

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E ENGENHARIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GENÉTICA E MELHORAMENTO

DINORAH MORAES DE SOUZA

CRESCIMENTO E VARIAÇÕES DIURNAS DA FOTOSSÍNTESE DE GENÓTIPOS
DE *Coffea canephora* CULTIVADOS À CAMPO SOB CONDIÇÕES
CONTRASTANTES DE DISPONIBILIDADE DE LUZ

ALEGRE-ES

2016

DINORAH MORAES DE SOUZA

**CRESCIMENTO E VARIAÇÕES DIURNAS DA FOTOSSÍNTESE DE GENÓTIPOS
DE *Coffea canephora* CULTIVADOS À CAMPO SOB CONDIÇÕES
CONTRASTANTES DE DISPONIBILIDADE DE LUZ**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em
Genética e Melhoramento da Universidade Federal do Espírito
Santo, como requisito para obtenção do título de mestre em
Genética e Melhoramento.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Cezar Cavatte.

ALEGRE-ES

2016

**CRESCIMENTO E VARIAÇÕES DIURNAS DA FOTOSÍNTESE DE
GENÓTIPOS DE Coffea canephora CULTIVADOS À CAMPO SOB
CONDIÇÕES CONTRASTANTES DE DISPONIBILIDADE DE LUZ**

DINORAH MORAES DE SOUZA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento da
Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito para obtenção do título de mestre em
Genética e Melhoramento.

Aprovada: 30/06/2016.

COMISSÃO EXAMINADORA

<p>Prof. Dr. Leandro Pin Dalvi</p> <p>Universidade Federal do Espírito Santo</p> <p>Membro interno</p>	<p>Prof. Dr. Paulo Cezar Cavatte</p> <p>Universidade Federal do Espírito Santo</p> <p>Orientador</p>
--------------------------------------------------------------------------------------------------------	------------------------------------------------------------------------------------------------------

Dr. Cintia Machado de Oliveira Moulin Cartas

Pós-Doutorada UFES

Membro externo

Dedico este trabalho á minha a minha amada mãe Elizabeth Vieira de Moraes, pelo trabalho, dedicação e carinho pelo qual me ensinou, educou e apoiou. Sendo com palavras, impossível expressar meu amor e gratidão por você.

AGRADECIMENTOS

À Deus, o único, digno de toda honra e gloria.

À Universidade Federal do Espírito Santo e ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, pela oportunidade de realizar o curso de mestrado.

Aos órgãos Fundação de Amparo a Pesquisa do Espírito Santo (FAPES) e Universidade Federal do Espírito Santo (UFES) pela concessão da bolsa e apoio financeiro.

Ao meu orientador Dr. Paulo Cezar Cavatti, pela orientação, ao apoio e principalmente pela amizade.

As minhas amigas Amanda Batista Lima e Karina Santos pelo carinho, amizade e pelos ensinamentos.

A todos os meus amigos do grupo de ecofisiologia, em especial a Amanda monitora, Vinicius Moreira, Geovana Cola, Debora e Larissa Lopes pelo carinho, apoio, amizade e companheirismo.

Aos meus amigos Flávia Nicácio e Lindomar pela ajuda nos trabalhos de campo.

Aos amigos do Laboratório de Botânica: Karina, Jaqueline, Amélia, Filipe Torres, Clara pelo companheirismo e os momentos de descontração.

Aos professores Dr. Rafael Fonseca Zanotti e Dr(a) Ludymila Brandão Motta pelo apoio, amizade e ensinamentos.

Aos meus amigos José Henrique Soler Guilhen pela amizade, apoio e companheirismo.

A todos os colegas de mestrado pela amizade e o alegre convívio.

A minha Mãe, Elizabeth Vieira Moraes, padrasto Adalberto dos Santos e avó Eva Silva de Souza pelo apoio, dedicação, compreensão nos momentos difíceis, ao amor, aos esforços e sacrifícios que fizeram para me proporcionar mais esta conquista.

À meus irmãos, Michelly Moraes de Souza, Pedro Antonio Reinoso de Souza e João Gabriel Reinoso de Souza por fazerem a minha vida mais feliz, pelo estímulo, carinho e apoio.

A meu noivo Tiago de Souza Marçal, pelo companheirismo mesmo em meio a dificuldades, pela compreensão, carinho, pela ajuda ao longo de todo o trabalho de mestrado e por sempre acreditar em mim.

A todos aqueles não citados aqui, que de alguma forma estiveram torcendo por mim durante o desenvolvimento deste trabalho.

BIOGRAFIA

DINORAH MORAES DE SOUZA, filha de Elizabeth Vieira de Moraes e Valmir Domingos de Souza, nasceu em 02 de fevereiro de 1991, na Cidade de Alegre, Estado do Espírito Santo. Em 2009, ingressou no curso de Bacharel em Agronomia do Centro de Ciências Agrárias e Engenharias da Universidade Federal do Espírito Santo, vindo a se graduar em julho de 2014, recebendo o título de Bacharel em Agronomia. Em agosto de 2014, ingressou no curso de mestrado do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento do Centro de Ciências Agrárias e Engenharias da Universidade Federal do Espírito Santo (CCA–UFES/Alegre), submetendo-se à defesa de dissertação em junho de 2016.

“Então nossa boca se encheu de riso, e a nossa língua, de júbilo, então entre as nações se dizia: Grandes coisas o SENHOR tem feito por eles. Com efeito, grandes coisas fez o SENHOR por nós; por isso, estamos alegres.”

Salmos 126, 2-3

RESUMO

SOUZA, Dinorah Moraes, M. Sc., Universidade Federal do Espírito Santo, junho de 2016.
CRESCIMENTO E VARIAÇÕES DIURNAS DA FOTOSÍNTESE DE GENÓTIPOS DE *Coffea canephora* CULTIVADOS À CAMPO SOB CONDIÇÕES CONTRASTANTES DE DISPONIBILIDADE DE LUZ.
Orientador: Paulo Cezar Cavatte.

O café é uma cultura tropical perene de extrema importância para o agronegócio mundial. Normalmente é cultivado em regiões potencialmente sujeitas a estresses, principalmente térmico, hídrico e nutricional. Durante o ciclo da cultura, as condições limitantes são acentuadas durante o período de crescimento reprodutivo, levando a quedas significativas de produtividade das lavouras. Sistemas sombreados (arborizados), ao promover modificações sensíveis do microclima, podem minimizar os efeitos adversos do clima sobre a lavoura. Diante do exposto este trabalho teve o objetivo avaliar o crescimento e as variações diurnas da fotossíntese de genótipos de *Coffea canephora* cultivados à campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz. O estudo foi conduzido sob condições de campo, no município de Alegre-ES. O experimento foi estabelecido pela combinação dos quatro clones de *Coffea canephora* (02, 48, 83 e 153) da variedade clonal “Conilon Vitória – Incaper 8142” com os dois níveis de disponibilidade de luz [0% (pleno sol) e 30% de sombreamento], totalizando oito tratamentos, com cinco repetições. As avaliações de crescimento foram realizadas em ramos plagiotrópicos do terço médio das plantas, selecionados na fase de florescimento e avaliados até a maturação dos frutos. A variação diurna dos parâmetros de trocas gasosas e fluorescência da clorofila a, foram realizadas em três períodos ao longo do dia: 09, 12 e 15 h, durante a fase de granação. O clone 02 apresentou desempenho superior sob as condição de pleno sol, apresentando taxa fotossintética superior à média normalmente descrita para a espécie (aproximadamente $16 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). O clone 48 apresentou o melhor desempenho sob sombreamento, devido a manutenção de maiores taxas fotossintéticas ao longo do dia, possibilitando o equilíbrio entre o investimento de fotoassimilados para suprir a demanda do crescimento vegetativo e para manutenção do crescimento dos frutos apresentando, conseqüentemente, menores taxas de abortamento e maior número de frutos por rosetas.

Palavras-chave: Sombreamento, conilon, plasticidade fenotípica.

ABSTRACT

SOUZA, Dinorah Moraes, M. Sc., Federal University of Espírito Santo, June, 2016.
GROWTH AND DIURNAL VARIATIONS OF GENOTYPES PHOTOSYNTHESIS OF *Coffea canephora* CULTIVATED IN FIELD UNDER CONTRASTING CONDITIONS OF LIGHT AVAILABILITY. Advisor: Paulo Cezar Cavatte.

Coffee is a tropical perennial crop of extreme importance for global agribusiness. It is usually grown in regions potentially subject to stress especially thermal, water and nutritional. During the crop cycle, limiting conditions are accentuated during the reproductive growth period, leading to significant decline of crop yields, and leading to significant decline of crop yield. Shading Systems (Trees), while providing sensitive changes in microclimate, it can minimize the adverse climate effects on crops. Therefore, the objective of this study was to evaluate the growth and diurnal variations of genotypes photosynthesis of *coffea canephora* cultivated in field under contrasting conditions of light availability. The study was conducted in field conditions in the municipality of *Alegre-ES*. The experiment was set up by combining four clones of *coffea canephora* (02, 48, 83 and 153) of the array clonal “*Conilon Vitória- Incaper 8142*” with two levels of light availability [0% (full sunlight) and 30% of shade], totaling eight treatments, with five replicates. Growth evaluation were held in plagiotropic branches from the middle third of plants, selected in the flowering stage and evaluated until the ripening of the fruits. Diurnal variation of the parameters of gas exchange and chlorophyll a fluorescence were carried out in three periods throughout the day: 09, 12 and 15h during the filling phase. Clone 02 presented superior performance under full sun conditions, with photosynthetic rate higher than average, normally described for the species (approximately $16 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Clone 48 had a better performance under shade because it maintained higher photosynthetic rates throughout the day. This allowed the balance between the photoassimilates investment, necessary to meet the demand of vegetative growth and management of fruit growth, consequently, presenting lower abortion rates and higher numbers of fruits per rosettes.

Keyword: Shading, conilon, phenotypic plasticity.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1: Variação diurna de fatores climáticos como: Temperatura (TEMP) em°C, Umidade relativa do ar (UR) em % e saldo de radiação (RAD) em MJ m⁻² sob condições de campo, proximidades de cultivo de *Coffea canephora*. Fonte: Estação Meteorológica Automática de Alegre-ES, nº A617.....24
- Figura 2: Variação mensal de fatores climáticos Precipitação (mm), Temperatura (°C) (Figura A), Radiação (MJ m⁻²) e Umidade relativa (Figura B) sob condições de campo nas proximidades de cultivo de *Coffea canephora*. Fonte: Estação Meteorológica Automática de Alegre – ES, nº A617.....25
- Figura 3:** Taxa de crescimento (TC) de ramos plagiotrópicos, determinada durante o período reprodutivo, de quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo em condições contrastantes de disponibilidade de luz [0% (pleno sol) e 30% (sombreamento)]. As avaliações foram iniciadas 15 dias após a floração (09 de outubro de 2015) e estendendo-se até o início da maturação dos frutos (08 de abril de 2016).....27
- Figura 4: Taxa acumulada de crescimento (TC) de quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo, no estágio reprodutivo, iniciando após 15 dias do florescimento (09 de outubro de 2015) e estendendo-se até o início de maturação dos frutos (08 de abril de 2016), em ambientes contrastantes de luz (0 e 30%). As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 5% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e a diferença estatística entre os clones, dentro de um mesmo horário é representada por diferentes letras minúscula. A fase I (FI) início da formação do chumbinho, a fase II (FII) final da fase chumbinho até o início da expansão do fruto, a fase III (FIII) final da expansão dos frutos até o início da granação e a fase IV final da granação.....28
- Figura 5: Fração biomassa seca da folha (FMF_O), fração biomassa seca do ramo plagiotrópico (FMR_P) e fração biomassa seca dos frutos (FMF_R), em dois níveis de sombreamento (0% e 30%) em quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz, no estadio de chumbinho, granação e maturação As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 5% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e a diferença estatística entre os clones, dentro de um mesmo horário é representada por diferentes letras minúscula.....30
- Figura 6: Fração biomassa seca dos frutos (FMF_R), em dois níveis de sombreamento (0% e 30%) em quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz, no estadio de chumbinho, granação e maturação. As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 5% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e a diferença estatística entre os clones, dentro de um mesmo horário é representada por diferentes letras minúscula.....32
- Figura 7: Número de frutos por roseta (NFR) e relação da área foliar pelo número de frutos (AF/NF) em quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz, no estágio de chumbinho, granação e maturação. As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 5% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por

diferentes letras maiúsculas e a diferença estatística entre os clones, dentro de um mesmo horário é representada por diferentes letras minúscula.....33

Figura 8: Assimilação líquida de CO₂ (A), representado por A e Condutância estomática, representado por g_s (B), em quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz. As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 5% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e a diferença estatística entre os clones, dentro de um mesmo horário é representada por diferentes letras minúscula.....35

Figura 9: Concentração interna da cavidade subestomática de CO₂ (C_i) e Transpiração (E) Variação diurna das trocas gasosas em dois níveis de sombreamento (0% e 30%) em quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz. As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 5% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e a diferença estatística entre os clones, dentro de um mesmo horário é representada por diferentes letras minúscula.....36

Figura 10: Análise de Cinzas em dois níveis de sombreamento (0% e 30%) em quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz. As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 5% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e a diferença estatística entre os clones, dentro de um mesmo horário é representada por diferentes letras minúscula.....37

Figura 11: Eficiência quântica potencial do Fotossistema II (Fv/Fm) (A) e razão Fm/Fo (B) avaliados na ante-manhã em quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz. As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 10% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e diferença estatística entre os clones, dentro de uma mesma intensidade luminosa é representada por diferentes letras minúsculas.....39

Figura 12: Variação diurna da eficiência quântica potencial do Fotossistema II (Fv/Fm) (A) e a razão Fv/Fo (B) em quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz. As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 10% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e diferença estatística entre os clones, dentro de uma mesma intensidade luminosa é representada por diferentes letras minúsculas.....41

Figura 13: Variação diurna do rendimento quântico efetivo do fluxo linear de elétrons (Y(II)) (A) e taxa aparente de transporte de elétrons (ETR) em quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz. As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 5% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e a diferença estatística entre os clones, dentro de um mesmo horário é representada por diferentes letras minúscula.....43

Figura 14: Variação diurna da clorofila *a* (CLO a) (A), clorofila *b* (CLO b) (B) em quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz. As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 5% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e a diferença estatística entre os clones, dentro de um mesmo horário é representada por diferentes letras minúscula.....44

Figura 15: Variação diurna do conteúdo foliar de carotenoides (car) em quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz. As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 5% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e a diferença estatística entre os clones, dentro de um mesmo horário é representada por diferentes letras minúscula.....45

Figura 16: Área foliar específica (AFE) em quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz. As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 5% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e a diferença estatística entre os clones, dentro de um mesmo horário é representada por diferentes letras minúscula.....45

Figura 17: Variação diurna do coeficiente de extinção fotoquímica da fluorescência (qp) em quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz. . As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 5% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e a diferença estatística entre os clones, dentro de um mesmo horário é representada por diferentes letras minúscula.....46

Figura 18: Variação diurna do rendimento quântico da dissipação regulada de energia não fotoquímica (Y(NPQ)) e rendimento quântico da dissipação não regulada de energia não fotoquímica (qp) em quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz. As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 5% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e a diferença estatística entre os clones, dentro de um mesmo horário é representada por diferentes letras minúscula.....48

SUMÁRIO

Conteúdo	
1.Introdução.....	10
1.Material e Métodos	11
1.1Material vegetal, condições de crescimento e design experimental.....	11
1.2Crescimento de ramos plagiotrópicos.....	11
1.3Padrão de alocação de biomassa nos ramos plagiotrópicos.....	11
1.4Avaliações das trocas gasosas e fluorescência da clorofila a.....	11
1.5Concentração de clorofilas e carotenoides.....	11
1.6Análise de Cinzas.....	11
1.7Área foliar específica.....	11
1.8Análise estatística	11
2.Resultados e Discussão.....	12
2.1Variação diurna e mensal de fatores climáticos.....	12
2.2Taxa de crescimento relativo e partição de biomassa seca.....	12
2.3Trocas gasosas e teor de cinzas.....	12
2.4Fluorescência da clorofila, teor de clorofilas e área foliar específica	13
3.Conclusão.....	15
4.Referência	16

1. Introdução

O café é uma cultura tropical perene de extrema importância para o agronegócio mundial. Esta cultura é considerada uma *commoditie* agrícola gerando mais de 90 bilhões de dólares a cada ano e empregando cerca de 500 milhões de pessoas durante todo ciclo produtivo (DaMatta et al., 2010). O Brasil é considerado o maior produtor e exportador desta cultura, estima-se para o ano de 2016 a produção de 49,6 mil sacas beneficiadas de café em 1,942 mil hectares cultivado, além de ser considerado o segundo maior importação de café (FAO, 2015; CONAB, 2016), demonstrando sua relevância para a economia nacional.

O gênero *Coffea*, compreende aproximadamente 100 espécies, mas apenas a espécie *Coffea arabica* (café arábica) e *Coffea canephora* (café conilon) são explorados comercialmente (DaMatta et al., 2010). O *Coffea canephora* é conhecido como café robusta, esta espécie incluindo diversas variedades, dentre elas o Koulou, conhecido como conilon, variedade que representa 18,9% da produção total de café do país (Fassio; Silva, 2007; CONAB, 2016).

O estado do Espírito Santo é considerado o maior produtor desta variedade, com parque cafeeiro formado por 287.371 hectares do total encontrado em todo país (456 hectares) e produção estimada para 9,5 milhões de sacas no ano de 2016 (CONAB, 2016), contribuindo com 72% da produção nacional de conilon, produzido em 65 dos 78 municípios do estado (Fassio; Silva, 2007; Taques; Dadalto, 2007).

O café conilon é especialmente utilizado na produção de café solúvel e em misturas de até 50% com café arábica, sem interferir na qualidade da bebida (Ferrão et al., 2007) mercado que se expandiu em virtude da melhoria da qualidade de produção e avanço dos programas de melhoramento.

A espécie *Coffea canephora*, por ser originária da vegetação do sub-bosque das florestas tropicais da Etiópia, é caracterizada como sendo de sombra obrigatória (DaMatta et al., 2010), no entanto, possui elevada plasticidade fenotípica em resposta a variação da disponibilidade de luz (Rodríguez-López et al., 2013), o que permitiu que as primeiras lavouras comerciais do Brasil, instaladas a partir da década de 1960 no Estado do Espírito Santo, fossem plantadas diretamente a pleno sol (DaMatta et al., 2007).

A partir de 1985, em virtude de sua importância sócio e econômica e dos principais problemas encontrados na produção, o Incaper iniciou programas de

melhoramento de café conilon, visando, sobretudo, disponibilizar aos produtores material genético adequado e promissor, responsável pelo lançamento de muitos genótipos como Emcapa 8111, Emcapa 8121, Emcapa 8131, Emcapa 8141 (Robustão capixaba), Emcapa 8151 (Robustão tropical) e Vitória Incaper 8142 (Ferrão et al., 2007).

A variedade Vitória Incaper 8142 foi lançada em 2004, formada por um grupo de 13 clones, selecionados entre os materiais elite do programa de melhoramento do Incaper, garantindo a polinização (auto-incompatibilidade) e produtividade dos materiais. Desta forma, este grupo de clones é considerado altamente produtivo, tolerante ao déficit hídrico e a ferrugem e adaptado as áreas de zoneamento no estado do Espírito Santo (Ferrão et al., 2004).

Ressalta-se, todavia, que, pelo menos no estado do Espírito Santo, os genótipos atualmente plantados foram selecionados em ensaios de competição conduzidos a pleno sol e, portanto, tais genótipos podem, potencialmente, apresentar limitações adaptativas a sistemas sombreados em maior extensão que genótipos selecionados exclusivamente em ambientes sombreados.

No Espírito Santo, principal estado produtor de café conilon, em boa parte das regiões de cultivo, há expressivo déficit hídrico anual e distribuição irregular de chuvas, o que promove um período seco que coincide com a estação fria. É comum também, a ocorrência de veranicos associada a elevadas temperaturas ($> 40^{\circ}\text{C}$) na fase de enchimentos de grãos, levando a quedas significativas de produtividade das lavouras, devido ao chochamento dos grãos. Ademais, os solos da região são rasos, de texturas média a arenosa, com baixa fertilidade natural, e apresentam reduzida capacidade de retenção de água (DaMatta et al., 2007). Esses fatores, somados às frequentes oscilações do preço do café e à pressão da sociedade por uma cafeicultura mais sustentável, têm redirecionado a visão do cafeicultor quanto à condução de sua lavoura, principalmente para os aspectos relacionados à utilização de espécies perenes que possam ser consorciadas com o café, visando-se o aumento da rentabilidade por área cultivada e à minimização dos efeitos adversos do clima sobre a lavoura (Pezzopane et al., 2010).

Sistemas sombreados (arborizados) promovem modificações sensíveis do microclima, como por exemplo: atenuação dos extremos de temperatura, redução da velocidade dos ventos, aumento da umidade relativa do ar e aumento da umidade do solo (Caramori et al., 2004; Jesus Junior et al., 2012), fatos que têm despertado um

interesse crescente no consórcio do cafeeiro com árvores de maior porte. O sombreamento, ao reduzir a irradiância incidente sobre o cafezal, e ao permitir maiores condutâncias estomáticas, em decorrência do menor déficit de pressão de vapor entre a folha e a atmosfera (DaMatta, 2004), deve concorrer para minimizar impactos negativos do déficit hídrico sobre processos fisiológicos como a fotossíntese e, promover portanto, maior eficiência do uso de recursos, principalmente nos períodos mais limitantes do ano, que coincide com a floração e a frutificação do cafeeiro, podendo influenciar diretamente na produção (Morais et al., 2012).

No Brasil, as cultivares atualmente plantadas foram selecionadas em ensaios de competição quase sempre conduzidos a pleno sol e, portanto, apesar dos benefícios do sombreamento, cafeeiros cultivados a pleno sol podem produzir satisfatoriamente e, em muitos casos, mais que os plantios à sombra. Como consequência, o sombreamento, como uma prática cultural regular, foi abandonado em várias regiões do mundo, como no Brasil e no Quênia (Malavolta, 2000). Entretanto, especificamente para o cafeeiro conilon, o sombreamento moderado (20 a 30% de sombra) não prejudica o crescimento e a produtividade (Lunz, 2006; DaMatta, 2004). Alterações morfológicas e fisiológicas à nível de folha (Cavatte et al. 2012; Rodríguez-López et al., 2013), somadas as atenuações microclimáticas ao longo do dia, contribuem para o melhor desempenho da cultura sob sombreamento moderado (Gomes et al., 2016; Bote; Struik, 2011; Lopes et al. 2013).

Até o momento, considerando o melhor do nosso conhecimento, poucos trabalhos foram realizados para avaliar o efeito do sombreamento em plantas cultivadas sob condições de campo. Aclimação morfofisiológica em resposta a disponibilidade de luz, foi caracterizada em uma ampla quantidade de espécies (Boardman 1977, Evans; Poorter 2001, Lusk et al. 2008; Valladares; Niinemets, 2008; Charlotte et al., 2013). Apesar de a grande maioria dos trabalhos indicarem que o cafeeiro exibe folhas com características de sombra, sua fotossíntese líquida (A) pode ser maior a pleno sol, desde que a abertura estomática não seja limitante (DaMatta e Rena, 2002). Na maioria dos trabalhos em que se observa maior A à sombra que a pleno sol, menor condutância estomática (g_s) para folhas expostas parece explicar, pelo menos em parte, essas observações (Kumar; Tieszen, 1980; Paiva et al., 2001; Freitas et al, 2003). Uma vez que a abertura do estômato em café é maior sob sombra ou em dias nublados ou

chuvosos (Maestri; Vieira, 1958; Butler, 1979; Fanjul et al., 1985), é plausível sugerir-se que, a pleno sol, a fotossíntese possa ser largamente limitada por baixos valores de g_s .

Além de A ser maior em folhas de sol em comparação às de sombra, particularmente sob condições não-estressantes, o cafeeiro pode exibir outras características indicativas de aclimação/adaptação a altas irradiâncias. Em plantas a pleno sol, observa-se, comumente, redução da área foliar específica, aumento da espessura da cutícula, incrementos na irradiância de saturação, cloroplastos com menos *grana* e menos tilacóide por *granum* (Fahl et al., 1994), aumentos na quantidade e na atividade da rubisco (Ramalho et al., 1999) e reversão da fotoinibição relativamente rápida (DaMatta & Maestri, 1997), todas características adaptativas à plena irradiância. Por outro lado, atributos típicos de folhas de sombra permanecem, mesmo na folhagem exposta, como a baixa razão clorofila *a* / clorofila *b* (DaMatta & Maestri, 1997; Fahl et al., 1994).

Irradiâncias superiores àquelas necessárias para saturar a fotossíntese frequentemente acarretam um decréscimo líquido na taxa de transporte de elétrons através do FSII, e um forte incremento na taxa de giro de D_1 , o principal polipeptídeo dos centros de reação do FSII (Malkin & Niyogi, 2000). Esse fenômeno, conhecido como fotoinibição, sempre resulta em perda de eficiência fotoquímica do FSII. No cafeeiro, uma vez que se atinja a irradiância de saturação ($\sim 600 \mu\text{mol (fótons) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em folhas expostas), a fotossíntese prossegue sem decréscimos substanciais até cerca de $1200 \mu\text{mol (fótons) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Kumar & Tieszen, 1980) ou mesmo $1400 \mu\text{mol (fótons) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Ramalho et al., 2000). Isso pressupõe que o café tenha mecanismos para dissipar, termicamente ou por vias não-fotoquímicas, o excesso da energia incidente, o que explicaria, em parte, uma plasticidade relativamente elevada de sua maquinaria fotossintética às variações da irradiância (DaMatta & Rena, 2002; DaMatta, 2004a). Todavia, se a fotossíntese e a fotorrespiração não utilizarem a maior fração do poder redutor gerado na fase fotoquímica, ocorreria uma sobre-redução da cadeia de transporte de elétrons do cloroplasto e, nessa condição, elétrons podem daí escapar e serem usados para reduzir o oxigênio molecular, levando à formação de espécies reativas de oxigênio, potencialmente capazes de resultar em danos fotoinibitórios e fotooxidativos (Lima et al., 2002; Pinheiro et al., 2004), popularmente conhecidos como escaldadura.

A fotoinibição da fotossíntese pode ser encarada como uma estratégia de aclimação do FSII, traduzindo-se em proteção contra níveis de luz potencialmente

injuriosos (Asada, 1999). Assim, a fotoinibição, *per se*, não deve resultar em reduções substanciais na produtividade de cafeeiros cultivados em campo, o que explicaria, pelo menos em parte, o sucesso do cultivo de variedades comerciais a pleno sol (DaMatta & Maestri, 1997). Por outro lado, sob certas condições, como déficit hídrico, baixas temperaturas e deficiência de N, os mecanismos de defesa da planta podem não ser suficientes para dissipar a energia excedente e, nesse caso, a ocorrência de fotodanos pode ser bastante expressiva. O sombreamento, nesse contexto, pode minimizar, sobretudo, a ocorrência da escaldadura (DaMatta & Rena, 2002; DaMatta, 2004a).

Variação na disponibilidade de radiação promovem alterações fisiológicas, bioquímicas, anatômicas no cafeeiro, com efeito sobre o crescimento e produção de frutos. A radiação solar, além fornecer energia para a fotossíntese, regula o desenvolvimento da planta através de receptores de luz sensíveis a diferentes intensidades e qualidade (Lunz et al., 2007). Além disso, a taxa de crescimento vegetativo do cafeeiro varia sazonalmente, em virtude das condições climáticas, particularmente dos regimes de chuva e de temperatura (Ronchi & DaMatta, 2007). Desta forma, o cafeeiro conilon apresenta no período seco e de temperaturas mais amenas, baixas taxas de crescimento, enquanto que no período chuvoso e de temperaturas mais elevadas, porém não extremas, as taxas de crescimento são elevadas. Em todo o caso, destaca-se o papel importantíssimo das primeiras chuvas após o período seco para o início do crescimento propriamente dito dos ramos plagiotrópicos. Destaca-se que, em função da alta variabilidade genética, variações clonais no crescimento de ramos (ortotrópico e plagiotrópico) são apresentadas pela cultura. Ademais, verificara-se que ramos com carga pendente apresentaram menor crescimento que aqueles mais jovens (Partelli et al., 2013).

Para o cafeeiro conilon, especificamente, há relativamente poucas informações disponíveis sobre as taxas de crescimento da parte aérea. As primeiras avaliações foram realizadas na região de Linhares, norte do Espírito Santo. Nessa região, em lavouras não irrigadas, a taxa de crescimento do ramo plagiotrópico é baixa nos meses de junho a setembro ($0,3 \text{ mm dia}^{-1}$); aumenta com o início das chuvas e atinge valores máximos em outubro (4 mm dia^{-1}); reduz-se em dezembro (2 mm dia^{-1}) e atinge valores mínimos em fevereiro, pelas altas temperaturas; aumenta ligeiramente em março/abril ($0,8 \text{ cm dia}^{-1}$) e, a partir de maio, retorna aos valores mínimos (Silveira, 1996; Silveira; Carvalho, 1996).

O sombreamento promove alterações no padrão de crescimento do cafeeiro conilon (Partelli et al., 2014), promovendo maior estímulo ao crescimento vegetativo em detrimento do reprodutivo (DaMatta, 2004). Comumente, em ambientes sombreados, é observado a ocorrência de menor emissão de nós nos ramos ortotrópicos e plagiotrópicos, e maior tamanho de entrenós (Trevisan et al., 2008; Oliosí et al., 2012). Castillo & López (1966) descrevem a possibilidade de redução da produção de frutos devido a redução do número de nós formados em cada ramo plagiotrópico em cultivos sombreados. O número de nós é considerado um dos principais componentes de produtividade, já que essa variável indica a quantidade de gemas disponíveis para a formação de botões florais e, conseqüentemente, frutos (Bonomo et al., 2004). Cannel (1975) relata que o efeito negativo do sombreamento sobre a produtividade do cafeeiro pode estar relacionada com o estímulo causado sobre a diferenciação das gemas, favorecendo a emissão de gemas vegetativas em detrimento de gemas florais.

O conhecimento sobre aspectos fisiológicos do cafeeiro conilon é incipiente, se comparado ao do café arábica. Pouco se tem explorado sobre o crescimento vegetativo e, muito menos ainda, sobre o crescimento reprodutivo do cafeeiro conilon em sistemas sombreados, apesar dos potenciais efeitos benéficos do sombreamento sobre a cultura. As poucas informações disponíveis resumem-se a aspectos observacionais, sem a exploração pormenorizada dos mecanismos fisiológicos que poderiam explicar aqueles processos. Diante do exposto este trabalho teve o objetivo de avaliar o crescimento e as variações diurnas da fotossíntese de genótipos de *Coffea canephora* cultivados à campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz.

1. Material e Métodos

1.1 Material vegetal, condições de crescimento e design experimental

O estudo foi conduzido sob condições de campo, na área experimental do Centro de Ciências Agrárias e engenharia da Universidade Federal do Espírito Santo em Alegre – ES, localizada nas coordenadas geográficas 20°45'48" de latitude Sul e 41°31'57" de longitude Oeste, em uma altitude de 134 metros. A classificação climática da região, segundo Köppen, é Aw, caracterizada pelo inverno seco e verão quente e chuvoso. O solo é classificado como Latossolo Vermelho Amarelo de textura argilosa.

Foram avaliados quatro clones de *Coffea canephora* (02, 48, 153 e 83) da variedade clonal Vitória Incaper 8142. A seleção dos materiais para estudo baseou-se em suas características agronômicas, visando à seleção de materiais genéticos com características sabidamente contrastantes e atualmente recomendados e amplamente cultivados no Estado do Espírito Santo. Estes clones apresentam maturação contrastantes, sendo, portanto, de maturação precoce os clones 48 e 02, maturação intermediários o clone 83 e de maturação tardia o clone 83.

A lavoura foi implantada em 2011, adotando o plantio em linhas e espaçamento de 3,0 x 1,2 m. A lavoura foi conduzida sob condições de sequeiro e as demais práticas de manejo eram realizadas conforme recomendação para a cultura (Prezotti et al., 2007). Os níveis de sombreamento, obtido através da utilização de telas de poliolefinas (sombrite), foram implementados em 2014, compondo dois níveis de sombreamento: pleno sol (PS) e 30% de sombreamento (SB).

O experimento foi estabelecido pela combinação dos quatro clones com os dois níveis de disponibilidade de luz, totalizando oito tratamentos, com cinco repetições. Cada repetição foi constituída por uma planta, totalizando 40 plantas.

Para a determinação da taxa de crescimento de ramos plagiotrópicos, foram avaliados seis ramos produtivos do terço médio, selecionados aleatoriamente em torno de cada planta. Dos ramos previamente selecionados para avaliação da taxa de crescimento, apenas uma roseta de cada ramo foi selecionada para a contagem dos frutos, realizados no período de chumbinho e no início da expansão dos frutos, para a quantificação percentual das taxas de abortamento.

Para o estudo do padrão de alocação de biomassa nos ramos plagiotrópicos, foram coletados dois ramos produtivos do terço médio de cada planta. As determinações dos parâmetros fisiológicos foram realizadas no terceiro par de folhas de dois ramos plagiotrópicos utilizadas para as avaliações de crescimento. A avaliação da variação diurna dos parâmetros de trocas gasosas e fluorescência da clorofila a, foram realizadas em três períodos ao longo do dia: 08:00-10:00 h (09 h), 11:00-13:00 h (12 h) e 14:00-16:00 h (15 h), durante a fase de granação.

Durante as avaliações do experimento foi realizado o monitoramento diário e mensal de pluviosidade, temperatura, umidade relativa do ar e saldo de radiação pela Estação Meteorológica Automática de Alegre - ES, nº A617 (CEUNES) localizada nas proximidades do cultivo.

1.2 Crescimento de ramos plagiotrópicos

No início do fase de florescimento, ramos plagiotrópicos foram inicialmente marcados com uma fita adesiva, na porção a qual se iniciava o crescimento vegetativo responsável pela produção do ano seguinte, para determinação das taxas de crescimento ao longo de todo o ciclo da cultura. As avaliações iniciaram no dia 25 de setembro de 2015 (período onde houve precipitação suficiente para estimular o florescimento da cultura) e enceram-se no dia 08 de abril de 2016 (maturação dos frutos).

As avaliações de crescimento foram realizadas com intervalos de aproximadamente 15 dias, com exceção da 11^o (04/03/2016) e 12^o (08/04/2016) avaliação, que foram realizadas após um intervalo de aproximadamente 30 dias. A taxa de crescimento foi calculada de acordo com a seguinte expressão: $TCR = \Delta CR / \Delta t$. Em que TCR corresponde à taxa de crescimento dos ramos plagiotrópicos em mm dia⁻¹, ΔCR é a variação do comprimento desses ramos em intervalo de amostragem em cm e Δt é relativos aos intervalos em dias entre as amostragens.

Para melhor entendimento do padrão da TCR ao longo do ciclo produtivo da cultura, os dados foram agrupados em quatro fases específicas: Fase I - do florescimento até a formação dos chumbinhos (segunda quinzena de setembro até a primeira quinzena de novembro); Fase II - do final da fase de chumbinho até o início da expansão dos frutos (segunda quinzena de novembro a primeira quinzena de dezembro); Fase III - do final da expansão de frutos até a início da granação (segunda quinzena de dezembro até

o final de fevereiro); Fase IV - do final da granação até a maturação dos frutos (primeira quinzena de março a início de abril).

1.3 Padrão de alocação de biomassa nos ramos plagiotrópicos

As coletas, para estudo do padrão de alocação de biomassa nos ramos plagiotrópicos, foram realizadas em 15 de dezembro de 2015, 28 de janeiro de 2016 e 27 de abril de 2016, ou seja, durante a fase chumbinho, granação e maturação dos frutos respectivamente (Rochi; DaMatta; Serrano, 2006). Para tal, a área foliar total dos ramos (AFT) foi obtida através da utilização de um integrador de área foliar (Li 3100C, Li-Cor, Lincoln, EUA). Os ramos foram caracterizados quanto o número de rosetas, número de rosetas com frutos, comprimento do ramo (CR). As folhas, frutos, caule e uma amostra de 20 frutos foram devidamente secos em estufa a 60°C até massa constante, para determinação da biomassa seca total do ramo plagiotrópico ($MSR_p = MS_{caule} + MS_{folhas} + MS_{frutos}$), fração massa seca foliar ($FMFo = MS_{folhas}/MSR_p$), fração massa seca caulinar ($FMCa = MS_{caule}/MSR_p$) e fração massa seca de frutos ($FMFR = MS_{fruto}/MSR_p$).

Os determinações anteriormente descritas foram utilizadas para determinação da massa seca de um fruto ($MSF = MS_{20frutos}/20$), massa seca de frutos por roseta ($MSFR = MS_{fruto}/n^\circ$ de roseta com fruto), número de frutos por rosetas ($NFR = MSFR/MS_{1fruto}$), número total de frutos ($NTF = NFR \times n^\circ$ de roseta com fruto) e relação entre a área foliar e o número de fruto ($AF:NF = AFT/NTF$).

1.4 Avaliações das trocas gasosas e fluorescência da clorofila a

As trocas gasosas [taxa de assimilação líquida do carbono (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E), concentração subestomática de CO₂ (C_i)] foram medidas sob radiação fotossinteticamente ativa semelhante àquela disponível no ambiente no momento da medição e pressão parcial de CO₂ de 40 Pa, com um analisador de gases no infravermelho (Li 6400XT, Li-Cor, Lincoln, EUA). No horário de 09 h e 15 h as plantas à PS e SB foram avaliadas utilizando radiação fotossinteticamente ativa de 1200 e 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente. Estes valores foram alterados para 1800 e 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente, para a avaliação das 12 h.

Para a determinação dos parâmetros de fluorescência da clorofila a, previamente as folhas foram adaptadas ao escuro por 30 min para que todos os aceptores primários de elétrons estivessem oxidados. A fluorescência mínima (F_0) foi obtida com a excitação da área amostrada por uma luz vermelho-distante ($0,03 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), e a fluorescência máxima (F_m) pela aplicação de um pulso de 0,8 s de luz actínica saturante ($>6000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). A fluorescência variável (F_v) foi determinada pela diferença entre F_0 e F_m e, a partir desses valores, calculou-se o rendimento quântico potencial do fotossistema II (van Kooten e Snel, 1990), conforme as equações:

$$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$$

$$F_v/F_0 = (F_m - F_0)/F_0$$

Em seguida, foram determinadas as variáveis da fase lenta de indução da fluorescência, mediante a aplicação de uma iluminação actínica, de mesma intensidade da radiação fotossinteticamente ativa disponível no ambiente no momento da medição, durante 60 s. Após esse tempo, determinou-se a fluorescência em amostra adaptada à luz antes do pulso de saturação (F_t), aplicando-se então um pulso de luz actínica saturante ($>6000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de 0,8 s, para a determinação da fluorescência máxima em amostra adaptada à luz (F_m'), posteriormente, mediante a aplicação de luz no vermelho-distante ($2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), obteve-se os valores de fluorescência inicial do tecido foliar adaptado a luz (F_0').

O rendimento das três vias concorrentes de desexcitação de clorofilas no fotossistema II, ou seja, o rendimento quântico efetivo do fluxo linear de elétrons, $Y(\text{II})$, rendimento quântico da dissipação regulada de energia não fotoquímica, $Y(\text{NPQ})$ e o rendimento quântico da dissipação não regulada de energia não fotoquímica, $Y(\text{NO})$, foram calculados de acordo com Genty et al., (1989) pelas seguintes equações:

$$Y(\text{II}) = (F_m' - F_t)/F_m'$$

$$Y(\text{NPQ}) = (F_t/F_m') - (F_t/F_m)$$

$$Y(\text{NO}) = F_t/F_m$$

Os processos de dissipação de energia absorvida pelo fotossistema II têm soma igual a um:

$$Y(\text{II}) + Y(\text{NPQ}) + Y(\text{NO}) = 1$$

O $Y(\text{II})$ foi utilizado para estimar a taxa aparente de transporte de elétrons no fotossistema II (TTE), conforme a equação (Genty et al., 1989):

$$\text{TTE} = Y(\text{II}) \times \text{RFA} \times \alpha \times \beta$$

em que RFA é a radiação fotossinteticamente ativa (μmol de fótons $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) incidente sobre a folha; a constantes α representam a absortância foliar, (utilizou-se o valor padrão 0,83) e a constantes β representa a proporção de fotossistemas I e II (utilizou-se o valor padrão 0,5).

1.5 Concentração de clorofilas e carotenoides

Discos foliares foram pulverizados com nitrogênio líquido, aproximadamente 10 mg do material foi homogeneizado com diluído em 5 mL de acetona 80%, para a extração dos pigmentos. A solução foi centrifugada (5 minutos a 13600 rpm) e posteriormente a absorvância foi determinada à 470, 646,8 e 663,2 nm. A concentração de clorofilas (a e b) e carotenoides foi determinada conforme descrito por Lichthenthaler (1987). As coletas de material vegetal foram feitas no mesmo dia e horários que foram realizadas as avaliações das trocas gasosas e fluorescência da clorofila a.

1.6 Analise de Cinzas

Para determinação de cinzas, aproximadamente 2 g da massa seca foliar foi acondicionada à cadinhos com peso previamente conhecido. Posteriormente, os cadinhos foram colocados em mufla por duas horas à 600°C (BOSQUET et al., 2009). Após esse período, os cadinhos foram resfriados em dessecador à temperatura ambiente até massa constante. Em seguida foram pesados e, por gravimetria, a concentração de cinzas foi determinada.

1.7 Área foliar específica

A área foliar específica (AFE) foi determinada em dez discos foliares, de 1,4 cm². Para o cálculo da AFE a área foliar dos discos foi dividida pela massa seca dos discos. A massa seca dos discos foi obtida após a secagem do material vegetal em estufa à 60°C até massa constante.

1.8 Análise estatística

A média das características avaliadas foram submetidas ao teste de Kruskal-Wallis, comparando-se os quatro clones dentro dos dois níveis de sombreamento e posteriormente os dois níveis de sombreamento dentro de cada um dos clones. As análises foram realizadas considerando o nível de 5% de probabilidade, exceto para as variáveis Fv/Fm e Fv/Fo avaliadas com 10% de probabilidade, diante da minuciosidade dos valores. Todas as análises foram realizadas no software R (R CORE TEAM, 2016) com auxílio dos pacotes *agricolae* (Mendiburu, 2016) e *lattice* (Sarkar, 2008).

2. Resultados e Discussão

2.1 Variação diurna e mensal de fatores climáticos

O saldo de radiação apresentou incremento gradual, com valores significativos a partir das 6 horas da manhã, e valores máximos de aproximadamente 1100 MJ m^{-2} entre às 11 e 13 horas, contribuindo para o incremento da temperatura média em até $3 \text{ }^\circ\text{C}$. A umidade relativa do ar apresentou comportamento decrescente, frente aos elevados valores de radiação e temperatura (Figura 1).

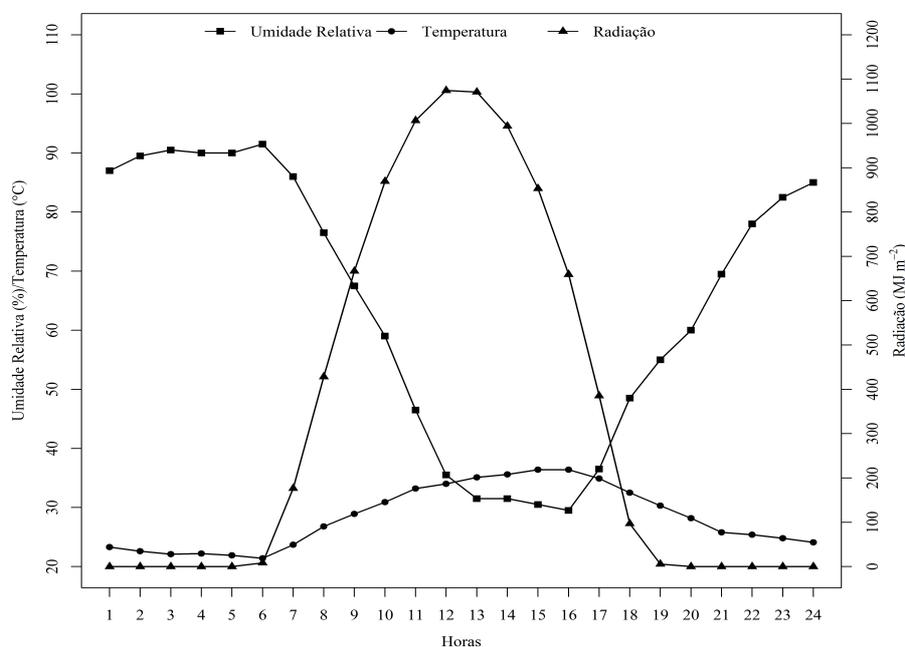


Figura 1: Variação diurna de fatores climáticos como: Temperatura (Temp) em $^\circ\text{C}$, Umidade relativa do ar (UR) em % e saldo de radiação (Rad) em MJ m^{-2} sob condições de campo, proximidades de cultivo de *Coffea canephora*. Fonte: Estação Meteorológica Automática de Alegre – ES, n^o A617.

Dentre os meses que compreendem o período reprodutivo, observa-se inicialmente um volume de precipitação significativo no mês de setembro, condição que permitiu o florescimento do cafeeiro, pois as gemas florais quando maduras, entram em dormência e ficam prontas para a antese, quando ocorre um aumento substancial do potencial hídrico nas gemas dormentes (Camargo; Camargo, 2001), intensificando assim a floração (Figura 4). Entretanto, no mês de outubro foi observado baixo volume

de precipitação. Segundo Partelli et al. (2016) e Camargo; Camargo (2001) o baixo volume de precipitação pode ser um fator limitante para o crescimento e produção do cafeeiro.

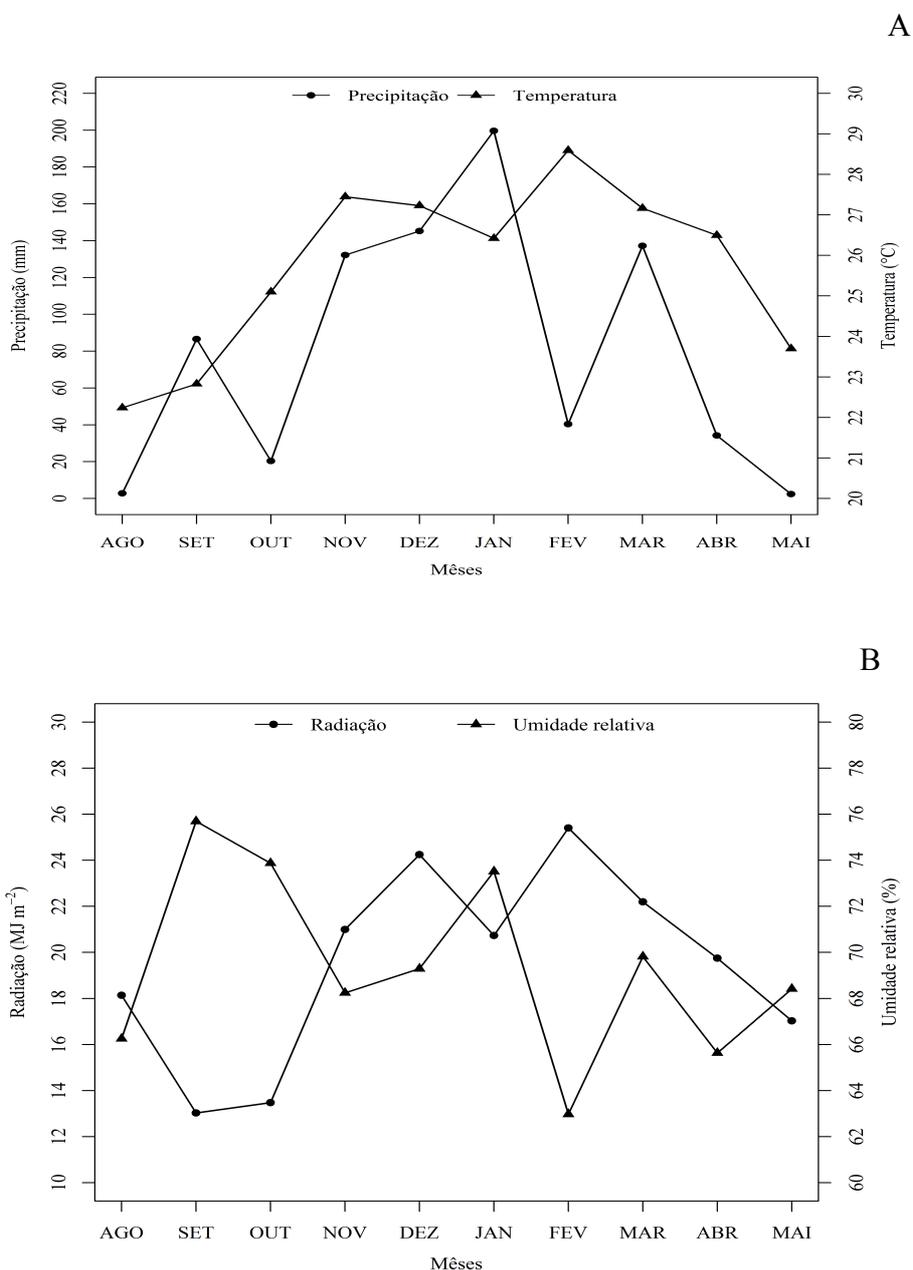


Figura 2: Variação mensal de fatores climáticos Precipitação (mm), Temperatura (°C) (Figura A), Radiação (MJ m⁻²) e Umidade relativa (Figura B) sob condições de campo nas proximidades de cultivo de *Coffea canephora*. Fonte: Estação Meteorológica Automática de Alegre – ES, nº A617.

Nos meses de Novembro a Janeiro houve aumento no volume de precipitação (Figura 2A), associado com aumento do saldo de radiação e temperatura (Figura 2A,

2B), condições que favorecem o crescimento vegetativo do cafeeiro (Partelli et al., 2016).

2.2 Taxa de crescimento relativo e partição de biomassa seca

Inicialmente os clones apresentaram taxa de crescimento (TCR) significativamente baixa (Figura 3), resultado também observado nas taxas médias de crescimento na FI (Figura 4), apresentando valores menores que 1 mm dia^{-1} , valor inferior ao observado por Silveira (1996) e Silveira; Carvalho (1996) que relataram valor de 4 mm dia^{-1} para o café conilon no norte do estado do Espírito Santo.

Durante a FII, que compreende o final da fase chumbinho e o início da expansão do fruto, o incremento na precipitação mensal (Figura 2A), proporcionou um rápido investimento em crescimento dos ramos até aproximadamente 70 dias após a floração (Figura 4). Ronchi & DaMatta (2016) também descreve comportamento similar para lavouras não irrigadas de café conilon, que normalmente passam por períodos de estiagem e iniciam o crescimento compensatório no início do período chuvoso, que no ES ocorre normalmente em outubro.

No presente estudo, precipitações significativas somente ocorreram na segunda quinzena de novembro, final da fase chumbinho (Figura 2A). Desta forma, a FSII, fase a qual ocorre o crescimento compensatório, houve maior investimento para o crescimento vegetativo, que se estendeu até o final da expansão dos frutos assim como observado por Amaral (2001) em estudos com café arábica. Nesta fase, clones sombreados apresentaram maiores taxas de crescimento, principalmente os clones 02, 83 e 153, com incremento médio de aproximadamente $7 \text{ mm por dia}^{-1}$, superando os valores médios de 4 mm dia^{-1} observados por Silveira (1996) e Silveira; Carvalho (1996) em ambientes sem restrição luminosa, demonstrando a resposta do crescimento vegetativo ao sombreamento (crescimento compensatório) (Figuras 3 e 4). Cavatte et al. (2013) e Cannel (1975) descrevem desempenho similar do crescimento vegetativo do cafeeiro, quando sombreado, e justificam tal comportamento pela menor emissão de nós em ramos ortotrópicos e plagiotrópicos e maior tamanho de entrenós, devido ao favorecimento da emissão de gemas vegetativas em detrimento de gemas florais.

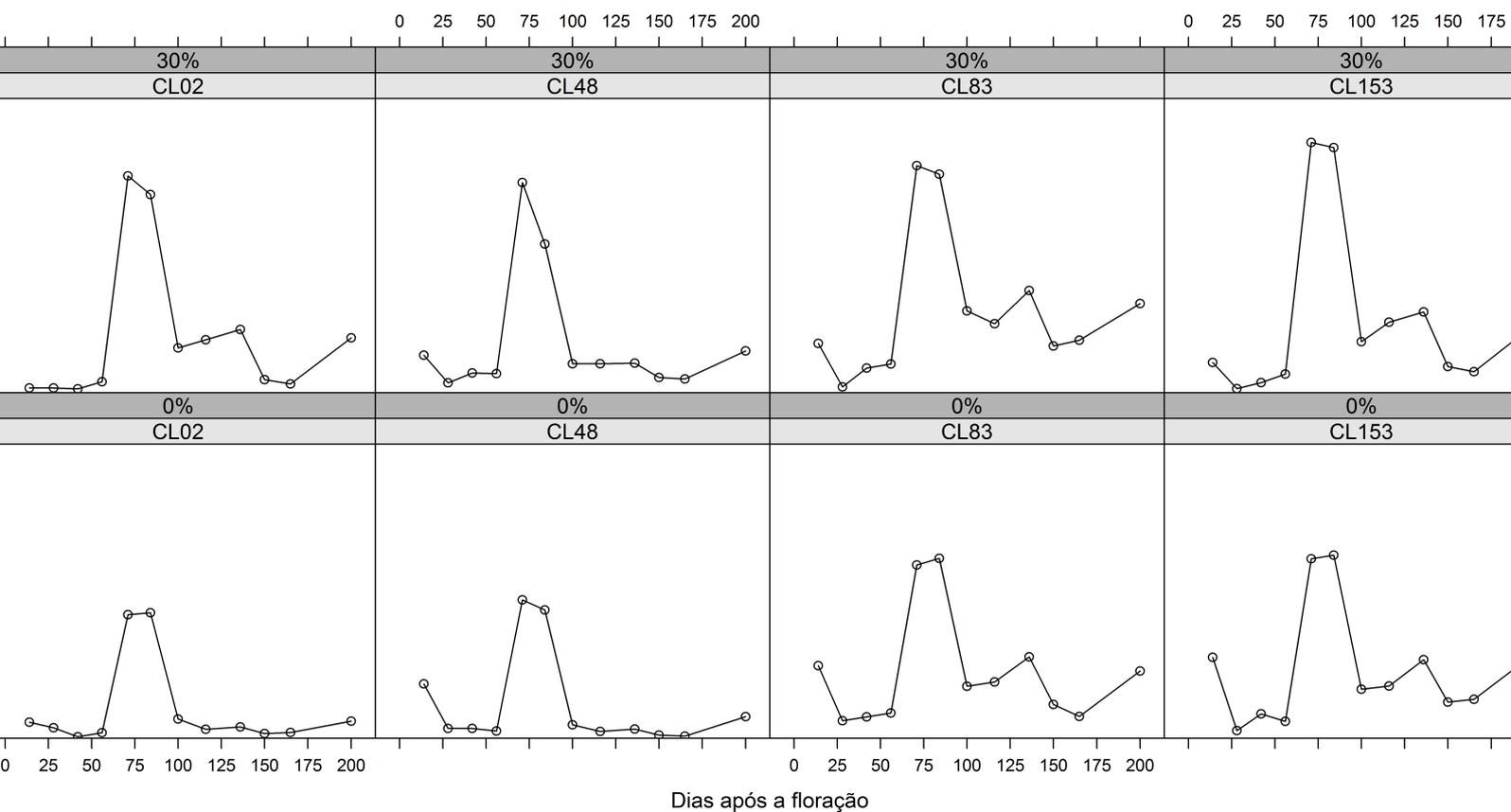


Figura 3: Taxa de crescimento (TC) de ramos plagiotrópicos, determinada durante o período reprodutivo, de quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo em condições contrastantes de disponibilidade de luz [0% (pleno sol) e 30% (sombreamento)]. As avaliações foram iniciadas 15 dias após a floração (09 de outubro de 2015) e estendendo-se até o início da maturação dos frutos (08 de abril de 2016).

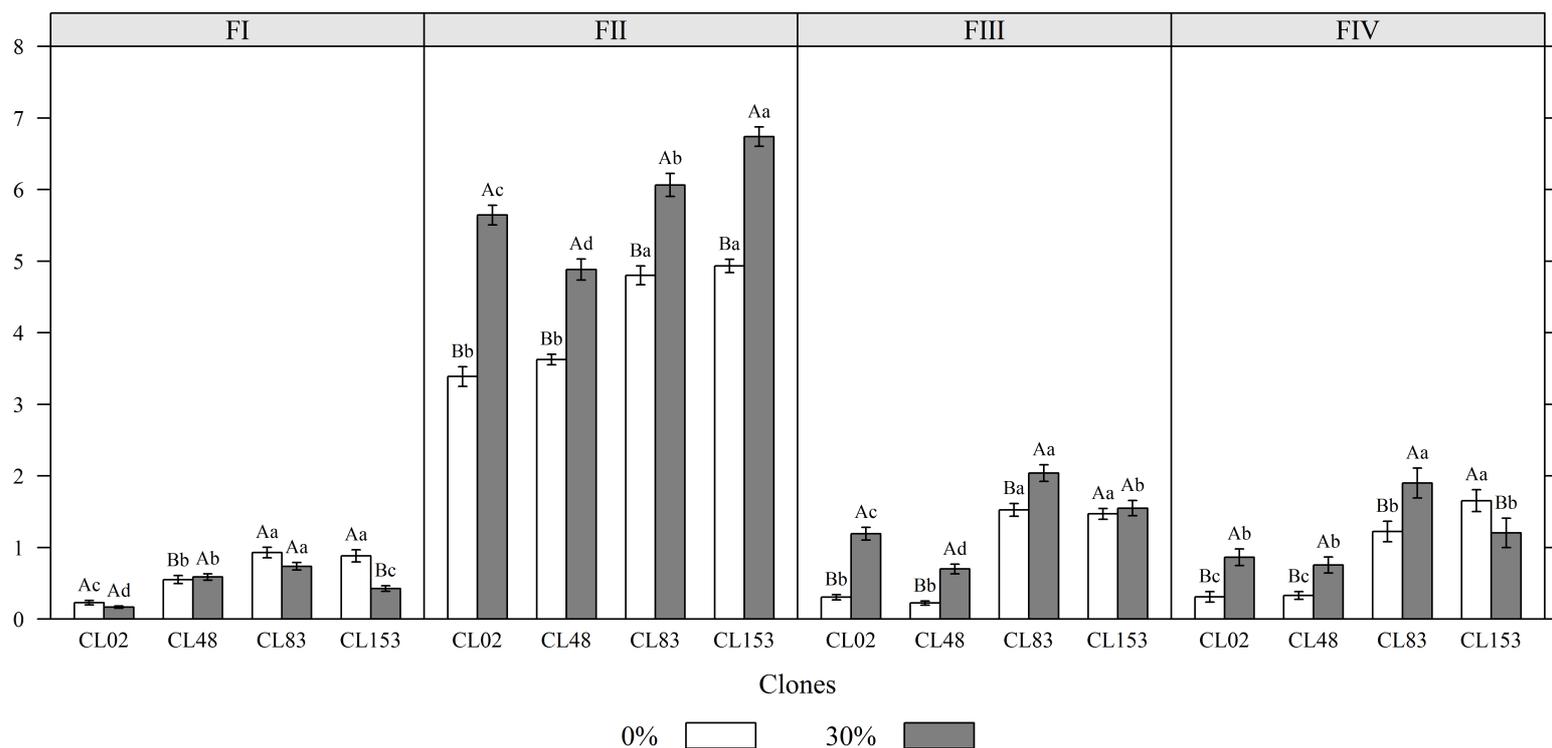


Figura 4: Taxa acumulada de crescimento (TC) de quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo, no estágio reprodutivo, iniciando após 15 dias do florescimento (09 de outubro de 2015) e estendendo-se até o início de maturação dos frutos (08 de abril de 2016), em ambientes contrastantes de luz (0 e 30%). As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 5% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e a diferença estatística entre os clones, dentro de um mesmo horário é representada por diferentes letras minúscula. A fase I (FI) início da formação do chumbinho, a fase II (FII) final da fase chumbinho até o início da expansão do fruto, a fase III (FIII) final da expansão dos frutos até o início da granação e a fase IV final da granação.

Durante a fase I e II foram realizadas avaliações de partição de biomassa (chumbinho), as quais demonstraram um investimento de aproximadamente 70% na biomassa seca de ramos plagiotrópicos em folha (FMF₀) (Figura 5A), comportamento semelhante foi observado por Malavolta et al. (2002), em clones de café arábica nos primeiros estádios reprodutivos o que demonstra um forte investimento das plantas em superfície fotossintética para suprir, na sequência fenológica, o aumento da demanda dos frutos.

Na fase III (FIII), que inicia-se no final de expansão dos frutos ao período de granação dos frutos, foi possível observar a diminuição gradual das taxas de crescimento quinzenal, apresentadas na Figura 4, este comportamento, ocorre diante da

aumento da demanda dos frutos por fotoassimilados (Laviola et al., 2007). No entanto, os clones 02, 83, e 153 sombreados apresentaram taxas de crescimento superior ao clone 48, mostrando o menor investimento destes clones em produção. Não obstante, o clone 48 sombreado apresentou um menor investimento médio em biomassa seca foliar (FMF_o) e iniciou investimentos em biomassa do fruto (FMF_R) (Figura 6), explicado pela força do dreno prioritário, que naturalmente limita o crescimento dos ramos plagiotrópicos (Partelli et al., 2010; Rochi; DaMatta; Serrano 2006, Malavolta et al., 2002) e assegurando a manutenção da carga de frutos.

Ainda na fase III, os clones 02, 83 e 153 sombreados apresentaram investimento médio de aproximadamente 65% em FMF_o , e os clones 02 e 48 a pleno sol apresentaram incremento médio de aproximadamente 50% na biomassa seca dos frutos (FMF_R), entretanto curiosamente o clone 48 sombreado apresentou incremento de 35% em frutos, período que culmina com a queda do crescimento vegetativo independente do clone ou disponibilidade luminosa (Figura 6).

Durante as fases FI e FII foi realizada uma análise de abortamento de frutos, onde foi possível observar que os clones sombreados de maneira geral apresentaram maiores taxas de abortamento de frutos (70 a 90%), entretanto apenas o clone 48 apresentou valor significativamente menor (37%). Curiosamente os clones 02, 83 e 153 sombreados também apresentaram maiores taxas de crescimento, em virtude de menor demanda de fotoassimilados para os frutos o que, segundo Amaral; DaMatta; Rena (2001) e Amaral; Rena; Amaral (2006) é um fator limitante para o crescimento vegetativo, refletindo assim no comportamento do cafeeiro na fase FIII que corresponde o período de granação. A fase de granação é altamente exigente em fotoassimilados. Laviola et al (2007), Amaral et al (2001) e Laviola et al. (2007) verificaram nesta fase um elevado investimento em acúmulo de matéria seca, amido, açúcares solúveis totais, açúcares redutores e não-redutores para o fruto.

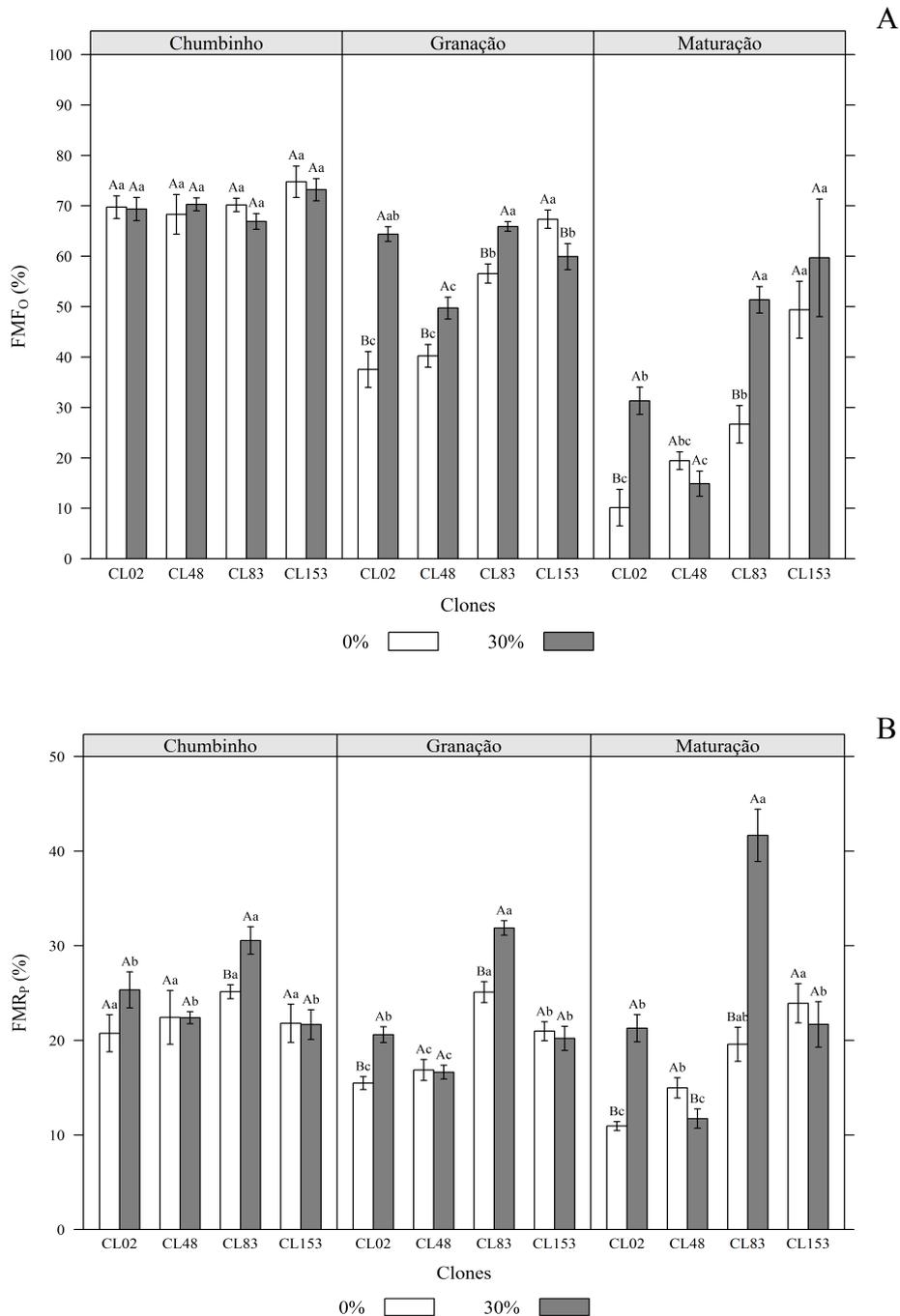


Figura 5: Fração biomassa seca da folha (FMF₀) e fração biomassa seca do ramo plagiotrópico (FMR_p), em dois níveis de sombreamento (0% e 30%) em quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz, no estadio de chumbinho, granação e maturação. As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 5% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e a diferença estatística entre os clones, dentro de um mesmo horário é representada por diferentes letras minúscula.

Ainda na fase III, os clones 02, 83 e 153 sombreados apresentaram investimento médio de aproximadamente 65% em FMF₀, e os clones 02 e 48 a pleno sol

apresentaram incremento médio de aproximadamente 50% na biomassa seca dos frutos (FMF_R), entretanto curiosamente o clone 48 sombreado apresentou incremento de 35% em frutos, período que culmina com a queda do crescimento vegetativo independente do clone ou disponibilidade luminosa (Figura 6).

Durante as fases FI e FII foi realizada uma análise de abortamento de frutos, onde foi possível observar que os clones sombreados de maneira geral apresentaram maiores taxas de abortamento de frutos (70 a 90%), entretanto apenas o clone 48 apresentou valor significativamente menor (37%). Curiosamente os clones 02, 83 e 153 sombreados também apresentaram maiores taxas de crescimento, em virtude de menor demanda de fotoassimilados para os frutos o que, segundo Amaral; DaMatta; Rena (2001) e Amaral; Rena; Amaral (2006) é um fator limitante para o crescimento vegetativo, refletindo assim no comportamento do cafeeiro na fase FIII que corresponde o período de granação. A fase de granação é altamente exigente em fotoassimilados. Laviola et al (2007), Amaral et al (2001) e Laviola et al. (2007) verificaram nesta fase um elevado investimento em acúmulo de matéria seca, amido, açúcares solúveis totais, açúcares redutores e não-redutores para o fruto.

No estágio de maturação dos frutos os clones 83 e 153 seguidos pelo clone 02 em ambiente sombreado apresentaram investimento de 60%, 50% e 30% respectivamente em biomassa seca de folha (FMF_O), entretanto, o clone 83 ainda apresentou um investimento de 40% em biomassa caulinar (FMR_P) corroborando para o investimento de apenas 10% em fruto (FMF_R). Não obstante, os clones 02 a pleno sol e o clone 48 sombreado apresentaram investimento de 80% e 70% em FMF_R , refletindo o menor investimento em manutenção do crescimento em detrimento da manutenção dos frutos. (Figuras 5B e 6), o que notoriamente assegura a produção, como foi observado para o clone 48 sombreado, mostrando-se contrário as elevadas perdas na produção observadas por Vass et al. (2006) em cultivos de café sombreado.

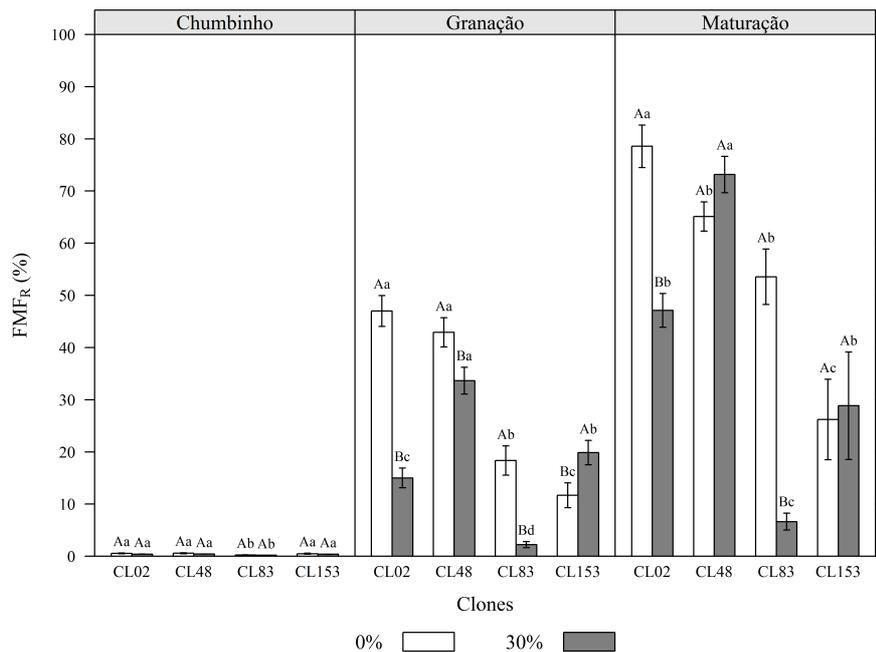


Figura 6: Fração biomassa seca dos frutos ($FMFR_R$), em dois níveis de sombreamento (0% e 30%) em quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz, no estágio de chumbinho, granação e maturação. As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 5% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e a diferença estatística entre os clones, dentro de um mesmo horário é representada por diferentes letras minúscula.

No estágio chumbinho a planta apresentou investimento em grande quantidade de frutos, com valor médio de 50 a 60 frutos por roseta (NFR), para o clone 48 sombreado e para o clone 83, nas distintas intensidades luminosas.

No entanto, no período de granação o índice de abortamento dos frutos contribuiu para a diminuição do número de frutos por rosetas (Tabela 7A). O clone 48 apresentou menor índice de abortamento e os clones 02 e 83 sombreados apresentaram perdas significativas, reduzindo o número de frutos por rosetas.

Mas no geral os clones a pleno sol apresentaram carga de 20 a 25 frutos (Figura 7), desde a granação até a maturação dos frutos. De forma contrária, sob restrição luminosa somente clone 48 sombreado apresentou valores médios semelhantes aos potencialmente esperados para o café conilon (22 a 24 frutos) (Rochi; DaMatta, 2007). Desta forma o clone 48 mostra-se apto ao cultivo sombreado, pois contorna o principal problema desta prática para o cafeeiro, a perda de produção, em virtude de maiores taxas de crescimento dos ramos e abortamento dos frutos (Campanha et al., 2005).

Curiosamente o clone 83 e 153 sombreados apresentaram uma relação entre a área foliar e número de frutos (AF/NFR) muito elevada o que foi explicado pelo alto índice de abortamento observado pelo redução do NFR no estágio de granação, corroborando com o NFR, representado na Figura 7.

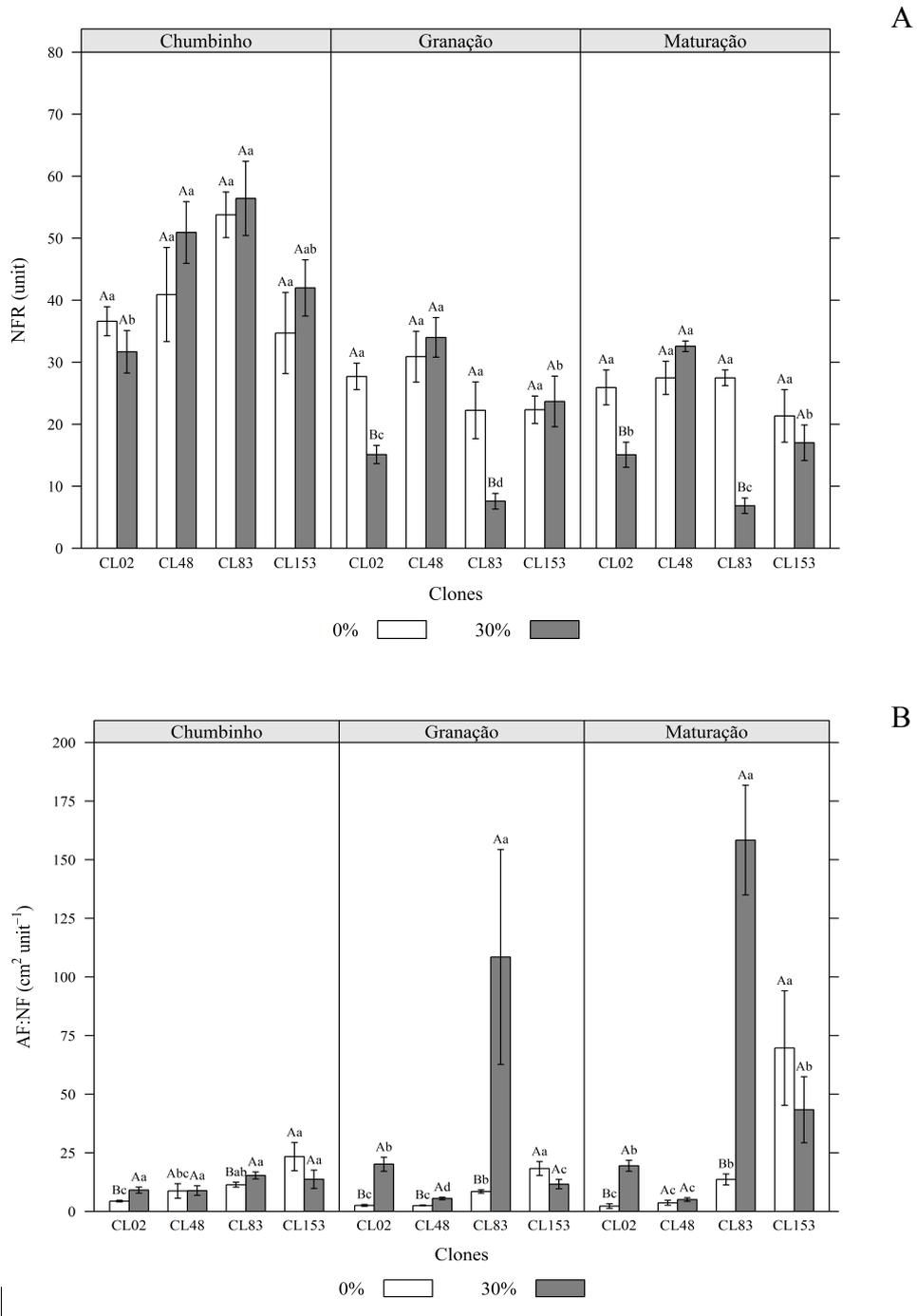


Figura 7: Número de frutos por roseta (NFR) e relação da área foliar pelo número de frutos (AF/NF) em quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz, no estágio de chumbinho, granação e maturação. As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 10% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um

mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e a diferença estatística entre os clones, dentro de um mesmo horário é representada por diferentes letras minúscula.

O crescimento vegetativo e os processos de formação de estruturas reprodutivas do cafeeiro competem por fotoassimilados, portanto naturalmente são controlados por fatores ambientais e pela própria força-dreno importa pelos frutos (Partelli et al., 2013; Partelli et al., 2010; Pezzopane et al., 2011; DaMatta et al., 2007b; Amaral et al., 2001), este comportamento foi observado para todos os clones avaliados, pois as fases de maior TCR não culminavam com períodos de maior demanda dos frutos. Os clones 02 e 48 apresentaram melhor sincronização do investimento de fotoassimilados, o que permitiu a renovação das gemas para a produção do ano seguinte, processo que normalmente ocorre na estação mais quente e chuvosa (dezembro-fevereiro), no entanto suportou a produção do ano vigente (fevereiro-junho) como também foi observado por Silveira (1996); Silveira; Carvalho, (1996) e Partelli et al., (2013).

2.3 Trocas gasosas e teor de cinzas

O clone 02 a pleno sol apresentou maior A em relação aos demais clones na mesma condição, independente do horário, mesmo no período da tarde, onde A sofreu drásticas quedas (12 e 15 horas). Este comportamento pode ser explicado pelo aumento da temperatura e redução da umidade relativa do ar, observados na Figura 1, que proporcionou redução na abertura estomática (Figura 8A, 8B) e levou a restrições difusivas (menor g_s), a nível de estômato, característica comumente observadas em café conilon cultivado a pleno sol (Martins et al. 2014 e DaMatta et al. 2015; Amaral et al., 2006, Chaves et al., 2008, Cavatte et al., 2012).

No entanto, o clone 02 foi selecionado em ensaios a pleno sol, portanto apresentou melhor desempenho fotossintético em ambiente sem restrição luminosa o que refletiu positivamente em sua produção, característica pela qual foi selecionado. Este potencial produtivo pode ser explicado pela maior atividade fotossintética e melhor sincronização do investimento em fotoassimilados. Não obstante, vale ressaltar que durante a tarde, horário mais quente do dia, foi observado incremento de até 3°C na temperatura média e elevado saldo de radiação, nesta situação, apenas o clone 48 sombreado apresentou maior A ($10 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) dentre os clones sombreados, igualando-se ao clone 02 a pleno sol (Figura 8A).

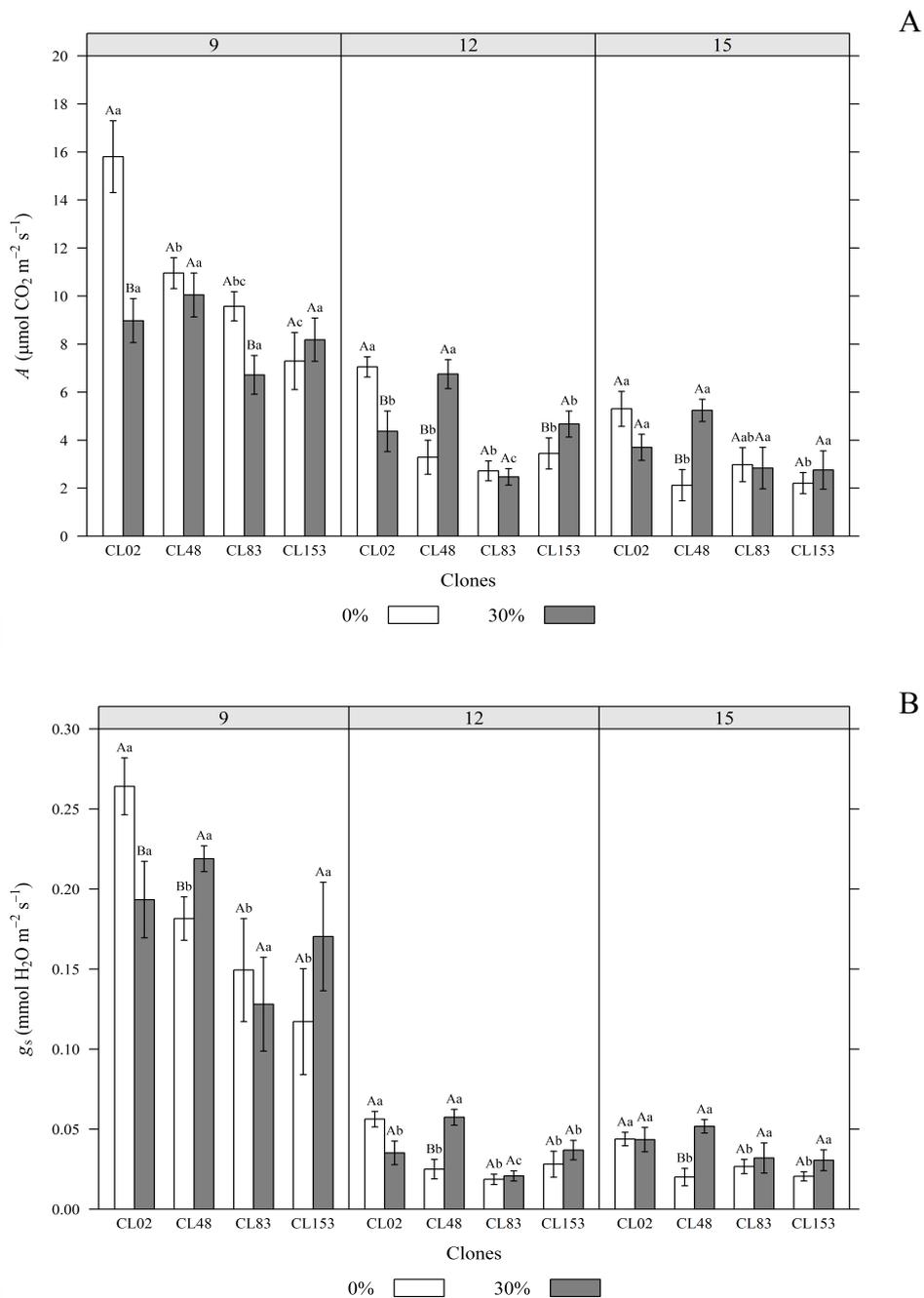


Figura 8: Assimilação líquida de CO₂ (A), representado por A e Condutância estomática, representado por g_s (B), em quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz. As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 5% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e a diferença estatística entre os clones, dentro de um mesmo horário é representada por diferentes letras minúscula.

O Sombreamento promove a formação de um microclima, reduzindo os níveis de irradiância, atenuando as temperaturas e aumentando a umidade relativa do ar (Partelli et al., 2014) o que pode promover a redução da temperatura foliar (Chaves et al., 2008)

e aumentar a abertura estomática (Bote; Struik, 2011), promovendo assim o melhor desempenho fotossintético do clone 48 sombreado, resultado semelhante foi observado por Rodriguez-Lopes et al. (2013), pois o do microclima formado pelo sombreamento cafeeiro é responsável pelas maiores valores de g_s e A , pela manhã quando comparadas as avaliações realizadas a tarde, traduzido em um ganho diário significativamente maior (Figura 8A, 8B).

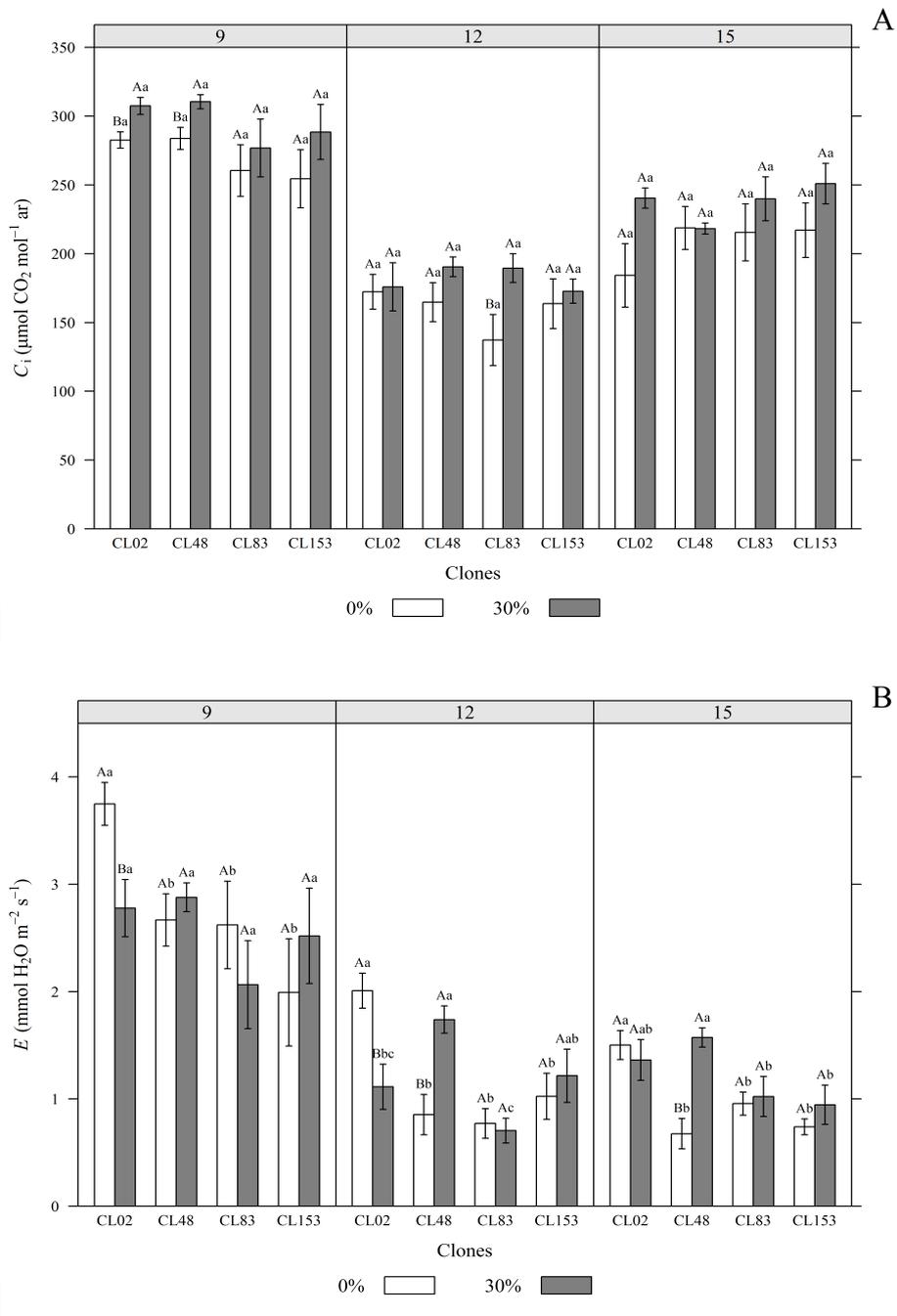


Figura 9: Concentração interna da cavidade subestomática de CO₂ (C_i) e Transpiração (E) em dois níveis de sombreamento (0% e 30%) e para quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz. As

médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 5% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e a diferença estatística entre os clones, dentro de um mesmo horário é representada por diferentes letras minúscula

Desta forma é possível observar que os maiores valores em A é o resultado da manutenção de maiores g_s , assim como os maiores valores de E para o clone 02 e 48. O melhor desempenho fotossintético dos clones 02 e 48, foram observados no período de granação dos frutos, caracterizado como período de elevada demanda por fotoassimilados (DaMatta et al. 2008; Camargo; Camargo, 2001), desta forma a manutenção do número de frutos (menor abortamento) promove o aumento da força dreno sobre a maquinaria fotossintética, explicando os maiores valores de A (16 e 10 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

As análises de cinzas, apresentadas na Figura 10, nos permite inferir nas taxas transpiratórias (E) da folha ao longo de sua formação.

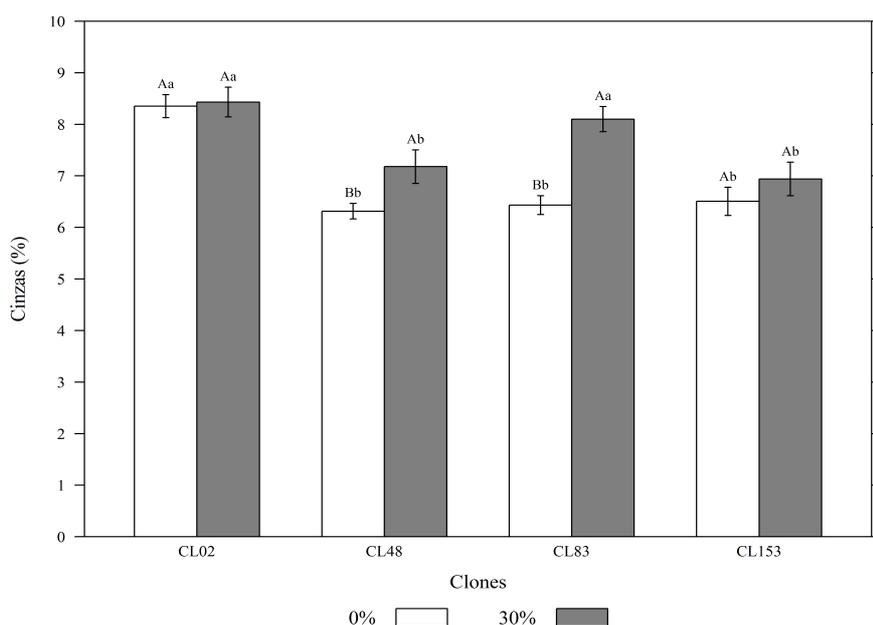


Figura 10: Análise de Cinzas em dois níveis de sombreamento (0% e 30%) em quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz. As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 5% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e a diferença estatística entre os clones, dentro de um mesmo horário é representada por diferentes letras minúscula.

Desta forma é possível verificar que durante a formação das folhas avaliadas e sob a mesma condição nutricional e hídrica, o sombreamento dos clones 48 e 83

proporcionou maior conteúdo de cinzas em seus tecidos, o que remete em um considerável incremento acumulado das taxas transpiratórias, apresentando assim maior eficiência do uso da água. O clone 02 também apresentou elevadas concentrações de cinzas, não sendo influenciado pelo sombreamento, com valor médio superior aos demais clones para ambos tratamento de luz.

O teor de cinzas foliares possui uma forte relação com g_s (Bosquet; Sanchez; Araus et al., 2009) e com as taxas de transpiração foliar (Araus et al. 1998; Masle et al., 1992), pois retrata a eficiência de transporte passivo dos minerais pelo xilema, impulsionados pelos processos transpiratórios.

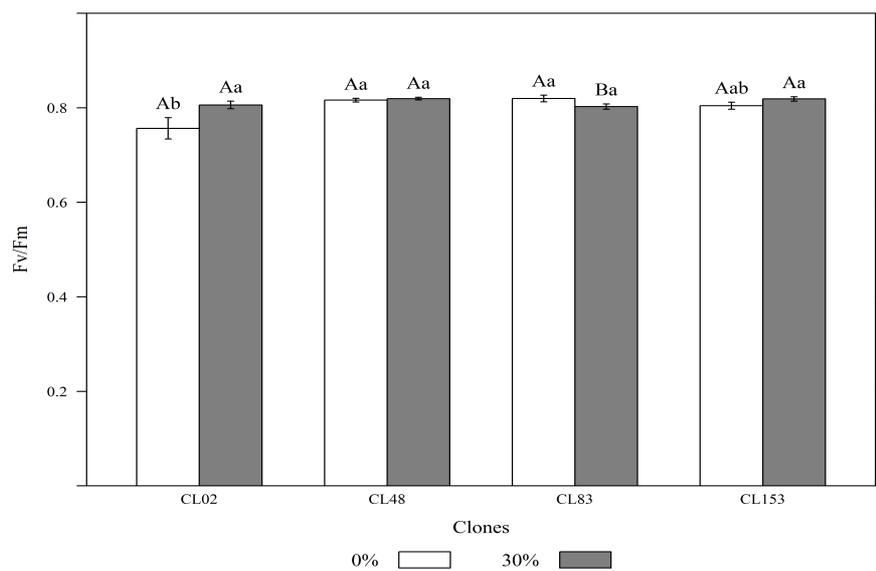
O teor de cinzas é uma ferramenta promissora para a seleção de genótipos, contrastantes para a eficiência de transpiração e, conseqüentemente, para melhor eficiência do uso da água (Mir et al., 2012; Merah et al., 2000; Araus et al., 1998; Masle et al., 1992; Blum, 2005). É possível observar em uma escala diária, maiores taxas de E (Figura 9B) para os clones 02 a pleno sol e 48 sombreado, corroborando com os valores observados na Figura 10, mostrando um incremento acumulado dos nutrientes nas folhas e conseqüentemente maiores taxas transpiratórias e melhor utilização do recurso hídrico, recurso limitante para a escala diária e mensal.

2.4 Fluorescência da clorofila, teor de clorofilas e área foliar específica

A variação diurna dos processos fotossintéticos é de extrema importância para o estudo de plantas, pois refletem a capacidade do aparato fotossintético em responder prontamente os fatores ambientais (Ding et al., 2006; Li et al., 2015), como foi observado na Figura 1, que concomitantemente interagem com as plantas e influenciam diretamente no seu desempenho fotossintético.

O sombreamento dos clones proporcionou a manutenção dos valores F_v/F_m acima de 0.8 ao longo do dia, este resultado demonstra a eficiente da conservação da maquinaria fotossintética, (Bjorkman e Deming, 1987; Baker e Rosenqvist, 2004), observadas na Figura 11A e 11B através dos traços de F_v/F_m e F_v/F_o . Não obstante, na ausência de restrição luminosa o clone 02 apresentou relação F_v/F_m inferior a 0,8, representando danificação crônica do fotossistema II, causada por excessiva intensidade luminosa acompanhada de restrições hídricas ao longo do dia (Figura 1, 2A), comprometendo o desempenho da maquinaria fotossintética.

A



B

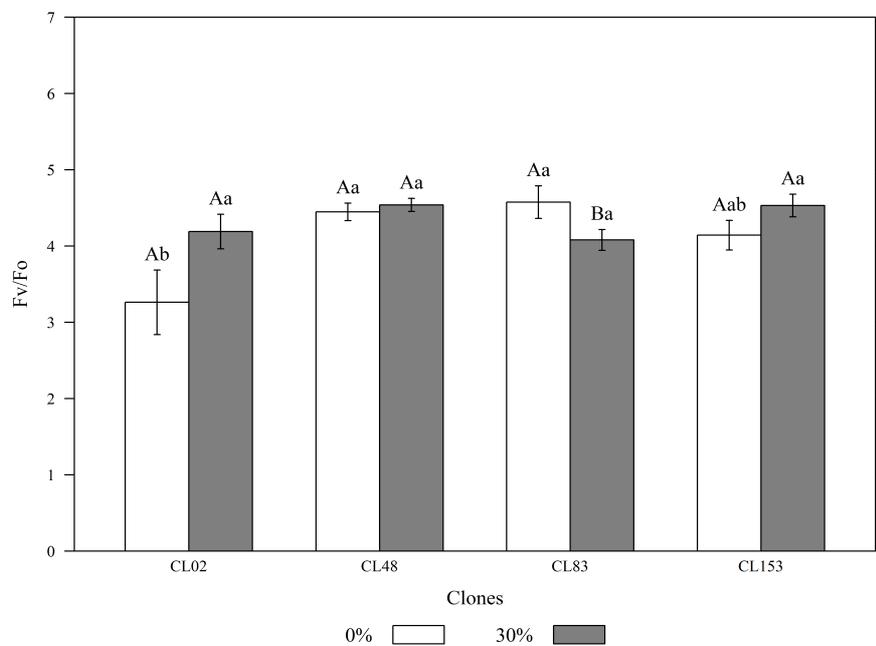


Figura 11: Eficiência quântica potencial do Fotossistema II (Fv/Fm) (A) e razão Fm/Fo (B) avaliados na ante-manhã em quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a

campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz. As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 10% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e diferença estatística entre os clones, dentro de uma mesma intensidade luminosa é representada por diferentes letras minúsculas.

Esta variável é definida por Bjorkman e Deming (1987) como uma medida da eficiência de conversão da luz em produtos estáveis da fotossíntese, procedimento que ocorre apenas sob perfeita integridade da maquinaria fotossintética. Sendo, portanto um excelente indicador quantitativo da fotoinibição do fotossistema II (PSII), mediado pelo valor 0.83 para maioria das plantas C3 (Bjorkman e Deming, 1987). Estes resultados corroboram com os valores médios encontrados para a relação F_v/F_o , ressaltando o comportamento do clone 02 a pleno sol, com média inferior aos clones 48 e 83 (Figura 11B). Explicado pelo incremento da fluorescência basal em detrimento da máxima fluorescência alcançada pelo PSII, o que descreve claramente a ineficiência de conservação ou manutenção da maquinaria fotossintética pelos clones mantidos sem restrição luminosa (Demming Adams et al. 2012).

Os parâmetros que permitem inferir a sanidade do PSII, F_v/F_m e F_v/F_o , apresentaram variações ao longo do dia (Figura 12A, 12B). Os clones sombreados apresentaram valor médio superior a 0.80 para F_v/F_m as 9 e 12 horas (Figura 12A). Entretanto, às 15 horas apenas os clone 02 e 48 apresentou média superior a 0.80 desta forma o sombreados proporcionou a manutenção sanidade do aparato fotossintético ao longo do dia, principalmente para os clones 02 e 48, resultados semelhantes foram observados por Chaves et al. (2008) e Bote; Struik (2011). Estes resultados corroboram com os maiores valores de F_v/F_o para ambientes sombreados (Figura 12B) como foi observado por Konrad et al. (2005) em condições de perfeita integridade do aparato fotossintético.

De forma contrária os clones mantidos em ambiente de pleno sol, apresentaram fotoinibição dinâmica, como pode ser observado na Figura 12A, para todos os clones, principalmente as 12 e 15. Rodriguez-Lopes et al., (2013) em avaliações diurna dos processos fisiológicos, observou que o cultivo dos clones 03 e 120 do conilon, sem restrição luminosa, proporcionava redução da relação F_v/F_m , ou seja, fotoinibição dinâmica, claramente observada ao final do dia.

A fotoinibição dinâmica do PSII para todos os clones, foi observado através da redução de F_v/F_m e F_v/F_o (12 e 15 horas) ocorreu em virtude de limitações imposta

pele ambiente, representada na Figura 1, onde se pode observar aumento da radiação solar incidente sobre a cultura, promovendo redução da umidade relativa do ar e incrementos na temperatura média, chegando a temperatura média de 36,4% as 15 horas, o que comumente proporcionando danificação do PSII, em plantas a pleno sol e sob baixa disponibilidade hídrica do dia, comportamento semelhante foi observado por Chaves et al. (2008) em café arábica.

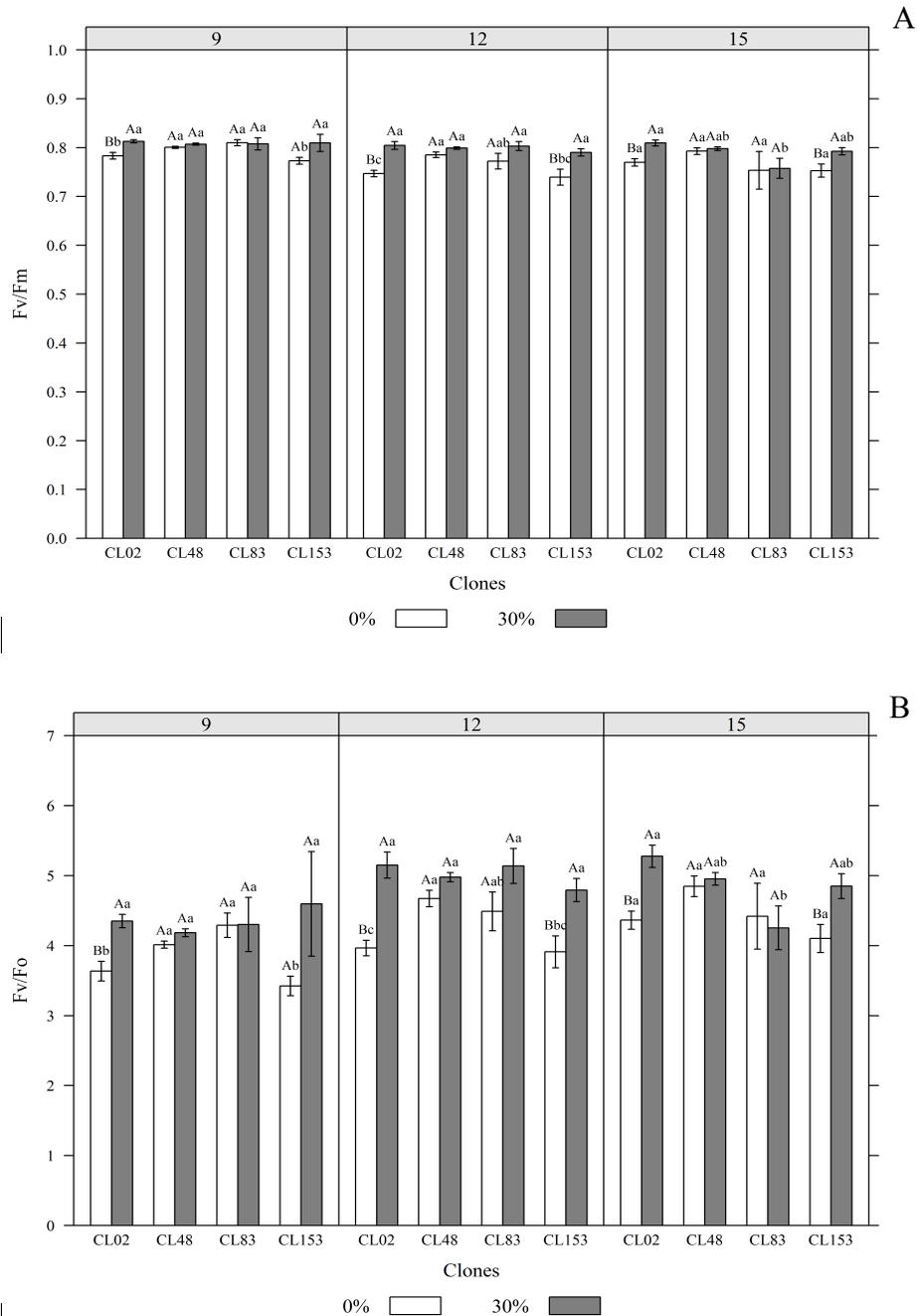


Figura 12: Variação diurna da eficiência quântica potencial do Fotossistema II (Fv/Fm) (A) e a razão Fv/Fo (B) em quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz. As médias foram comparadas

pelo teste de média Krusk-Wails a 5% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e diferença estatística entre os clones, dentro de uma mesma intensidade luminosa é representada por diferentes letras minúsculas.

O sombreamento preservou a integridade do PSII em pelo menos um horário do dia, para todos os clones, como foi representado na Figura 12, para os parâmetros de F_v/F_m e F_v/F_o , este comportamento também foi observado por Matos et al. (2009) em cafeeiro sombreado, resultados que corroboram com maior valor médio de YII e qp para ambientes sombreados, diante da atenuação da variação ambiental.

O rendimento quântico efetivo da fotoquímica do PSII [Y(II)], representado na Figura 13A, apresentou valores médios superiores e semelhantes para os clones sombreados, durante todo o dia. Não obstante, o cultivo dos clones sem restrição luminosa, comprometeu o rendimento do clone 48, 83 e 153 em todos os horários avaliados, destacando apenas o clone 02 com médias significativamente maiores quando comparada as demais clones a pleno sol.

Segundo Maxwell e Johnson (2000) YII representa a proporção de luz absorvida pela associação de clorofila ao PSII (LHCII), utilizado na etapa bioquímica da fotossíntese e em outros processos metabólicos. Desta forma os maiores valores de Y(II) é explicado pela conservação da sanidade da maquinaria fotossintética, previamente observada através dos parâmetros F_v/F_m e F_v/F_o em ambientes sombreados (Figura 12A, 12B) e pelo valores médios superior de clorofila a (CLOa), clorofila b (CLOb) e carotenoides (CAR) (Figura 14; 15), constituintes do complexo antena, os quais melhoram a eficiência de captura e transporte da energia até os centros de reação (Colombo et al. 2015), utilizados na fase fotoquímica da fotossíntese, para síntese de poder redutor e ATP, substrato da fase bioquímica da fotossíntese, responsável pela fixação e redução do CO_2 atmosférico em compostos de carbono estáveis (trioses fosfatadas).

Segundo Stewart et al. (2015) a aclimação de folhas de *Arabidopsis* a baixas intensidades luminosas e caracterizada pelo incremento de teores de clorofila, característica que foi fortemente expressada pelo clone 83 em todos os horários do dia. Matos et al. (2009) também verificou que o sombreamento promovia incrementos no teor de clorofilas e carotenoides em folhas de café.

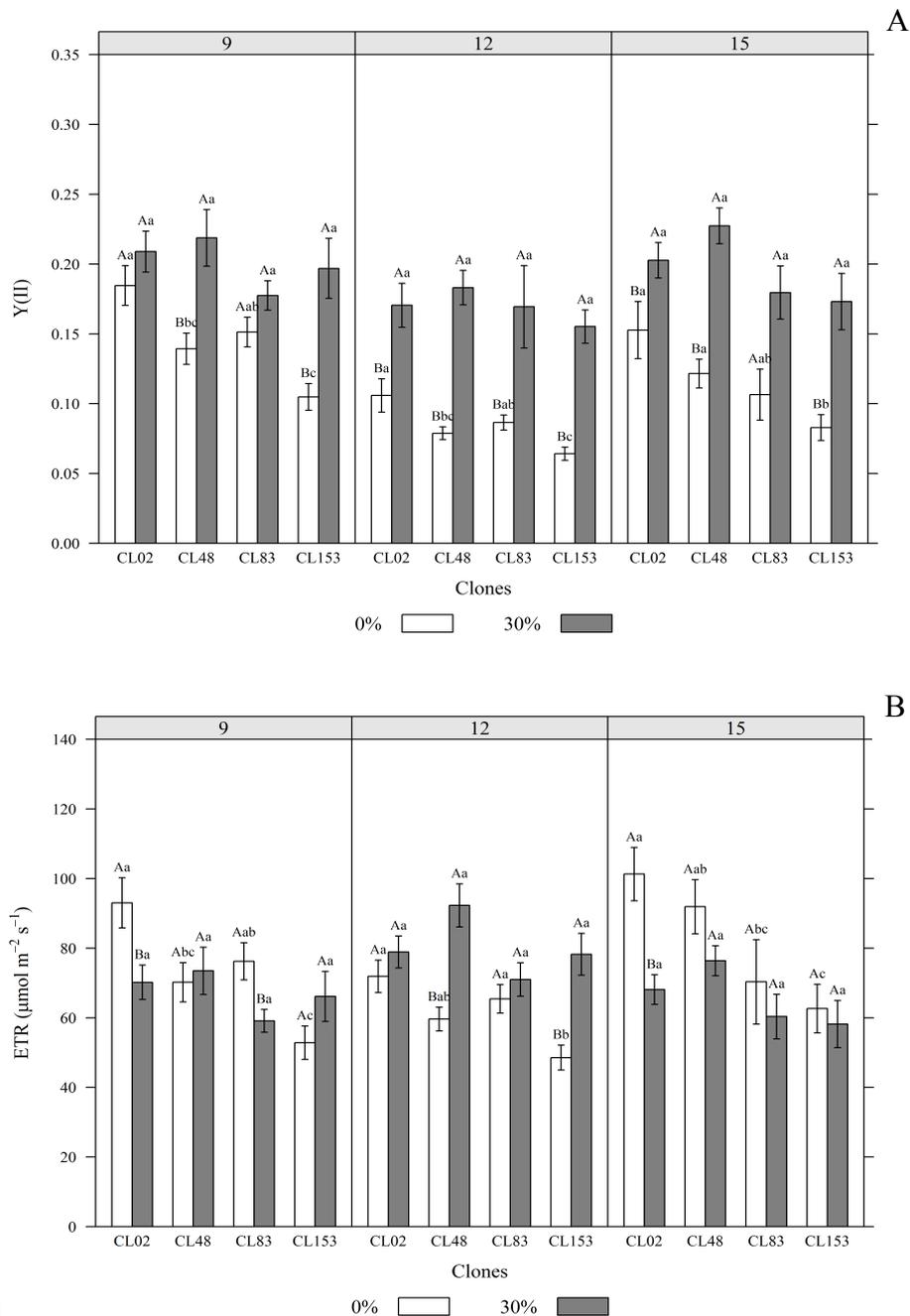
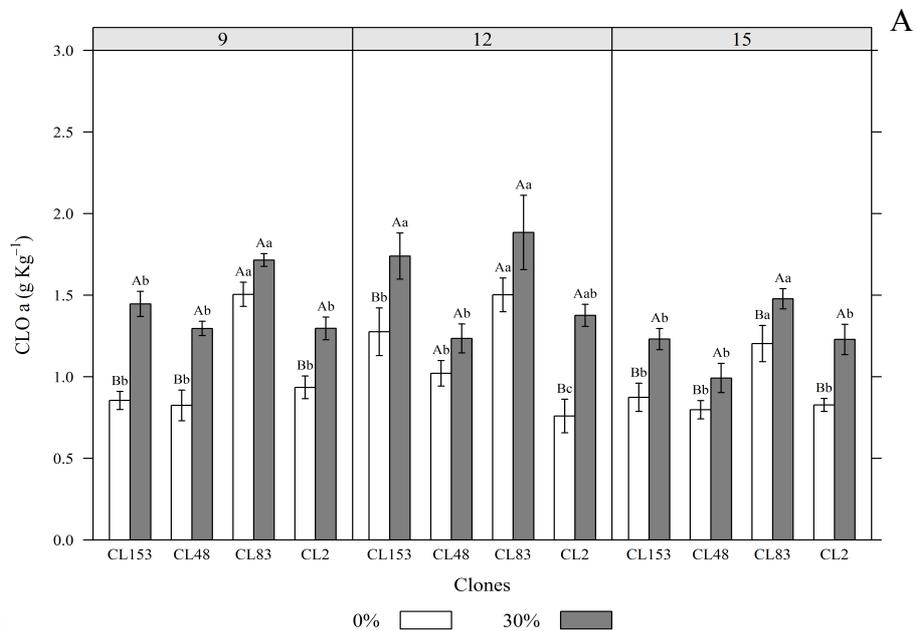


Figura 13: Variação diurna do rendimento quântico efetivo do fluxo linear de elétrons (Y(II)) em A e taxa aparente de transporte de elétrons (ETR) em B, dos quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz. As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 5% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e a diferença estatística entre os clones, dentro de um mesmo horário é representada por diferentes letras minúscula.

O processo de aclimação das folhas do café sombreado também levou a alterações morfológicas do limbo foliar, contribuindo para o incremento da área foliar específica (Figura 16), observados na Figura 16, este comportamento corrobora com resultados observados por Matos et al. (2009), Cavatte et al. (2012), Moraes et al. (2010) e Bote e Struik (2011) em café arábica e por Lopes et al. (2013) em café conilon. O aumento da AFE e a maior quantidade de clorofila (Figura 14 e 15), permitem uma melhor disposição dos cloroplastos e maior quantidade de clorofila por área, estes ajustes a nível de folha são extremamente importantes visando o aumento da eficiência de aproveitamento da luz, fator limitante em ambientes sombreados (Stewart et al. 2015; Matos et al. 2009; Givnish 1988; Terashima et al. 2006).



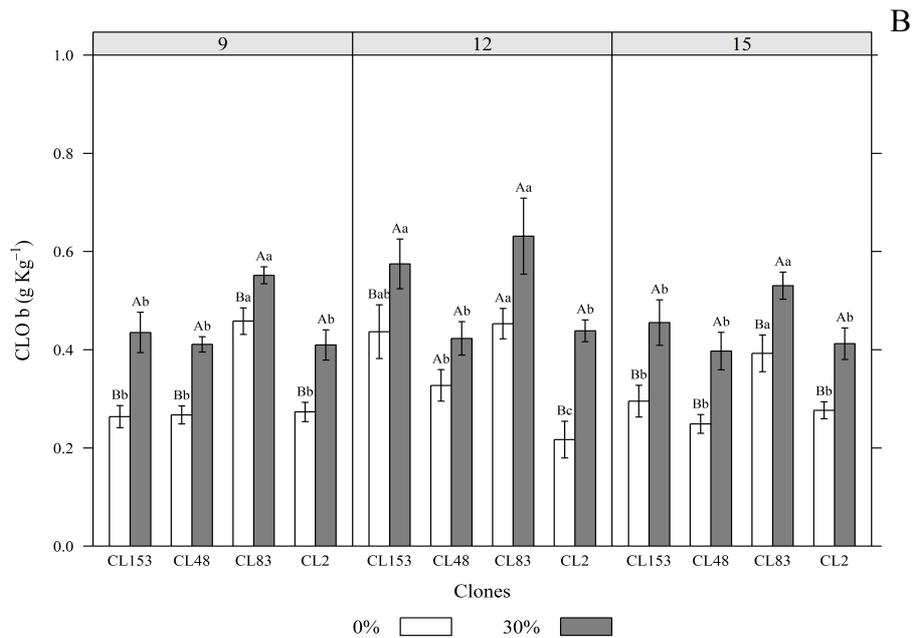


Figura 14: Variação diurna da clorofila *a* (CLO *a*) (A), clorofila *b* (CLO *b*) (B) em quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz. As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 10% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e a diferença estatística entre os clones, dentro de um mesmo horário é representada por diferentes letras minúscula.

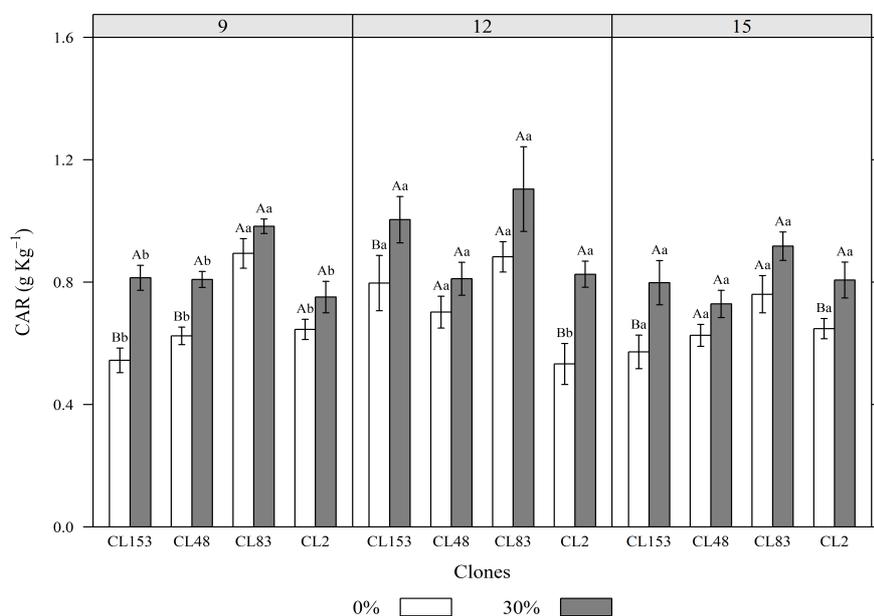


Figura 15: Variação diurna do conteúdo foliar de carotenoides (car) em quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz. As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 5% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e a diferença estatística

entre os clones, dentro de um mesmo horário é representada por diferentes letras minúscula.

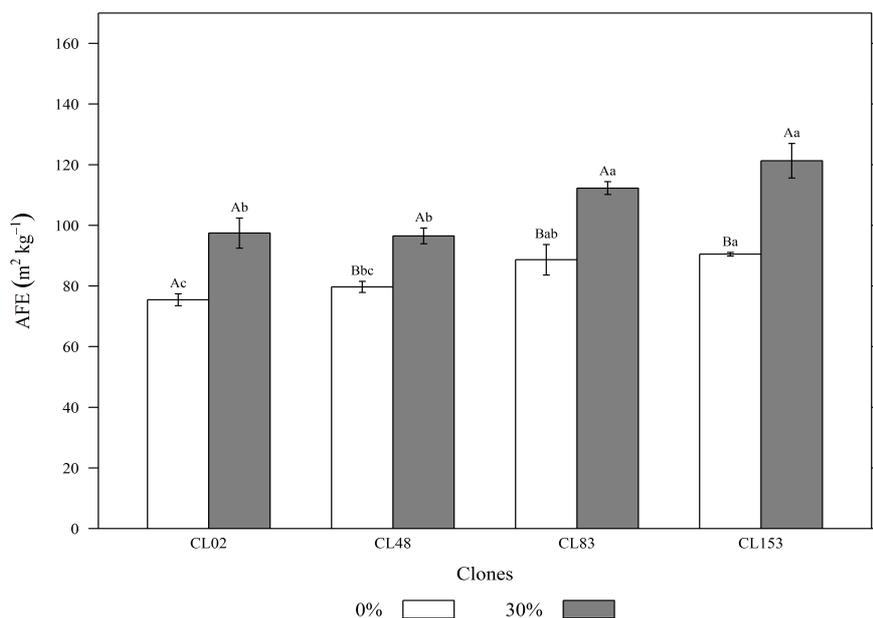


Figura 16: Área foliar específica (AFE) em quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz. As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 5% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e a diferença estatística entre os clones, dentro de um mesmo horário é representada por diferentes letras minúscula.

Outro parâmetro ao qual facilmente é observado o potencial fotoquímico dos clones sombreados e o *quenching* de dissipação fotoquímica (qp) ou proporção do centros de reação aberto (Maxwell e Johnson,2000), situado na Figura 17, que apresentou médias superiores para todos os tratamentos sombreados em todos os horários, este comportamento apresentou-se contrario ao observado por Moraes et al. (2010) em mudas de café adaptadas a sombra.

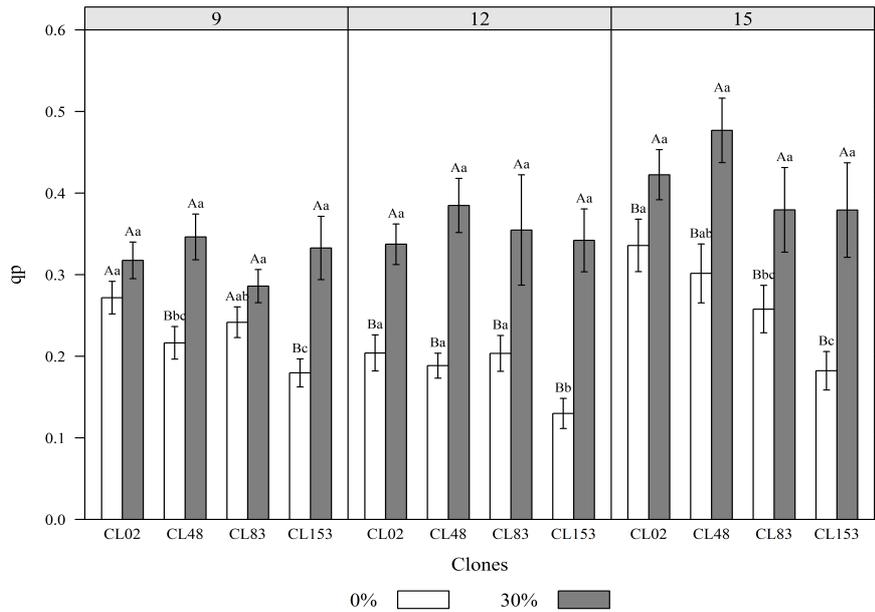


Figura 17: Variação diurna do coeficiente de extinção fotoquímica da fluorescência (qp) em quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz. As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 5% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e a diferença estatística entre os clones, dentro de um mesmo horário é representada por diferentes letras minúscula.

O Y(II) guarda forte relação com a taxa de transporte de elétrons (ETR) (Maxwell e Johnson, 2000), mas infere o potencial efetivo do rendimento quântico, sem considerar os efeitos adversos como restrições de aproveitamento da luz, consideradas pela variável ETR, através da multiplicação de algumas constantes e da radiação fotossinteticamente ativa incidente sob a folha. Desta forma é possível observar valores semelhantes ao observado pelo Y(II), destacando-se os clones 02 a pleno sol independente do horário e o clone 48 sombreado em relação aos demais respectivos tratamentos, as 9 e 12 horas (Figura 13A, 13B). Este comportamento pode ser explicado pela redução de Fv/Fm, principalmente para os 83 e 153 mesmos sob sombreamento.

O clone 48 sombreado também merece destaque, pois apresentou média significativamente superior ao seu tratamento a pleno sol, as 12 horas, superando a restrição luminosa imposta e alcançando um melhor aproveitamento da energia luminosa, direcionando-a ao transporte linear de elétrons, parâmetro que sofre drasticamente com as variações ambientais como mudanças bruscas de temperatura, intensidade luminosa e restrição hídrica, (Colombo et al., 2014; Maxwell e Johnson,

2000) como foi observado para o dia em estudo (Figura 1). Martins et al (2014) também observou que o sombreamento do cafeeiro restringia as taxas de carboxilação em virtude de limitações na taxa de transporte de elétrons.

O desempenho satisfatório do clone 02 ao ambiente sem restrição luminosa está diretamente atrelado as alterações na maquinaria fotossintética do cafeeiro (Martins et al., 2014) que permite investimento na dissipação não regulada da fotoquímica $Y(NO)$ observado principalmente as 12 e 15 horas, e o mesmo é observado para o clone 48 sombreado para a variável $Y(NPQ)$ as 9 e 12 horas (Figura 18).

Segundo Demming Adams (2012), Stewart et al. (2015) e Roach e Krieger-Liszky, 2014, nada é mais importante para os organismos fotossintéticos que a utilização eficiente da luz, aproveitando-a na produção de compostos de carbono rico em energia e dissipando o excedente, diante de seu efeito nocivo as estruturas celulares, mantendo assim um equilíbrio da energia no cloroplasto.

O clone 02 apresentou elevados valores de $Y(NO)$ as 12 e 15 horas esta estratégia adotada pelo clone (Figura 18B), apesar de não competir com os processos fotossintéticos como relatado por Demming Adams et al (2012), mostrou-se pouco eficiente para a proteção do aparato fotossintético, este resultado é claramente observado pelos valores de F_v/F_m da antemanhã e F_v/F_o (Figura 11 e 12), durante o todo o dia, desta forma o preço das altas taxas de ETR (Figura 13B) e fotoinibição dinâmica, ao longo do dia e a degradação gradual da maquinaria fotossintética (fotoinibição crônica).

O clone 48 a pleno sol apresentou os maiores valores médio de $Y(NPQ)$ ao longo do dia (Figura 18A), ou seja, caracterizando-o pela adoção da estratégia de dissipação de energia térmica do excesso de luz, esta estratégia também foi adotada pelos clones sombreados as 12 horas e mantida apenas pelo clone 02 e 48 as 15 horas, o incremento das taxas $Y(NPQ)$ no período da tarde, horário mais quente do dia, também foi observado em estudos de variação diurna do milho por Ding et al. (2006).

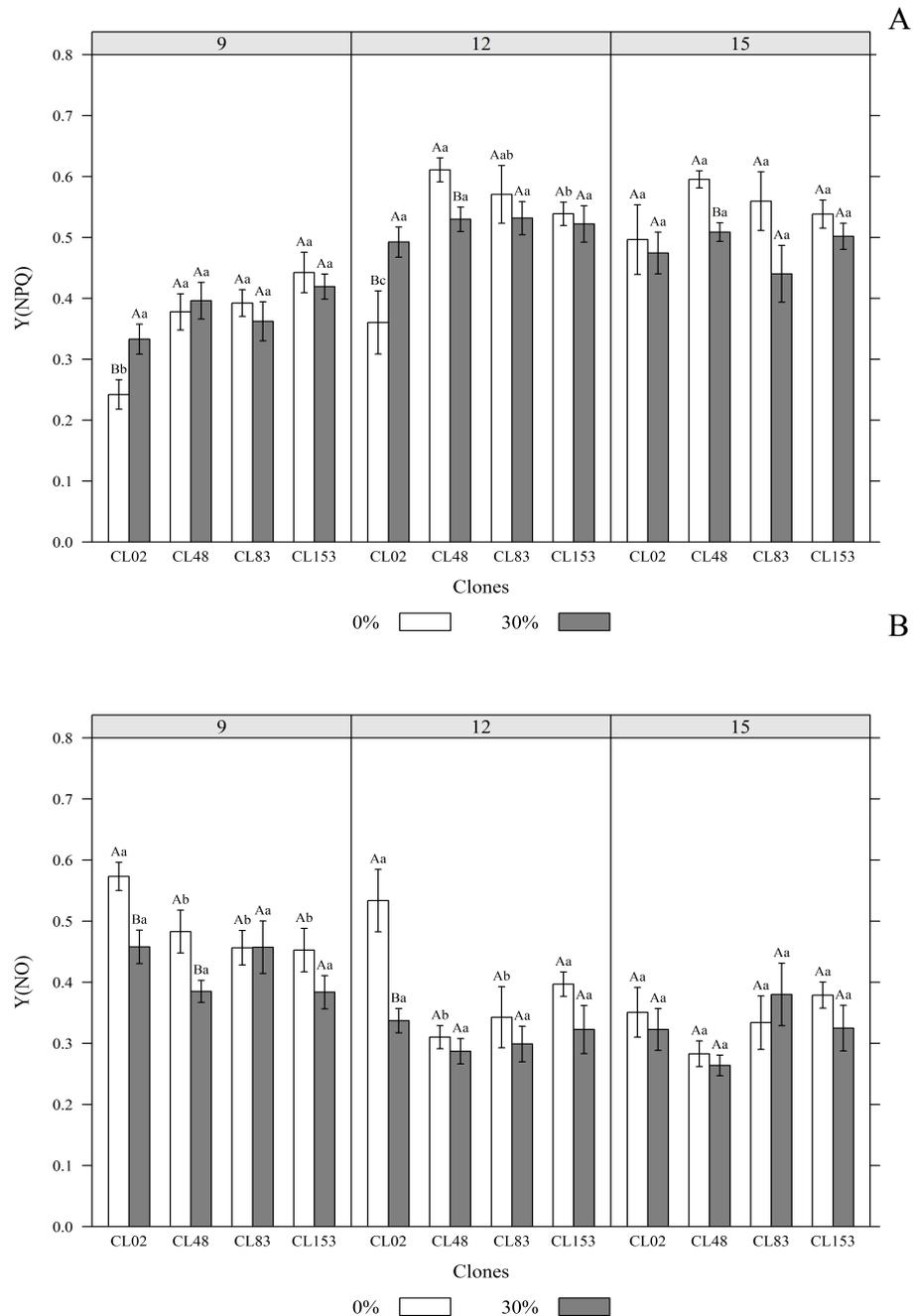


Figura 18: Variação diurna do rendimento quântico da dissipação regulada de energia não fotoquímica (Y(NPQ)) e rendimento quântico da dissipação não regulada de energia não fotoquímica (qp) em quatro genótipos de *Coffea canephora* cultivados a campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz. As médias foram comparadas pelo teste de média Krusk-Wails a 5% de significância, a diferença estatística entre os níveis de sombreamento, dentro de um mesmo clone é representada por diferentes letras maiúsculas e a diferença estatística entre os clones, dentro de um mesmo horário é representada por diferentes letras minúscula.

O Y(NPQ) é um mecanismo dependente do ciclo das xantofilas, que atua na proteção dos fotossistemas (Gao et al., 2010 e Demming Adam et al., 2012), garantindo a manutenção da robustez da maquinaria fotossintética (Fv/Fm) dos clones 02 e 48 em

ambientes sombreado (Figura 11 e 12). Demming Adams et al. (2015) também verificou forte relação guardada entre plantas sombreadas (*Monstera deliciosa*) e a manutenção de valores de F_v/F_m , obtidos através de uma eficiente estratégia de dissipação energética, $Y(NPQ)$, como pode ser minuciosamente observado entre os genótipos avaliados. A manutenção da robustez do aparato fotossintético promoveu incrementos médios em $Y(II)$ (Figura 13A), q_p (Figura 17) para os clones sombreados como descrito por Moraes et al., (2010).

Desta forma é possível explicar os incrementos de ETR para o clone 48 sombreado (Figura 13B), diante de um período com altas intensidades luminosas (12h), ao seu eficiente sistema de dissipação da energia incidente $Y(NPQ)$. Matos et al. (2009) também descreve a dissipação regulada de energia [$Y(NPQ)$] como uma estratégia eficiente para dissipação de energia em café arábica, observada principalmente sob altas intensidades luminosas (Pompeli et al. 2010), como observado as 12 horas na região a qual está situada o experimento.

3. Conclusão

O clone 02 apresentou desempenho superior sob as condições de pleno sol, apresentando taxa fotossintética superior à média normalmente descrita para a espécie (aproximadamente $16 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). O clone 48 apresentou o melhor desempenho sob sombreamento, devido à manutenção de maiores taxas fotossintéticas ao longo do dia, possibilitando o equilíbrio entre o investimento em fotoassimilados para suprir a demanda do crescimento vegetativo e para manutenção do crescimento dos frutos apresentando, conseqüentemente, menores taxas de abortamento e maior número de frutos por rosetas. Desta também foi possível observar que esta variedade possui variabilidade em resposta a diferentes intensidades luminosas.

4. Referência

- Amaral, J. A.; da Matta, F. M.; Rena, A. B. Effects of fruiting on the growth of Arabica coffee trees as related to carbohydrate and nitrogen status and to nitrate reductase activity. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 13, n. 1, p. 66-74, 2001.
- Amaral, J. D.; Rena, A. B.; Amaral, J. D. Crescimento vegetativo sazonal do cafeeiro e sua relação com fotoperíodo, frutificação, resistência estomática e fotossíntese. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 41, n. 3, p. 377-384, 2006.
- Araus, J. L., Amaro, T.; Casadesus, J.; Asbati, A.; Nachit, M. M. Relationships between ash content, carbon isotope discrimination and yield in durum wheat. **Functional Plant Biology**, v. 25, n. 7, p. 835-842, 1998.
- Asada, K. The water–water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. **Annual Revist Plant Physiology**. Plant Molecular Biology. v. 50, p.601–639, 1999.
- Baker, N. R.; Rosenqvist, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. **Journal of experimental botany**, v. 55, n. 403, p. 1607-1621, 2004.
- Björkman, O.; Demmig, B. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. **Planta**, v. 170, n. 4, p. 489-504, 1987.
- Blum, A. Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential—are they compatible, dissonant, or mutually exclusive?. **Crop and Pasture Science**, v. 56, n. 11, p. 1159-1168, 2005.
- Boardman, N. K. Comparative photosynthesis of sun and shad plants. **Revista plant physiology**. v. 28, p. 355- 377, 1977.
- Bonomo, P.; Cruz, C. D.; Viana, J. M. S.; Pereira, A. A.; Oliveira, V. R.; Carneiro, P. C. S. Avaliação de progênies obtidas de cruzamentos de descendentes do híbrido de Timor com as cultivares Catuaí Vermelho e Catuaí Amarelo. **Bragantia**, v.63, p.207-219, 2004.
- Bosquet, L.; Sánchez, C.; Araus, J. L. How yield relates to ash content, $\Delta^{13}\text{C}$ and $\Delta^{18}\text{O}$ in maize grown under different water regimes. **Annals of botany**, v. 104, n. 6, p. 1207-1216, 2009.

Bote, A. D.; Struik, P. C. Effects of shade on growth, production and quality of coffee (*Coffea arabica*) in Ethiopia. **Journal of Horticulture and Forestry**, v. 3, n. 11, p. 336-341, 2011.

Butler, d. R. Coffee leaf temperatures in a tropical environment. **Acta botanica neerlandica**, v. 26, n. 2, p. 129-140, 1977.

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

Campanha, M. M.; Santos, R. H. S.; De Freitas, G. B.; Martinez, H. E. P.; Garcia, S. L. R.; Finger, F. L. Growth and yield of coffee plants in agroforestry and monoculture systems in Minas Gerais, Brazil. **Agroforestry Systems**, v. 63, n. 1, p. 75-82, 2004.

Cannel, M. G. R. Crop physiological aspects of coffee bean yield: a review. **Journal of Coffee Research**, v.5, p.7-20, 1975.

Caramori, P. H.; Kathounian, C. A.; Morais, H.; Leal, A. C.; Hugo, R. G.; Androcioli Filho, A. Arborização de cafezais e aspectos climatológicos. In: Matsumoto, S. N. **Arborização de cafezais no Brasil**. Vitória da Conquista: UESB, p.19-42.2004.

Castillo, Z. J.; López, A. R. Nota sobre el efecto de la intensidad de la luz em la floración del café. **Cenicafé**, v.17, p.51-60, 1966.

Cavatte, P. C. ; Rodrigues, W. N.; Amaral, J. F. T.; Pereira, S. M. A. ; Venancio, L. P. Arborização em café conilon: aspectos microclimáticos, fisiológicos e nutricionais. In: Tomaz, M. A.; Amaral, J. F. T.; Oliveira, F. L.; Coelho, R. I. (Org.). **Tópicos Especiais em Produção Vegetal IV**. 1 ed. Alegre: CAUFES, p. 421-444, 2013.

Cavatte, P. C.; Oliveira, Á. A.; Morais, L. E.; Martins, S. C.; Sanglard, L. M.; DaMatta, F. M. Could shading reduce the negative impacts of drought on coffee? A morphophysiological analysis. **Physiologia Plantarum**, v. 144, n. 2, p. 111-122, 2012.

Chaves, A. R.; Ten-Caten, A.; Pinheiro, H. A.; Ribeiro, A.; DaMatta, F. M. Seasonal changes in photoprotective mechanisms of leaves from shaded and unshaded field-grown coffee (*Coffea arabica* L.) trees. **Trees**, v. 22, n. 3, p. 351-361, 2008.

Colombo, M.; Suorsa, M.; Rossi, F.; Ferrari, R.; Tadini, L.; Barbato, R.; Pesaresi, P. Photosynthesis Control: an underrated short-term regulatory mechanism essential for plant viability. **Plant signaling & behavior**, v. 11, n. 4, p. e1165382, 2016.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO - CONAB. Acompanhamento da safra brasileira de grãos – Safra 2015/2016. Disponível em:< <http://www.conab.gov.br/> > Acesso em: 15 jun. 2016.

DaMatta, F. M. Ecophysiological constraints on the production of shaded and unshaded coffee: a review. **Field Crops Research**, v. 86, p. 99-114, 2004.

DaMatta, F. M.; Cunha, R. L.; Antunes, W. C.; Martins, S. C.; Araujo, W. L.; Fernie, A. R.;

Moraes, G. A. In field-grown coffee trees source–sink manipulation alters photosynthetic rates, independently of carbon metabolism, via alterations in stomatal function. **New Phytologist**, v. 178, n. 2, p. 348-357, 2008.

DaMatta, F. M.; Maestri, M. Photoinhibition and recovery of photosynthesis in *Coffea arabica* and *C. canephora*. *Photosynthetica*, v. 34, p. 439-446, 1997.

DaMatta, F. M.; Rena, A. B. Tolerância do café à seca. In: ZAMBOLIM, L. **Tecnologias de Produção de Café com Qualidade**. Viçosa: UFV, p.65- 100, 2001.

DaMatta, F. M.; Ronchi, C. P.; Maestri, M.; Barros, R. S.. Ecophysiology of coffee growth and production. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 19, n. 4, p. 485-510, 2007b.

DaMatta, F. M.; Ronchi, C. P.; Sales, E. F.; Araújo, J. B. S. O café conilon em sistemas agroflorestais. In: Ferrão, R. G.; Fonseca, A. F. A.; Bragança, S. M.; Ferrão, M. A. G.; DeMuner, L. H. **Café Conilon**. Vitória: Incaper, p.375-389, 2007a.

DaMatta, F. M.; Ronchi, C. P.; Maestri, M.; Barros, R. S. Coffee: environment and crop physiology. In: Fábio M. DaMatta. **Ecophysiology of Tropical Tree Crops** (ISBN 9781608763924). New York: Nova Science Publishers, p. 181-216, 2010.

Demmig-Adams, B.; Cohu, C. M.; Muller, O.; Adams III, W. W. Modulation of photosynthetic energy conversion efficiency in nature: from seconds to seasons. **Photosynthesis Research**, v. 113, n. 3, p. 75-88, 2012.

Demmig-Adams, B.; Muller, O.; Stewart, J. J.; Cohu, C. M.; Adams, W. W. Chloroplast thylakoid structure in evergreen leaves employing strong thermal energy dissipation. **Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology**, v. 152, p. 357-366, 2015.

Ding, L.; Wang, K. J.; Jiang, G. M.; Li, Y. G.; Jiang, C. D.; Liu, M. Z.; Peng, Y. Diurnal variation of gas exchange, chlorophyll fluorescence, and xanthophyll cycle components of maize hybrids released in different years. **Photosynthetica**, v. 44, n. 1, p. 26-31, 2006.

Evans, J.R.; Poorter, H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. **Plant cell environ.** v.24, p.755–767, 2001.

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**, v. 69, p. 161-169, 1994.

Fanjul L.; Arreola-R. R.; Mendez-c. M. P. Stomatal responses to environmental variables in shade and sun grown coffee plants in Mexico. **Experimental agriculture**, v. 21, n. 03, p. 249-258, 1985.

FAO. **The state of food insecurity in the world**, Disponível em: < <http://www.fao.org/>> Acesso em: 15 jun. 2016.

Fassio, L. H.; Silva, A. E. S. Importância econômica e social do café conilon. In: Ferrão, G. R.; da Fonseca, A. F. A.; Bragança, S. M.; Ferrão, M. A. G.; de Muner, L. H. **Café conilon**. Vitória: Incaper, p. 37-49, 2007.

Ferrão, R. G. Biometria aplicada ao melhoramento genético do café conilon. 2004. 256 f. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2004.

Ferrão, R. G.; Fonseca, A. D.; Ferrão, M. A. G.; Bragança, S. M.; Verdin Filho, A. C.; Volpi, P. S. Cultivares de café conilon. In: Ferrão, G. R.; da Fonseca, A. F. A.; Bragança, S. M.; Ferrão, M. A. G.; de Muner, L. H. **Café conilon**. Vitória: Incaper, p. 203-226, 2007.

Franck, N.; Vaast, P.; Génard, M.; Dauzat, J. Soluble sugars mediate sink feedback down-regulation of leaf photosynthesis in field-grown *Coffea arabica*. **Tree Physiology**, v. 26, n. 4, p. 517-525, 2006.

Freitas, R. D.; Oliveira, L. E. M. D.; Delú Filho, N.; Soares, A. M. Influência de diferentes níveis de sombreamento no comportamento fisiológico de cultivares de café (*coffea arabica* l.). **Ciência e Agrotecnologia**, v. 27, n. 4, p. 804-810, 2003.

Gao, S.; Han, H.; Feng, H. L.; Zhao, S. J.; Meng, Q. W. Overexpression and Suppression of

Violaxanthin De-epoxidase Affects the Sensitivity of Photosystem II Photoinhibition to High

Light and Chilling Stress in Transgenic Tobacco. **Journal of integrative plant biology**, v. 52, n. 3, p. 332-339, 2010.

Genty, B.; Briantais, J.M.; Baker, N.R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochim. Biophys. Acta**, v. 990, p. 87–92, 1989.

Givnish, T. J. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. **Functional Plant Biology**, v. 15, n. 2, p. 63-92, 1988.

Gomes, L. C.; Cardoso, I. M., de Sá Mendonça, E.; Fernandes, R. B. A.; Lopes, V. S.; Oliveira, T. S. Trees modify the dynamics of soil CO₂ efflux in coffee agroforestry systems. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 224, p. 30-39, 2016.

Gommers, C. M.; Visser, E. J. S.t.; Onge, K. R.; Voesenek, L. A.; Pierik, R. (2013). Shade Tolerance: when growing tall is not an option. **Trends in Plant Science**, v. 18, n. 2, p. 65-71, 2013.

Konrad, M. L. F.; Silva, J. A. B.; Furlani, P. R.; Machado, E. C. Trocas gasosas e fluorescência da clorofila em seis cultivares de cafeeiro sob estresse de alumínio. **Bragantia**, v. 64, n. 3, p. 339-347, 2005.

Kumar, D.; Tieszen, L. L. Photosynthesis in *coffea arabica*. I. Effects of light and temperature. **Experimental agriculture**, Cambridge, v. 16, n. 1, p. 13-19, 1980.

Laviola, B. G.; Martinez, H. E. P.; Salomão, L. C. C.; Cruz, C. D.; Mendonça, S. M.; Paula, N. Alocação de fotoassimilados em folhas e frutos de cafeeiro cultivado em duas altitudes. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 42, n. 11, p. 1521-1530, 2007.

Li, T.; Ding, Y.; Hu, Y.; Sun, L.; Jiang, C.; Liu, Y. Diurnal changes in photosynthesis in *Sclerocarya birrea* from South Africa and Israel after introduction and acclimatization in Wenshan, Yunnan Province, China. **South African Journal of Botany**, v. 100, p. 101-107, 2015.

Lichthenthaler, H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. **Methods Enzymol** v.148. p. 350-382, 1987.

Lima, A. L. S.; DaMatta, F. M.; Pinheiro, H. A.; Totola, M. R.; Loureiro, M. E. Photochemical responses and oxidative stress in two clones of *Coffea canephora* under water deficit conditions. **Environmental and Experimental Botany**, v.47, n.3, p.239-247, 2002.

LUNZ, A. M. P. **Crescimento e produtividade do cafeeiro sombreado e a pleno sol**. 2006. Tese de Doutorado. Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz.

Lusk, C. H.; Reich, P. B.; Montgomery, R. A.; Ackerly, D. D.; Cavender-bares, J. Why are evergreen leaves so contrary about shade?. **Trends In Ecology & Evolution**, v. 23, n.6, p. 299-303, 2008.

Maestri, M. V.; Vieira, C. Movimento de estômatos em café, sob condições naturais. **Ceres**, v. 10, n.50, p. 324-331, 1958.

Malavolta, E. Historia do café no Brasil: Agronomia agricultura e comercialização. **Ceres**, 2000.

Malavolta, E.; Favarin, J. L.; Malavolta, M.; Cabral, C. P.; Heinrichs, R.; Silveira, J. S. M. Repartição de nutrientes nos ramos, folhas e flores do cafeeiro. **Pesquisa agropecuaria brasileira**, v. 37, n. 7, p. 1017-1022, 2002.

Malkin R.; Niyogi K. Photosynthesis. In: B, Gruissem W, Jones R, Biochemistry And Molecular Biology Of Plants, Buchanan . **American Society Of Plant Physiologists**, Rockville, p. 568–628, 2000.

Martins, S. C.; Araújo, W. L.; Tohge, T.; Fernie, A. R.; DaMatta, F. M. In High-Light-Acclimated Coffee Plants the Metabolic Machinery Is Adjusted to Avoid Oxidative Stress Rather than to Benefit from Extra Light Enhancement in Photosynthetic Yield. **PLoS one**, v. 9, n. 4, p. e94862, 2014.

Masle, J.; Farquhar, G. D.; Wong, S. C. Transpiration ratio and plant mineral content are related among genotypes of a range of species. **Functional Plant Biology**, v. 19, n. 6, p. 709-721, 1992.

Matos, F. S.; Wolfgramm, R.; Gonçalves, F. V.; Cavatte, P. C.; Ventrella, M. C.; DaMatta, F. M. Phenotypic plasticity in response to light in the coffee tree. **Environmental and Experimental Botany**, v. 67, n. 2, p. 421-427, 2009.

Maxwell, K.; Johnson, G. N. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *Journal of Experimental Botany*. v.51, n.345, p.659-668. 2000.

Mendiburu, F. agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research. R package version 1.2-3. 2016. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=agricolae>>. Acesso em 02 de junho de 2016.

Merah, O.; Deléens, E.; Souyris, I.; Monneveux, P. Ash content might predict carbon isotope discrimination and grain yield in durum wheat. **New Phytologist**, v. 149, n. 2, p. 275-282, 2000.

Mir, R. R.; Zaman-Allah, M.; Sreenivasulu, N.; Trethowan, R.; Varshney, R. K. Integrated genomics, physiology and breeding approaches for improving drought tolerance in crops. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 125, n. 4, p. 625-645, 2012.

Moraes, G. A. B. K.; Chaves, A. R. M.; Martins, S. C. V.; Barros, R. S.; DaMatta, F. M.. Why is it better to produce coffee seedlings in full sunlight than in the shade? A morphophysiological approach. **Photosynthetica**, v. 48, n. 2, p. 199-207, 2010.

Morais, H.; Marur, C. J.; Caramori, P. H.; Ribeiro, A. D. A.; Gomes, J. C. Características fisiológicas e de crescimento de cafeeiro sombreado com guandu e cultivado a pleno sol. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 38, n. 10, p. 1131-1137, 2003.

Morais, L. E.; Cavatte, P. C.; Detmann, K. C.; Sanglard, L. M.; Ronchi, C. P.; DaMatta, F. M. Source strength increases with the increasing precociousness of fruit maturation in field-grown clones of conilon coffee (*Coffea canephora*) trees. **Trees**, v. 26, n. 4, p. 1397-1402, 2012.

Oliosi, G.; Partelli, F. L.; Araújo, A. V.; Rodrigues, J. O.; Tennis, L. H. O.; BARROCA, M. V. Distância de internódios, crescimento acumulado e número de nós do café conilon sombreado com seringueira e a pleno sol. In: Congresso Brasileiro de Pesquisas Cafeeiras, Caxambú. **Boas Tecnologias difundir, pro café bem florir**. Varginha: Fundação PROCAFÉ, 2012

Paiva, L. C.; Guimaraes, R. J.; Souza, C. S. Aspectos fisiológicos de mudas de cafeeiro (*Coffea arabica*) formadas a pleno sol. In: **Anais do II simpósio de pesquisa de cafés do Brasil**, Vitória: Embrapa café, 2001.

Partelli, F. L.; Araújo, A. V.; Vieira, H. D.; Dias, J. R. M.; Menezes, L. F. T. D.; Ramalho, J. C. Microclimate and development of Conilon coffee intercropped with rubber trees. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 49, n. 11, p. 872-881, 2014.

Partelli, F. L.; Marré, W. B.; Falqueto, A. R.; Vieira, H. D.; Cavatti, P. C. Seasonal vegetative growth in genotypes of *Coffea canephora*, as related to climatic factors. **Journal of Agricultural Science**, v. 5, n. 8, p. 108, 2013.

Partelli, F. L.; Vieira, H. D.; Silva, M. G.; Ramalho, J. C. Seasonal vegetative growth of different age branches of conilon coffee tree. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 31, n. 3, p. 619-626, 2010.

Pezzopane, J. R. M.; Marsetti, M. M. S.; de Souza, J. M.; Pezzopane, J. E. M. Condições microclimáticas em cultivo de café conilon a pleno sol e arborizado com nogueira macadâmia. **Ciência Rural**, v. 40, n. 6, 2010.

Pezzopane, J. R. M.; Marsetti, M. M. S.; Ferrari, W. R.; Pezzopane, J. E. M. Alterações microclimáticas em cultivo de café conilon arborizado com coqueiro-anão-verde. **Revista Ciência Agronômica**, v. 42, n. 4, p. 865-871, 2011.

Pinheiro, H. A.; DaMatta, F. M.; Chaves, A. R. M.; Fontes, E. P. B.; Loureiro, M. E. Drought tolerance in relation to protection against oxidative stress in clones of *Coffea canephora* subjected to long-term drought. **Plant Science**, v.167, p.1307-1314, 2004.

Pompelli, M. F.; Martins, S. C.; Antunes, W. C.; Chaves, A. R.; DaMatta, F. M. Photosynthesis and photoprotection in coffee leaves is affected by nitrogen and light availabilities in winter conditions. **Journal of plant physiology**, v. 167, n. 13, p. 1052-1060, 2010.

Prezotti, L. C.; Gomes, J. A.; Dadalto, G. G.; Oliveira, J. A. Manual de recomendação de calagem e adubação para o estado do espírito santo – 5ª aproximação. Vitória: SEEA/INCAPER/CEDAGRO, p. 305, 2007.

Ramalho, J. C.; Pons T. L.; Groenvelde, H. W.; Azinheira, H. G.; Nunes M. A. Photosynthetic acclimation to high light conditions in mature leaves of *Coffea arabica* L.: role of xanthophylls, quenching mechanisms and nitrogen nutrition. **Australian Journal of Plant Physiology**, v.27, n.1, p.43-51, 2000.

Roach, T.; Krieger-Liszkay, A. Regulation of photosynthetic electron transport and photoinhibition. **Current Protein and Peptide Science**, v. 15, n. 4, p. 351-362, 2014.

Rodríguez-López, N. F.; Cavatte, P. C.; Silva, P. E.; Martins, S. C.; Morais, L. E.; Medina, E.

F.; DaMatta, F. M. Physiological and biochemical abilities of robusta coffee leaves for

acclimation to cope with temporal changes in light availability. **Physiologia plantarum**, v. 149, n. 1, p. 45-55, 2013.

Ronchi, C. P.; DaMatta, F. M. Aspectos fisiológicos do café conilon (ISBN 9788589274128). In: R.G. Ferrão; A.F.A. Fonseca; S.M. Bragança; M.A.G. Ferrão; L.H. De Muner. O Café Conilon. Vitória: Incaper, p. 95-11, 2007.

Ronchi, C. P.; DaMatta, F. M.; Serrano, L. A. L. Crescimento de frutos de clones de café conilon de maturação precoce. Congresso Brasileiro de Pesquisas Cafeeiras, 32, 2006. Varginha-MG: MAPA/PROCAFÉ, p. 114-115, 2006.

Sarkar, D. **Lattice: multivariate data visualization with R**. Springer Science & Business Media, 2008.

Silveira, J. S. M. Irrigação em café: café conilon irrigado no Espírito Santo. In: SIMPÓSIO ESTADUAL DO CAFÉ, 1., 1995, Vitória. Vitória: Cetcaf, p. 66-83, 1996.

Silveira, J. S. M.; carvalho, C. H. S. Efeito da época de irrigação sobre o crescimento do ramo plagiotrópico e da longevidade foliar do café conilon. In: Congresso Brasileiro de Pesquisas Cafeeiras, Águas de Lindóia. Águas de Lindóia: SDR/Procafé/Embrapa, p. 99-100, 1996.

Stewart, J. J., Adams III, W. W.; Cohu, C. M.; Polutchko, S. K.; Lombardi, E. M.; Demmig-Adams, B. Differences in light-harvesting, acclimation to growth-light environment, and leaf structural development between Swedish and Italian ecotypes of *Arabidopsis thaliana*. **Planta**, v. 242, n. 6, p. 1277-1290, 2015.

Taques, R. C.; Dadalto, G. G.; FERRÃO, R. Zoneamento Agroclimatológico para a cultura do café conilon no estado do Espírito Santo. In: Ferrão, G. R.; da Fonseca, A. F. A.; Bragança, S. M.; Ferrão, M. A. G.; de Muner, L. H. **Café conilon**. Vitória: Incaper, p. 53-63, 2007.

Terashima, I.; Hanba, Y. T.; Tazoe, Y.; Vyas, P.; Yano, S. Irradiance and phenotype: comparative eco-development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO₂ diffusion. **Journal of Experimental Botany**, v. 57, n. 2, p. 343-354, 2006.

Trevisan, E.; Partelli, F. L.; Valani, G. P.; Pelegrini, H. R.; Goes, M. O. Distância de internódios, crescimento acumulado e número de nós do café conilon sombreado com seringueira e a pleno sol. In: Congresso Brasileiro de Pesquisas Cafeeiras, 38. Caxambú. **Boas Tecnologias difundir, pro café bem florir**. Varginha: Fundação PROCAFÉ, 2012.

Vaast, P.; Bertrand, B.; Perriot, J. J.; Guyot, B.; Génard, M. Fruit thinning and shade improve bean characteristics and beverage quality of coffee (*Coffea arabica* L.) under optimal

conditions. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, Oxford, v. 86, n. 2, p. 197-204, 2006.

Valladares, F.; Niinemets, U. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. **Annual review of ecology, evolution, and systematics**, p. 237-257, 2008.