) (Tabela 7), em relação à característica de parênquima esponjoso, a análise de variância para esta característica revela diferença significativa entre as estações, havendo na estação chuvosa um incremento na espessura. O parênquima paliçádico também apresentou diferença significativa entre as estações.

4.2.2 Características do mesofilo

Nos tratamentos mais contrastantes, testemunha e A₂, o parênquima paliádico dos cafeeiros a pleno sol apresentam valores superiores aos verificados na linha A₂ (Tabela 7). O parênquima esponjoso (μm) dos cafeeiros a pleno sol, também apresenta valores superiores aos obtidos pela linha A₂.

Pela Figura 10, verifica-se que as células em paliçada apresentam-se bem organizadas em todos os tratamentos observados, sendo constituída de apenas uma camada. Porém, ocorreu menor adensamento das células do parênquima paliádico com o sombreamento da plantas (A₂). Tais resultados confirmam dados anteriormente obtidos em Citrus por Syvertsen & Smith (1984) e no cafeeiro por Fahl (1989), que verificou maior espessura e densidade de células em folhas desenvolvidas a pleno sol.

Segundo a Figura 10, nota-se a pouca ocorrência de espaços intercelulares no mesofilo, sendo este um aspecto típico de plantas a pleno sol. Em plantas heliófitas, com alta capacidade fotossintética, esse aspecto representa uma vantagem adaptativa, pois, quanto maior a superfície interna livre nas folhas, mais rápida e eficiente serão as trocas gasosas, possibilitando intensa fotossíntese nos períodos em que água se encontra disponível (Fahn, 1977; Parkhust, 1978).

TABELA 7- Espessura (μm) dos parênquimas paliçádico e esponjoso de folhas em cafeeiros, sob influência do sombreamento causado pela acácia, leucena e guandu, em dia típico da estação chuvosa e da estação seca, em linhas de cafeeiros localizados nas seguintes posições: primeira linha de plantio a leste da faixa de acácia (A_3), a leste da faixa de leucena (L_3), a leste da faixa de guandu (G_3), a oeste da faixa de acácia (A_2), a oeste da faixa de leucena (L_2), a oeste da faixa de guandu (G_2) e na terceira linha de plantio a oeste da faixa de acácia (A_1), a oeste da faixa de leucena (L_1) e a oeste da faixa de guandu (G_1), e também, cafeeiros situados à terceira linha de plantio a leste da faixa de guandu (testemunha).

Linhas	Parênquima paliçádico (μm)		Parênquima esponjoso (μm)	
	Estação		Estação	
	Seca	Úmida	Seca	Úmida
Testemunha	72,21 aA	62,02 aB	193,23 bB	212,12 aA
A_1	71,38 aA	54,19 bB	201,96 aB	200,17 bA
A_2	69,84 aA	55,08 bB	189,26 bB	203,33 bA
A_3	63,82 bA	65,36 aB	182,61 bB	198,49 bA
L_1	70,96 aA	58,43 aB	194,81 aB	204,13 bA
L_2	57,88 bA	50,34 bB	198,00 aB	213,05 aA
L_3	59,55 bA	51,35 bB	189,59 bB	208,35 aA
G_1	68,65 aA	62,01 aB	191,22 bB	213,51 aA
G_2	66,51 aA	54,45 bB	182,67 bB	204,08 bA
G_3	71,93 aA	60,29 aB	203,67 aB	195,84 bA

*Médias seguidas pelas mesmas letras, minúsculas na vertical e maiúsculas na horizontal, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott, a 5% de probabilidade.

A lâmina foliar é a estrutura que mais se modifica em resposta às alterações ambientais e constitui o principal sítio na produção de fotoassimilados. A análise de variância para a espessura do limbo foliar apresentou diferença significativa entre as estações (Tabela 8). Verifica-se que a testemunha foi o tratamento que alcançou os maiores valores para esta característica em ambas as estações, seguido pelo tratamento L_2 e G_1 .

TABELA 8- Espessura do limbo foliar de cafeeiros, sob influência do sombreamento causado pela acácia, leucena e guandu, em dia típico da estação chuvosa e da estação seca, em linhas de cafeeiros localizados nas seguintes posições: primeira linha de plantio a leste da faixa de acácia (A₃), a leste da faixa de leucena (L₃), a leste da faixa de guandu (G₃), a oeste da faixa de acácia (A₂), a oeste da faixa de leucena (L₂), a oeste da faixa de guandu (G₂) e na terceira linha de plantio a oeste da faixa de acácia (A₁), a oeste da faixa de leucena (L₁) e a oeste da faixa de guandu (G₁), e também, cafeeiros situados à terceira linha de plantio a leste da faixa de guandu (testemunha).

Linhas	Espessura do limbo (µm)	
	Estação	
	Seca	Úmida
Testemunha	333,73 aA	325,21 aB
A1	341,07 aA	303,04 bB
A2	328,46 aA	312,99 bB
A3	313,78 bA	320,82 aB
L1	328,53 aA	314,68 bB
L2	326,41 aA	319,67 aB
L3	317,49 bA	317,42 aB
G1	322,98 bA	330,26 aB
G2	315,14 bA	312,07 bB
G3	336,38 aA	309,54 bB

*Médias seguidas pelas mesmas letras, minúsculas na vertical e maiúsculas na horizontal, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott, a 5% de probabilidade.

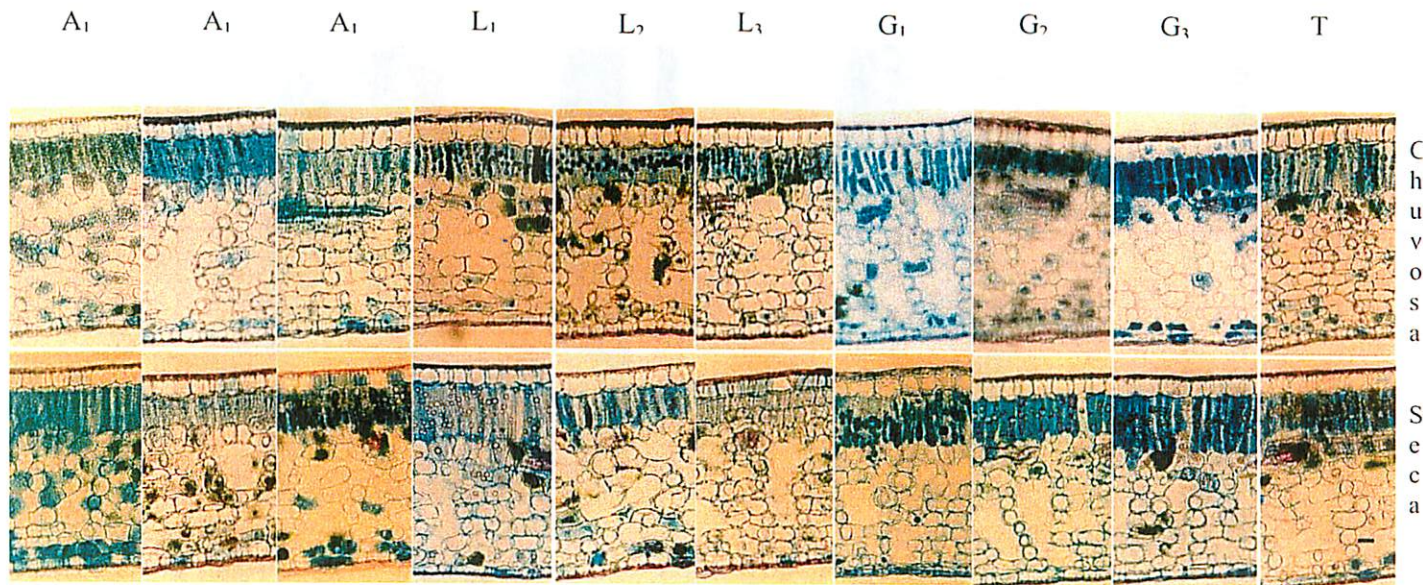


Figura 10 - Fotomicrografias de secções transversais de folhas de cafeeiros sob influência do sombreamento causado pela acácia, leucena e guandu, em dia típico da estação chuvosa, e da estação seca, localizados nas seguintes posições: primeira linha de plantio a leste da faixa de acácia (A₃), a leste da faixa de leucena (L₃), a leste da faixa de guandu (G₃), a oeste da faixa de acácia (A₂), a oeste da faixa de leucena (L₂), a oeste da faixa de guandu (G₂) e na terceira linha de plantio a oeste da faixa de acácia (A₁), a oeste da faixa de leucena (L₁) e a oeste da faixa de guandu (G₁), e também, cafeeiros situados à terceira linha de plantio a leste da faixa de guandu (testemunha). Barra= 100µm.

4.2.3 Características da ultra-estrutura dos cloroplastos e parede celular

A ultra-estrutura dos cloroplastos, bem como da parede celular do parênquima paliçádico de folhas de cafeeiros são mostradas na Figura 11. Morfologicamente, a parede celular apresenta diferenças que são confirmadas no teste de médias (Tabela 9).

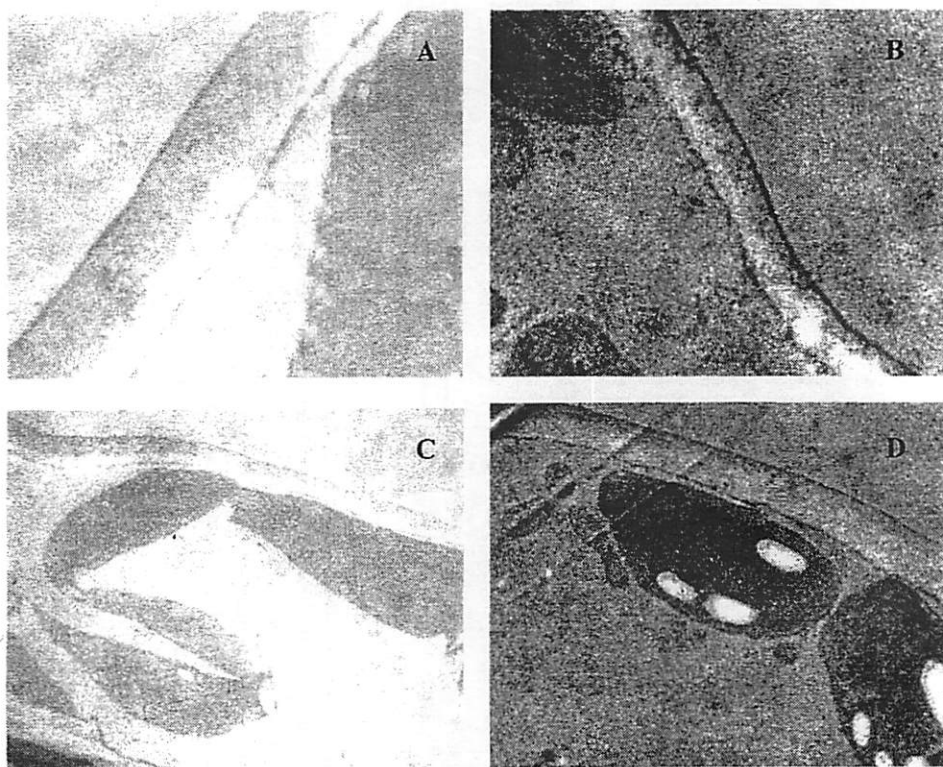


FIGURA 11 - Micrografia de transmissão eletrônica (MET) mostrando a parede celular (A e B) e cloroplastos (C e D) de folhas de cafeeiros sob influência do sombreamento, da primeira linha de plantio a oeste a faixa de acácia (A₂) e de cafeeiros a pleno sol (Testemunha). A- parede celular da testemunha, 12000x. B- parede celular da linha A₂, 12000x. C- cloroplastos da testemunha, 3000x, D- cloroplastos da linha A₂, 4400x.

Tal análise (Tabela 9) comprova haver diferença significativa entre os tratamentos a pleno sol (testemunha) e da primeira linha de plantio a oeste da faixa de acácia (A₂), tendo o tratamento a pleno sol (testemunha) sido o que apresentou maior espessura em relação ao tratamento A₂. Inúmeros dados experimentais, citados na literatura, mostram que a radiação solar influencia a divisão, o crescimento e a diferenciação celular, promovendo, entre outros efeitos, o espessamento das paredes celulares. Segundo considerações feitas por Rizzini (1976), tais características dependem estritamente da luz solar e possuem proporção com a intensidade luminosa. Outros fatores ambientais (água edáfica, umidade atmosférica) modificam a ação da radiação solar sobre os vegetais, intensificando-a ou limitando-a.

TABELA 9 - Espessura da parede celular do parênquima paliçádico de folhas de cafeeiros da primeira linha de plantio a oeste a faixa de acácia (A₂) e de cafeeiros a pleno sol (testemunha) no final do período experimental.

Tratamentos	Parede celular (nm)
A ₂	349,87 b
Testemunha	724,70 a

*Médias seguidas pelas mesmas letras, na coluna, não diferem entre si, pelo teste de Scott-Knott, a 5% de probabilidade.

Observa-se que a estrutura e o tamanho dos cloroplastos mudou de acordo com a condição de luminosidade (Figura 11C e 11D). Verifica-se que os cloroplastos da testemunha alongaram-se (aumento de tamanho), parecendo ser influenciados pela intensidade luminosa, visando promover maior captação da luz para a fotossíntese, uma vez que este tratamento apresentou as maiores taxas para esta característica em ambas as estações. Pela Figura 11C verifica-se que o arranjo dos cloroplastos nas laterais das células, próximo às paredes, colocando-se em um plano paralelo à luz incidente, caracteriza um mecanismo de proteção

ao sistema fotossintético, prevenindo um dano quando o nível de irradiância é elevado.

Em ambos os cloroplastos dos tratamentos (Figura 12), verificam-se a presença de grãos de amido. Devido à condição de exposição à luz a que os tratamentos estão submetidos, o cloroplasto forma e acumula amido (de assimilação). As dimensões desses grãos de amido podem variar de acordo com o período do dia, à medida que os açúcares são formados e, temporariamente, armazenados como amido. Segundo a literatura, estes grãos tendo a desaparecer no escuro e aumentar na presença da luz.

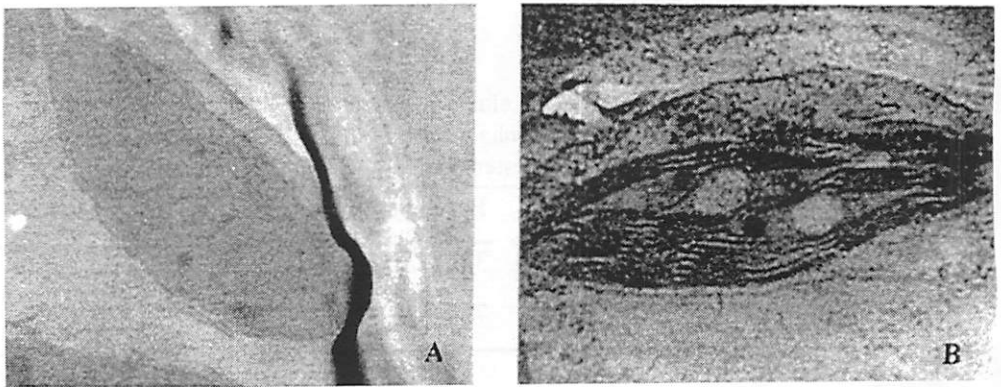


FIGURA 12- Micrografia de transmissão eletrônica (MET) mostrando cloroplastos e grãos de amido no parênquima paliádico de folhas de cafeeiros da primeira linha de plantio a oeste a faixa de acácia (A₂) 7000x e de cafeeiros a pleno sol (testemunha) 12000x. A- cloroplasto da testemunha, B- cloroplasto da linha A₂.

5 CONCLUSÕES

Neste estudo, as diferentes condições de sombreamento e as modificações sazonais (épocas chuvosa e seca), às quais as plantas foram submetidas, promoveram efeitos diversos sobre características fisiológicas e anatômicas, apresentando melhor desempenho fotossintético nas linhas de cafeeiros a pleno sol e na época chuvosa.

As adaptações morfológicas das folhas de cafeeiro ocorreram, principalmente, na espessura de folha (que diminuiu com o sombreamento) e quanto ao formato do tecido lacunoso, que apresentou espaços maiores entre as células à medida que o sombreamento sobre as linhas aumentava.

Em geral, os resultados permitiram evidenciar que os efeitos do sistema agroflorestal sobre os cafeeiros favoreceram a ocorrência de alterações morfofisiológicas, ficando evidente a plasticidade anatômica e fisiológica dos mesmos sob tal condição.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA, L. P. **Germinação, crescimento inicial e anatomia foliar de plantas jovens de *Cryptocarya aschersoniana* MEZ. sob diferentes níveis de radiação.** 2001. 96 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.
- ARNON, D. I. Cooper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. **Plant Physiology**, Maryland, v. 24, n. 1, p. 1-15, Jan./Mar. 1949.
- ASHTON, P. M. S.; BERLYN, G. P. Leaf adaptations of some *Shorea* species to sun and shade. **New Phytologist**, Cambridge, v. 121, n. 4, p. 587-596, Aug. 1992.
- ATROCH, E. A. C. **Aspectos fisiológicos, anatômicos e biossíntese de flavonóides em plantas jovens de *Bauhinia forficata* Link. submetidas a diferentes níveis de irradiância.** 1999. 62 p. Dissertação (Mestrado em Agronomia/Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.
- BARROS, R. S.; MAESTRI; VIEIRA, M.; BRAGA, F. L. J. Determinação da área de folhas do café (*Coffea arabica* L. cv. Bourbon Amarelo). **Revista Ceres**, Viçosa, MG, v. 20, n. 107, p. 44-52, jan./mar. 1973.
- BEER, J.; MUSCHLER, R.; KASS, D.; SOMARRIBA, E. Shade management in coffee and cacao plantations. **Agroforestry Systems**, Dodrecht, v. 38, n. 1/3, p. 139-164, 1997.
- BJÖRKMAN, O. Responses to different quantum flux densities. In: LANGE, O.; NOBEL, P. S.; OSMONA, C. B.; ZIEGLER, H. (Ed.). **Physiological plant ecology. I. Responses to the physical environment.** New York: Springer-Verlag, 1981. p. 57-60. (Encyclopedia of Plant Physiology).
- BOARDMAN, N. K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. **Annual Review of Plant Physiology**, Palo Alto, v. 28, p. 355-377, 1977.
- BOLHÀR-NORDENKAMPF, H. R.; DRAXLER G. **Functional leaf anatomy. Photosynthesis and Production in a Changing Environment: a field and laboratory manual.** London: Chapman & Hall. 1993. p. 91-112.

BONE, R. A.; LEE, O. W.; NORMAN, J. M. Epidermal cells functioning as lenses in leaves of tropical rain forest shade plants. **Applied Optics**, Washington, v. 24, n. 10, p. 1408-1412, 1985.

CAMPANHA, M. M. **Análise comparativa de cafeeiros (*Coffea arabica* L.) em sistema agroflorestal e monocultivo na Zona da Mata de Minas Gerais.** 2001. 132 p. Tese (Doutorado em Fitotecnia) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.

CANNELL, M. G. R. Crop physiological aspects of coffee bean yield: a review. **Journal of Coffea Research**, Karnataka, v. 5, n. 1, p. 7-20, 1975.

CARELLI, M. L. C.; FAHL, J. I.; ALFONSI, E. L. Efeito de níveis de sombreamento no crescimento e na produtividade do cafeeiro. In: SIMPÓSIO DE PESQUISA DOS CAFÉS DO BRASIL, 2., 2001, Vitória- ES. **Resumos expandidos....** Vitória: EMBRAPA, 2001. p. 120-124.

CARELLI, M. L. C.; FAHL, J. I.; TRIVELIN, P. C. O.; QUEIROZ-VOLTAN, R. B. Carbon isotope discrimination and gas exchange in *Coffea* species grown under different irradiance regimes. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Brasília, v. 11, n. 2, p. 63-68, ago. 1999.

CASTRO, E. M. de. **Alterações anatômicas, fisiológicas e fitoquímicas em *Mikania glomerata* Sprengel (Guaco) sob diferentes fotoperíodos e níveis de sombreamento.** 2002. 221 p. Tese (Doutorado em Fitotecnia) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

CASTRO, E. M. de; ALVAENGA, A. A.; GOMIDE, M. B. Crescimento e distribuição de matéria seca de mudas de calaboura (*Muntigia calabura* L.) submetidas a três níveis de irradiância. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 20, n. 3, p. 357-365, jul./set. 1996.

DALE, J. E. How do leaves grow? **Bioscience**, Washington, v. 42, n. 6, p. 423-432, June 1992.

DA MATTA, F. M.; RENA, A. B. Ecofisiologia de cafezais sombreados e a pleno sol. In: ZAMBOLIM, L. (Ed.). **O Estado da arte de tecnologias na produção de café.** Viçosa, MG. 2002. p. 93-136.

DEDECCA, D. M. Anatomia e desenvolvimento ontogenético de *Coffea arabica* L. var. *typica* Cramer. **Bragantia**, Campinas, v. 16, n. 23, p. 315-366, dez. 1957.

- DICKISON, W. C. **Integrative plant anatomy**. New York: Harcourt/Academic, 2000. 533 p.
- DUKE, S. O.; KENYON, W. H. Effects of Dimethazone (FMC 57020) on Chloroplast Development II. Pigment Synthesis and Photosynthetic Function in Cowpea (*Vigna unguiculata* L.) Primary Leaves. **Pesticide Biochemistry and Physiology**, San Diego, v. 25, n. 1, p. 11-18, Feb. 1986.
- ENGEL, V. L.; POGGIANI, F. Estudo da concentração de clorofila nas folhas e seu espectro de absorção de luz em função do sombreamento em mudas de quatro espécies florestais nativas. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Londrina, v. 3, p. 39-45, 1991.
- FAHL, J. I. **Influência da irradiância e do nitrogênio na fotossíntese e crescimento de plantas jovens de café (*Coffea arabica* L.)**. 1989. 84 p. Tese (Doutorado) – Universidade de Campinas, Campinas, SP.
- FAHL, J. I.; CARELLI, M. L. C.; VEGA, J.; MAGALHÃES, A. C. Nitrogen and irradiance levels affecting net photosynthesis and growth of Young coffee plants (*Coffea arabica* L.). **Journal of Horticultural Science**, Ashford, v. 69, n. 1, p. 161-169, Jan. 1994.
- FAHN, A. **Plant anatomy**. Oxford: pergamon press. , 1977. 611p.
- FERREIRA, D. F. **SISVAR 4.3 – Sistemas de análises estatísticas**. Lavras: UFLA, 1999.
- FREITAS, R. B. **Avaliações ecofisiológicas de cafeeiros (*Coffea arabica* L.) e seringueiras (*Hevea brasiliensis* Muell Arg.) em diferentes sistemas de cultivo**. 2000. 57 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.
- FREITAS, R. B.; OLIVEIRA, L. E.; SOARES, A. M.; DELÚ FILHO, N.; ALVES, J. D.; GUERRA NETO, E. G.; GONTIJO, P. T. Avaliações ecofisiológicas do consórcio de cafeeiros (*Coffea arabica* L.) com seringueiras (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) na região de Patrocínio- MG. In: SIMPÓSIO DE PESQUISA DOS CAFÉS DO BRASIL, 1., 2000, Poços de Caldas- MG. **Resumo expandidos....** Poços de Caldas: EMBRAPA, 2000. p. 971-974.
- GABA, V.; BLACK, M. The control of cell growth by light. In: SHROPSHIRE, W.; MOHR, H. (Ed.). **Photomorphogenesis, encyclopedia of plant physiology**. Berlin: Springer, 1983. p. 358-400.

- GONÇALVES, J. F. C.; MARENCO, R. A.; VIEIRA, G. Concentration of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence of Mahogany and Tonka Bear under twl light environments. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Londrina, v. 13, n. 2, p. 149-157, ago. 2001.
- GOULET, F.; BELLEFLEUR, P. Leaf morphology plasticity in response to light environment in deciduos tree species and its implication on forest succession. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 16, n. 6, p. 1192-1195, Dec. 1986.
- JONES, R. G. H.; MCLEOD, K. W. Grown and photosynthetic responses to a range of light environments in Chinese tallow tree a Carolina ash seedlings. **Forest Science**, Washington, v. 36, n. 4, p. 851-862, Dec. 1990.
- JUSTO, C. F. **Aspectos ecofisiológicos de plantas jovens de *Xylopia brasiliensis* Sprengel em sub-bosque de mata e de eucaliptal**. 2003. 117 p. Dissertação (Mestrado em Agronomia/Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.
- KAISER, W. M. Effects of water deficits on photosynthetic capacity. **Physiology Plantarum**, v. 17, n. 1, p 142-149. 1987.
- KNETCHT, G. N.; O'LEARY, J. W. The effect of light intensity on stomatal density of *Phaseolus vulgaris* leaves. **Botanical Gazette**, Chicago, v. 133, n. 2, p. 132-134, June 1972.
- KOZLOWSKI, T.; KRAMER, P. I.; PALLARDY, S. G. **The physiological ecology of woody plant**. London: Academic press, 1991. 657 p.
- KRAUS, J. E.; ARDUIN, M. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Rio de Janeiro. Seropédica, 1997, 198 p.
- KUMAR, D.; TIESZEN, L. L. Photosynthesis in *Coffea arabica*: effects of light and temperature. **Experimental Agriculture**, New York, v. 16, n. 1, p. 13-19, Feb. 1980.
- LABOURIAU, L. G.; OLIVEIRA, J. G.; SALGADO- LABOURIAU, M. L. Transpiração de *Schizolobium parahyba* (Vell) Toledo I. Comportamento na estação chuvosa, nas condições de Caeté, Minas Gerais. **Anais da Academia Brasileira de Ciência**, Rio de Janeiro, v. 23, n. 4, p. 237-257, 1961.

- LEE, D. W. Simulating forest shade to study the development ecology of tropical plants: Juvenile growth in three vines in India. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 4, n. 3, p. 281-292, Aug. 1988.
- LEE, D. W.; OBERBAUER, S. F.; JOHNSON, P.; KHIRNAPILAY, B.; MANSOR, M.; MOHAMAD, H.; YAP, S. K. Effects of irradiance and spectral quality on leaf structure and function in seedlings of two southeast asian *Hopea* (Dipterocarpaceae) species. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 87, n. 4, p. 447-455, Apr. 2000.
- LEITE, A. M. C.; LLERA, E. Ecofisiologia de plantas da Amazônia: anatomia foliar e ecofisiologia de *Pogonophora schomburgkiana* Miers. (Euphorbiaceae). **Acta Amazonica**, Manaus, v. 8, n. 3, p. 365-370, set. 1978.
- MEDRI, M. E.; LLERAS, E. Aspectos da anatomia de folhas de *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 10, n. 3, p. 463-493, 1980.
- MELO, J. T.; GUIMARÃES, D. P. A cultura do café em sistemas consorciados na região do Cerrado. In: SIMPÓSIO DE PESQUISA DOS CAFÉS DO BRASIL, 1., 2000, Poços de Caldas- MG. **Resumos expandidos...** Poços de Caldas: EMBRAPA, 2000. p. 963-966.
- MITCHELL, R. L. **Crop growth and culture**. Ames: The Iowa State University Press, 1979. 349 p.
- MONTEITH, J. L.; ONG, C. K.; CORLETT, J. E. Microclimatic interations in agroforestry systems. In.: **Agroforestry: principles and practice**. Jarvis, P. G. (ed.). Amsterdam: Elsevier, 1991. 336p.
- MORAIS, H.; MARUR, C. J.; CARAMORI, P. H.; RIBEIRO, A. M. A.; GOMES, J. C. Características fisiológicas e de crescimento de cafeeiros sombreado com guandu e cultivados a pleno sol. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 38, n. 10, p. 1131-1137, out. 2003.
- MOSQUERA, S. L.; RIAÑO, H. N. M.; ARCILA, P. J.; PONCE, D. C. A. Fotosíntesis, respiración y fotorrespiración em hojas de café. **Coffea** sp. **Cenicafé**, Caldas, v. 50, n. 3, p. 215-221, jul./sept. 1999.

NAVES, V. L. **Crescimento, distribuição de matéria seca, concentração de clorofilas e comportamento estomático de mudas de três espécies florestais submetidas a diferentes níveis de radiação fotossinteticamente ativa.** 1993. 76 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) – Escola Superior de Agricultura de Lavras, Lavras, MG.

NEVES, Y. P. **Evolução da fertilidade do solo, retenção de umidade, crescimento vegetativo, produção e teores foliares de nutrientes em cafeeiros cultivados a pleno sol e consorciados.** 2001. Tese (Mestrado em Fitotecnia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.

NOBEL, P. S.; ZARAGOZA, L. J.; SMITH, W. K. Relatio between mesophyll surface ara, photosynthetic rate and illuminaton level during development of leaves of *Plectranthus parviflorus* Henckel. **Plant Physiology**, Rockville, v. 55, n. 6, p. 1067-1070, dec. 1975.

NOGUEIRA, R. J. M.; SILVA, J. F. Resistência estomática, tensão de água no xilema e teor de clorofila em genótipos de gravioleira. **Scientia Agrícola**, Piracicaba, v. 58, n. 3, p. 1-9, jul./set. 2001.

OLIVEIRA, C. R. M. **Avaliações biofísicas e anatômicas de cafeeiros (*Coffea arabica* L.) e seringueiras (*Hevea brasiliensis* Muell. ARG.) na fase de estabelecimento em diferentes cultivos em Lavras-MG.** 2002. 70 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

RENA, A. B.; NACIF, A. P.; GUIMARÃES, P. T. G.; PEREIRA, A. A. Fisiologia do cafeeiro em plantios adensados. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL SOBRE CAFÉ ADENSADO, 1994, Londrina. **Anais...** Londrina, 1994. p. 71-85.

RIZZINI, C. T. **Tratado de fitogeografia do Brasil: Aspectos ecológicos.** São Paulo: HUCITEC, EDUSP, 1976. 327 p.

ROWLEY, C. R.; MORAN, D. T. A simple procedure for mounting wrinkle free sections on formvar-coated slot grids. **Ultramicrotomy**, Amsterdam, v. 1, n. 2, p. 151-155, 1975.

SANDMANN, G.; BÖGER, P. Comparision of the Bleaching Activity of Norflurazon and Oxyfluorfen. **Weed Science**, Champaign, v. 31, n. 3, p. 338-341, May 1983.

SILVA, E. A. M.; ANDERSON, C. E. Influência da luz no desenvolvimento foliar do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.). *Revista Ceres*, Viçosa, MG, v. 32, n. 179, p. 1-11, 1985.

SOUZA, N. L.; OLIVEIRA, L. E.; GUERRA NETO, E. G.; Influência do sombreamento no crescimento e desenvolvimento do diferentes cultivares de (*Coffea arabica* L.). In: SIMPÓSIO DE PESQUISA DOS CAFÉS DO BRASIL, 1., 2000, Poços de Caldas- MG. **Resumos expandidos....** Poços de Caldas: EMBRAPA, 2000. p. 1032-1034.

STRAUSS-DEBENEDETTI, S.; BAZZAZ, F. A. Plasticity acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions. *Oecologia*, New York, v. 87, n. 3, p. 377-387, 1991.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. *Fisiologia vegetal*. 3. ed. Porto Alegre: Artmed, 2003.

TERASHIMA, I. Anatomy of non-uniform leaf photosynthesis. *Photosynthesis Research*, Dordrecht, v. 31, n. 3, p. 195-212, Mar. 1992.

THORNER, J. P. Chlorophyll-proteins: light-harvesting and reaction center components of plants. *Annual Review of Plant Physiology*, Palo Alto, v. 26, p. 127-158, 1975.

TINOCO, C. O.; VASQUEZ-YANES, C. Diferenças em poblaciones de *Piper hispidum* bajo condiciones de luz contrastante em uma serva alta perinifolia. In: GOMEZ-POMPA, A.; AMO, S. R. Del (Ed.). **Investigaciones sobre la regeneracion de selva alta em Veracruz. México.** México: Editorial Alhambra Mexicana, 1985. Tomo II, p. 267-281.

VOGELMANN, T. C.; BORNMAN, J. R.; YATES, D. J. Focusing of light by leaf epidermal cells. *Physiologia Plantarum*, Copenhagen, v. 98, n. 1, p. 43-56, Sept. 1996.

VOLTAN, R. B. Q.; FAHL, J. I.; CARELLI, M. L. C. Variação na anatomia foliar de cafeeiros submetidos a diferentes intensidades luminosas. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, Londrina, v. 4, n. 2, p. 99-105, Dec. 1992.

WHATLEY, F. H.; WHATLEY, F. R. **A luz e a vida das plantas.** São Paulo: EPU-EDUSP, 1982. 101 p. (Temas de Biologia, 30).

ZANELA, S. M. Respostas ecofisiológicas e anatômicas ao sombreamento em plantas jovens de diferentes grupos ecológicos. 2001. 79 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

ANEXO

	Página	
TABELA 1A-	Resumo das análises de variância envolvendo linhas e estações para a característica teor de clorofila total.	59
TABELA 2A-	Resumo das análises de variância envolvendo linhas e estações para a característica teor de clorofila total.	59
TABELA 3A-	Resumo das análises de variância envolvendo linhas e estações para a característica teor de carotenóides.	59
TABELA 4A-	Resumo das análises de variância envolvendo linhas e estações para a característica área foliar.	60
TABELA 5A-	Resumo das análises de variância envolvendo linhas e estações para a característica número de células.	60
TABELA 6A-	Resumo das análises de variância envolvendo linhas e estações para a característica número de estômatos.	60
TABELA 7A-	Resumo das análises de variância envolvendo linhas e estações para a característica diâmetro polar.	61
TABELA 8A-	Resumo das análises de variância envolvendo linhas e estações para a característica diâmetro equatorial.	61
TABELA 9A-	Resumo das análises de variância envolvendo linhas e estações para a característica epiderme adaxial.	61
TABELA 10A-	Resumo das análises de variância envolvendo linhas e estações para a característica epiderme abaxial.	62
TABELA 11A-	Resumo das análises de variância envolvendo linhas e estações para a característica parênquima paliçádico.	62
TABELA 12A-	Resumo das análises de variância envolvendo linhas e estações para a característica parênquima esponjoso.	62
TABELA 13A-	Resumo das análises de variância envolvendo linhas e estações para a característica espessura do limbo foliar.	63
TABELA 14A-	Resumo das análises de variância envolvendo os tratamentos testemunha e A ₂ , para a característica parede celular.	63

TABELA 1A- Resumo das análises de variância envolvendo linhas e estações para as características teor de clorofila total.

FV	GL	Quadrados médios
		Teor de clorofila total
Blocos	2	0,0059ns
Linhas	9	36,66**
Estação	1	151,91**
Linhas x estação	9	0,53**
Erro	38	0,01
Média Geral		1,16
CV (%)		9,13

TABELA 2A- Resumo das análises de variância envolvendo linhas e estações para as características relação de clorofila a/b.

FV	GL	Quadrados médios
		Relação clorofila a/b
Blocos	2	0,21ns
Linhas	9	19,64**
Estação	1	20,03**
Linhas x estação	9	1,80**
Erro	38	0,17
Média Geral		3,30
CV (%)		12,41

TABELA 3A- Resumo das análises de variância envolvendo linhas e estações para a característica teor de carotenóides.

FV	GL	Quadrados médios
		Teor de carotenóides
Blocos	2	0,01ns
Linhas	9	1,24**
Estação	1	0,08ns
Linhas x estação	9	0,51**
Erro	38	0,04
Média Geral		6,05
CV (%)		3,19

TABELA 4A- Resumo das análises de variância envolvendo linhas e estações para a característica área foliar.

FV	GL	Quadrados médios
		Área foliar
Blocos	2	161,33ns
Linhas	9	1527,61**
Estação	1	16,41ns
Linhas x estação	9	227,34ns
Erro	38	0,17
Média Geral		55,72
CV (%)		21,48

TABELA 5A- Resumo das análises de variância envolvendo linhas e estações para a característica número de células.

FV	GL	Quadrados médios
		Número de células
Blocos	4	8491,09ns
Linhas	9	35035,69**
Estação	1	25548,83*
Linhas x estação	9	16193,38*
Erro	76	6749,14
Média Geral		174,44
CV (%)		20,78

TABELA 6A- Resumo das análises de variância envolvendo linhas e estações para a característica número de estômatos.

FV	GL	Quadrados médios
		Número de estômatos
Blocos	4	2393,01*
Linhas	9	8893,02**
Estação	1	1060,15ns
Linhas x estação	9	6005,59**
Erro	76	1061,48
Média Geral		170,20
CV (%)		19,14

TABELA 7A- Resumo das análises de variância envolvendo linhas e estações para a característica diâmetro polar.

FV	GL	Quadrados médios
		Diâmetro polar
Blocos	4	0,05ns
Linhas	9	1,52**
Estação	1	1,08**
Linhas x estação	9	1,99**
Erro	76	0,05
Média Geral		2,89
CV (%)		7,57

TABELA 8A - Resumo das análises de variância envolvendo linhas e estações para a característica diâmetro equatorial.

FV	GL	Quadrados médios
		Diâmetro equatorial
Blocos	4	0,03ns
Linhas	9	0,13**
Estação	1	0,12*
Linhas x estação	9	0,02ns
Erro	76	0,02
Média Geral		1,73
CV (%)		8,85

TABELA 9A- Resumo das análises de variância envolvendo linhas e estações para a característica epiderme adaxial.

FV	GL	Quadrados médios
		Epiderme adaxial
Blocos	4	13,29ns
Linhas	9	22,89ns
Estação	1	125,67**
Linhas x estação	9	31,71*
Erro	276	14,15
Média Geral		33,41
CV (%)		11,26

TABELA 10A- Resumo das análises de variância envolvendo linhas e estações para a característica epiderme abaxial.

FV	GL	Quadrados médios
		Epiderme abaxial
Blocos	4	21,28ns
Linhas	9	31,14*
Estação	1	12708,56**
Linhas x estação	9	35,01**
Erro	276	13,99
Média Geral		27,55
CV (%)		13,58

TABELA 11A- Resumo das análises de variância envolvendo linhas e estações para a característica parênquima paliçádico.

FV	GL	Quadrados médios
		Parênquima paliçádico
Blocos	4	310,58ns
Linhas	9	1343,62**
Estação	1	11129,84**
Linhas x estação	9	454,74**
Erro	276	132,62
Média Geral		62,84
CV (%)		18,33

TABELA 12A- Resumo das análises de variância envolvendo linhas e estações para a característica parênquima esponjoso.

FV	GL	Quadrados médios
		Parênquima esponjoso
Blocos	4	1124,04ns
Linhas	9	758,90ns
Estação	1	5658,88**
Linhas x estação	9	436,58ns
Erro	276	619,83
Média Geral		200,28
CV (%)		12,65

TABELA 13A- Resumo das análises de variância envolvendo linhas e estações para a característica espessura do limbo foliar.

FV	GL	Quadrados médios
		Espessura do limbo foliar
Bloco	4	1097,59ns
Linhas	9	1607,94ns
Estação	1	23789,00**
Linhas x estação	9	1481,41ns
Erro	276	875,30
Média Geral		324,08
CV (%)		9,14

TABELA 14A - Resumo das análises de variância envolvendo linhas, para a característica espessura da parede celular.

FV	GL	Quadrados médios
		Parede celular (nm)
Bloco	3	91,17ns
Linhas	1	280991,31**
Erro	3	1445,89
Média Geral		537,28
CV (%)		7,06