

## AVALIAÇÃO DE ALTERAÇÕES NAS CLASSES LIPÍDICAS DAS MEMBRANAS DOS CLOROPLASTOS NA RESPOSTA AO FRIO DE *COFFEA* spp.<sup>1</sup>

Fábio Luiz. Partelli<sup>2</sup>; Paula Batista-Santos<sup>3</sup>; Paula Scotti-Campos<sup>4</sup>; Isabel P. Pais<sup>5</sup>; Virginia L. Quartin<sup>6</sup>; Henrique Duarte Vieira<sup>7</sup>; José Cochicho Ramalho<sup>8</sup>

1. Trabalho financiado pela Fundação para a Ciência e Tecnologia (proj. REEQ/374/BIO/2005, POCTI/AGG/43101/2001 e PTDC/AGR-AAM/64078/2006), co-financiado pelo FEDER e pelas bolsas SFRH/18361/2004 (P. Batista-Santos), co-financiado pelo PIDDAC/Fundo Social Europeu e PDEE (F. L. Partelli) financiado pela CAPES.
2. Professor, D.Sc., do CEUNES/UFES, São Mateus-ES, Brasil, partelli@yahoo.com.br
3. Bolsista, Lic., Centro Eco-Bio/IICT, Oeiras, Portugal, pbsantos@iict.pt
4. Pesquisadora, D.Sc., L-INIA/INRB, Oeiras, Portugal, paula.scotti@inrb.pt
5. Assist. Técnica, L-INIA/INRB, Oeiras, Portugal, isabel.pais@inrb.pt
6. Pesquisadora, D.Sc., Centro Eco-Bio/IICT e L-INIA/INRB, Oeiras, Portugal, vmalacerda@hotmail.com
7. Professor, D.Sc., CCTA/UENF, Campos dos Goytacazes- RJ, Brasil, henrique@uenf.br
8. Pesquisador, D.Sc. com Habilitação/Agregação, Centro Eco-Bio/IICT, Oeiras, Portugal, cochichor@iict.pt

**RESUMO:** As baixas temperaturas positivas afetam diversos componentes fisiológicos e bioquímicos, nomeadamente os lípidos membranares. O presente trabalho caracteriza a composição em ácidos graxos totais e das classes lipídicas de 2 genótipos pertencentes às 2 mais importantes espécies comerciais, *Coffea arabica* cv. Catuaí e *Coffea canephora* cv. Conilon clone 02 da variedade "Vitória", em condições ambientais adequadas e após alguns ajustes promovidos durante a exposição a uma descida gradual de temperatura, exposição a 4 °C e no período de recuperação seguinte. Em temperatura adequada (25/20 °C, dia/noite) a composição lipídica das membranas dos cloroplastos não mostra diferenças marcadas no que diz respeito ao teor de ácidos graxos totais (AGT) e das principais classes lipídicas (tanto em teor como em peso relativo). As classes de galactolípidos monogalactosildiacilglicerol (MGDG) e digalactosildiacilglicerol (DGDG) predominam sobre as dos fosfolípidos, representando em conjunto (MGDG + DGDG) 77% (Catuaí) e 85% (clone 02), com DGDG sobrepondo-se a MGDG. Contudo, em condições de baixas temperaturas e subsequente recuperação os genótipos apresentam diferentes comportamentos. Catuaí mostra uma significativa capacidade para promover a síntese *de novo* de AGT enquanto o clone 02 não. Tal permitiu ao primeiro alterações qualitativas nas classes lipídicas. De fato, Catuaí apresenta aumentos de teor e pesos relativos de MGDG e, principalmente, dos fosfolípidos (em particular de fosfatidilglicerol, PG), o que terá uma contribuição positiva para a menor sensibilidade ao frio deste genótipo, quando comparado com o clone 02. Esta análise de alguns componentes lipídicos das membranas dos cloroplastos pode assim ser usada como uma ferramenta de auxílio à caracterização da tolerância ao frio de plantas de café.

**Palavras-chave:** Ácidos graxos totais, aclimação, cafeeiro, classes lipídicas, frio, membranas dos cloroplastos.

## EVALUATION OF CHANGES IN LIPID CLASSES FROM CHLOROPLAST MEMBRANES IN THE RESPONSE TO COLD IN *COFFEA* spp.

**ABSTRACT:** Low temperatures affect many plant physiological and biochemical components, namely membrane lipids. The present work aimed to characterize the total fatty acid (TFA) content of class lipid composition of chloroplast membranes of 2 genotypes from the most important commercial coffee species, *Coffea arabica* cv. Catuaí and *Coffea canephora* cv. Conilon clone 02, under adequate environmental conditions, as well as after some of the adjustments triggered during a gradual temperature decrease, upon chilling exposure and in the following recovery period. Under adequate temperature (25/20 °C, day/night) the lipid composition of chloroplast membranes did not show striking differences concerning the TFA content and the main lipid classes (both in content and relative weight). Galactolipid classes monogalactosildiacilglicerol (MGDG) and digalactosildiacilglicerol (DGDG) dominate over the phospholipid ones, representing together (MGDG + DGDG) 77% (Catuaí) and 85% (clone 02), with DGDG prevailing over MGDG. However, upon cold exposure and subsequent recovery the genotypes behaved differently. Catuaí showed a significant ability to promote *de novo* synthesis of TFA while clone 02 did not. That allowed the first to undergo qualitative changes in lipid class, through increased contents and relative weight of MGDG and, mostly, of phospholipids (especially phosphatidylglycerol, PG) which could have a positive contribution towards a lower cold sensitivity, when compared to clone 02. Thus, such analysis of some lipid components of chloroplast membranes could be used as a useful tool for cold tolerance characterization of coffee plants.

**Key words:** Acclimation, chloroplast membranes, coffee tree, cold, total fatty acids, lipid classes.

## INTRODUÇÃO

As membranas celulares são estruturas dinâmicas formadas principalmente por lípidos e proteínas, constituindo uma barreira permeável e seletiva que suporta inúmeras reações biofísicas e bioquímicas. Contudo, são igualmente um dos principais alvos dos stresses ambientais, tendo assim um papel central na aclimação a condições ambientais adversas, nomeadamente às baixas temperaturas (Leshem, 1992; Routaboul *et al.*, 2000).

Alterações na fluidez membranar pela temperatura poderão constituir o primeiro sinal de percepção/dano (Siegenthaler & Trémolières, 1998). A fluidez membranar é fortemente influenciada pela temperatura ambiental e alterações na composição de ácidos gordos (e do seu grau de insaturação) e nas classes lipídicas, que têm um importante papel na tolerância/sobrevivência às baixas temperaturas (Kodama *et al.*, 1995; Routaboul *et al.*, 2000; Campos *et al.*, 2003; Wang *et al.*, 2006), podendo garantir a viabilidade de cultivo em zonas potencialmente menos adequadas.

As baixas temperaturas são um dos fatores mais importantes na limitação geográfica do café à área intertropical, já que têm efeitos fortemente negativos no crescimento da planta quando a média mensal é inferior a 15-16 °C (Barros *et al.*, 1997; Partelli *et al.*, 2010). A fotossíntese é afetada abaixo de 18 °C e temperaturas a rondar os 4 °C têm forte impacto na fotossíntese e na produção (DaMatta *et al.*, 1997; Ramalho *et al.*, 2003; Silva *et al.*, 2004; Partelli *et al.*, 2009), com as folhas maduras, as raízes e os meristemas da parte aérea mostrando particular sensibilidade (Larcher, 1995; Alonso *et al.*, 1997). Contudo, alguns genótipos de café mostram alguma capacidade de aclimatar ao frio, o que está relacionado com uma melhor proteção às condições de stresse oxidativo (Ramalho *et al.*, 2003; Fortunato *et al.*, 2010; Batista-Santos *et al.*, 2011) e a uma manutenção da estabilidade membranar (Campos *et al.*, 2003).

Neste contexto, pretende-se apresentar as alterações de composição de classes lipídicas de 2 genótipos amplamente cultivados no Brasil, *C. arabica* cv Catuaí e *C. canephora* cv. clone 02, e a sua possível relação com a moderada tolerância ao frio do primeiro e a grande sensibilidade do segundo. Espera-se que este tipo de análise possa contribuir para a gestão e selecção de genótipos mais adequados a áreas propensas à incidência de baixas temperaturas, constituindo assim uma ferramenta para assistir aos programas de melhoramento de cafeeiro.

## MATERIAL E MÉTODOS

### *Material vegetal e condições de crescimento*

A submissão das plantas aos tratamentos de baixa temperatura decorreu como descrito em Ramalho *et al.* (2003), com pequenas alterações. Usaram-se plantas de *Coffea arabica* cv. Catuaí (IAC 81) e *C. canephora* cv. Conilon: clone 02, que são importantes genótipos produtores no Brasil. Note-se que em trabalhos anteriores se verificou que Catuaí mostrou uma sensibilidade moderada às baixas temperaturas positivas, enquanto o clone 02 revelou grande sensibilidade (Ramalho *et al.*, 2003; Partelli *et al.*, 2009; Batista-Santos *et al.*, 2011). As plantas cresceram em vasos de 10 L em condições semi-controladas de temperatura (em estufa) até cerca de 1,5 anos, após o que foram transferidas para câmaras fitoclimáticas (10000 EHHF, ARALAB, Portugal) onde foram colocadas a 25/20 °C (dia/noite) durante 2 semanas. As plantas foram então submetidas sucessivamente a: 1) uma descida gradual de temperatura (0,5 °C/dia) desde 25/20 °C até 13/8 °C, de forma a permitir a expressão de capacidade de aclimação, 2) 3 ciclos de baixa temperatura positiva (3x13/4 °C), aplicando 4 °C durante a noite e nas 4 h iniciais da manhã seguinte (por isso, com luz) seguido de subida para 13 °C no resto do dia, 3) um período de recuperação de 15 dias a 25/20 °C. O fotoperíodo foi de 12 h, humidade relativa de 65-70%, CO<sub>2</sub> externo de 380 µL L<sup>-1</sup> e irradiância de 750-850 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. As determinações foram efetuadas nos 2 pares de folhas maduras mais recentes de cada ramo, colhidas em 8-10 plantas por genótipo, após cerca de 2 h de iluminação.

### *Quantificação dos lípidos das membranas dos cloroplastos*

As membranas dos cloroplastos foram obtidas como descrito em Ramalho *et al.* (1998). A análise de ácidos graxos totais (AGT) foi efetuada como descrito por Pham Thi *et al.* (1985) com a introdução de algumas modificações de optimização para *Coffea* spp. (Ramalho *et al.*, 1998; Campos *et al.*, 2003). As classes lipídicas foram separadas de acordo com Lepage (1967) e Mangold (1961). Os ácidos graxos e as classes lipídicas foram identificadas por comparação com padrões conhecidos (Sigma).

### *Análise estatística*

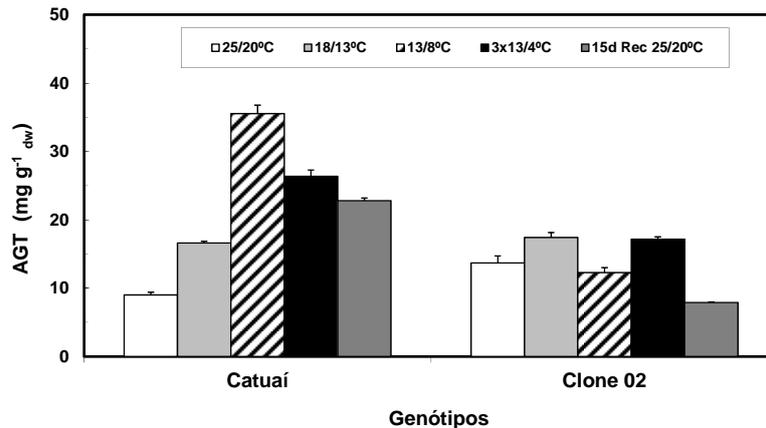
Aplicou-se uma ANOVA de fator duplo ( $P < 0.05$ ) de forma a avaliar as diferenças entre temperaturas e entre genótipos, seguida do Teste de Tukey para comparação de médias (para um nível de confiança de 95%).

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

### *Componentes lipídicos em condições controle*

Devido à importância que as membranas celulares têm em múltiplos processos metabólicos, a caracterização dos seus componentes lipídicos é crucial para a compreensão das respostas das plantas a condições ambientais limitantes, nomeadamente ao nível fotossintético, tal como sugerido anteriormente para *Coffea* spp. (Ramalho *et al.*, 1998; Campos *et al.*, 2003).

Em condições controle (25/20 °C) o teor de AGT mostrou valores próximos, com 9 em Catuaí e 13 no clone 02 (mg g<sup>-1</sup> peso seco). (Figura 1).



**Figura 1** – Alterações dos teores (mg g<sup>-1</sup> peso seco) de ácidos graxos totais (AGT) dos lipídios das membranas dos cloroplastos de *C. arabica* cv. Catuaí e *C. canephora* cv. clone 02, ao longo do período experimental. Cada valor representa a média ± erro padrão (n=3). A ANOVA mostrou diferenças entre genótipos e entre temperaturas, assim como na interação entre os 2 fatores.

Os galactolípídeos são as classes lipídicas mais abundantes nas membranas dos cloroplastos, representando 77% e 85% em Catuaí e clone 02, respectivamente (Tabela 1), valores estes semelhantes aos observados em outras plantas (Murata & Siegenthaler, 1998; Williams, 1998). O digalactosildiacilglicerol (DGDG) prevalece sobre o monogalactosildiacilglicerol (MGDG), tal como em *Pinus silvestris* (Öquist, 1982), mas contrastando com outras espécies (Harwood, 1998; Joyard *et al.*, 1998). O clone 02 mostrou o valor mais alto em ambas as classes mas o rácio MGDG/DGDG apresentou valores semelhantes nos 2 genótipos.

Por outro lado as classes de fosfolípídeos mostraram uma representatividade semelhante entre os 2 genótipos, exceto em fosfatidilglicerol (PG). De fato, esta classe apresentou teores semelhantes nos 2 genótipos, mas um peso relativo quase em dobro em Catuaí. Esta classe é a 3<sup>a</sup> mais representativa e encontra-se dentro dos valores reportados em outras espécies, que se situam entre 5-12% dos lípidos totais (Murata & Siegenthaler, 1998; Williams, 1998). fosfatidilcolina (PC), fosfatidilinositol (PI) e ácido fosfatídico (PA) não apresentaram diferenças significativas entre os genótipos.

**Tabela 1** - Alterações dos teores (mg g<sup>-1</sup> peso seco) das principais classes lipídicas e o seu peso relativo (entre parênteses) nas membranas dos cloroplastos de *C. arabica* cv. Catuaí e *C. canephora* cv. clone 02, ao longo do período experimental. A ANOVA mostrou diferenças entre genótipos e entre temperaturas, assim como na interação entre os 2 fatores. Cada valor médio (n = 3) seguido de diferentes letras expressa diferenças significativas entre genótipos para a mesma temperatura (A, B) ou entre temperaturas para o mesmo genótipo (a, b, c, d) baseados no Teste de Tukey (P < 0.05); A e a representam os valores mais elevados.

Classe Lipídica	Genótipo	Temperaturas (dia/noite, °C)							
		25/20 °C (%)	18/13 °C (%)	13/8 °C (%)	3x13/8 °C (%)	15d Rec (%)			
<b>MGDG</b>	Catuaí	4,0dA (29)	8,3cA (33)	16,0aA (39)	11,8bA (29)	9,2cA (26)			
	Cl. 02	5,8bA (30)	8,1aC (32)	4,6bB (27)	5,6bB (23)	4,6bB (26)			
<b>DGDG</b>	Catuaí	6,7cB (48)	9,4bB (37)	6,9cB (17)	16,4aA (40)	11,1bA (32)			
	Cl. 02	10,8bA (55)	14,0aA (56)	10,6bA (61)	14,6aA (61)	10,4bA (59)			
<b>MGDG</b>	Catuaí	0,59	0,89	2,33	0,72	0,83			
<b>DGDG*</b>	Cl. 02	0,54	0,58	0,43	0,38	0,44			
<b>PG</b>	Catuaí	1,4cA (9,9)	4,7bA (19)	9,7aA (24)	8,2aA (20)	8,9aA (25)			
	Cl. 02	1,0aA (5,3)	1,1aB (4,3)	0,64aB (3,6)	1,3aB (5,6)	1,4aB (7,8)			
<b>PC</b>	Catuaí	0,74bA (5,3)	1,2bA (4,8)	3,4aA (8,2)	1,2bA (3,0)	1,5bA (4,3)			
	Cl. 02	1,0aA (5,2)	0,9aA (3,6)	1,0aB (5,7)	1,3aA (5,5)	0,53aB (3,0)			
<b>PI</b>	Catuaí	0,61bA (4,4)	0,85bA (3,4)	2,3aA (5,7)	2,1aA (5,1)	2,3aA (6,7)			
	Cl. 02	0,68aA (3,5)	0,89aA (3,5)	0,51aB (2,9)	1,0aB (4,2)	0,69aB (3,9)			
<b>Galatolípídeos**</b>	Catuaí	3,4	2,3	1,3	2,2	1,4			
<b>Fosfolípídeos</b>	Cl. 02	5,8	7,1	7,0	5,2	5,7			

\* usando os valores médios das classes MGDG e DGDG apresentados nesta tabela; \*\* usando a soma dos valores médios das classes de galactolípídeos (MGDG + DGDG) e fosfolípídeos (PG+PC+PI+PA) apresentado nesta tabela.

### **Alterações nos componentes lipídicos induzidas pelo frio**

Durante a imposição gradual de frio o teor de AGT mostrou um aumento significativo em Catuaí, quadruplicando o seu valor a 13/8 °C, o que reflete uma ativa síntese *de novo* de lipídeos mesmo a baixa temperatura. Tal foi relacionado com o processo de aclimação (Öquist, 1982), pois poderá permitir ajustes qualitativos e a reparação de estruturas danificadas pela imposição de temperaturas baixas (Harwood, 1998; Campos, *et al.*, 2003). Por seu lado, o clone 02 mostrou variações moderadas durante o período de aclimação (Figura 1). Após submissão a 4 °C (*chilling*) e no período de recuperação os valores mantiveram-se altos em Catuaí, ao contrário do observado no clone 02. Neste genótipo foi ainda observado no período de recuperação uma forte perda de pigmentos fotossintéticos e necroses foliares (dados não incluídos), pelo que em conjunto os dados sugerem uma alta sensibilidade ao frio.

Fortes efeitos diferenciais foram evidentes na composição das classes lipídicas com exposição ao frio (Tabela 1), influenciados pela síntese *de novo* de lípidos observada em Catuaí mas quase ausente no clone 02. De fato, em Catuaí, MGDG seguiu a tendência de aumento dos AGT, mostrando o valor máximo a 13/8 °C e decrescendo posteriormente, apesar de manter valores significativamente superiores aos observados no controle. Já no clone 02, à exceção de um aumento transitório a 18/13 °C, o valor de MGDG manteve-se ao longo do ensaio. DGDG mostrou aumentos em ambos os genótipos, em particular após a exposição a 4 °C. Contudo, enquanto o rácio MGDG/DGDG subiu em Catuaí, a tendência inversa foi observada no clone 02. A alteração das proporções entre classes lipídicas foi já observada na aclimação a baixas temperaturas positivas. O aumento da proporção de MGDG, necessário para o funcionamento da ATPase da membrana dos tilacóides (Siegenthaler & Trémolières, 1998) e para regulação do funcionamento do fotossistema II (Iba, 2002) poderá promover a manutenção do processo fotossintético. Por outro lado a síntese de DGDG (e PG) é igualmente necessária para a estabilidade e funcionamento dos complexos de captação de luz (LHCII) (Murata & Siegenthaler, 1998), o que está de acordo com o menor nível de sensibilidade ao frio revelado por Catuaí em relação ao clone 02.

Apesar dos aumentos nos galactolipídeos, observados principalmente em Catuaí, o peso relativo destas classes diminuiu neste genótipo face a um aumento ainda maior das classes de fosfolipídeos, como se comprova pelo decréscimo do rácio entre os 2 tipos de classes. Em particular, PG apresentou um aumento para, pelo menos, o dobro da sua importância relativa a partir de 18/13 °C, característica que se manteve mesmo durante o período de recuperação. Contudo, tal aumento correspondeu a teores superiores entre 235% (18/13 °C) e 593% (13/8 °C) relativamente ao seu controle. Aumentos dos fosfolipídeos foram associados à capacidade de aclimação (Uemura *et al.*, 1995; Wang *et al.*, 2006). De fato o enriquecimento das membranas em PG (e do seu ácido gordo específico, C16:1*t*) poderá ajudar à preservação da configuração ótima da proteína D1 e do funcionamento dos fotossistemas (Siegenthaler & Trémolières, 1998; Yang *et al.*, 2005). Por seu lado, os aumentos em PC sugerem um certo grau de restauração das membranas (Harwood, 1997), e em PI estarão ligados à manutenção da estrutura membranar dos cloroplastos (Joyard *et al.*, 1998).

Desta forma, as alterações observadas em Catuaí terão possibilitado a manutenção da maquinaria fotossintética e uma recuperação mais rápida após o fim da imposição do frio (Partelli *et al.*, 2009; Batista-Santos *et al.*, 2011) a que não será igualmente alheio o reforço de alguns componentes do sistema antioxidativo (Fortunato *et al.*, 2010).

Ao invés, o clone 02 manteve (PC, PI, PA) ou diminuiu (PG) a importância relativa dos fosfolípidos, tendo-se observado teores relativamente estáveis durante todo o ensaio. Tal levou a aumentos (a 18/13 °C e 13/8 °C) ou à manutenção (após 4 °C e na recuperação) do rácio entre galactolipídeos e fosfolípidos neste genótipo.

Por outro lado, o aumento do nível de PA (que pode ser considerado um metabolito de stress (Park *et al.*, 2004) ocorre apenas em Catuaí, sugerindo um aumento de catabolismo dos lipídeos membranares (por exemplo, devido a ataque enzimático ou de espécies reativas de oxigénio). Contudo, para que as alterações qualitativas tomem lugar será necessário remover alguns ácidos graxos antes da sua substituição (por exemplo, por outros mais insaturados), pelo que o aumento de PA poderá estar relacionado com essas alterações dinâmicas.

### **CONCLUSÕES**

Os 2 genótipos (*C. arabica* cv. Catuaí e *C. canephora* cv. Conilon clone 02), que estão largamente implantados no Brasil e representam as 2 espécies de cafeeiro com maior valor comercial, mostram apenas diferenças pontuais no que se refere às classes lipídicas das membranas dos cloroplastos quando em condições adequadas de crescimento. Contudo, quando expostas a um decréscimo gradual de temperatura, as 2 cultivares revelam diferenças substanciais, que estarão relacionadas com a menor sensibilidade ao frio revelada por Catuaí comparativamente ao clone 02. Catuaí apresentou um forte aumento da síntese *de novo* de lipídeos membranares, aliado a alterações qualitativas nas classes lipídicas, com reflexos nos aumentos significativos (absolutos e proporcionais) de MGDG e, principalmente, dos fosfolípidos, em particular de PG. Tal estará certamente ligado à manutenção da maquinaria fotossintética e uma recuperação metabólica mais rápida após o fim da imposição do frio. Este tipo de análise pode assim constituir uma ferramenta na análise da tolerância a baixas temperaturas em *Coffea* spp., integrado num leque alargado de análises do qual deverá ainda fazer parte a caracterização do sistema antioxidativo.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALONSO, A.; QUEIROZ, C.S.; MAGALHÃES, A.C., Chilling stress leads to increased cell membrane rigidity in roots of coffee (*Coffea arabica* L.) seedlings. **Biochimica Biophysica Acta**, 1323, p. 75-84, 1997.
- BARROS, R.S.; MOTA, J.W.S.; DAMATTA, F.M.; MAESTRI, M., Decline of vegetative growth in *Coffea arabica* L. in relation to leaf temperature, water potential and stomatal conductance. **Field Crops Research**, 54, p. 65-72, 1997.
- BATISTA-SANTOS, P.; LIDON, F.C.; FORTUNATO, A.; LEITÃO, A.E.; LOPES, E.; PARTELLI, F.; RIBEIRO, A.I.; RAMALHO, J.C., Cold impact on photosynthesis in genotypes of *Coffea* spp. – Photosystems sensitivity, photoprotective mechanisms and gene expression. **Journal of Plant Physiology**, 168, p. 792-806, 2011.
- CAMPOS, P.S.; QUARTIN, V.; RAMALHO, J.C.; NUNES, M.A., Electrolyte leakage and lipid degradation account for cold sensitivity in leaves of *Coffea* sp. Plants. **Journal of Plant Physiology**, 160, p. 283-292, 2003.
- DAMATTA, F.; MAESTRI, M.; MOSQUIM, P.R.; BARROS, R.S., Photosynthesis in coffee (*Coffea arabica* and *C. canephora*) as affected by winter and summer conditions. **Plant Science**, 128, p. 43-50, 1997.
- FORTUNATO, A.S.; LIDON, F.C.; BATISTA-SANTOS, P.; LEITÃO, A.E.; PAIS, I.P.; RIBEIRO, A.; RAMALHO, J.C., 2010. Biochemical and molecular characterization of the antioxidative system of *Coffea* sp. under cold conditions in genotypes with contrasting tolerance. **Journal of Plant Physiology**, 167, p. 333-342.
- HARWOOD, J.L., Plant lipid metabolism. In: Dey, P.M., Harborne, J.B. (Eds.), *Plant Biochemistry*, Academic Press, San Diego, p. 237-271, 1997.
- HARWOOD, J.L., Involvement of chloroplast lipids in the reaction of plants submitted to stress. In: Siegenthaler, P.-A., Murata, N. (Eds.), *Lipids in Photosynthesis: Structure, Function and Genetics*, Series Advances in Photosynthesis, Vol. 6. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p. 287-302, 1998.
- IBA, I., Acclimation response to temperature stress in higher plants: approaches of gene engineering for temperature tolerance. **Annual Review of Plant Biology**, 53, p. 225-245, 2002.
- JOYARD, J.; MARÉCHAL, E.; MIÈGE, C.; BLOCK, M.A.; DORNE, A.-J.; DOUCE, R., Structure, distribution and biosynthesis of glycerolipids from higher plant chloroplasts. In: Siegenthaler, P.-A., Murata, N. (Eds.), *Lipids in Photosynthesis: Structure, Function and Genetics*, Series Advances in Photosynthesis, Vol. 6. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p. 21-52, 1998.
- KODAMA, H.; Horiguchi, G.; NISHIUCHI, T.; NISHIMURA, M.; IBA, K., Fatty acid desaturation during chilling acclimation is one of the factors involved in conferring low-temperature tolerance to young tobacco leaves. **Plant Physiology**, 107, 1177-1185, 1995.
- LARCHER, W., *Physiological Plant Ecology*. 3<sup>rd</sup> Ed.. Springer Verlag, Berlin, 1995. 506 p.
- LEPAGE, M., Identification and composition of turnip root lipids. **Lipids**, 2, p. 244-250, 1967.
- LESHEM, Y., *Plant membranes: A Biophysical Approach to Structure, Development and Senescence*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. The Netherlands, 1992.
- MANGOLD, H.K., Thin layer chromatography of lipids. **Journal of American Oil Chemistry Society**, 38, p. 708-727, 1961.
- MURATA, N.; SIEGENTHALER, P.-A., Lipids in photosynthesis: an overview. In: Siegenthaler, P.-A., Murata, N. (Eds.), *Lipids in Photosynthesis: Structure, Function and Genetics*, Series Advances in Photosynthesis, Vol. 6. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p. 1-20, 1998.
- ÖQUIST, G., Seasonally induced changes in acyl lipids and fatty acids of chloroplast thylakoids of *Pinus silvestris*. A correlation between the level of unsaturation of monogalatosyldiglyceride and the rate of electron transport. **Plant Physiology**, 69, p. 869-875, 1982.
- PARK, J., GU, Y., LEE, Y., YANG, Z., LEE, Y., Phosphatidic acid induces leaf cell death in *Arabidopsis* by activating the rho-related small G protein GTPase-mediated pathway of reactive oxygen species generation. **Plant Physiology**, 134, p. 129-136, 2004.
- 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**, 31: p. 619-626, 2010.
- PARTELLI, F.L.; VIEIRA, H.D.; VIANA, A.P.; BATISTA-SANTOS, P.; LEITÃO, A.E.; RAMALHO, J.C., Cold impact on photosynthetic related parameters in coffee genotypes. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 44, p. 1404-1415, 2009.
- PHAM THI, A.T.; BORREL-FLOOD, C.; VIEIRA DA SILVA, J.; JUSTIN, A.M.; MAZLIAK, P., Effects of water stress on lipid metabolism in cotton leaves. **Phytochemistry**, 24, p. 723-727, 1985.
- RAMALHO, J.C.; CAMPOS, P.S.; TEIXEIRA, M.; NUNES, M.A., Nitrogen dependent changes in antioxidant system and in fatty acid composition of chloroplast membranes from *Coffea arabica* L. plants submitted to high irradiance. **Plant Science**, 135, p. 115-124, 1998.
- RAMALHO, J.C.; QUARTIN, V.L.; LEITÃO, E.; CAMPOS, P.S.; CARELLI, M.L.C.; FAHL, J.I.; NUNES, M.A., Cold acclimation ability and photosynthesis among species of the tropical *Coffea* genus. **Plant Biol.**, 5, p. 631-641, 2003.
- ROUTABOUL, J.M.; FISCHER, S.; BROWSE, J., Trienoic fatty acids are required to maintain chloroplast function at low temperature. **Plant Physiology**, 124, p. 1697-1705, 2000.
- SIEGENTHALER, P.A.; TRÉMOLIÈRES, A., Role of acyl lipids in the function of photosynthetic membranes in

- higher plants. In: Siegenthaler, P.-A., Murata, N. (Eds.), *Lipids in Photosynthesis: Structure, Function and Genetics*, Series Advances in Photosynthesis, Vol. 6. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p. 145-173, 1998.
- SILVA, E.A.; DAMATTA, F.M.; DUCATTI, C.; REGAZZI, A.J.; BARROS, R.S., Seasonal changes in vegetative growth and photosynthesis of Arabica coffee trees. **Field Crops Research**, 89, p. 349-357, 2004.
- UEMURA, M.; JOSEPH, R.A.; STEPONKUS, P.L., Effect on plasma membrane lipid composition and freeze-induced lesions. **Plant Physiology**, 109, p. 15-30, 1995.
- WANG, X.; Li, W.; Li, M., Welti, R., Profiling lipid changes in response to low temperatures. **Physiologia Plantarum**, 126, p. 90-96, 2006.
- WILLIAMS, W.P., The physical properties of thylakoid membrane lipids and their relation to photosynthesis. In: Siegenthaler, P.-A., Murata, N. (Eds.), *Lipids in Photosynthesis: Structure, Function and Genetics*, Series Advances in Photosynthesis, Vol. 6. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p. 103-118, 1998.
- YANG, Z.; SU, X.; WU, F.; GONG, Y.; KUANG, T., Effect of phosphatidylglycerol on molecular organization of photosystem I. **Biophysical Chemistry**, 115, p. 19- 27, 2005.