

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

FLÁVIA NICÁCIO VIANA

**CRESCIMENTO E FOTOSSÍNTESE DE CLONES DE *Coffea canephora* EM
RESPOSTA À MANIPULAÇÃO DA RELAÇÃO FONTE:DRENO E
DISPONIBILIDADE DE RADIAÇÃO**

ALEGRE-ES

2016

FLÁVIA NICÁCIO VIANA

**CRESCIMENTO E FOTOSSÍNTESE DE CLONES DE *Coffea canephora* EM
RESPOSTA À MANIPULAÇÃO DA RELAÇÃO FONTE:DRENO E
DISPONIBILIDADE DE RADIAÇÃO**

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

Dados Internacionais de Catalogação-na-publicação (CIP)
(Biblioteca Setorial de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Espírito Santo, ES, Brasil)

V614c Viana, Flávia Nicácio, 1992-
Crescimento e fotossíntese de clones de coffea canephora em resposta à manipulação da relação fonte:dreno e disponibilidade de radiação / Flávia Nicácio Viana. – 2016.
42 f. : il.

Orientador: Paulo Cezar Cavatte.
Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento) –
Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Agrárias e
Engenharias.

1. Sombreamento. 2. Fotoassimilados. 3. Café conilon.
I. Cavatte, Paulo Cezar. II. Universidade Federal do Espírito Santo.
Centro de Ciências Agrárias e Engenharias. III. Título.

CDU: 575:631

FLÁVIA NICÁCIO VIANA

**CRESCIMENTO E FOTOSSÍNTESE DE CLONES DE *Coffea canephora* EM
RESPOSTA À MANIPULAÇÃO DA RELAÇÃO FONTE:DRENO E
DISPONIBILIDADE DE RADIAÇÃO**

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: 31/08/2016.

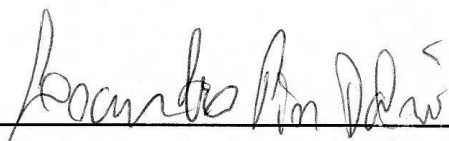
COMISSÃO EXAMINADORA



Profº Drº Marcelo Antonio Tomaz

Universidade Federal do Espírito Santo

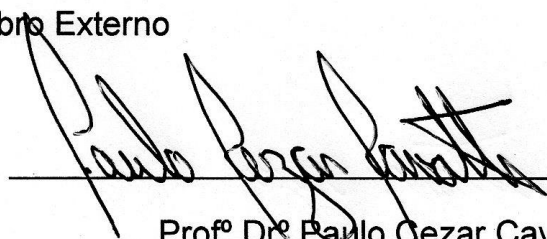
Membro Externo



Profº Drº Leandro Pin Dalvi

Universidade Federal do Espírito Santo

Membro interno



Profº Drº Paulo Gezar Cavatte

Universidade Federal do Espírito Santo

Orientado

Dedico a Deus por sempre nortear minha vida e a todos que me acompanharam e incentivaram a trilhar esse caminho, com certeza a presença de cada familiar e amigo abrilhantou ainda mais toda caminhada. Em especial a minha queridíssima avó Nair (*in memoriam*), buscarei eternamente transmitir seus ensinamentos com amor.

AGRADECIMENTOS

À Deus, certamente por Sua misericórdia concluímos mais uma etapa.

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 à Pesquisa do Espírito Santo (FAPES) e Universidade Federal do Espírito Santo (UFES) pela concessão da bolsa, estrutura e apoio financeiro.

Ao meu orientador Dr. Paulo Cezar Cavatte, por aceitar o desafio de me orientar e por toda paciência em transmitir os ensinamentos.

Aos meus pais, Lúcia e Roberly, por todos ensinamentos, compreensão, carinho, financiamento e principalmente por acreditarem em mim.

Aos meus irmãos Rafael e Diego, que mesmo não tendo mais o convívio diário pois já estão formando suas famílias, sempre me ajudam, me dão assistência de motorista, de concertar meu notebook com alegria constante.

A minha amada sobrinha Sara, a qual me esforço para servir de exemplo e para proporcionar todo amor necessário para sua formação.

A minha amada avó Nair (*in memoriam*) por sempre ter me mostrado o caminho do amor e da paciência, por ter me transmitido uma paz incalculável e por se tornar meu referencial de vida.

Aos meus tios e tias, primos e primas obrigada por entender minha ausência e por sempre estarem ao meu lado.

As minhas amigas Daniele, Fernanda, Josiane, Lunara, Patricia, Rizzia, Sabrina, Simony e Tatiane pelo carinho, amizade e apoio.

A todos os meus amigos conquistados durante o mestrado, principalmente aos do Grupo de Ecofisiologia, Amanda, Debora, Dinorah, Geovana, Larissa, Lindomar, Thales e Vinicius pelo apoio, amizade, companheirismo e ótimo convívio.

Aos professores que desde as series iniciais de ensino me fizeram acreditar que eu podia mais, obrigada por todos ensinamentos, encorajamentos e principalmente pelas amizades.

Obrigada a todos vocês por participarem deste minha etapa, pois direta ou indiretamente me fizeram crescer, tanto pessoalmente como profissionalmente.

BIOGRAFIA

FLÁVIA NICÁCIO VIANA, filha de Maria Lúcia Nicácio Viana e Roberly de Souza Viana, nasceu em 22 de julho de 1992, na Cidade de Alegre, Estado do Espírito Santo. Em 2010, ingressou no curso de Licenciatura em Ciência Biológicas do Instituto Federal do Espírito Santo – Campus Alegre, vindo a se graduar em dezembro de 2013, recebendo o título de Licenciada em Ciências Biológicas. Em setembro 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 agosto de 2016.

Eu tentei 99 vezes e falhei, mas na centésima tentativa eu consegui, nunca desista de seus objetivos mesmo que esses pareçam impossíveis, a próxima tentativa pode ser a vitoriosa.

Albert Einstein

RESUMO

O Brasil é hoje o maior produtor mundial de café, sendo que 20% dessa produção corresponde a espécie *Coffea canephora*. Entretanto, o conhecimento dos aspectos fisiológicos da espécie ainda são incipientes. O objetivo deste trabalho FOI, avaliar o efeito da manipulação da relação fonte:dreno sobre o crescimento e fotossíntese de clones de *C. canephora* cultivados em condições contrastantes de disponibilidade de radiação. O experimento foi conduzido em uma lavoura, localizada em Alegre-ES. Foram avaliados dois clones (6v e 12v) pertencentes à variedade 'Vitória Incaper 8142'. Dez plantas de cada clone foram selecionadas, cinco permaneceram sob condições de pleno sol e cinco foram sombreadas com aproximadamente 47%. Estabelecendo-se as seguintes relações fonte:dreno nos ramos: com fruto/com anelamento; com fruto/sem anelamento; sem fruto/com anelamento e sem fruto/sem anelamento. Dessa forma, foi avaliado o crescimento dos ramos plagiotrópicos, o desempenho fotossintético (trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a*) e a concentração foliar de açúcar solúvel total, amido, fenol solúvel total e clorofila e carotenoides. Os fatores estudados apresentaram respostas independentes. Os clones apresentaram respostas diferentes aos níveis de radiação estudados. O crescimento de ramos não foi afetado pela manipulação da relação fonte:dreno. O clone 6v apresentou maior crescimento à sombra, enquanto o clone 12v apresentou crescimento superior à pleno sol. As partições de biomassa foram significativas para a relação fonte:dreno, sem que os ramos sem frutos apresentaram maiores valores nas taxas de RAF e FMF_o, traduzindo em ramos mais enfolhados. Para a fotossíntese no clone 12v o valor foi mantido constante sendo que a condutância estomática e a transpiração apresentaram valores menores à pleno sol, traduzindo em uma maior eficiência do uso da água e em maior facilidade de dissipar o calor. As frações de açúcares solúveis e amido não demonstraram diferença significativa para relação fonte:dreno nem para disponibilidade de radiação, essas taxas são afetadas apenas a curto prazo. Para a relação de clorofila *a/b*, o clone 12v apresentou valores mais elevados a pleno sol, traduzindo em melhor eficiência de dissipação de calor.

Palavras-chave: Sombreamento, fotoassimilados e café conilon.

ABSTRACT

Brazil is now the world's largest coffee producer, and 20% of which corresponds to *Coffea canephora* species. However, knowledge of the physiological aspects of the species are still incipient. The purpose of this was working to evaluate the effect of manipulating the source relationship: drain on growth and photosynthesis of *C. canephora* clones grown in contrasting conditions of radiation availability. The experiment was conducted in a plantation located in Alegre-ES. We evaluated two clones (6V and 12V) belonging to the variety 'Victoria Incaper 8142'. Ten plants of each clone were selected, five remained under conditions of full sun and five were shaded with approximately 47%. Settling the following source relations: Drain the branches: with fruit / with girdling; with fruit / without annealing; unfruitful / with girdling and unfruitful / without annealing. Thus, we evaluated the growth of reproductive branches, the photosynthetic performance (gas exchange and chlorophyll a fluorescence) and leaf concentration of soluble total sugar, starch, soluble total phenol and chlorophyll and carotenoid. The factors studied showed independent responses. Clones showed different responses to radiation levels studied. The growth of branches was not affected by manipulating the supply relationship: drain. The clone 6V showed higher growth in the shade, while the clone 12v showed superior growth to full sun. Biomass partitions were significant to the source relationship: drain, without the fruitless branches had higher rates in the RAF and FMFo, translating into more enfolhados branches. For photosynthesis in clone 12v the value was kept constant and the stomatal conductance and transpiration showed lower values to full sun, resulting in greater efficiency of water use and easier to dissipate heat. The soluble sugar and starch fractions showed no significant difference to source relationship: drain or to radiation availability, these rates are affected in the short term only. For chlorophyll a / b ratio, the clone 12v showed higher values in full sun, resulting in improved heat dissipation efficiency.

Keywords: Shading, assimilates and conilon coffee.

SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO	11
2.	MATERIAL E MÉTODOS	17
2.1	Material vegetal, condições de crescimento e desenho experimental ..	17
2.2	Crescimento de ramos plagiotrópicos	19
2.3	Trocas gasosas e fluorescência da clorofila a	20
2.4	Partição de biomassa dos ramos plagiotrópicos	21
2.5	Análises bioquímicas	21
2.5.1	Açúcares solúveis totais e amido	22
2.5.2	Fenóis solúveis totais	22
2.5.3	Clorofilas e carotenoides	22
2.6	Análise estatística	23
3.	RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	24
3.1	Variáveis de crescimento	24
3.2	Variáveis Bioquímicas	27
3.3	Variáveis Fisiológicas	30
3.4	Efeito significativo da relação fonte:dreno.....	32
4.	CONCLUSÕES	35
5.	REFERÊNCIAS	36

1. Introdução

O cafeeiro (*Coffea* spp.), pertencente à família Rubiaceae, ordem Gentianales, constitui a cultura perene mais importantes na América Latina, sendo também importantes nos continentes africano e asiático, contribuindo, assim, para a balança comercial de vários países. Dentre cerca de 90 espécies do gênero *Coffea*, somente *C. arabica* L. (café arábica) e *C. canephora* Pierre (café conilon) tem expressão econômica no mercado mundial (MAESTRI *et al*, 2001).

No Brasil, o café foi introduzido em 1727 pelo capitão-Mor da Capitania do Pará (MOTTA FILHO 1981), com o passar dos anos houve a migração para os demais estados, sendo cultivado atualmente desde o estado do Paraná até Rondônia, em altitudes que variam desde alguns metros até mais de 1000 metros acima do nível do mar (SAKAI *et al*, 2000). Com a grande implantação e o sucesso da cultura, hoje o país se tornou o maior produtor mundial de café, com produção estimada para o ano de 2016 de 49,7 milhões de sacas beneficiadas (60 Kg). Cerca de 80% da produção brasileira de café deriva-se do cultivo de *C. arabica* e, os 20% restantes, de *C. canephora* (CONAB, 2016).

A espécie *C. canephora* é de porte arbustivo e crescimento contínuo, diplóide ($2n=22$ cromossomos), apresenta auto-incompatibilidade gametofítica, sendo, portanto, auto-estéril e alógama (CONAGIN & MENDES, 1961; CARVALHO & FAZUOLI, 1993). Originária do sub-bosque de florestas tropicais úmidas de baixas altitudes, que se estendem desde a costa oeste até a região central do continente africano, especificamente da Guiné a República Democrática do Congo. A região de origem apresenta média de temperaturas entre 24° e 30°C, com precipitação anual de aproximadamente 2.000 mm, estação seca de 2-3 meses e umidade relativa do ar próxima à saturação (COSTE, 1992). Em função das condições climáticas da região de origem, a espécie possui ampla adaptação às condições climáticas tropicais (CHARRIER & BERTHAUD, 1988; DUSSET *et.al.*, 1999).

Em muitos países, a cafeicultura é desenvolvida, mais frequentemente, em sistemas arborizados (sombreamento), refletindo as condições de origem dos cafeeiros. Entretanto, no Brasil, os cafezais vêm sendo conduzidos quase exclusivamente a pleno sol. 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).

No Brasil, as primeiras lavouras comerciais de café conilon já foram implantadas a pleno sol a partir da década de 50 no estado do Espírito Santo, com o objetivo de cultivarem-se áreas marginais ao café arábica (DAMATTA *et.al.*, 2007). No Estado, as lavouras de café conilon vêm sendo renovadas e revigoradas na ordem de 7% a 8% ao ano, sobre novas bases tecnológicas. Como resultado, a produção aumentava ininterruptamente, até o ano de 2014, em média de 5% ao ano. No ano de 2014, o Estado apresentou a maior produção histórica, produzindo 9,95 milhões de sacas (CONAB, 2016). Essa sequência de crescimento produtivo foi interrompida nos dois últimos anos (2015 e 2016) por limitações climáticas, principalmente pela seca, associado a altas temperaturas e excesso de radiação.

Em 2015, considerando como referência a safra de 2014 (9,95 milhões de sacas), a produção de café conilon no Espírito Santo, apresentou uma queda de aproximadamente 22% (7,76 milhões de sacas). Estima-se, para o ano de 2016, uma produção de 5,95 milhões de sacas, o que corresponderá a uma queda de aproximadamente 40% (CONAB, 2016). Os danos provocados pela seca sobre as lavouras, vão além do decréscimo significativo na produção, a qualidade do produto colhido também foi depreciada, além da diminuição do vigor das lavouras que, certamente, será responsável por limitar o desempenho das plantas no ano de 2017.

Cafeeiros cultivados a pleno sol estão expostos a condições estressantes, devido ao excesso de radiação, extremos de temperatura e déficit hídrico, capazes de promover limitações do processo fotossintético. Deste modo, se a energia absorvida não for totalmente utilizada pelo processo fotossintético ou

dissipada de forma eficiente, poderá ocorrer um excesso de poder redutor na cadeia de transporte de elétrons do cloroplasto, onde, elétrons poderão ser utilizados para reduzir o oxigênio molecular, levando a formação de espécies reativas de oxigênio, potencialmente capazes de causar danos celulares. Como consequência final, danos oxidativos traduzem-se nas folhas pelo aparecimento de áreas cloróticas que, em muitos casos, evoluem para a necrose, culminando na abscisão foliar, fenômeno popularmente conhecido como escaldadura (CAVATTE *et al.*, 2008).

A temperatura do ar é o principal fator da aptidão climática do cafeeiro (FAZUOLI *et al.*, 2007). Estima-se, para os próximos 30 anos, um aumento de 3°C na temperatura média do ar (IPCC, 2014). Portanto, as mudanças climáticas afetarão a cafeicultura, remodelando o zoneamento agrícola da cultura. Caso se confirmem as previsões, nos próximos 50 anos, poderá haver uma diminuição de cerca de 15% da área apta à cafeicultura no mundo (LANE e JARVIS, 2007). Cultivos sombreados poderão minimizar este impacto (FAZUOLI *et al.*, 2007).

Sob ambiente sombreado, o cafeeiro possui capacidade de desenvolver mecanismos de adaptação morfológica e fisiológica, visando sobreviver e otimizar sua produtividade (MATOS *et al.*, 2009; MORAIS *et al.*, 2003). Sistemas agroflorestais, são considerados uma alternativa promissora para promover a sustentabilidade da cafeicultura (VALENCIA *et al.*, 2014). Além de exercer influência sobre a disponibilidade de radiação, o sombreamento também é responsável por melhorias das condições microclimáticas no agroecossistema. Dentre essas, pode-se citar a redução dos extremos de temperatura, tanto do ar quanto do solo (ARAÚJO *et al.*, 2015; Lin, 2007; RICCI *et al.*, 2014), maior umidade do solo (LIN, 2007; MORAIS *et al.*, 2006), redução da velocidade dos ventos (PEZZOPANE *et al.*, 2011) e a redução da temperatura foliar (SILES *et al.*, 2010).

A capacidade das plantas perenes de produzir frutos é proporcional a quantidade de energia que o indivíduo consegue mobilizar para o desenvolvimento reprodutivo (CHAVES, *et al.*, 2008). Em cultivos a pleno sol, a

planta é estimulada a produzir plenamente, podendo ocorrer o depauperamento, caso não tenha os nutrientes necessários para atender a demanda dos frutos (CARAMORI, 2004). O depauperamento ocorre devido ao excesso de produção de frutos, associado com perda de área foliar e de raízes. Conforme as condições de cultivo, poderá ocorrer morte de ramos e raízes e, até mesmo, da planta (CHAVES, *et al.*, 2008). O sombreamento, ao promover uma menor emissão de botões florais, poderá evitar as superproduções, equilibrando melhor as taxas de crescimento vegetativo e atenuando o depauperamento da planta, tamponar as flutuações bienais na produção, além de estender o período de maturação dos frutos, permitindo mais tempo para colheita seletiva, que por sua vez, poderá trazer reflexos positivos na qualidade da bebida (DAMATTA 2004a).

Limitações à produtividade vegetal podem depender tanto da taxa de fixação de carbono quanto da magnitude da distribuição e utilização dos carboidratos para órgãos e/ou tecidos não fotossintetizantes (CHAVES, *et al.*, 2008). De acordo com a capacidade de exportar ou importar fotoassimilados os órgãos vegetais podem ser classificados em fonte e dreno, respectivamente (WUBS *et al.*, 2009). Os frutos em desenvolvimento mobilizam prioritariamente os assimilados, que foram armazenados na forma de amido, no lenho e nas raízes (RENA e MAESTRI, 1987). Os ramos plagiotrópicos são importantes órgãos de armazenamento de carboidratos de reserva, o amido é armazenado nos ramos plagiotrópicos principalmente no período de menor crescimento vegetativo, após a colheita dos frutos.

Estudos que manipularam a relação fonte:dreno em *C. arabica* já foram desenvolvidos principalmente com o objetivo de verificar o efeito da força dos drenos sobre o crescimento e a fotossíntese (CANNEL, 1971; FRANCK *et al.*, 2006; RONCHI *et al.*, 2006; DAMATTA *et al.*, 2008; ALVES *et al.*, 2011). Em um estudo clássico realizado por Cannel (1971), foi observado decréscimo de 30% da taxa de assimilação líquida de CO₂ (A) nas folhas de ramos de *C. arabica* completamente desfrutificados. Contudo, esse decréscimo poderá atingir 60% se os ramos estiverem anelados (remoção de um conjunto de anel de floema em torno do eixo vegetativo) (VAAST *et al.*, 2005). Tratamentos em

que os ramos sofrem anelamento e não possuíam carga de fruto apresentam diminuição severa de *A* associada com acúmulo de amido nas folhas (FRANCK *et al.*, 2006).

Estudando o efeito da restrição radicular sobre o crescimento e aclimatação fotossintética de plantas de *C. arabica* (*Catui* vermelho IAC 44), Ronchi *et al.* (2006) observaram que, à medida que diminuía o volume do vaso de cultivo houve menor crescimento radicular e, portanto, diminuição da força dos drenos, associado com decréscimos drásticos nas taxas fotossintéticas. A limitação do processo fotossintético foi explicada, principalmente, por limitações bioquímicas, *e.g.* redução da atividade da RUBISCO (ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase-oxigenase), associada à diminuição da concentração de aminoácidos, promovida pela deficiência de nitrogênio. Entretanto, DaMatta *et al.* (2008), em um estudo com plantas de *C. arabica* sob condições de campo, que receberam diferentes níveis de desfrutificação e desfolha, verificaram que, de modo geral, houve pouca ou nenhuma alterações no metabolismo de carboidratos, concluindo que as limitações do processo fotossintético foram explicadas, principalmente, por limitações na difusão do CO₂ até o estroma do cloroplasto.

Apesar de contribuir com aproximadamente 20% do mercado cafeeiro (CONAB, 2016), relativamente poucos estudos, foram desenvolvidos com a espécie de *C. canephora* quando comparado com a espécie *C. arabica*. O conhecimento dos aspectos fisiológicos relacionados com o crescimento e a produção daquela espécie são ainda incipientes.

Sabe-se que o crescimento vegetativo de *C. canephora* é complexo, apresentando variações clonais e fenológica, podendo ser afetado principalmente por fatores edafoclimáticos e pela competição dos frutos por fotoassimilados (AMARAL *et al.*, 2006; PARTELLI *et al.*, 2010; OLIOSI *et al.*, 2012).

No Espírito Santo, as taxas mínimas de crescimento da espécie *C. canephora* são atingidas nos meses em que são registradas as menores temperaturas e as menores precipitações pluviais. A retomada do crescimento

ativo ocorre normalmente a partir de setembro, sendo que as maiores taxas de crescimento coincidem com o aumento das temperaturas mínimas. Além do mais, o período de crescimento ativo coincide, no tempo, com a época de maior precipitação pluvial (AMARAL *et al.*, 2007). Decréscimo temporário nas taxas de crescimento na fase de granação pode ocorrer e são atribuídas a ocorrência de temperaturas extremas (SILVA *et al.*, 2004), estiagem prolongada (DARDENGO *et al.*, 2009) e ainda pela competição dos frutos por fotoassimilados (AMARAL *et al.*, 2007).

A espécie *C. canephora*, apresenta valor de A constante, mesmo durante a fase de crescimento lento (baixa demanda metabólica/menor força dos drenos), suas taxas globais de fotossíntese, tanto em escala diária como em escala anual, refletem a maior produção de frutos em conilon que em arábica (DAMATTA *et al.*, 2010). Além disso, essa espécie é capaz de acumular grandes concentrações foliares de amido (~14% em base massa seca) sem qualquer limitação da fotossíntese (MORAES *et al.*, 2012).

Diante do exposto, o objetivo deste trabalho foi avaliar o efeito da manipulação da relação fonte:dreno sobre o crescimento e fotossíntese de clones de *C. canephora* cultivadas em condições contrastantes de disponibilidade de radiação. Espera-se que: i) os clones apresentem respostas divergentes aos fatores estudados; ii) o crescimento vegetativo seja maior em ramos plagiotrópicos que apresentem menor força dos drenos (desfrutificados e/ou anelados) e que as diferenças de crescimento sejam mais acentuadas nos tratamentos a pleno sol; iii) as taxas fotossintéticas sejam maiores em plantas a pleno sol, independentemente da força dos drenos; iv) o sombreamento irá diminuir os impactos negativos do excesso de radiação sobre a maquinaria fotossintética.

2. Material e Métodos

2.1 Material vegetal, condições de crescimento e desenho experimental

O experimento foi conduzido em uma lavoura de *C. canephora*, localizada na área experimental do Centro de Ciências Agrárias e Engenharias da Universidade Federal do Espírito Santo – CCAE/UFES, em Alegre – ES, com coordenadas geográficas 20°45'48" de latitude Sul e 41°31'57" de longitude Oeste, e altitude de 134 metros. O clima, 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. 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, localizada nas proximidades do cultivo (Figura 1).

Foram avaliados dois clones (6V e 12V), de maturação precoce, pertencentes à variedade Vitória Incaper 8142 (FERRÃO et al., 2008). O clone 6V tem baixa capacidade produtiva e o 12V possui alta capacidade produtiva. Os clones foram plantados em linha no espaçamento de 3,0 x 1,2 m em 2011 e os níveis de sombreamento foram estabelecidos em 2014. A lavoura foi conduzida sob condições de sequeiro, mantendo 3 hastes, a poda é programada e as demais práticas de manejo eram realizadas conforme recomendação para a cultura (PREZOTTI et al., 2007). A adubação foi realizada na segunda quinzena de novembro e janeiro.

Dez plantas de cada clone foram selecionadas aleatoriamente, sendo que cinco plantas permaneceram sob condições de pleno sol (PS) e cinco foram sombreadas através do emprego de telas de poliolefinas (sombrite) com capacidades de retenção real de radiação de aproximadamente 47% (SB). A porcentagem real de sombreamento foi determinada através da quantificação da radiação fotossinteticamente ativa incidente sobre o dossel das plantas, utilizando sensor quântico (LI-250, Li-Cor, Lincoln, EUA), em dia de céu limpo no horário de 12:00 h.

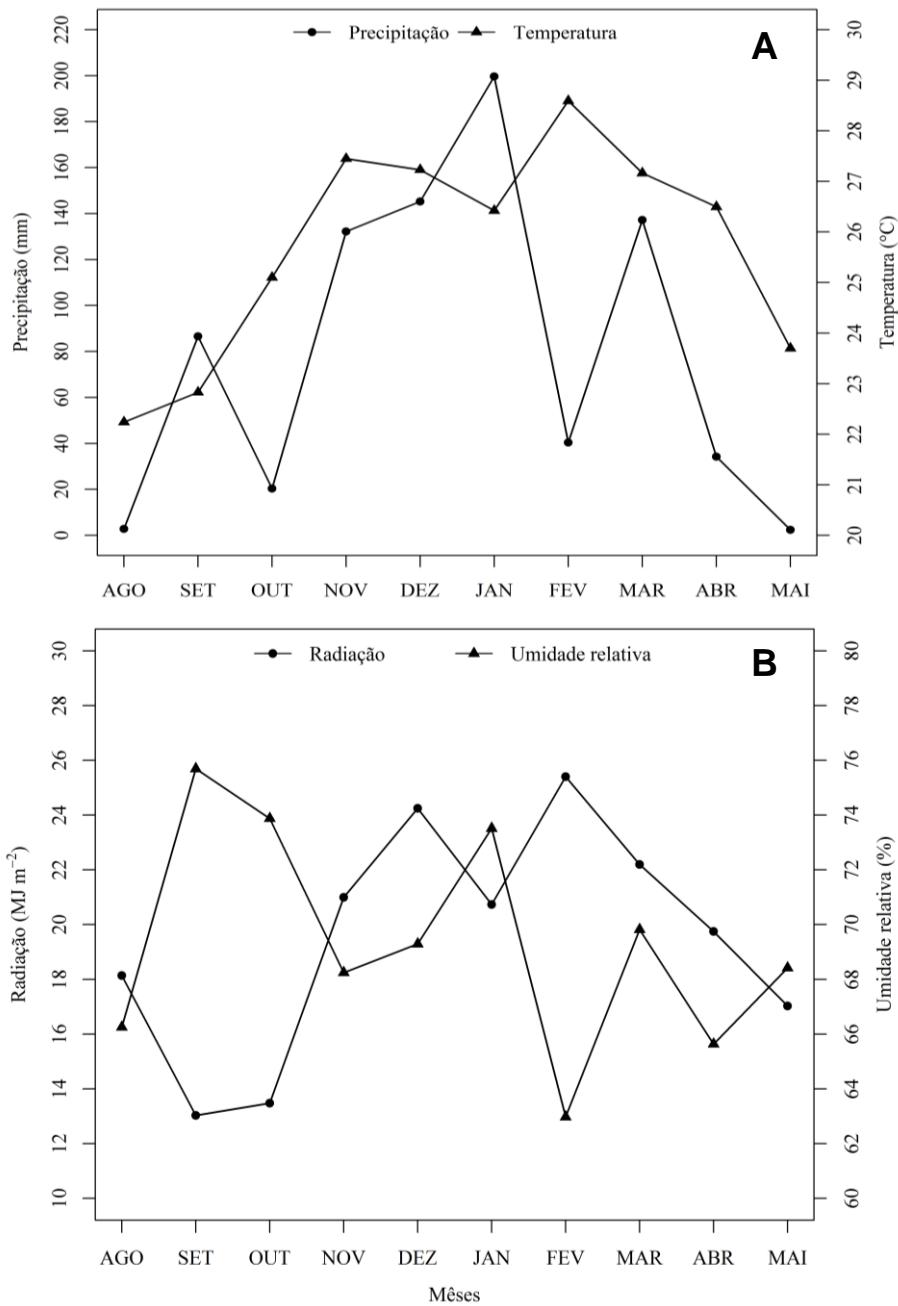


Figura 1: Variação mensal (agosto/2015 a maio/2016) de fatores climáticos: Precipitação (mm), Temperatura (°C) (Figura A), Radiação (MJ m⁻²) e Umidade relativa (Figura B) sob condições de campo nas proximidades de cultivo de *Coffea canephora*. Fonte: Estação Meteorológica Automática de Alegre - ES, nº A617.

Cada planta, teve 8 ramos plagiotrópicos marcados e manipulados a relação fonte:dreno. Para tal, 4 ramos foram desfrutificados e 4 permaneceram com fruto, sendo que somente a metade de cada um desses grupos de ramos receberam o anelamento. Estabelecendo-se as seguintes relações fonte:dreno nos ramos: com fruto/com anelamento (CFCA); com fruto/sem anelamento (CFSA); sem fruto/com anelamento (SFCA) e sem fruto/sem anelamento (SFSA). Os ramos plagiotrópicos utilizados estavam localizados na mediana da parte superior.

Os ramos anelados tiveram o anel viário de casca na base do ramo inteiramente removido (aproximadamente 2 cm de largura). Os tecidos expostos foram protegidos com um filme de PVC para evitar secagem e para prevenir ataques de insetos e patógenos. Inicialmente a área foliar dos ramos plagiotrópicos foi determinada de acordo com a expressão: $AF = 0,6626(\text{comprimento} \times \text{largura})^{1,0116}$ (ANTUNES, *et al.*, 2008). A área foliar inicial foi padronizada em todos os ramos avaliados.

Todas as medições e amostragens descritas abaixo, foram realizadas nas folhas mais novas, totalmente expandidas, do terceiro ou quarto par a partir do ápice de ramos plagiotrópicos. O delineamento experimental utilizado foi inteiramente casualizado, em esquema fatorial 2 X 4 (disponibilidade de radiação X relação fonte:dreno), com cinco repetições.

2.2 Crescimento de ramos plagiotrópicos

Ramos plagiotrópicos foram inicialmente marcados com uma fita adesiva, para determinação das taxas de crescimento ao longo do período reprodutivo. O crescimento dos ramos plagiotrópicos foi determinado quinzenalmente com o auxílio de uma régua graduada e a taxa de crescimento calculada de acordo com a expressão: $CRP = \Delta CR / \Delta t$. Em que CRP corresponde à taxa de crescimento dos ramos plagiotrópicos em mm dia^{-1} , ΔCR é a variação do comprimento dos ramos e Δt corresponde ao intervalo (dias) entre as amostragens. Para melhor ilustração do padrão da CRP ao longo do tempo de análise, os dados foram agrupados em três fases específicas: CRP_I (início da fase de chumbinho até final da expansão máxima dos frutos), CRP_{II} (granação) e CRP_{III} (maturação).

2.3 Trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a*

As análises foram realizadas com um analisador de gases a infravermelho (IRGA, Li 6400XT, Li-Cor, Lincoln, EUA). As trocas gasosas [taxa de assimilação líquida do carbono (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E), concentração subestomática de CO_2 (C_i)] foram medidas entre 9 e 11 horas, sob pressão parcial de CO_2 de 40 Pa e radiação fotossinteticamente ativa semelhante àquela disponível no ambiente no momento da medição. Para tal, as plantas sob PS e SB foram avaliadas utilizando radiação fotossinteticamente ativa de 1400 e 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente.

A determinação dos parâmetros de fluorescência da clorofila *a* foi realizada simultaneamente com as medições das trocas gasosas. Para isso, 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 (F_v/F_m) (VAN KOOTEN E SNEL, 1990).

As variáveis da fase lenta de indução da fluorescência foram determinadas, 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).

2.4 Partição de biomassa dos ramos plagiotrópicos

Para o estudo do padrão de partição da biomassa nos ramos plagiotrópicos, as coletas foram realizadas no final do período reprodutivo (maturação), especificamente no final da primeira quinzena de maio de 2016. Para tal, ramos plagiotrópicos foram cortado junto à inserção no ramo ortotrópico, uma pequena porção do ramo, junto ao corte, foi imersa em água e, posteriormente, os ramos foram acondicionados em caixa de isopor com gelo. Foram coletados todos os ramos que haviam sido inicialmente manipulados à relação fonte:dreno. A área foliar total dos ramos (AFT) foi obtida através da medição das folhas com régua graduada e calculada de acordo com Antunes, *et al.* (2008). As folhas, frutos e caule foram devidamente secos em estufa a 60°C até massa constante, para determinação da biomassa seca dos ramos (MSR_p). Posteriormente foi calculado a razão de área foliar ($RAF = AFT / MSR_p$), fração massa seca foliar ($FMFO = MS_{folhas} / MSR_p$) e fração massa seca caulinar ($FMCa = MS_{caule} / MSR_p$).

2.5 Análises bioquímicas

A coleta de folhas e segmentos caulinares foi realizada juntamente com a determinação da partição de biomassa. No laboratório de Botânica do CCENS-UFES, os ramos foram manipulados para a realização de análises bioquímicas. Para tal, uma porção de quatro folhas e dois segmentos de aproximadamente 3 cm (coletados da porção mediana do ramo), foram depositados em sacolas de papel alumínio e armazenados em freezer a -30°C. Posteriormente, o material vegetal foi liofilizado e posteriormente pulverizado.

Uma alíquota de aproximadamente 25 mg, foi submetida a extração etanólica (série etanólica de 98, 80 e 50%) para posteriormente quantificação de açúcares solúveis totais, amido e fenóis solúveis totais. Após o material vegetal ser homogeneizado com cada uma das soluções etanólicas, os tubos foram encubados por 20 minutos à 80°C, centrifugados a 10.000 rpm durante 10 minutos e, posteriormente, tinham o sobrenadante recolhido (fração solúvel). No *pellet* (fração insolúvel), resultante do processo de extração etanólica, foi determinado a concentração de amido.

2.5.1 Açúcares solúveis totais e amido

As análises foram realizadas conforme o método proposto por Bligh e Dyer (1959), com algumas modificações. Determinou-se, na fração solúvel, os teores de açúcares solúveis (AST) pelo do método da antrona (YEMM & WILLIS, 1954), utilizando-se uma curva padrão de glicose cuja concentração varia no intervalo de 0-100mg. Na fração insolúvel, os teores de amido (AMD) foram determinados, após adicionar ao *pellet* 1,5 ml de HCL 3% e os tubos serem incubadas a 100°C por 3 horas. A concentração de AMD foi determinada através da confecção da curva padrão, utilizando amido solúvel como padrão. A leitura dos extratos de reação foi realizada em espectrofotômetro à 620nm.

2.5.2 Fenóis solúveis totais

A determinação da concentração de fenóis solúveis totais (FST) foi realizada através do método de Folin-Ciocalteu (SWAIN & HILLIS, 1959), com algumas modificações. Para tal, a 30 µL do extrato etanólico, foram adicionados 470 µL de água destilada, 250 µl do reagente Folin-Ciocalteu e 1250 µL de carbonato de sódio 10%. Após 20 minutos, as amostras foram submetidas à leitura em espectrofotômetro a 725 nm. A concentração de FST foi determinada através da confecção de curva padrão, utilizando ácido tânico como padrão.

2.5.3 Clorofilas e carotenoides

O limbo foliar foi separado do pecíolo, sendo, na sequência, realizada maceração e a pesagem de aproximadamente 10 mg do material. A extração dos pigmentos foi realizada com 5 mL de acetona 80%. A solução foi centrifugada (5 minutos a 13600 rpm) e posteriormente a absorvância foi determinada à 470, 646,8 e 663,2 nm em espectrofotômetro. A concentração de clorofilas (a e b) e carotenoides foi determinada conforme descrito por Lichthenthaler (1987).

2.6 Análise estatística

Foram calculadas as médias e, posteriormente, realizada à análise de variância (ANOVA), sendo utilizado o programa estatístico SISVAR (FERREIRA, 2011). Para o fator 'radiação', diferenças significativas entre plantas, foram avaliadas pelo teste F ($P \leq 0,05$) e as médias são apresentadas juntamente com a ANOVA. Diferenças significativas entre as relações fonte:dreno, detectadas pela ANOVA, foram estudadas pelo teste de Newman-Keuls ($P \leq 0,05$).

3. Resultados e Discussão

No geral, independente do clone, as variáveis avaliadas apresentaram fraca ou insignificante resposta para a interação entre os fatores (disponibilidade de radiação e relação fonte:dreno), explicando somente uma pequena proporção da variação dos dados e, portanto, os fatores estudados atuaram de forma independente.

3.1 Variáveis de crescimento

A taxa de crescimento de ramos plagiotrópicos (CRP) não foi afetada pela manipulação da relação fonte:dreno, apresentando diferenças significativas somente para o fator radiação, independente do clone avaliado. O clone 6V, no geral, apresentou maiores valores de CRP em relação ao clone 12V, independente da fase fenológica (Tabela 1), apresentando maiores valores quando submetido à sombra, enquanto que o clone 12V apresentou maiores valores a pleno sol (Tabela 1). A variação na disponibilidade de radiação promove alterações no padrão de crescimento do cafeeiro conilon (PARTELLI *et al.*, 2014). Comumente, em ambientes sombreados, é observado a ocorrência de menor emissão de nós em ramos plagiotrópicos, e maior tamanho de entrenós (TREVISAN *et al.*, 2012; OLIOSI *et al.*, 2012).

O clone 6V, especificamente, apresentou valores significativamente superior para CRP_{II} (granação) e CRP_{III} (maturação) sob sombreamento. Enquanto que o clone 12V apresentou valores significativamente superior de CRP_{II} (granação) a pleno sol. Em condições de sombreamento, o aumento do crescimento em extensão de ramos, como aquele apresentado pelo clone 6V, é uma estratégia clássica para evitar o sombreamento (VALLADARES e NIINEMETS, 2008). Os clones apresentaram resposta divergentes quando cultivados em condições contrastantes de disponibilidade de radiação. A alta variabilidade genética apresentada pela espécie *C. canephora* (DALCOMO *et al.*, 2015) e as alterações no padrão de crescimento de ramos promovida pela variação na disponibilidade de radiação (PARTELLI *et al.*, 2014), explicam perfeitamente aqueles resultados.

Considerando as três fases do crescimento reprodutivo, que foram consideradas para o estudo do crescimento sazonal de ramos plagiotrópicos, destaca-se que o CRP apresentou valores mais elevados durante a fase de chumbinho até o final da expansão máxima dos frutos (CRP_I), independente do clone, apresentando os clones 6V e 12V crescimento de 3,0 e 1,7 mm d⁻¹, respectivamente. Destaca-se que, a maior disponibilidade hídrica promove o crescimento de *C. canephora* (SILVA *et al.*, 2013) e que durante o CRP_I ocorreram as maiores taxas de precipitação (Figura 1). O cafeeiro conilon apresenta, após o florescimento (período de baixo crescimento), caso haja precipitações significativas, incrementos na taxa de crescimento de ramos (crescimento compensatório) (RONCHI e DAMATTA, 2006).

Durante a granação, houve decréscimo do CRP (CRP_{II}) de aproximadamente 76% e 62%, para os clones 6V e 12V, respectivamente, independente da relação fonte:dreno. Durante a maturação, somente o clone 6V apresentou ligeiramente pequena recuperação do CRP (CRP_{III}) (Tabela 1). A queda no CRP verificada durante a granação, tem sido associada com a limitação de fotoassimilados para suprir o crescimento vegetativo durante a fase de crescimento reprodutivo, já que os frutos são drenos preferenciais (AMARAL *et al.*, 2006; PARTELLI *et al.*, 2014; DUBBERSTEIN, 2015). No entanto, até o momento, no melhor do nosso conhecimento, nenhum trabalho avaliou, especificamente, o efeito da relação fonte:dreno sobre o crescimento de *C. canephora*. Destaca-se que, neste estudo, o CRP não foi afetado pela manipulação da relação fonte:dreno e, portanto, a queda verificada no CRP durante a granação, também ocorreu em ramos desfrutificados e/ou anelados. Assim, a queda observada no CRP durante a granação, não pode ser associada, exclusivamente, a competição por fotoassimilados entre o crescimento vegetativo e reprodutivo.

Observa-se que somente uma pequena proporção da variação dos dados (R^2) de crescimento, valores normalmente inferiores a 50%, são explicadas pelos fatores (radiação e relação fonte:dreno) (Tabela 1). Portanto, outros fatores, e.g. disponibilidade hídrica, temperatura poderão explicar melhor aqueles decréscimos. Além do mais, plantas de *C. canephora* apresentam, antes da granação, elevada taxa de abortamento de frutos como forma de balancear a capacidade de produção de fotoassimilados e a demanda dos drenos (MORAES, 2016).

Estudando plantas de *C. arabica* (Catui-Açu) de aproximadamente 4 anos a pleno sol em Varginha-MG, Alves *et al.*, 2011, verificaram que a carga de frutos não afetou o comprimento dos ramos plagiotrópicos. Portanto as limitações do crescimento vegetativo, não foram associadas com o crescimento reprodutivo. O fato foi associado a baixa produção de frutos. As plantas desfrutificadas eram mais vigorosas (maior quantidade de folha) e possuíam sistema radicular mais desenvolvido.

Tabela 1: Análise de variância (ANOVA) dos fatores estudados (radiação, relação fonte:dreno e a interação entre os fatores) sobre as variáveis de crescimento de clones (6V e 12 V) de *C. canephora*: crescimento de ramos plagiotrópicos (CRP_I, CRP_{II}, CRP_{III}; mm d⁻¹); razão de área foliar (RAF; cm² g⁻¹); fração de massa foliar (FMF_o; g g⁻¹) e fração de massa caulinar (FMC_a; g g⁻¹).

Variáveis	Proporção da variância total			R ²	Média		
	Radiação (R)	Fonte:Dreno (FD)	R x FD		Sol	Sombra	Geral
Clone 6V							
CRP _I	5,6 ^{ns}	14,0 ^{ns}	18,1 ^{ns}	37,7	2,8	3,2	3,0
CRP _{II}	11,9*	17,5 ^{ns}	6,0 ^{ns}	35,4	0,6	0,9	0,75
CRP _{III}	22,4*	0,8 ^{ns}	4,0 ^{ns}	27,2	0,7	1,2	0,95
RAF	0,0 ^{ns}	77,8*	0,6 ^{ns}	78,5	42,3	42,8	42,5
FMF _o	0,2 ^{ns}	71,1*	0,7 ^{ns}	72,0	0,42	0,44	0,43
FMC _a	0,7 ^{ns}	63,1*	0,5 ^{ns}	64,3	0,30	0,32	0,31
Clone 12V							
CRP _I	4,0 ^{ns}	11,9 ^{ns}	7,4 ^{ns}	23,3	1,8	1,6	1,7
CRP _{II}	37,1*	21,2 ^{ns}	0,1 ^{ns}	58,4	0,9	0,4	0,65
CRP _{III}	3,3 ^{ns}	16,5 ^{ns}	4,7 ^{ns}	24,5	0,5	0,5	0,5
RAF	0,5 ^{ns}	46,2*	2,9 ^{ns}	49,5	24,6	22,4	23,5
FMF _o	3,1*	74,7*	0,0 ^{ns}	77,8	0,42	0,35	0,38
FMC _a	1,3 ^{ns}	72,9*	4,6 ^{ns}	78,2	0,35	0,32	0,33

Valores expressam a proporção da variância (soma do quadrado da variável/soma do quadrado total) e o nível de significância, avaliado pelo teste *F* ($P \leq 0,05$). R² é a proporção da variância total explicada pelo modelo.

Para as variáveis de partição de biomassa RAF, FMF_o e FMC_a as significâncias são inversas as variáveis de crescimento dos ramos, pois na sua maioria apresentaram significância para os valores de fonte:dreno demonstrando que a radiação traduziu resultados insignificantes estatisticamente para esses parâmetros, porém, a presença ou ausência de frutos se traduziram em resultados significativos

para tais variáveis. Valores maiores para a média das variáveis de partição de biomassa na sombra para o clone 6v e o clone 12v apresentou maiores valores quando cultivado ao sol (Tabela 1). O clone 12v sofre influência negativa no seu desenvolvimento vegetativo quando cultivado em sombreamento, já o clone 6v obtém desempenho eficiente quando cultivado em sombreamento (VENANCIO, 2015). Maiores valores de RAF e FMC_a poderão traduzir em maior crescimento dos ramos durante a retomada do crescimento (Setembro/2016) quando há aumento de temperatura e precipitação. Em um estudo de crescimento de 24 plantas lenhosas, as diferenças morfológicas entre espécies representadas pela RAF é responsável pela maior parte (81%) de variação interespecífica na taxa de crescimento (VALLADARES *et al.*, 2008).

As condições de iluminação são de grande importância para a morfologia e arquitetura da copa da planta (VALLADARES *et al.*, 2008), fato não demonstrado nos nossos resultados, acredita-se que por conta da padronização da área foliar feita no início do experimento em ambas disponibilidades de radiação, refletindo em diferenças não significativas para as partições de biomassa em diferentes disponibilidades de radiação.

3.2 Variáveis Bioquímicas

As concentrações de açúcar solúvel e de amido nas folhas e nos ramos, quando observadas as médias (Tabela 2), seguiram o mesmo padrão, aumentaram a pleno sol com exceção da concentração de açúcar no ramo que apresentou maiores valores à sombra. As maiores concentrações de amido refletem a manutenção da fotossíntese a taxas relativamente elevadas, mesmo durante o crescimento vegetativo lento (DAMATTA *et al.* 2003). Um valor estável na fase de crescimento lento, mesmo com todas as limitações em que a lavoura estava passando (Tabela 3), permitiu um maior acúmulo de amido em café conilon. Isto poderia explicar parcialmente o maior rendimento potencial desta espécie em comparação com café arábica (DAMATTA *et al.*, 2010).

Os compostos de reserva apresentaram valores iguais para sol e sombra, não demonstrando valores estatisticamente significantes para as relações fonte:dreno na maioria dos resultados, (Tabela 2). Considerando o tempo em que foi realizado a

quantificação e pelo material vegetal, tendo em vista que as folhas já se desenvolveram nas condições impostas de diferentes relação fonte:dreno e há evidencia de balanço apenas a curto prazo, quando há uma rápida queda da disponibilidade do carbono e então em curto período de tempo a planta responde (SMITH E STITT, 2007), período esse que não foi observado nesse experimento. Também é considerado a época do anelamento, o estágio fenológico na qual a técnica é utilizada e a intensidade da aplicação que determina o tipo de resposta que é obtido.

Em raízes de plantas lenhosas, a aplicação do anelamento durante 8 e 9 semanas após total abertura dos botões florais pode não resultar em acúmulo de carboidratos acima da região anelada (LOESCHER *et al.*, 1990). Batista, *et al.*, 2008, ao realizar experimento com plantas de café arábica, avaliando taxas fotossintéticas e concentrações de açúcares nas folhas de ramos que sofreram anelamento, fez um acompanhamento. Analisando teores de carboidratos e aminoácidos durante 10 dias após anelamento, viu que até esse período é possível ver alterações como acúmulo de açúcares em ramos plagiotrópicos, remetendo a resposta ao anelamento por um curto período.

A relação clorofila a/b do clone 12v apresentou valores significativos tanto para radiação como para relação fonte:dreno, apresentando maiores valores a pleno sol. Tal clone não obteve resposta positiva ao sombreamento, mostrando que há grande variabilidade genética entre os clones avaliados. O maior acúmulo de clorofila em níveis mais sombreados pode ser devido ao efeito compensatório da espécie a menor quantidade de radiação disponível (MARTINAZZO 2007).

A clorofila b no clone 12v apresentou valores significativos para a relação fonte:dreno. Esta clorofila, apresenta a função de proteger o aparelho fotossintético do dano fotoinibitório, por meio da dissipação da energia térmica e por meio da proteção contra o ataque do O₂ ao centro de reação do PSII, (HENDRY E PRICE 1993), portanto o acúmulo de clorofila b pode estar relacionado com os maiores valores de transpiração apresentados pelo clone 12v (Tabela 3).

Um dos fatores ligados à eficiência fotossintética de plantas e, conseqüentemente, ao crescimento e à adaptabilidade a diversos ambientes, é o conteúdo de clorofila e carotenoides. Uma planta com alta concentração de clorofila é

capaz de atingir altas taxas fotossintéticas (NOGUEIRA, *et al.*, 2013). Portanto, é esperado que cultivares que mantenham maior conteúdo desses pigmentos sob maiores taxas de radiação, têm melhor capacidade de tolerar essa condição, devido à estreita relação entre clorofilas, potencial fotossintético e produtividade (O'NEILL *et al.*, 2006).

Tabela 2: Análise de variância (ANOVA) dos fatores estudados (radiação, relação fonte:dreno e a interação entre os fatores) sobre as variáveis bioquímicas de clones (6V e 12 V) de *C. canephora*: Açúcar solúvel total na folha e no ramo (AST_f e AST_r; g kg⁻¹), amido na folha e no ramo (AMD_f e AMD_r; g kg⁻¹), fénois solúvel total (FST; g kg⁻¹), clorofila a e b e sua relação (CLO_a, CLO_b, CLO_{a/b}; g kg⁻¹) e carotenoides (CAR; g kg⁻¹).

Variáveis	Proporção da variância total			R ²	Média		
	Radiação (R)	Fonte:Dreno (FD)	R x FD		Sol	Sombra	Geral
Clone 6V							
AST _f	14,60*	37,13*	11,49*	63,2	63,62	45,48	54,55
AST _r	0,98 ^{ns}	9,74 ^{ns}	8,88 ^{ns}	19,6	16,06	19,08	17,57
AMD _f	3,36 ^{ns}	4,23 ^{ns}	19,13 ^{ns}	26,7	58,33	54,91	56,62
AMD _r	0,11 ^{ns}	63,39*	3,53 ^{ns}	67,0	155,28	154,45	154,86
FST	8,14 ^{ns}	5,12 ^{ns}	17,60 ^{ns}	30,9	15,77	13,83	14,8
CLO _a	0,19 ^{ns}	2,78 ^{ns}	7,97 ^{ns}	10,9	5,53	5,68	5,6
CLO _b	0,24 ^{ns}	5,04 ^{ns}	9,81 ^{ns}	15,1	2,32	2,41	2,36
CLO _{a/b}	2,04 ^{ns}	9,14 ^{ns}	11,14 ^{ns}	22,3	2,98	2,46	2,72
CAR	3,20 ^{ns}	5,68 ^{ns}	2,56 ^{ns}	11,4	1,21	1,10	1,15
Clone 12V							
AST _f	6,68 ^{ns}	6,94 ^{ns}	2,83 ^{ns}	16,4	64,49	55,84	60,16
AST _r	0,44 ^{ns}	14,92 ^{ns}	12,72 ^{ns}	28,1	22,79	25,36	24,07
AMD _f	0,24 ^{ns}	14,55 ^{ns}	12,13 ^{ns}	26,9	67,31	64,97	66,14
AMD _r	7,83*	22,98*	18,12*	48,9	163,05	154,97	159,01
FST	6,53 ^{ns}	18,48*	23,35*	48,4	17,57	15,26	16,41
CLO _a	1,42 ^{ns}	9,26 ^{ns}	4,22 ^{ns}	14,9	4,22	3,88	4,05
CLO _b	0,22 ^{ns}	26,67*	7,69 ^{ns}	34,6	1,75	1,83	1,79
CLO _{a/b}	4,39*	28,48*	29,63*	72,5	2,46	2,29	2,37
CAR	7,35 ^{ns}	7,47 ^{ns}	10,95 ^{ns}	25,8	0,95	0,80	0,87

Valores expressam a proporção da variância (soma do quadrado da variável/soma do quadrado total) e o nível de significância, avaliado pelo teste *F* ($P \leq 0,05$). R² é a proporção da variância total explicada pelo modelo.

3.3 Variáveis Fisiológicas

As variáveis que obtiveram significância para a disponibilidade de radiação em ambos os clones foram a condutância estomática e a transpiração, ambos estão interligados e a disponibilidade de luz está relacionada com a temperatura e a umidade relativa do ar. O aumento da umidade relativa do ar diminui a transpiração das plantas devido à diminuição do gradiente de concentração de vapor entre a cavidade estomática e o ar, e essa variável pode afetar a saída da água da folha, por ação negativa sobre a condutância estomática (DALMAGO 2006). Além disso para o clone 6v a radiação também atuou de forma significativa para A sendo que as taxas fotossintéticas foram maiores ao sol.

No clone 12v houve significância da radiação em algumas variáveis. Mesmo que as taxas fotossintéticas tenham mantido valores estatisticamente iguais, a condutância estomática e a transpiração apresentaram valores menores quando cultivadas a pleno sol. Isto mostra que o clone 12v é mais aclimatado a plantios a pleno sol já que apresenta maiores valores de Υ_{NPQ} traduzindo em dissipação de forma mais eficiente da energia em forma de calor. Silva et al., 2014 analisou em genótipos diferentes de café conilon resultado semelhante em que a condutância estomática e a transpiração foram menores e que não se traduziu em menores taxas fotossintéticas. Dessa maneira, a redução de g_s associada à manutenção de A , resultou em maior eficiência do uso da água, em todos os genótipos. Uma maior eficiência do uso da água pode ser um atributo vantajoso para seleção de genótipos, quando o período seco não for, consideravelmente, prolongado (DAMATTA *et al.*, 2006).

A análise fotossintética foi realizada em um período de seca, justificando os baixos valores encontrados que refletem as condições ambientais as quais a planta estava imposta, além disso, o estágio fenológico do fruto, que foi exatamente no período de granação, levando também a respostas com menores valores de fotossíntese.

As diferentes relações fonte:dreno para as variáveis fisiológicas não foi significativo, portanto não modificaram de maneira geral o desempenho fotossintético dos ramos plagiotrópicos avaliados de ambos os clones (Tabela 3).

Tabela 3: Análise de variância (ANOVA) dos fatores estudados (radiação, relação fonte:dreno e a interação entre os fatores) sobre as variáveis fotoquímicas de clones (6V e 12 V) de *C. canephora*: Assimilação líquida de CO₂ (*A*; $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), Condutância estomática (*g_s*; $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), concentração subestomática de CO₂ (*C_i*; $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$), transpiração (*E*; $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), eficiência quântica potencial do Fotossistema II (*F_v/F_m*), rendimento quântico efetivo do fluxo linear de elétrons (*Y_{II}*), rendimento quântico da dissipação regulada de energia não fotoquímica (*Y_{NPQ}*) e rendimento quântico da dissipação não regulada de energia (*Y_{NO}*).

Variáveis	Proporção da variância total			<i>R</i> ²	Média		
	Radiação (R)	Fonte:Dreno (FD)	R x FD		Sol	Sombra	Geral
Clone 6V							
A	9,96*	6,72 ^{ns}	28,15*	44,8	4,31	3,11	3,71
g_s	8,68*	9,22 ^{ns}	17,00 ^{ns}	34,9	0,05	0,03	0,04
C_i	0,30 ^{ns}	9,92 ^{ns}	13,50 ^{ns}	23,7	227,40	231,40	229,4
E	12,63*	10,16 ^{ns}	17,17*	40,0	1,70	1,20	1,45
F_v/F_m	32,44*	1,46 ^{ns}	8,19 ^{ns}	42,1	0,80	0,82	0,81
Y_{II}	8,59*	0,53 ^{ns}	28,54*	37,7	0,22	0,18	0,2
Y_{NPQ}	0,07 ^{ns}	5,40 ^{ns}	1,83 ^{ns}	7,3	0,47	0,46	0,46
Y_{NO}	4,13 ^{ns}	3,56 ^{ns}	7,46 ^{ns}	15,1	0,31	0,35	0,33
Clone 12V							
A	3,62 ^{ns}	7,85 ^{ns}	5,70 ^{ns}	17,2	3,62	4,36	3,99
g_s	18,15*	6,35 ^{ns}	3,86 ^{ns}	28,4	0,03	0,05	0,04
C_i	6,31 ^{ns}	10,85 ^{ns}	19,41 ^{ns}	36,6	211,79	234,16	222,97
E	23,41*	6,19 ^{ns}	4,85 ^{ns}	34,4	1,06	1,69	1,37
F_v/F_m	1,59 ^{ns}	2,90 ^{ns}	3,18 ^{ns}	7,7	0,78	0,79	0,78
Y_{II}	8,55 ^{ns}	14,71 ^{ns}	1,45 ^{ns}	24,7	0,08	0,09	0,08
Y_{NPQ}	9,42*	17,62 ^{ns}	6,49 ^{ns}	33,5	0,57	0,50	0,53
Y_{NO}	5,98 ^{ns}	18,26 ^{ns}	6,19 ^{ns}	30,4	0,35	0,41	0,38

Valores expressam a proporção da variância (soma do quadrado da variável/soma do quadrado total) e o nível de significância, avaliado pelo teste *F* ($P \leq 0,05$). *R*² é a proporção da variância total explicada pelo modelo.

Observando os valores obtidos por Moraes, 2016, entre 10 e 12 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durante o mês de janeiro, onde as taxas de precipitação atingiram 200mm por dia (Figura 1), os valores encontrados nesse trabalho foram aproximadamente 60% menores (Tabela 3), porém as avaliações foram realizadas no mês de fevereiro, onde

as condições climáticas já estavam diferenciadas, houve queda de quase 90% na precipitação, média de temperatura em 30°C, altas taxas de radiação e umidade relativa do ar bem menor (Figura 1). Todas essas problemáticas no clima influenciaram a queda na taxa fotossintética. Alterações no balanço fonte:dreno podem causar variações na magnitude da taxa líquida de assimilação de carbono (A) e nos níveis de carboidratos presentes nas folhas (KASAI, 2008). Aumentos na razão fonte:dreno, reduzindo os drenos, como a desfrutificação, geram acúmulos de produtos finais da fotossíntese nas folhas, sendo esse o principal fator restritivo de A (PAUL & PENNY, 2003). Esse acúmulo pode levar a formação de grãos de amido maiores, gerando danos no cloroplasto, ou restringindo a difusão de CO_2 até os sítios de carboxilação ou pode reprimir a expressão de genes relacionados a fotossíntese, que em última instância, diminui a capacidade fotossintética de plantas (DUAN *et al.*, 2008). Esses eventos levam a planta a desenvolver estresses oxidativos capazes de aumentar sua abscisão foliar e de levar os ramos a ter seca de ponteiros.

3.4 Efeito significativo da relação fonte:dreno

As variáveis fisiológicas não apresentaram valores significativos quando relacionado com as relações fonte:dreno. As diferenças fisiológicas, taxas de assimilação A representam apenas 36% da variação interespecífica na taxa de crescimento (VALLADARES *et al.*, 2008). Desvinculando os resultados de crescimento com o desempenho fotossintético.

Para a variável RAF a relação fonte:dreno apresentou maiores valores nos ramos sem fruto sem anelamento seguido pelo sem fruto com anelamento e posteriormente pelos tratamentos com fruto (Tabela 4). Esses baixos valores para as relações com frutos podem ser melhor compreendidos por uma senescência e abscisão de alguns folíolos, por uma grande demanda por fotoassimilados pelos frutos causando um depauperamento da planta. Além disso os ramos anelados foram os que apresentaram menores valores o que pode ser explicado em decorrência da produção de etileno estimulada pelo anelamento do caule, uma vez que esse hormônio tem sua síntese induzida por injúrias mecânicas o que resultaria em uma diminuição na massa seca, mesmo aumentando o número de folhas (TAIZ & ZEIGER, 2004).

A FMF_o e a FMC_a apresentaram valores estatisticamente maiores para os ramos sem fruto. É sabido que plantas com elevada produção de frutos tendem a apresentar seca de ramos, morte de raízes e redução da vida útil devido ao depauperamento precoce. Esta perda de vigor do cafeeiro parece ser resultante de um conjunto de tensões do ambiente e da própria planta. A maioria das evidências indica que a causa primária é o esgotamento de carboidratos da planta em decorrência de superprodução de frutos (CANNELL, 1985).

A concentração de amido do clone 6 foi mais elevada nos ramos sem anelamento, (Tabela 2). E essa concentração sofreu influência significativa da relação fonte:dreno. O aumento na concentração de amido nos ramos anelados ocorre logo no início da imposição do tratamento como visto por Santos *et al.*, 2014, em limeira ácida, aonde o anelamento, independentemente da época em que foi realizado, alterou significativamente os teores foliares de amido. Os maiores teores foram observados por volta dos 50 aos 60 dias após a realização do anelamento, retornando a sua normalidade por volta dos 120 dias. Provavelmente devido ao restabelecimento do transporte no floema. Dado que a atividade do câmbio produz calos e conexões vasculares que restabelecem o fluxo normal (WILLIAMS *et al.*, 2000). Portanto os ramos anelados já haviam alcançado fluxo normal do floema e apresentaram menores taxas de concentração de amido nos ramos.

Tabela 4: Média das variáveis de crescimento; razão de área foliar (RAF; cm² g⁻¹); fração de massa foliar (FMF_o;% e fração de massa caulinar (FMC_a;% e bioquímicas; açúcar solúvel total na folha (AST_f; g kg⁻¹), amido no ramo (AMD_r; g kg⁻¹) de plantas do clone 6 de *C. Canephora*, que apresentaram diferença significativa.

TRATAMENTOS	RAF	FMF _o	FMC _A	AST _F	AMD _R
CFCA	26,2 ^c	0,27 ^b	0,23 ^b	60,83 ^a	141,64 ^b
CFSA	25,6 ^c	0,29 ^b	0,20 ^b	39,90 ^b	163,78 ^a
SFCA	53,0 ^b	0,61 ^a	0,39 ^a	42,18 ^b	148,91 ^c
SFSA	68,8 ^a	0,58 ^a	0,41 ^a	75,29 ^a	165,14 ^a

Para mesma variável, dentro de cada tratamento (CFCA - com fruto, com anelamento; CFSA – com fruto, sem anelamento; SFCA – sem fruto, com anelamento e SFSA – sem fruto, sem anelamento), médias seguidas pela mesma letra não são significativamente diferentes, quando comparadas pelo teste de Newman-Keuls ($P \leq 0,05$).

Para as variáveis que apresentaram valores significativos para o clone 12, expressas na Tabela 5, nas partições de biomassa, RAF, FMF_o, FMC_a, houve um

padrão de comportamento entre os tratamentos, sendo que, os ramos sem frutos apresentaram valores maiores do que os ramos com fruto, podemos considerar que esses ramos tiveram mais facilidade em investir no crescimento vegetativo tendo em vista que não possuíam drenos prioritários que são os frutos que limitariam o investimento em crescimento vegetativo priorizando o crescimento reprodutivo. Os frutos são fortes drenos metabólicos, acumulando altas proporções dos assimilados totais da planta, limitando, assim, a mobilização de assimilados para outros órgãos, com reflexos negativos sobre o crescimento vegetativo (CANNELL, 1971).

A concentração de amido nos ramos do clone 12 seguiu o mesmo padrão que os ramos do clone 6, ramos sem anelamento e sem frutos apresentaram valores maiores sendo que os ramos anelados com frutos obtiveram menores concentrações de amido (Tabela 5). O crescimento vegetativo e o conteúdo de amido nos ramos aumentam com o decréscimo da quantidade de frutos produzidos (WORMER & EBAGOLE 1965). Em plantas lenhosas, em geral, o acúmulo de amido mais parece o resultado da sua não-utilização em processos de crescimento vegetativo e de desenvolvimento dos frutos (PRIESTLEY, 1962), ilustrando as maiores concentrações nos ramos sem fruto. O nível de amido nas folhas do cafeeiro diminuiu rapidamente, em paralelo com a retomada do crescimento vegetativo e reprodutivo; em todo o caso, a remoção de frutos pouco ou nada alterou o padrão de crescimento de ramos e de ganho de área foliar nas plantas desfrutificadas, (MOTA *et al.*, 1997; AMARAL *et al.*, 2007; CASTRO, 2002).

Tabela 5: Média das variáveis de crescimento; razão de área foliar (RAF; cm² g⁻¹); fração de massa foliar (FMF_o;%) e fração de massa caulinar (FMC_a;%) e bioquímicas; amido no ramo (AMDR; g kg⁻¹), clorofila b (CLOB; g kg⁻¹) e relação da clorofila a e b (CLO_{a/b}; g kg⁻¹) de plantas do clone 12 de *C. Canephora*, que apresentaram diferença significativa.

TRATAMENTOS	RAF	FMF _o	FMC _A	AMDR	CLOB	CLO _{A/B}
CFCA	14,6 ^b	0,25 ^b	0,20 ^b	157,15 ^a	1,51 ^b	2,49 ^a
CFSA	11,4 ^b	0,18 ^b	0,19 ^b	161,31 ^a	2,44 ^a	1,95 ^b
SFCA	29,0 ^a	0,53 ^a	0,47 ^a	149,23 ^b	1,85 ^a	2,46 ^a
SFSA	36,5 ^a	0,56 ^a	0,44 ^a	168,35 ^a	1,36 ^b	2,58 ^a

Para mesma variável, dentro de cada tratamento (CFCA - com fruto, com anelamento; CFSA – com fruto, sem anelamento; SFCA – sem fruto, com anelamento e SFSA – sem fruto, sem anelamento), médias seguidas pela mesma letra não são significativamente diferentes, quando comparadas pelo teste de Newman-Keuls ($P \leq 0,05$).

4. Conclusões

Os clones não apresentaram de maneira geral respostas divergentes aos fatores estudados, que apresentaram resultados independentes.

O crescimento vegetativo não foi afetado pelas diferentes relações fonte:dreno, e nem pela disponibilidade de radiação, justificando-se pela padronização da área foliar no início do experimento.

O clone 6 obteve maiores valores de crescimento durante todos os períodos sob sombreamento, já o clone 12, apresentou maiores valores a pleno sol.

O clone 12, apresentou menores valores de condutância estomática e transpiração quando cultivado a pleno sol, sendo tais características desejáveis por propiciarem melhor eficiência do uso da água.

As taxas fotossintéticas não foram afetadas pela disponibilidade de radiação e não houve impactos negativos da disponibilidade de radiação sobre a maquinaria fotossintética, sendo que o clone 12 apresentou valores menores de condutância estomática e transpiração quando cultivada a pleno sol, mostrando sua adaptabilidade a esse ambiente.

5. Referência

AMARAL, JAT do; RENA, ALEMAR BRAGA; AMARAL, JFT do. 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.

AMARAL, JAT do, *et al.* Crescimento vegetativo e produtividade de cafeeiros Conilon propagados por estacas em tubetes. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 31, n. 6, p. 1624-1629, 2007.

ANTUNES, WERNER C. *et al.* Allometric models for non-destructive leaf area estimation in coffee (*Coffea arabica* and *Coffea canephora*). **Annals of Applied Biology**, v. 153, n. 1, p. 33-40, 2008.

ARAÚJO, ANDRÉ VASCONCELOS *et al.* Microclima e crescimento vegetativo do café conilon consorciado com bananeiras. **Coffee Science**, v. 10, n. 2, p. 214-222, 2015.

BATISTA, KARINE DIAS. Variações diurnas da fotossíntese e efeitos do anelamento de ramos sobre a fotossíntese e o metabolismo do carbono em café arábica. Tese de Doutorado. **Universidade Federal de Viçosa**. 2008.

BLIGH, E. GRAHAM; DYER, W. JUSTIN. A rapid method of total lipid extraction and purification. **Canadian journal of biochemistry and physiology**, v. 37, n. 8, p. 911-917, 1959.

CANNELL, M. G. R. Production and distribution of dry matter in trees of *Coffea arabica* L. in Kenya as affected by seasonal climatic differences and the presence of fruits. **Annals of Applied Biology**, v. 67, n. 1, p. 99-120, 1971.

CANNELL, M. G. R. Physiology of the coffee crop. In: **Coffee**. Springer US, 1985. p. 108-134.

CARAMORI, P. H. *et al.* Arborização de cafezais e aspectos climatológicos. **Arborização de Cafezais no Brasil**. Edições UESB, Vitória da Conquista, p. 19-42, 2004.

CARVALHO, A. *et al.* Café. **O melhoramento de plantas no Instituto Agrônomo**, v. 1, p. 29-76, 1993.

CASTRO, ALBERTO MOURA DE. Efeito de desfrutificações seqüenciadas sobre o crescimento e a produção do cafeeiro arábico. 2002.

CAVATTE, P. *et al.* Physiological responses of two coffee (*Coffea canephora*) genotypes to soil water deficit. **Droughts: causes, consequences and predictions**. New York: Nova Science Publishers, p. 1, 2008.

CHARRIER, A.; BERTHAUD, J. Principles and methods in coffee plant breeding: *Coffea canephora* Pierre. **Coffe: Agronomy**. London, v. 4, p. 167-197, 1988.

CHAVES FILHO, JALES TEIXEIRA; DE OLIVEIRA, RICARDO FERRAZ. Variação Saonal do Amido Armazenado em Ramos Plagiotrópicos do Cafeeiro. **Estudos**, v. 35, n. 1, p. 85-102, 2008.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO – CONAB (2014). **Café Brasil: Série histórica de produção**:<http://www.conab.gov.br/conabweb/download/safra/> > Acesso em: 15/03/2016.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO - CONAB. **Acompanhamento da safra brasileira de grãos – Safra 2015/2016**. Disponível em:< <http://www.conab.gov.br/> > Acesso em: 25 jul. 2016.

CONAGIN, CÂNDIDA HELENA; MENDES, A. J. T. Pesquisas citológicas e genéticas em três espécies de Coffea: auto-incompatibilidade em Coffea canephora Pierre ex Froehner. 1961

COSTE, RENE. **Coffee; the plant and the product**. 1992.

DALCOMO, J. M. *et al.* Evaluation of genetic divergence among clones of conilon coffee after scheduled cycle pruning. **Genetics and molecular research: GMR**, v. 14, n. 4, p. 15417, 2015.

DALMAGO, G.A.; HELDWEIN, A.B.; NIED, A.H.; GRIMM, E.L.; PIVETTA, C.R. Evapotranspiração máxima da cultura de pimentão em estufa plástica em função da radiação solar, da temperatura, da umidade relativa e do déficit de saturação do ar. **Ciência Rural**, v. 36, n. 3, p. n3, 2006.

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

DAMATTA, F. M.; MATSUMOTO, S. N. Fisiologia do cafeeiro em sistemas arborizados. **Arborização de cafezais no Brasil. Empresa Gráfica da Bahia, Salvador**, p. 87-107, 2004b.

DAMATTA, FÁBIO M.; RAMALHO, JOSÉ D. COCHICHO. Impacts of drought and temperature stress on coffee physiology and production: a review. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 18, n. 1, p. 55-81, 2006.

DAMATTA, FÁBIO M. *et al.* Ecophysiology of coffee growth and production. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 19, n. 4, p. 485-510, 2007.

DAMATTA, FÁBIO M. *et al.* 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. *et al.* Coffee: environment and crop physiology. **Ecophysiology of tropical tree crops. Nova Science Publishers: New York**, p. 181-216, 2010.

DARDENGO, MARIA CHRISTINA JUNGER DELÔGO. **Influencia da disponibilidade hídrica no crescimento inicial do cafeeiro Conilon**. 2006. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Espírito Santo.

DUAN, WEI *et al.* Photosynthetic response to low sink demand after fruit removal in relation to photoinhibition and photoprotection in peach trees. **Tree Physiology**, v. 28, n. 1, p. 123-132, 2008.

DUBBERSTEIN, DANIELLY *et al.* Concentração de cálcio e magnésio em folhas e frutos de *Coffea canephora* cultivado na Amazônia Sul Ocidental. 2015.

DUSSERT, S. *et al.* Diversité génétique des plantes tropicales cultivées. **CIRAD, Montpellier**, p. 175-194, 1999.

FAZUOLI, L. C.; THOMAZIELLO, R. A.; CAMARGO, MBP de. Aquecimento global, mudanças climáticas e a cafeicultura paulista. **O Agrônomo**, v. 59, n. 1, p. 19-20, 2007.

FERREIRA, DANIEL FURTADO. Sisvar: a computer statistical analysis system. **Ciência e agrotecnologia**, v. 35, n. 6, p. 1039-1042, 2011.

FERRÃO, ROMÁRIO GAVA *et al.* Parâmetros genéticos em café Conilon. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 43, n. 1, p. 61-69, 2008.

FRANCK, NICOLÁS *et al.* 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.

GENTY, BERNARD; BRIANTAIS, JEAN-MARIE; BAKER, NEIL R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects**, v. 990, n. 1, p. 87-92, 1989.

HENDRY, G. A. F.; PRICE, A. H. **Stress indicators: chlorophylls and carotenoids**. 1993.

IPCC Climate *et al.* Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. **USA Cambridge University Press**, v. 1, p. 32, 2014.

KASAI, MINOBU. Regulation of leaf photosynthetic rate correlating with leaf carbohydrate status and activation state of Rubisco under a variety of photosynthetic source/sink balances. **Physiologia plantarum**, v. 134, n. 1, p. 216-226, 2008.

KOZLOWSKI, T. T. Carbohydrate sources and sinks in woody plants. **The Botanical Review**, v. 58, n. 2, p. 107-222, 1992.

LANE, ANNIE; JARVIS, ANDREW. Changes in climate will modify the geography of crop suitability: agricultural biodiversity can help with adaptation. **SAT ejournal**, v. 4, n. 1, p. 1-12, 2007.

LICHTENTHALER, HARTMUT K. [34] Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. **Methods in enzymology**, v. 148, p. 350-382, 1987.

LIN, BRENDA B. Agroforestry management as an adaptive strategy against potential microclimate extremes in coffee agriculture. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 144, n. 1, p. 85-94, 2007.

LOESCHER, WAYNE H.; MCCAMANT, THADDEUS; KELLER, JOHN D. Carbohydrate reserves, translocation, and storage in woody plant roots. **HortScience**, v. 25, n. 3, p. 274-281, 1990.

MAESTRI, M.; BARROS, R.S.; RENA, A.B. Coffee. In: LAST, F.T. (Ed.). **Tree crop ecosystems**. 1.ed. Amsterdam: Elsevier Publishers, 2001. p.339-360.

MALAVOLTA, E. Nutrição mineral e adubação do cafeeiro: colheitas máximas econômicas. **São Paulo: Agronômica Ceres**, 1993.

MALAVOLTA, EURÍPEDES. **Historia do café no Brasil: Agronomia agricultura e Comercialização**. Editora Agronômica Ceres Ltda., 2000.

MATOS, FÁBIO S. *et al.* Phenotypic plasticity in response to light in the coffee tree. **Environmental and Experimental Botany**, v. 67, n. 2, p. 421-427, 2009.

MEDHURST, J. L. *et al.* Photosynthetic capacity increases in *Acacia melanoxylon* following form pruning in a two-species plantation. **Forest ecology and management**, v. 233, n. 2, p. 250-259, 2006.

MORAIS, HEVERLY *et al.* 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, HEVERLY *et al.* Microclimatic characterization and productivity of coffee plants grown under shade of pigeon pea in Southern Brazil. **Pesquisa agropecuária brasileira**, v. 41, n. 5, p. 763-770, 2006.

MORAIS, L. E. *et al.* The effects of pruning at different times on the growth, photosynthesis and yield of conilon coffee (*Coffea canephora*) clones with varying patterns of fruit maturation in southeastern Brazil. **Experimental Agriculture**, v. 48, n. 02, p. 210-221, 2012.

MORAIS D.S. Crescimento e variações diurnas da fotossíntese de genótipos de *coffea canephora* cultivados à campo sob condições contrastantes de disponibilidade de luz. (Dissertação) **Universidade Federal do Espírito Santo**, Alegre-ES. 2016.

MOTTA FILHO, J.P. Cultura do café no Brasil: manual de recomendações. 4. ed. Rio de Janeiro: **IBC/GERCA**, 1981.

MOTA J.W.S.; DAMATTA F.M.; BARROS R.S.; MAESTRI M. Vegetative growth in *Coffea arabica* affected by irrigation, daylength and fruiting. **Tropical Ecology (India)**, v. 38, n. 1, p. 73-79, 1997.

- NOGUEIRA, NATIÉLIA O. *et al.* Teor de nitrogênio, clorofila e relação clorofila-carotenoide em café arábica em solo submetido a diferentes corretivos de acidez. **Agrária-Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 8, p. 390-395, 2013.
- OLIOSI, G. *et al.* Influência de diferentes fontes de adubos nitrogenados no crescimento de ramos do cafeeiro conilon. 2012.
- O'NEILL, PATRICK M.; SHANAHAN, JOHN F.; SCHEPERS, JAMES S. Use of chlorophyll fluorescence assessments to differentiate corn hybrid response to variable water conditions. **Crop Science**, v. 46, n. 2, p. 681-687, 2006.
- PARTELLI, FÁBIO LUIZ *et al.* Cold induced changes on sugar contents and respiratory enzyme activities in coffee genotypes. **Ciência Rural**, v. 40, n. 4, p. 781-786, 2010.
- PARTELLI, FÁBIO LUIZ *et al.* Dry matter and macronutrient accumulation in fruits of conilon coffee with different ripening cycles. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 38, n. 1, p. 214-222, 2014.
- PEZZOPANE, JOSÉ RICARDO MACEDO *et al.* Microclimate in coffee plantation grown under grevillea trees shading. **Acta Scientiarum. Agronomy**, v. 33, n. 2, p. 201-206, 2011.
- POORTER, HENDRIK; REMKES, CARLO. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. **Oecologia**, v. 83, n. 4, p. 553-559, 1990.
- PREZOTTI, L. C. *et al.* Manual de recomendação de calagem e adubação para o Estado do Espírito Santo: 5ª aproximação. **Vitória: SEEA/Incaper/Cedagro**, p. 305, 2007.
- PRIESTLY, C. A. Carbohydrate resources within the perennial plant. **Soil Science**, v. 94, n. 3, p. 198, 1962.
- RENA, A.B.; MAESTRI, M. Ecofisiologia do cafeeiro. In: CASTRO, P.R.C.; FERREIRA, S.O.; YAMADA, T. (Eds.). Ecofisiologia da produção agrícola. Piracicaba: **Associação Brasileira para a Pesquisa da Potassa e Fósforo**, p.119-147, 1987.
- RICCI, MARTA DOS SANTOS FREIRE; JUNIOR, DAVID GORONCI COCHETO; DE ALMEIDA, FERNANDA FÁTIMA DELGADO. Condições microclimáticas, fenologia e morfologia externa de cafeeiro em sistemas arborizados e a pleno sol. **Coffee Science**, v. 8, n. 3, p. 379-388, 2014.
- RONCHI, CLÁUDIO P. *et al.* Growth and photosynthetic down-regulation in Coffea arabica in response to restricted root volume. **Functional Plant Biology**, v. 33, n. 11, p. 1013-1023, 2006.
- 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. Varginha-MG: **MAPA/PROCAFÉ**, p. 114-115, 2006b.

SAKAI, E.; GALLO, P.B.; FAHL, J.I.; ARRUDA, F.B.; IAFFE, A.; PIRES, R.C. de M.; CALHEIROS, R. de O. Efeito do desenvolvimento do sistema radicular na produtividade do cafeeiro enxertado em Mococa, SP. In: **SIMPÓSIO DE PESQUISA DOS CAFÉS DO BRASIL** Brasília: Embrapa Café. v.1, p. 58-61, 2000.

SANTOS, DIERLEI *et al.* Teores de carboidratos e fluorescência da clorofila a em folhas de limeiras ácidas' Tahiti' submetidas ao anelamento e incisão anelar de ramos. **Ciencia rural**, v. 44, n. 10, p. 1725-1731, 2014.

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

SILVA, PAULO EM *et al.* The functional divergence of biomass partitioning, carbon gain and water use in *Coffea canephora* in response to the water supply: Implications for breeding aimed at improving drought tolerance. **Environmental and Experimental Botany**, v. 87, p. 49-57, 2013.

SILVA, C.M. *et al.* Optimization of the supercritical fluid coextraction of oil and diterpenes from spent coffee grounds using experimental design and response surface methodology. **Journal of supercritical Fluids**, Amsterdam, v. 85, p. 165-172, 2014.

SILES, PABLO; HARMAND, JEAN-MICHEL; VAAST, PHILIPPE. Effects of *Inga densiflora* on the microclimate of coffee (*Coffea arabica* L.) and overall biomass under optimal growing conditions in Costa Rica. **Agroforestry Systems**, v. 78, n. 3, p. 269-286, 2010.

SMITH, ALISON M.; STITT, MARK. Coordination of carbon supply and plant growth. **Plant, cell & environment**, v. 30, n. 9, p. 1126-1149, 2007.

SWAIN, T.; HILLIS, W. E. The phenolic constituents of *Prunus domestica*-the quantitative analysis of phenolic constituents. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, 10 (1), 63-68. 1959.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. Metabólitos secundários e defesa vegetal. **Fisiologia Vegetal** 3^{ed}, p. 309-334, 2004.

TREVISAN, EVELYN *et al.* Distância de internódios, crescimento acumulado e número de nós do café conilon sombreado com seringueira e a pleno sol. 2012.

VAAST, PHILIPPE *et al.* Fruit load and branch ring-barking affect carbon allocation and photosynthesis of leaf and fruit of *Coffea arabica* in the field. **Tree physiology**, v. 25, n. 6, p. 753-760, 2005.

VALLADARES, FERNANDO; NIINEMETS, ÜLO. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, p. 237-257, 2008.

VALENCIA, VIVIAN *et al.* The role of coffee agroforestry in the conservation of tree diversity and community composition of native forests in a Biosphere Reserve. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 189, p. 154-163, 2014.

VAN KOOTEN, OLAF; SNEL, JAN FH. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. **Photosynthesis research**, v. 25, n. 3, p. 147-150, 1990.

VENANCIO, L.P. Sombreamento de clones de Coffea Canephora em condições de campo: crescimento vegetativo, produção e qualidade, (Dissertação) **Universidade Federal do Espírito Santo**, Alegre-ES, 2015.

WILLIAMS, LARRY E. *et al.* Effect of girdling on leaf gas exchange, water status, and non-structural carbohydrates of field-grown Vitis vinifera L.(cv. Flame Seedless). **American journal of enology and viticulture**, v. 51, n. 1, p. 49-54, 2000.

WORMER, T. M.; EBAGOLE, H. E. Visual scoring of starch in Coffea arabica L. II. Starch in bearing and non-bearing branches. **Experimental Agriculture**, v. 1, p. 41-53, 1965.

WUBS, A. M. *et al.* Genetic differences in fruit-set patterns are determined by differences in fruit sink strength and a source: sink threshold for fruit set. **Annals of botany**, v. 104, n. 5, p. 957-964, 2009.

YEMM, E. W.; WILLIS, A. J. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. **Biochemical journal**, v. 57, n. 3, p. 508, 1954.