

RELAÇÕES HÍDRICAS NO CAFEIEIRO

FÁBIO M. DAMATTA¹, ALEMAR B. RENA²

INTRODUÇÃO

O estudo das relações hídricas no cafeeiro é de particular interesse, uma vez que pequenas reduções na disponibilidade da água podem diminuir substancialmente o crescimento, ainda que não se observem murcha nas folhas ou quaisquer outros sinais visíveis do déficit hídrico. A redução no crescimento significa menor produção de nós disponíveis para a formação de flores, acarretando, por consequência, queda na produção de frutos. Desse modo, a compreensão das relações entre a água e o cafeeiro e suas implicações ecofisiológicas pode fornecer subsídios, ao técnico e ao pesquisador, para a tomada de decisões mais fundamentadas sobre o manejo global da lavoura e desse caro e escasso componente da produção.

Desconhece-se o número exato de espécies do gênero *Coffea*, mas, provavelmente, existem cerca de 90 espécies (Willson, 1999). Dessas, apenas *C. arabica* L. (café Arábica) e *C. canephora* Pierre (café Canéfora) têm importância econômica no mercado mundial. Provavelmente, em função de o café Arábica ser cultivado em maior extensão que o Canéfora, estudos têm sido centrados mais amiúde em Arábica. Implicitamente, a maior parte das informações abordadas neste capítulo diz respeito ao café Arábica, sem, contudo, excluir as informações concernentes ao café Canéfora (exceto quando explicitado, dados sobre Canéfora dizem respeito à sua variedade cultivada no Brasil, Kouillou, popularmente conhecida como Conilon).

Ao longo dos últimos 25 anos, foram publicadas várias revisões abordando, com diferentes profundidade e escopo, as relações entre a água e o cafeeiro (Nunes, 1976; Maestri e Barros 1977; Barros *et al.*, 1978; Kumar,

¹ Eng^o Agrônomo, D.Sc., Bolsista do CNPq, Professor Adjunto, Departamento de Biologia Vegetal, Universidade Federal de Viçosa, 36571-000 Viçosa, MG. Fax: +55 31 3899 2580 - E-mail: fdamatta@ufv.br

² Eng^o Agrônomo, PhD, Professor Titular aposentado, UFV, Consultor da EMBRAPA/Café
E-mail: abrena41@hotmail.com

1979; Alvim, 1985; Cannell, 1985; Rena e Maestri, 1985, 1986, 1987; Rena *et al.*, 1994; Barros *et al.* 1995, 1999; Maestri *et al.*, 2001). No presente capítulo, faz-se um resumo das informações aí contidas e daquelas que se julgam relevantes, mas não abordadas nas revisões citadas ou, então, publicadas posteriormente.

MOVIMENTO ESTOMÁTICO E TRANSPIRAÇÃO

No cafeeiro, o fechamento estomático tem sido freqüentemente considerado como o indicador primário do déficit hídrico. Variações no grau de abertura dos estômatos podem ocorrer até mesmo quando apenas um terço da água disponível do solo é consumida (Nunes, 1976), mas que não são acompanhadas, efetivamente, por um decréscimo proporcional nas taxas de transpiração (Bierhuizen *et al.*, 1969). Esses autores observaram que a taxa de transpiração (E^3) permaneceu em torno de 80% de seu máximo quando a água disponível do solo foi de apenas 30%. No entanto, sob forte desidratação, os estômatos podem controlar eficientemente as perdas transpiratórias.

Em geral, a condutância estomática (g_s) é maior em cafeeiros (ou folhas) à sombra que a pleno sol (Butler, 1977; Gutiérrez e Meinzer, 1994a). Os maiores valores de g_s são observados nas primeiras horas da manhã e declinam após 09h00-10h00 (Barros *et al.*, 1997). A alta sensibilidade estomática do cafeeiro a fatores ambientes como luz, temperatura e déficit de pressão de vapor (DPV) (Fanjul *et al.* 1985; Pilar-Hernández *et al.*, 1989; Gutiérrez e Meinzer, 1994b; Kanechi *et al.*, 1995a) parece estar associada àquele comportamento. Entretanto, em virtude da forte interação entre as respostas dos fatores abióticos mencionados, é muito difícil isolar os seus efeitos. De qualquer modo, alguns estudos indicam que a temperatura e o DPV, mas não as radiações fotossinteticamente ativas (I), são os fatores mais importantes no controle do comportamento estomático, desde que I

³ *Abreviaturas:* A , assimilação líquida de carbono, medida à concentração de CO_2 ambiente; A_{max} , taxa fotossintética líquida máxima, medida pela evolução de O_2 à temperatura ótima e concentração de CO_2 saturante; DPV, déficit de pressão de vapor; E , taxa de transpiração; g_c , g_l e g_s , respectivamente condutância da copa, da camada limitrofe e dos estômatos; G_i , condutividade hidráulica intrínseca; K_c , coeficiente da cultura; I , radiação fotossinteticamente ativa; Y , potencial hídrico; Y_{am} , potencial hídrico de antemanhã; Y_F , potencial hídrico foliar

esteja acima de um valor crítico (Nunes, 1988). A normalização de E para valores correntes de I e de temperatura, de modo a remover artefatos da co-variância de variáveis ambientes, mostra efeito acentuado da umidade do ar sobre o fechamento estomático, especialmente quando a umidade do solo é baixa. Por outro lado, altas temperaturas foliares associadas a altos DPV determinam forte redução em g_s , independentemente do potencial hídrico foliar (Ψ_f) (Barros et al., 1997). Aumentos na velocidade do vento também determinam declínios substanciais em E e na condutância da copa (g_c) do cafeeiro à difusão do vapor d'água (desde que normalizados para I), em consequência do aumento do DPV (Gutiérrez et al., 1994). Portanto, a presença de quebra-ventos, em períodos com o ar quente e seco, poderia aumentar a eficiência da irrigação.

A perda da água diretamente das células-guarda para o ar é um fator preponderante no fechamento estomático e a natureza da epiderme foliar, especialmente os ectodesmas dessas células, desempenha um papel fundamental na sensibilidade estomática ao DPV da atmosfera. A sensibilidade dos estômatos ao DPV constitui, a curto prazo, um controle fino e eficiente da abertura sob baixa umidade do ar, mas, a longo prazo, a disponibilidade da água do solo parece estabelecer o padrão da abertura estomática máxima (Rena et al., 1994).

O controle estomático sobre a transpiração tem sido inferido, tradicionalmente, de medidas de g_s em nível foliar obtidas com porômetros ou sistemas de trocas gasosas (Wullschleger et al., 1998). Todavia, a extrapolação das taxas de transpiração em nível foliar para a planta inteira é problemática, uma vez que, na medida em que a folha transpira, a umidade em seu entorno aumenta e, desse modo, há um desacoplamento entre a pressão de vapor na superfície da folha e no ar turbulento, alterando, em última análise, a condutância da camada limítrofe, g_l (Meinzer et al., 2001). Alterações na morfologia da copa, ou na densidade de plantio, também alteram g_l e, por extensão, g_c e a transpiração total da planta. Com efeito, cafeeiros com copas mais abertas (ou menos densas) apresentam maiores valores de g_c , apesar de valores similares de g_s em relação a cultivares com copas mais densas (Tausend et al., 2000a). De fato, diferenças na regulação da transpiração entre cultivares de café parecem ser governadas por diferenças na arquitetura hidráulica [*i.e.*, a estrutura e as propriedades do sistema de transporte que governam o balanço entre a eficiência do suprimento da água e a área foliar transpirante total; Zimmermann (1978)]

em vez de diferenças no comportamento dos estômatos (Tausend et al., 2000b). Esses autores observaram correlações desprezíveis entre E e g_c com Ψ_F e, de modo oposto, uma forte relação entre E e g_c com a condutância hidráulica específica (G_t). Relações lineares também foram observadas entre E e G_t , g_c e G_t e g_s e G_t em três cultivares de café Arábica. Isso sugere, por conseguinte, que a transpiração total seria limitada pela condutância hidráulica numa ampla faixa de G_t observada (Tausend et al., 2000b).

A rigor, não há uma relação direta entre área foliar total e transpiração total, apesar de plantas com maior área foliar poderem exaurir mais rapidamente a água disponível no solo. A transpiração, além de depender da área foliar, varia também com as condutâncias parciais ao longo da rota folha/atmosfera. Por exemplo, Tausend et al. (2000a) verificaram numa cultivar de Arábica (Typica; copa cônica e relativamente aberta, com área foliar total por planta de $22 \pm 1,7 \text{ m}^2$) que a transpiração total máxima, medida por fluxo de seiva, foi de $13 \text{ kg planta}^{-1} \text{ dia}^{-1}$, enquanto em outra cultivar (Catuaí Amarelo; copa mais densa, com área foliar total por planta de $27,5 \pm 3,3 \text{ m}^2$) o valor máximo de transpiração não passou de $8 \text{ kg planta}^{-1} \text{ dia}^{-1}$. Para as condições experimentais de Tausend et al. (2000a), pode-se inferir que o consumo máximo de água atingiria um valor de 3 mm dia^{-1} , ou quase $11000 \text{ ton ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$. Ressalta-se que esses valores referem-se à perda de água por transpiração, e não por evapotranspiração.

A manipulação da arquitetura hidráulica via desfolhamento parcial não se refletiu em alterações na transpiração total (medida por fluxo de seiva), em g_s ou em G_t (Tausend et al., 2000a). Desse modo, não se pode, ou não se deve, considerar a idéia de que as necessidades de água para a planta inteira reduzir-se-iam, na medida em que práticas agrícolas, como a poda em suas várias nuanças, fossem levadas a termo. Nessa condição, poderia haver maior circulação de ventos, alterando g_l , o que permitiria aumentar g_c e o fluxo de seiva sem um aumento concomitante em g_s . Aumentos em g_l reduziriam, também, a umidade do ar próxima à superfície da folha. Essas relações ilustram o balanço dinâmico entre as componentes da condutância na fase gasosa e as propriedades hidráulicas em base de área foliar.

A condutância média da copa do cafeeiro aumenta normalmente após certo limite de área foliar. Como consequência, a evapotranspiração da cultura também sofre incrementos, em razão de maior superfície foliar evaporante, na medida em que a copa se desenvolve. A razão entre a evapotranspiração da cultura e a evapotranspiração de uma referência é

normalmente expressa pelo coeficiente da cultura (K_c). Para lavouras em formação, Gutiérrez e Meinzer (1994) obtiveram valores de K_c de 0,59 (plantas com 18 meses, 3968 plantas ha^{-1}) contra 0,45 observado por Antunes et al. (2000) (plantas com 20 meses, 5000 plantas ha^{-1}). Para lavouras já formadas e sob hidratação adequada, K_c varia tipicamente de 0,7 a 0,8, podendo decrescer para 0,4 durante períodos prolongados de estiagem, como consequência, principalmente, da redução de g_s (Gutiérrez e Meinzer, 1994b). Iaffe et al. (2000) deduziram que K_c para o cafeeiro, em função da deficiência hídrica (D , mm), pode ser dado pela seguinte equação: $K_c = -0,00003D^2 - 0,004D + 0,84$. Assim, K_c será zero quando a deficiência hídrica for de 113,3 mm. De qualquer modo, paralelamente à redução de K_c com o déficit hídrico, a razão de Bowen, *i.e.*, a razão entre a dissipação térmica por calor sensível e calor latente, aumenta para valores superiores à unidade (Gutiérrez e Meinzer, 1994c). Após irrigação, Ψ_L e K_c retornam rapidamente a seus valores originais. Esses dados indicam que, mesmo sob déficit hídrico severo, a copa de cafeeiro é capaz de manter taxas de trocas de gases em níveis relativamente elevados, e atesta um alto grau de tolerância à seca. Carr (2001) discute aspectos relacionados à evapotranspiração do cafeeiro com mais profundidade.

ASSIMILAÇÃO DO CARBONO

No cafeeiro, particularmente no Arábico, a assimilação líquida do carbono (A) é fortemente afetada pela desidratação do solo (DaMatta et al., 1997). Tem-se observado, em variedades Arábicas cultivadas em vaso, uma redução gradual em A e na capacidade fotossintética máxima (A_{max}) a partir de potenciais hídricos de antemanhã (Ψ_{am}) em torno de -1,0 MPa (Rodrigues, 1988). Uma vez que valores de A_{max} são medidos sob concentração saturante de CO_2 e, portanto, independente de efeitos estomáticos, pode-se inferir que a redução nas taxas fotossintéticas seria determinada, em grande extensão, por menor eficiência carboxilativa ou por maior resistência à difusão do CO_2 , desde as cavidades sub-estomáticas até os cloroplastos. Por outro lado, a redução observada na fotossíntese em um clone de Canéfora foi essencialmente governada por limitações estomáticas nas fases iniciais da desidratação ($\Psi_{am} = -1,5$ MPa); sob deficiência hídrica severa (murcha

visível nas primeiras horas da manhã, $\Psi_{am} = -2,7$ MPa), contudo, apenas eventos não-estomáticos responderam pelas reduções substanciais observadas na fotossíntese (DaMatta et al., 1997). Kanechi et al. (1995b), comparando a fotossíntese em três espécies (*C. arabica* cv. Typica, *C. canephora* linhagem Canéfora-1 e *C. liberica* linhagem Liberica-1), verificaram que *A* se reduzia com o decréscimo de Ψ_F , gradualmente em Typica e abruptamente nos outros dois genótipos. Inibição de 50% em *A* ocorreu a Ψ_F de $-2,6$, $-1,7$ e $-2,1$ MPa em Typica, Canéfora e Liberica, respectivamente, fato atribuído por Kanechi e colaboradores às reduzidas condutâncias estomática e mesofílica. Em outro estudo, DaMatta et al. (2000b) não observaram quaisquer reduções significativas em *A* de um clone de Canéfora em campo, medida por volta das 09h00, mesmo quando Ψ_{am} era de $-2,66$ MPa. É improvável que a redução na fotossíntese do cafeeiro, sob déficit hídrico, seja influenciada por perda de pigmentos ou decréscimos nas taxas das reações fotoquímicas da fotossíntese, uma vez que esses parâmetros mostram-se virtualmente invariáveis, mesmo a Ψ_F da ordem de $-4,5$ MPa (Almeida e Maestri, 1996). Provavelmente, limitações não-estomáticas da fotossíntese são determinadas, em larga escala, pelo comprometimento da regeneração da ribulose-1,5-bisfosfato, o acceptor primário do CO_2 nas plantas C_3 , e por um decréscimo na atividade da enzima de carboxilação, a Rubisco. Sob deficiência hídrica rapidamente imposta, verificou-se em uma cultivar de Arábica declínio de cerca de 60% na atividade inicial, mas não na concentração, daquela enzima [$\Psi_F = -3,0$ MPa; Kanechi et al. (1996)]. Sob déficit hídrico estabelecido gradualmente, observaram-se também decréscimos na concentração da Rubisco (Kanechi et al., 1991).

A maioria dos estudos que relaciona a redução da fotossíntese do cafeeiro com o déficit hídrico foi conduzida sob condições controladas, em níveis relativamente baixos de irradiância. Todavia, em nível de campo, períodos de estiagem são frequentemente associados a altas irradiâncias e temperaturas. Nessa condição, a dissipação de calor latente pela transpiração é grandemente reduzida em razão do fechamento estomático (Gutiérrez e Meinzer, 1994c), acarretando substancial elevação da temperatura foliar e, provavelmente, da fotorrespiração, o que contribui mais ainda para a redução da assimilação líquida do carbono. De qualquer modo, o excesso de irradiância não utilizado pela fotossíntese gera redução na eficiência fotoquímica do fotossistema II – fotoinibição (DaMatta e Maestri, 1997).

Adicionalmente, a atividade carboxilativa da Rubisco, sob condições de déficit hídrico, é sensivelmente menor em folhas expostas diretamente à luz solar do que nas folhas mais internas da copa do cafeeiro (Kanechi et al., 1996). Isso explica, pelo menos em parte, porque a fotossíntese é maior à sombra após longos períodos de estiagem.

Os efeitos combinados do déficit hídrico e das altas irradiâncias sobre a capacidade fotossintética do cafeeiro podem variar largamente entre cultivares. Nenhuma resposta sinérgica àquelas variáveis foi observada em Catuaí Vermelho e Canéfora, cultivados em vaso, sob deficiência hídrica moderada ($\Psi_{\text{am}} = -1,5$ MPa). No entanto, sob forte déficit hídrico ($\Psi_{\text{am}} = -2,7$ MPa), valores de A_{max} para Catuaí foram da ordem de $1,5 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, contra cerca de $9 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em Canéfora (DaMatta et al., 1997), evidenciando maior tolerância da maquinaria fotossintética à desidratação de Canéfora, sob condições de alta irradiância, em relação à de Catuaí. Todavia, em cafeeiros em campo, Ψ_{f} na antemã raramente cai abaixo de $-1,5$ MPa (Rena et al., 1994), pelo menos nas condições de Viçosa (MG) e, adicionalmente, sob condições naturais, o déficit hídrico é estabelecido gradualmente, permitindo às plantas ajustarem-se a essa condição, minimizando, pois, impactos de tensões ambientes. Nesse respeito, especialmente em Canéfora, observa-se, visualmente, enrolamento da folhagem e alteração de seu ângulo de orientação, interceptando, desse modo, menor fluxo de fótons, com conseqüente redução do potencial fotoinibitório do excesso de luz.

TOLERÂNCIA À SECA

As espécies do gênero *Coffea* são originárias de regiões africanas onde a elevada precipitação anual (1500-2000 mm) exibe uma forte distribuição sazonal, com vários meses consecutivos praticamente sem chuvas. Isso deve ter contribuído, evolutivamente, para o desenvolvimento de considerável tolerância à seca observada no cafeeiro (Kumar e Tieszen, 1980), além de ter, possivelmente, sincronizado a planta às necessidades de um período de baixa disponibilidade hídrica para desencadear eventos fenológicos tais como a quebra de dormência de gemas florais (Alvim, 1960; Barros et al., 1978; Crisosto et al., 1992). De fato, sob condições normais

de cultivo, lavouras implantadas e conduzidas corretamente não só resistem satisfatoriamente a longos períodos de estiagem como, também, recuperam-se muito rapidamente após o fim de um período seco.

Via de regra, as folhas do cafeeiro mantêm elevado teor relativo de água mesmo a potenciais hídricos consideravelmente negativos (Nunes, 1976, Akunda e Kumar, 1981; Josis et al., 1983; Gross e Pham-Nguyen, 1987; DaMatta et al., 1993, 2001) e, portanto, sintomas visíveis de murcha são raros, a menos que a umidade do solo seja muito baixa. A conservação da turgescência foliar tem sido explicada, por um lado, pelo eficiente fechamento dos estômatos sob condições de deficiência hídrica e possivelmente pela baixa condutância cuticular e, por outro, pela capacidade intrínseca de extração da água do solo e profundidade do sistema radicular. Apesar de as raízes do cafeeiro se concentrarem nas camadas superficiais do solo, elas podem alcançar profundidades de até 3 m ou mais (Rena e Guimarães, 2000; Carr, 2001), absorvendo quantidades significativas de água durante longos períodos de estiagem. Por seu turno, maior capacidade de extração da água pode ser determinada, em parte, por um ajustamento osmótico, definido como sendo uma redução no potencial osmótico em consequência de acúmulo líquido de solutos, e pelo decréscimo na elasticidade da parede celular, um mecanismo pelo qual Ψ_F pode ser grandemente reduzido sem decréscimos substanciais na turgescência global da planta (Kramer e Boyer, 1995; Turner, 1997). Tem-se demonstrado que genótipos do grupo Canéfora exibem maior potencial de ajustamento osmótico e de decréscimos na elasticidade (DaMatta et al., 1993), além de apresentarem, via de regra, sistema radicular mais profundo em relação a cultivares Arábicos (Ramos e Lima, 1980), compensando, pois, as perdas transpiratórias via aumento na absorção total de água. Matiello (1998) chega a afirmar que o volume do sistema radicular do Canéfora suplanta o de Arábica por um fator de 3 a 5. Entretanto, Rena e Guimarães (2000) apresentam evidências de que o sistema radicular de Canéfora, pelo menos em alguns genótipos, não é significativamente diferente do de Arábica. Neste, o fechamento dos estômatos tem sido apontado como sendo o principal mecanismo controlador da turgescência (Nunes, 1976), embora ajustes osmóticos (DaMatta et al., 1993) e elásticos (Meinzer et al., 1990b) também se revistam de importância. Deve-se ressaltar, todavia, que, na medida em que a disponibilidade hídrica é reduzida, uma maior capacidade de absorção da água pode não ser suficiente para manter a turgescência foliar se g_s não

for substancialmente reduzida. É provável, portanto, que, durante longos períodos de estiagem e, ou, quando a capacidade de retenção de água do solo é relativamente baixa, um maior potencial de tolerância à seca pode ser observado pela capacidade de o cafeeiro retardar o início de déficits foliares severos e pela sua capacidade de atenuar a redução do volume do simplasto, o sistema de citoplasmas interconectados por plasmodesmas. Na realidade, há evidências de que, na medida em que a disponibilidade da água do solo se reduz, a manutenção da integridade protoplasmática, de A e de g_s , estaria mais associada às variações do volume relativo do simplasto do que com as variações globais da turgescência da folha (Meinzer et al., 1990b). Aparentemente, haveria um volume relativo ótimo do simplasto, acima ou abaixo do qual A e g_s decresceriam. Essa hipótese é consistente com a de outros estudos em que as relações fotossíntese/volume do simplasto têm sido analisadas (Sen Gupta e Berkowitz, 1987; Kubiske e Abrams, 1994). Portanto, não só a turgescência, mas também o volume do simplasto deve ser considerado em termos de manutenção das trocas gasosas sob baixa disponibilidade hídrica.

Há muito se têm procurado parâmetros fisiológicos que caracterizem o estado hídrico foliar e o potencial de tolerância à seca em cultivares de café. Nesse contexto, a eficiência quântica do fotossistema II, avaliada pela cinética de emissão de fluorescência da clorofila a (DaMatta et al., 1997, 2002; Lima et al., 2002), assim como os níveis de clorofila (Kanechi et al., 1991; Almeida e Maestri, 1996; DaMatta et al., 1997), são francamente estáveis mesmo sob severa desidratação e, por conseguinte, não podem ser tomados como indicadores de tolerância à seca. O mesmo aplica-se a g_s e ao curso de recuperação do Ψ_F após um período de estiagem, posto que aqueles parâmetros retornam a valores normais após a seca, sem uma recuperação correspondente da capacidade fotossintética (Golberg et al., 1984). A taxa de transporte de elétrons também não parece ser um parâmetro sensível à falta d'água, visto que decresce em pequena extensão e semelhantemente em genótipos contrastantes quanto à tolerância à seca (Lima et al., 2002). No entanto, a manutenção parcial do transporte de elétrons, ainda que a fotossíntese líquida seja suprimida, pode acarretar aumentos substanciais na fotorredução do oxigênio, em nível de FSI (reação de Mehler) e, em última instância, aumentar danos advindos de um estresse oxidativo. Em Canéfora, clones mais tolerantes parecem ter um sistema enzimático para a remoção de espécies ativas de oxigênio mais eficiente

que o de clones sensíveis (Lima et al., 2002), como ocorre em genótipos tolerantes à seca de outras espécies (Sgherri et al., 2000). O acúmulo de prolina e de compostos de amônio quaternário que, em alguns casos, tem sido tomado como indicador de tolerância ao déficit hídrico, também não se correlaciona satisfatoriamente com tolerância à seca em vários cultivares de Arábica e Canéfora; todavia, o acúmulo daqueles compostos parece ser um indicador sensível do estado de hidratação foliar (Maestri et al., 1995). Provavelmente, Ψ_{am} , que independe largamente das condições da atmosfera, parece indicar melhor o estado hídrico do cafeeiro, podendo, portanto, ser utilizado como um índice mais adequado para a estimativa da necessidade de irrigação (Nunes e Duarte, 1969).

Trabalhando com cinco cultivares de café Arábica, Meinzer et al. (1990a) observaram que, sob irrigação, maior eficiência do uso da água [estimada a partir da discriminação isotópica do carbono; Farquhar et al. (1989)] foi decorrência de menor abertura estomática do que maior capacidade fotossintética a uma dada g_s ; este fato sugere, portanto, que maior eficiência do uso da água poderia limitar a fotossíntese (e a produção) em ambientes sem restrição hídrica. Em contraste, cultivares com menor eficiência do uso da água, sob irrigação, exauriram a água disponível mais rapidamente e exibiram sintomas de deficiência hídrica mais precocemente após a suspensão da irrigação. Os resultados de Meinzer et al. (1990a) sugerem que a eficiência do uso da água estimada via discriminação isotópica do carbono, medida em plantas irrigadas, poderia servir como um critério prático para prever o desempenho genotípico sob condições de seca. Por outro lado, o uso da análise isotópica do carbono não permitiu discriminar satisfatoriamente clones de café Canéfora com diferentes sensibilidades à seca (DaMatta et al., 2000b).

Em café Arábica, Wormer (1965) e Tesha e Kumar (1978) observaram que a aplicação de fertilizantes nitrogenados aumenta a abertura estomática; com o incremento do suprimento de N, a transpiração aumentou sob condições irrigadas, mas diminuiu pronunciadamente sob baixa umidade do solo (Tesha e Kumar, 1978). Isso se reveste de vantagens óbvias em relação à tolerância à seca, na medida em que permitiria a maximização do ganho de carbono sob condições hídricas favoráveis e, sob déficit hídrico, atenuaria a perda de água. Não obstante, DaMatta et al. (2001), combinando medidas de trocas gasosas e análise isotópica do carbono, não verificaram qualquer efeito da concentração do N foliar (1,7 e 3,2%) sobre a transpiração

de um clone de café Canéfora, independentemente da disponibilidade hídrica. Todavia, maiores concentrações de N resultaram em alterações pronunciadas nas relações hídricas das plantas sob déficit hídrico, aumentando a rigidez da parede celular e permitindo o estabelecimento de ajustamento osmótico, dois mecanismos que permitiriam à planta aumentar a capacidade de extração da água do solo. Com efeito, apesar de apresentarem Ψ_F similares aos das plantas sob baixo nível de N, plantas adequadamente adubadas exibiram maior teor relativo de água e maior eficiência do uso da água integrada ao longo de seis ciclos de irrigação/desidratação.

Há alguma confusão acerca da capacidade relativa de tolerância à seca em Arábica e Canéfora. A maioria das conclusões registradas na literatura é baseada em critérios (às vezes subjetivos) de sobrevivência a condições de seca extremamente severas, usualmente irrealísticas em comparação ao que ocorre normalmente no campo. Para muitos, o café Canéfora (Robusta) que, “como o próprio nome sugere, tem origem no elevado vigor e porte das plantas (sua robustez)” (Matiello, 1998), toleraria melhor a seca que os tipos Arábicos. Não obstante, tanto em Arábica como em Canéfora há uma variabilidade genotípica considerável no que diz respeito à tolerância à seca, sendo difícil, portanto, estabelecer generalizações sem se incorrer em erros. Por exemplo, dentro de Canéfora, a variedade Robusta parece ser menos tolerante à seca que a variedade Conilon (Coste, 1992). Dentro de Conilon, DaMatta et al. (2000b) mostram dados evidenciando a grande diversidade genotípica da maquinaria fotossintética sob baixa disponibilidade hídrica; nessa condição, a produtividade pode decrescer apenas cerca de 10% em clones tolerantes, contra 90% ou mais em clones sensíveis ao déficit hídrico [e.g., clones 120 e 124; Ferrão et al. (2000a,b)]. Carr (2001) sumaria resultados acerca da tolerância diferencial à seca entre algumas cultivares de Arábica.

ARBORIZAÇÃO E ADENSAMENTO

Apesar de a arborização ser uma prática há muito utilizada em várias regiões cafeeiras no mundo, as lavouras no Brasil são cultivadas tradicionalmente a pleno sol. Conforme Franco (1947), “a concorrência em água que as árvores de sombra fazem aos cafeeiros seria a causa de muitos

insucessos no sombreamento de cafezais”. Franco e Inforzato (1951) observaram, em um consórcio de café e ingazeiro (*Inga leptoloba*), que a transpiração total das duas espécies excedia sobremodo a precipitação na estação seca. Não obstante, em algumas regiões da América Central, ainda que a precipitação seja inferior à das regiões paulistas onde foram instalados os experimentos de Franco, o cafeeiro vegeta satisfatoriamente sem qualquer deficiência hídrica aparente, mesmo após quatro meses sem chuvas (Franco, 1951). Uma possível causa para a falta de sustentabilidade do sombreamento em café relatada por Franco poderia advir da baixa capacidade de retenção da umidade dos solos nas áreas por ele investigadas.

Franco e Inforzato (1951) calcularam que, sob 55% de luz solar e disponibilidade hídrica adequada, o cafeeiro reduziria a sua transpiração em cerca de 20%. Carelli et al. (2000) estimaram, sob condições não-irrigadas, uma queda na transpiração total (medida por fluxo de seiva) de 27% e 47% em cafeeiros cultivados sob 50% e 70% de sombreamento artificial, respectivamente; nessa ordem, a transpiração decresceu 60% e 84% sob plena irrigação. Embora os dados dos dois experimentos não sejam *a priori* comparáveis, os resultados de Carelli e colaboradores parecem ilustrar os efeitos benéficos do sombreamento sobre a economia hídrica. Com efeito, Jiménez e Golberg (1982) estimaram uma evapotranspiração anual de 1327 mm para Arábica em monocultivo, valor que decresceu para 1052 mm quando o café foi sombreado com várias espécies arbóreas, ou para 703 mm, quando sombreado por ingazeiro. Em adição, Bastias et al. (1999) não observaram diferenças no teor relativo da água nas plantas cultivadas sob diferentes graus de arborização em relação ao das plantas pleno sol, indicando que a arborização não afetou adversamente o *status* hídrico das plantas.

Alguns trabalhos relatam que a arborização pode causar reduções significativas na produção do café (Fournier, 1988), possivelmente por acarretar redução da fotossíntese (que dependeria do nível de sombreamento) e porque há também maior estímulo à emissão de gemas vegetativas em detrimento das gemas florais, sob baixa irradiância. Em adição, a arborização parece reduzir a flutuação bienal da produção do cafeeiro. De qualquer modo, desde que o consórcio seja corretamente manejado (escolha adequada de espécies para a arborização, avaliação da densidade de plantio, do tipo de solo, dos regimes térmico e hídrico etc.), a arborização do cafeeiro parece ser viável, na medida em que reduziria a velocidade de ventos e a temperatura

(Barradas e Fanjul, 1984; Caramori et al., 1995) e, desse modo, diminuiria as perdas de água pela transpiração excessiva. Caramori et al. (1995) concluem que “o plantio de até 70 árvores de grevilea (*Grevillea robusta*) por hectare pode ser recomendado, sem nenhum prejuízo à produção dos cafeeiros”, valor este que tem de ser encarado como um limite para as condições experimentais daqueles autores. Por outro lado, Baggio et al. (1997) recomendam o uso de até 48 árvores de grevilea por hectare sem reflexos negativos na produção, enquanto Soto-Pinto et al. (2000) não observaram quaisquer reduções na produção do cafeeiro até um limite de 50% de sombreamento natural. Em Canéfora (2222 plantas ha⁻¹), Marques (2000) verificou um incremento de 14% na produção, quando sombreado com pupunha (833 plantas ha⁻¹), em relação à produção do cafeeiro em monocultivo; ademais, a produção de palmito (1708 kg ha⁻¹) garantiria uma renda adicional ao produtor. Pelo exposto, parece atraente o uso do sombreamento na produção econômica do café e sustenta o interesse renovado que o tema vem despertando nos últimos anos no Brasil.

A produtividade dos plantios adensados pode ser sobremodo superior à dos plantios tradicionais (caracterizados por espaçamentos amplos), e o rendimento obtido, geralmente, supera os custos adicionais com os tratos culturais e fitossanitários (Bartholo et al., 1998; Rena et al., 1998; Maestri et al., 2001). No entanto, a escolha da densidade de plantio *ideal* é, via de regra, um fator de dúvida na implantação de uma lavoura cafeeira. Na Colômbia, a produtividade da cultivar Caturra aumentou linearmente com a densidade de plantio, de 2500 a 6410 plantas ha⁻¹, em vários ambientes (Uribe e Salazar, 1981). No Quênia, Kiara e Stolzy (1986) obtiveram produtividade máxima com 5228 plantas ha⁻¹. Também no Quênia, Njoroge e Waithaka (1992) observaram que, na medida em que a densidade de plantio aumentou, de 1600 para 2400, de 2400 para 3200, de 3200 para 4000 e de 4000 para 4800 plantas ha⁻¹, a produtividade aumentou 33, 45, 27 e 9%, respectivamente. Foram obtidos resultados semelhantes por Njoroge e Kimemia (1994), mas o incremento de produtividade com o adensamento foi menor em experimentos implantados em localidades com menor precipitação. Por outro lado, Njoroge e Mwakha (1993) não observaram diferenças de produtividade entre talhões com 2658 e 5220 plantas ha⁻¹ no primeiro ciclo de produção; além disso, Njoroge e Kimemia (1996) relataram aumentos na produtividade com o incremento na densidade de plantio até 2664 plantas ha⁻¹, mas a produtividade diminuiu em densidade de 5330

plantas ha⁻¹ no segundo ciclo de produção. No Paraná, a produtividade média de Catuaí, em sete colheitas, aumentou até a densidade máxima avaliada de 7812 plantas ha⁻¹ (Viana et al., 1984). Em Minas Gerais, Mendes et al. (1994) obtiveram aumentos significativos na produtividade média de cinco colheitas, em Catuaí e Mundo Novo, em densidades de plantio de até 10000 plantas ha⁻¹. Ainda em Minas Gerais, a produtividade média de quatro colheitas aumentou até a densidade máxima estudada de 13333 plantas ha⁻¹ (Guimarães et al., 1994).

Em plantios adensados faz-se necessária maior atenção à disponibilidade da água, luz e minerais que nos plantios tradicionais (Rena et al., 1998; Maestri et al., 2001). Conforme Kumar (1978), as folhas inferiores em um cultivo com 9000-10000 plantas ha⁻¹, no Quênia, receberam I superior a 300 mmol m⁻² s⁻¹, valor que saturaria a fotossíntese em folhas *de sombra* do cafeeiro (Tió, 1962; Alves et al., 1985; Fahl et al., 1994). Kumar (1978) postula que a deficiência hídrica seria problemática apenas em plantios excepcionalmente adensados; nenhuma diferença em Ψ_F foi observada nas horas de maior demanda evaporativa, até uma densidade de plantio de 4800 plantas ha⁻¹, enquanto g_s não se alterou apreciavelmente mesmo sob densidade de 12000 plantas ha⁻¹. Gathaara e Kiara (1984) também não observaram diferenças em Ψ_F , na medida em que a densidade de plantio aumentou de 1322 para 6610 plantas ha⁻¹. Raízes de cafeeiros em cultivos adensados (6061 plantas ha⁻¹) parecem penetrar em horizontes mais profundos, possibilitando, dessa forma, a exploração de maior volume de solo e, conseqüentemente, maior absorção da água (Cassidy e Kumar, 1984). Ademais, em função do auto-sombreamento das copas, temperaturas foliares e no solo poderiam reduzir-se e, pois, manter a evapotranspiração em níveis relativamente baixos (Rena et al., 1998). Não obstante, Mitchell (1976) e Kiara e Stolzy (1986) observaram maior competição por água em plantios com maior adensamento e, conforme já mencionado, ganhos de produtividade podem reduzir-se se o local não apresentar precipitação satisfatória (Njoroge e Kimemia, 1994). Kuguru et al. (1978) também relataram que o adensamento (5000 plantas ha⁻¹) acarretou redução considerável (75%) na produtividade em um dos quatro locais estudados. Conquanto o cafeeiro se desenvolve diferentemente, em função da cultivar, das condições edafo-climáticas, da nutrição e do nível tecnológico do produtor, não se pode recomendar uma densidade de plantio *ótima* que se ajustaria às diferentes propriedades nas várias regiões. Não obstante, Rena

e Maestri (1987) sugerem que uma população de 5000 plantas ha⁻¹ estaria próxima da ideal para cultivares de pequeno porte e para os solos mais pobres, como os da Zona da Mata de Minas Gerais e os da região do Cerrado. Recentemente, Nacif (1997) demonstrou, num ensaio em Patrocínio (MG), que a densidade de plantio de 6666 plantas ha⁻¹ (espaçamento de 1,5 x 1,0 m ou 3,0 x 0,5 m) proporcionou maior receita líquida por área e menor custo de produção por saca, o que a tornaria preferível particularmente nos momentos de preços desfavoráveis no mercado.

CRESCIMENTO VEGETATIVO

1. *Parte aérea*

A periodicidade do crescimento vegetativo do cafeeiro está associada a diversos fatores ambientes, tais como temperatura, fotoperíodo, irradiância, suprimento da água e de nutrientes e ao crescimento reprodutivo (Sylvain, 1958). Como regra, desde que a temperatura seja favorável, o crescimento do cafeeiro exibe uma periodicidade estreitamente associada à distribuição das chuvas (Maestri e Barros, 1977; Kumar, 1979; Rena et al., 1994). Em certos casos, contudo, o reinício do crescimento ativo pode preceder o início das chuvas, como ocorre no sul da Índia (Mayne, 1944) e em Santa Tecla, El Salvador (Reeves e Villanova, 1948), apesar de os surtos de crescimento serem mais marcantes no início da estação chuvosa. Por outro lado, em algumas regiões cafeeiras com chuvas regularmente distribuídas e temperatura do ar sem grandes flutuações, como na Costa Rica e na Colômbia, é provável que a sazonalidade do crescimento seja determinada por pequenas variações na intensidade da radiação solar (Alvim, 1964).

Em Viçosa (MG), a fase ativa do crescimento vegetativo do cafeeiro ocorre de setembro a março, período em que as temperaturas são relativamente altas, as chuvas são abundantes e os fotoperíodos são maiores; a fase quiescente, por seu turno, acompanha o período seco e frio e os fotoperíodos declinantes, que se estende de abril a setembro (Barros e Maestri, 1974), com taxas de crescimento negligenciáveis a partir de fins de maio (Mota et al., 1997; DaMatta et al., 1999). No entanto, a estiagem

parece não ser o fator primário da regulação do ritmo de crescimento do café em Viçosa, em face de a irrigação, durante o período seco e frio, não alterar as taxas de crescimento (Mota et al., 1997). Barros e Maestri (1974) sugeriram, a princípio, que diminuições no fotoperíodo iniciadas em meados de março, em Viçosa, poderiam estar envolvidas na redução do crescimento. Não obstante, é mais provável que o declínio do crescimento do cafeeiro seja fortemente modulado por baixas temperaturas. Amaral et al. (1987) e Amaral (1991) obtiveram fortes evidências em favor desta hipótese e estabeleceram a temperatura mínima de 12,5°C para o crescimento vegetativo do cafeeiro. Posteriormente, verificou-se que o aumento dos períodos diários com temperaturas inferiores a 16°C realmente reduzia o crescimento (Barros et al., 1997). Com efeito, DaMatta et al. (1999) e Silva et al. (2000) obtiveram correlações significativas entre o crescimento do cafeeiro e as temperaturas mínimas e médias, na medida em que as menores taxas de crescimento coincidiram com as menores temperaturas; de modo oposto, a retomada do crescimento ativo, em início de setembro, ocorreu concomitantemente à elevação das temperaturas mínimas. Por outro lado, decréscimos temporários no crescimento, de janeiro a fevereiro, parecem estar associados a elevadas temperaturas e fortes intensidades de radiação solar ocorrentes (Barros et al., 1997; Amaral et al., 2001). De fato, temperaturas médias anuais abaixo de 16°C e superiores a 23°C mostram-se inadequadas ao crescimento do cafeeiro Arábico, cuja faixa térmica ótima, de acordo com Alêgre (1959), varia de 18 a 21°C.

Apesar de vários estudos terem tentado relacionar o periodismo do crescimento do cafeeiro com fatores ambientes, as relações extraíveis desses estudos são, ordinariamente, circunstanciais. Em bases fisiológicas, o controle do início, da manutenção e do fim das fases de crescimento ativo e quiescente parece bastante complexo e pouco compreendido (Barros et al., 1997). Esses autores mostraram, no entanto, um estreito paralelismo entre redução de g_s e decréscimo das taxas de crescimento, a partir de fins de março, em Viçosa. Silva et al. (2000) sugeriram que as flutuações da fotossíntese (avaliada por sistemas de trocas gasosas e discriminação isotópica do carbono) poderiam explicar, em boa extensão, as variações sazonais do crescimento do cafeeiro.

A estação seca é importante para a sincronização do ciclo biológico do cafeeiro. É durante esse período que ocorre a fase de preparação ou de *maturação reprodutiva* dos seus ramos (e.g., determinação do número

potencial de nós, “maturação” dos ramos para a próxima safra, maturação dos frutos e formação das gemas florais). Por outro lado, é durante a estação chuvosa que ocorre a fase de *construção*, quando as gemas florais se desenvolvem, as flores se abrem e os entrenós, folhas, gemas terminais e frutos crescem. A estação seca é também importante como condicionadora da fase de desenvolvimento dos frutos. Nas regiões onde a estação seca não é bem definida, as flores aparecem em ramos verdes jovens, *i.e.*, flores e posteriormente frutos jovens e completamente desenvolvidos são encontrados no mesmo ramo (Haarer, 1962; Rena e Maestri, 2000). A elevada tensão hídrica do solo, observada nas regiões com um período seco bem definido, pode ser a condição do ambiente que sincroniza as fases de *construção* e de *maturação* (Rena e Maestri, 2000). Em regiões que não apresentam certo grau de deficiência hídrica no solo, de duração e intensidade mínimas, como na Costa Rica e na Colômbia, parece que a irradiância e as temperaturas elevadas poderiam parcialmente substituir o papel do déficit hídrico no solo na indução de tensões hídricas internas (Browning e Fisher, 1975). Nessas regiões, colheitas contínuas e diferenciadas dos frutos maduros precisam ser feitas “quase a dedo”, com grande aumento no custo de produção.

2. Sistema radicular

O crescimento das raízes, a exemplo do crescimento da parte aérea, exibe notável variação sazonal. No nordeste da Tanzânia, o crescimento das raízes absorventes ocorre, principalmente, na estação seca, presumivelmente às expensas de carboidratos armazenados nas raízes mais grossas (Wakefield, 1933). No Quênia, Cannell (1971) constatou que, durante a estação quente e seca, a planta como um todo cresceu a taxas relativamente baixas, exceto as radículas com diâmetro inferior a 3 mm, que cresciam vigorosamente às custas, principalmente, de carboidratos oriundos das folhas ou de reservas de raízes mais grossas. Após o período seco, a atividade radicular concentra-se sobretudo entre 45-75 cm de profundidade; entretanto, após o início das chuvas, observa-se maior atividade do crescimento radicular bem próxima à superfície do solo e a cerca de 70 cm do tronco (Huxley et al., 1974). No Brasil, é provável que o crescimento radicular ocorra a taxas razoáveis na estação seca e fria, quando o crescimento da parte aérea é próximo de zero e, provavelmente, limitado

pelas baixas temperaturas aí ocorrentes. Nessa época, nas condições de Viçosa (MG), as raízes mostram uma atividade metabólica relativamente alta, possivelmente porque a temperatura do solo raramente cai abaixo de 17 °C (DaMatta et al., 1999), desde que haja boa disponibilidade de água e nutrientes minerais.

O emprego de cobertura morta do solo, de irrigação e de fertilização nitrogenada, além do espaçamento entre plantas, pode afetar acentuadamente o padrão de crescimento do sistema radicular (Rena e Guimarães, 2000; Carr, 2001). A irrigação pode reduzir a profundidade de penetração da raiz pivotante e estimular o desenvolvimento das raízes primárias e secundárias nas camadas mais superficiais do solo. A composição química, a estrutura e a profundidade do solo e a profundidade da irrigação podem ter forte influência nesse padrão de desenvolvimento do sistema radicular (Rena et al., 1994). As técnicas de produção de mudas também exercem profundas modificações na arquitetura radicular (Fournier, 1988; Rena e Guimarães, 2000). O principal elemento de modificação é a eliminação de parte da raiz seminal no transplante, da sacola para o campo. Isso induz o desenvolvimento de uma raiz pivotante ramificada e com maior número de raízes axiais secundárias. Nas mudas formadas por estaquia, como ocorre atualmente com a maioria das lavouras de Canéfora implantadas no Brasil, por exemplo, a arquitetura radicular difere daquela de Arábica formado em sacolas a partir da semente; mas nas plantas adultas essas diferenças tendem a desaparecer. Se a muda for formada em tubete pequeno e nele permanecer por períodos relativamente longos, antes de ser transplantada para a sacola, ou levada para o campo, as alterações acentuam-se, tanto no Arábica como no Canéfora. O sistema radicular torna-se excessivamente superficial, resultando em menor ancoramento e em menor absorção da água e de minerais, comprometendo, assim, seriamente a longevidade dos cafeeiros a partir de grandes produções a partir do terceiro ou quarto ano (Rena e Guimarães, 2000).

Não há trabalhos específicos sobre as relações diretas existentes entre a disponibilidade hídrica e a fisiologia do sistema radicular do cafeeiro. Recentemente, DaMatta (1999) revisou vários aspectos fisiológicos e bioquímicos do desenvolvimento do sistema radicular das plantas. Alguns princípios básicos aí apresentados parecem aplicar-se ao cafeeiro. Sob deficiência hídrica moderada, o crescimento da raiz é, via-de-regra, menos inibido que o crescimento de ramos, situação semelhante à que ocorre com

o cafeeiro em solo pobre em minerais (Franco, 1962). Aparentemente, mais carboidratos poderiam ser alocados para as raízes que, sob déficit de água moderado, cresceriam potencialmente mais que aquelas em solos bem hidratados (DaMatta, 1999). Por outro lado, déficits hídricos severos podem acarretar morte das raízes, especialmente na superfície do solo. Nos horizontes mais profundos, o crescimento radicular pode ser menos afetado, em função da maior disponibilidade da água nesses horizontes. Raízes mais profundas podem, portanto, desempenhar papel de destaque para a sobrevivência e mesmo para a produção das plantas, abastecendo-as de água e minerais. Daí a grande importância em se obter cafeeiros com sistemas radiculares profundos, a começar pelo preparo das covas no plantio, fazendo-se covas de tamanho adequado e convenientemente fertilizadas, principalmente pela incorporação de gesso. Cafeeiros assim estabelecidos e conduzidos, com freqüentes adições superficiais de calcário e de gesso, possuem sistemas radiculares profundos e resistem satisfatoriamente, de modo geral, a períodos de estiagem relativamente longos (Rena e Guimarães, 2000). De fato, o desenvolvimento de sistemas radiculares mais profundos parece estar associado, pelo menos em alguns genótipos de café, com maior tolerância à seca (Mazzafera e Carvalho, 1987; Ramos e Carvalho, 1997).

CRESCIMENTO REPRODUTIVO

1. *Floração*

No cafeeiro, cerca de 99,8% das gemas se desenvolve em flores e somente 0,2% origina ramos vegetativos (Cueto et al., 1984). Nas gemas florais, o crescimento ocorre em duas fases distintas, com um período variável de dormência entre si. A primeira fase, mais longa, é responsável pela diferenciação do primórdio floral. As gemas florais podem alcançar um comprimento de 4-8 mm, no momento em que entram em dormência, ao final da primeira fase de crescimento (Frederico e Maestri, 1970; Cueto et al., 1984). As gemas ficam, então, *maduras para o florescimento* e são reconhecidas por sua coloração amarelo-pálida. As gemas florais crescem rapidamente nessa segunda fase, que pode durar de 8 a 16 dias, dependendo da temperatura, e que se inicia com as *chuvas-de-florada*, culminando na

abertura da flor (Dublin, 1957).

O período de dormência, que pode estar associado a baixas temperaturas ou seca, é aparentemente necessário para que se completem eventos morfo-fisiológicos que permitam às gemas florais responderem a estímulos externos e reassumirem o crescimento. À primeira vista, ciclos de déficit hídrico parecem mais efetivos na promoção da abertura das gemas que um déficit hídrico contínuo (Drinnan e Menzel, 1994). Gemas dormentes, desde que tenham alcançado um estágio de desenvolvimento crítico, são sensíveis à água da chuva ou da irrigação (Alvim, 1960; Crisosto et al., 1992). Cafeeiros que apresentam Ψ_F inferior a $-2,65$ MPa, ou potencial hídrico (Ψ) nas gemas de cerca de $-4,0$ MPa, florescem prontamente após a irrigação, desde que a temperatura seja favorável. Nas gemas florais, cuja dormência tenha sido quebrada pela tensão hídrica, a produção de etileno é muito pequena, comparada com as gemas dormentes e flores em antese (Schuch et al., 1992). Após o déficit hídrico, pode-se distinguir gemas dormentes das não-dormentes, no estágio de 4 mm, com base na capacidade de produzir etileno. Baixa temperatura e seca mantêm as gemas florais no estágio de repouso e podem contribuir para a sincronização do desenvolvimento das flores e para a concentração da florada (Barros et al., 1999). Maior número de floradas é freqüente na ausência de um período seco, fato comum nas regiões produtoras mais úmidas, ou sob irrigação permanente.

A ausência de um período de dormência pode acarretar aborto e desenvolvimento anormal de flores. Chuvas pesadas durante o período de expansão da gema floral, após a quebra da dormência que, no sudeste do Brasil, se estende de agosto a novembro, podem resultar em anomalias florais de vários tipos (Huxley e Ismail, 1969; Kumar, 1982). Luz e chuva intermitentes podem determinar várias floradas e, desse modo, diminuir a uniformidade da maturação dos frutos. Aumento da irrigação para induzir a florada reduz o número de flores-estrelinhas, cuja formação, em função de condições de seca, mostra considerável variabilidade intra-específica (Matiello et al., 1997). Chuvas escassas no final do período seco podem ter efeitos prejudiciais na abertura normal da flor. Geralmente, 5 a 10 mm de chuva são suficientes para desencadear o crescimento da gema, com a floração ocorrendo de 7 a 14 dias após a precipitação (Portères, 1946). A irrigação, via de regra, é tão eficiente quanto a chuva para determinar a recuperação do crescimento, desde que as gemas tenham passado por um

prévio período de seca (Portères, 1946; Alvim, 1960). Irrigação por aspersão ou diretamente no solo parece ser igualmente eficiente, desde que a rizosfera seja suficientemente umedecida (Vasudeva e Gopal, 1979). Entretanto, tem-se observado empiricamente que, em algumas regiões, a irrigação, quer por aspersão, quer por gotejamento, não substitui a necessidade da chuva como fator desencadeador do processo da floração. Visto que chuvas são normalmente acompanhadas por forte redução do DPV, além de redução da temperatura, é possível que outros fatores ambientes além da água, *per se*, devam estar envolvidos no controle da floração.

Há algumas evidências que sugerem que o sinal hídrico para a floração deva ser percebido diretamente pela gema. A abertura da gema floral ocorre tanto em ramos intactos ou em ramos destacados (Mes, 1957; Alvim, 1958), que tenham sido submersos em água por um curto tempo, ou mesmo em segmentos de apenas um nó, aos quais a água tenha sido aplicada diretamente às gemas (Mes, 1967; Astegiano, 1984). A resposta requer que as gemas estejam *maduras para a floração* e que tenham estado por algum tempo sob déficit hídrico (Mes, 1957; Alvim, 1958; Schuch et al., 1992).

Foi observado por Magalhães e Angelocci (1976) um valor mínimo de Ψ de aproximadamente $-1,2$ MPa como suficiente para o crescimento da gema e para a abertura da flor, em resposta à irrigação das raízes. Aqueles autores sugeriram que a reversão do gradiente de Ψ existente entre as folhas do nó e as respectivas gemas causaria um rápido influxo da água nas gemas, com a conseqüente quebra de sua dormência. Contudo, as folhas do nó parecem apenas aumentar a mobilização da água para as gemas florais, mas não teriam uma função essencial nesse processo. Aparentemente, a súbita liberação do déficit hídrico na gema floral, *per se*, seria a causa primária da recuperação do crescimento (Astegiano et al., 1988). Também tem sido possível demonstrar que a floração é estimulada pela irrigação independentemente de Ψ na antemanhã ou ao meio-dia, ainda que apenas parte do sistema radicular seja submetida a déficit hídrico. Esses resultados sugerem a existência de um sinal radicular que prepararia as gemas florais para o efeito estimulante da água sobre a quebra da dormência (Crisosto et al., 1992). De qualquer modo, pouco ainda se sabe sobre o papel primário da água na quebra da dormência das gemas florais. Em adição, as relações que associam o efeito do déficit hídrico com o desenvolvimento final do botão floral são fragmentárias e incompletas, como também muito pouco se sabe a respeito das inter-relações entre os efeitos do déficit hídrico com outros fatores, internos e ambientes, na floração do cafeeiro (Barros et al.,

1978; Drinnan e Menzel, 1994). Por exemplo, pouco se sabe sobre as inter-relações entre DPV, irrigação e chuva sobre o processo da floração.

2. Frutificação

Cannell (1985) e Barros et al. (1999) resumiam informações acerca do vingamento de frutos. Para Arábica, a porcentagem de vingamento está em torno de 50, independentemente da carga da planta, mas pode variar, de 20 a 80%. Em Canéfora, valores menores, de cerca de 20-25% parecem ocorrer em Java, por exemplo. Baixa porcentagem de pegamento de frutos pode ser causada por (i) desenvolvimento de flores atrofiadas, em decorrência de seca prolongada ou precipitação excessiva durante as fases críticas de desenvolvimento da gema ou da flor, ou por (ii) polinização deficiente ou fecundação incompleta, devida a chuvas pesadas, baixas temperaturas ou deficiência de agentes polinizadores durante as floradas. Condições que favorecem a polinização anemófila ou via insetos são particularmente importantes para o café Canéfora (halógama), mas mesmo em Arábica (autógama), a polinização cruzada pode ocorrer em larga extensão.

O crescimento do fruto do café compreende cinco fases (Rena e Maestri, 1987): (i) período sem crescimento visível (fase de “chumbinho”); (ii) fase de expansão rápida, ao fim da qual o endocarpo endurece (pergaminho); (iii) formação do endosperma, que ocorre durante a parte final da fase de expansão (endosperma leitoso); (iv) endurecimento do endosperma, que continua até antes da maturação (granação); e (v) maturação (cereja). Desde a abertura floral até o fruto verde atingir o seu tamanho máximo, decorre um período de quatro a seis meses; a fase de “chumbinho” dura cerca de seis a oito semanas, a fase de expansão rápida, cerca de 10 semanas, enquanto o período de maturação toma dois meses ou mais, da 24^a à 34^a semana após a floração, dependendo das condições ecológicas e da cultivar. Na realidade, a distribuição das chuvas parece ser um dos principais fatores ecológicos que determinam o intervalo entre a floração e a maturação da semente. Esse intervalo pode ser curto, com cerca de três meses em algumas espécies adaptadas a regiões secas, mas pode levar de oito a doze meses para a maioria das espécies de *Coffea* (Barros et al., 1999).

A disponibilidade hídrica é um fator de fundamental importância no crescimento do fruto, mas o período crítico parece ser a sua fase de

expansão rápida, uma vez que a expansão celular é fortemente restringida pelo déficit hídrico. Nas primeiras quatro semanas dessa fase, os frutos comumente estão sujeitos a cair, em função de tensões hídricas internas. A quantidade de água da chuva na fase de expansão rápida determina largamente o tamanho final da cereja. A irrigação e cobertura morta são as únicas práticas culturais que aumentam o tamanho do fruto, ambas melhorando o balanço hídrico do cafeeiro. Em lavouras irrigadas, as condições meteorológicas aparentemente pouco influenciam o crescimento do fruto (Cannell, 1985; Rena e Maestri, 1987). É provável, contudo, que a taxa de desenvolvimento seja mais afetada pela temperatura.

CONCLUSÕES

Pelo exposto, o estudo das relações hídricas em café, como de sorte em outras culturas, tem-se concentrado mais em nível da folha que em nível da planta inteira ou do dossel. As conclusões extraíveis desses estudos são, por vezes, de difícil extrapolação para a cultura e devem, portanto, ser consideradas com certa reserva. Além disso, a magnitude da deficiência hídrica imposta excede, em muitos casos, ao que comumente se observa no campo. Parâmetros de medições instantâneas de trocas gasosas, que, a rigor, refletem meramente o *retrato de um momento*, são freqüentemente interpretadas sem a prudência necessária, esquecendo-se de que a planta interage sinérgica e continuamente com o seu ambiente. Informações acerca do balanço hídrico, nos vários sistemas de produção de cafés, são fragmentárias e incompletas. Virtualmente, não se dispõem de dados concernentes ao balanço de carbono em nível de dossel. Também não se dispõem de índices e critérios que permitiriam identificar, com relativa segurança, genótipos com maior potencial de tolerância à seca. Em adição, muito pouca atenção tem sido dada à fisiologia do sistema radicular, em parte, provavelmente, pelas dificuldades inerentes ao seu estudo.

O uso de técnicas modernas para avaliar-se o comportamento do cafeeiro de maneira integrada ao longo do tempo, como, por exemplo, a medição contínua do fluxo de seiva e a discriminação isotópica do carbono, permitiria uma visão holística acerca das respostas do cafeeiro aos fatores ambientes. Isso permitiria, ainda, a obterem-se dados mais consistentes que

aqueles derivados de mensurações pontuais e, em última análise, assegurar uma maior confiabilidade na predição do comportamento fisiológico e produtivo a partir de modelos matemáticos.

Há um interesse crescente sobre o uso do sombreamento em cafezais e, aparentemente, a maioria das informações suporta a sua sustentabilidade. Quanto à densidade de plantio, apesar, via de regra, de o adensamento aumentar a produtividade sem afetar adversamente a economia hídrica do cafeeiro, deve-se proceder com cautela à determinação do número de plantas por área, considerando-se também, além dos fatores já mencionados, o número de hastes por planta, especialmente em genótipos multicaules como os de Conilon. Salienta-se, contudo, que os estudos sobre os componentes fisiológicos da produção, além de embrionários, têm-se valido principalmente de experimentos empíricos, em vez de serem cientificamente fundamentados; salienta-se, ainda, que a produção estimada, baseada na produção média por cafeeiro e no número total de plantas por unidade de área, as vezes mostra pronunciada variação local.

A asserção de Gopal e Venkataramanan (1976), de que a “floração do cafeeiro (indução, evocação, diferenciação e antese) é um processo muito complexo e parece ser uma resposta a efeitos cumulativos de fatores fisiológico-ecológicos e sobre a qual muitos aspectos estão ainda por ser revelados”, embora formulada há 25 anos, ainda é incontestada. Apesar disso, pouquíssimo esforço tem sido empreendido na busca de melhor compreensão do processo da floração, particularmente no que diz respeito aos mecanismos fisiológicos que o controlam.

Por fim, as inúmeras deficiências no conhecimento sobre as relações hídricas do cafeeiro denotam um campo fértil de desafios a serem vencidos em pesquisas vindouras. Em especial, tem-se de aumentar a compreensão sobre as inter-relações entre a economia hídrica da planta e a produção, de modo a racionalizar o manejo da lavoura cafeeira em diferentes sistemas de cultivo e a facilitar a seleção e a criação de cultivares adaptadas a condições ambientes desfavoráveis.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AKUNDA, E.M.W.; KUMAR, D. A simple technique for timing irrigation in coffee using cobalt chloride paper disks. *Irrigation Science*, 3: 57-62, 1981.
- ALÈGRE, C. Climates et caféiers d'Arabie. *Agronomie Tropicale*, 14: 23-58, 1959.
- ALMEIDA, A.A.F.; MAESTRI, M. Characteristics of slow chlorophyll fluorescence emission in four *Coffea arabica* genotypes submitted to water stress. *Photosynthetica*, 32: 161-169, 1996.
- ALVES, J.D.; CORDEIRO, A.T.; RENA, A.B. Saturação lumínica da fotossíntese de diversos germoplasmas de *Coffea arabica* L. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PESQUISAS CAFEEIRAS, 12, 1984, Rio de Janeiro, RJ. Resumos... Rio de Janeiro: IBC, 1984. p. 133-134.
- ALVIM, P.T. Estímulo de la floración y fructificación del café por aspersiones con ácido giberélico. *Turrialba*, 8: 64-72, 1958.
- ALVIM, P.T. Moisture stress as a requirement for flowering of coffee. *Science*, 32: 354, 1960.
- ALVIM, P.T. Tree growth periodicity in tropical climates. In: ZIMMERMANN, M.H. (Ed.). *Formation of wood in forest trees*. New York: Academic Press, 1964. p. 479-495.
- ALVIM, P.T. Coffee. In: HALEVY, A.H. (Ed.). *Handbook of flowering*. Boca Raton: CRC Press, 1985. v. 2. p. 308-316.
- AMARAL, J. A. T. Crescimento vegetativo estacional do café e suas interrelações com fontes de nitrogênio, fotoperíodo, fotossíntese e assimilação do nitrogênio. Viçosa, UFV, 1991. 139 p. (Tese de DS).
- AMARAL, J. A. T.; RENA, A. B.; BARROS, R. S.; CORDEIRO, A. T.; ALVES, J. D. Periodicidade de crescimento vegetativo sazonal do café e suas relações com fontes de nitrogênio, fotossíntese e redução do nitrato. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PESQUISAS CAFEEIRAS, 14, 1987, Campinas. Anais...Rio de Janeiro: IBC, 1987. p. 118-120.
- AMARAL, J.A.T.; DAMATTA, F.M.; RENA, A.B. Effects of fruiting on the growth of Arabica coffee trees as related to carbohydrate and nitrogen status and to nitrate reductase activity. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 13: 66-74, 2001.

- ANTUNES, R.C.B.; MANTOVANI, E.C.; COSTA, L.C.; RENA, A.B.; ALVARENGA, A.P. Determinação da evapotranspiração da cultura do cafeeiro em formação. In: SIMPÓSIO DE PESQUISA DE CAFÉS DO BRASIL, I, 2000, Poços de Caldas, MG. Resumos Expandidos... Brasília: Embrapa Café e MINASPLAN, 2000. p.810-813.
- ASTEGIANO, E.D. Movimentação de água e quebra de dormência dos botões florais de café (*Coffea arabica* L.). Viçosa: UFV, 1984. 42 p. (Tese MS.).
- ASTEGIANO, E.D.; MAESTRI, M.; ESTÊVÃO, M.M. Water stress and dormancy release in flower buds of *Coffea arabica* L.: water movement into the buds. *Journal of Horticultural Science*, 163: 529-533, 1988.
- BAGGIO, A.J.; CARAMORI, P.H.; ANDROCIOLI FILHO, A.; MONTOYA, L. Productivity of southern Brazilian coffee plantations shaded by different stockings of *Grevillea robusta*. *Agroforestry Systems*, 37: 111-120, 1997.
- BARRADAS, V.L.; FANJUL, L. Microclimatic characterization of shaded and open-grown coffee (*Coffea arabica*) plantations in Mexico. *Agricultural & Forest Meteorology*, 38: 101-112, 1986.
- BARROS, R.S.; MAESTRI, M. Influência dos fatores climáticos sobre a periodicidade de crescimento vegetativo do café (*Coffea arabica* L.). *Revista Ceres*, 21: 268-279, 1974.
- BARROS, R.S.; MAESTRI, M.; COONS, M.P. Physiology of flowering in coffee: a review. *Journal of Coffee Research*, 8: 29-73, 1978.
- BARROS, R.S.; MAESTRI, M.; RENA, A.B. Coffee crop ecology. *Tropical Ecology*, 36: 1-19, 1995.
- BARROS, R.S.; MAESTRI, M.; RENA, A.B. Physiology of growth and production of the coffee tree – a review. *Journal of Coffee Research*, 27: 1-54, 1999.
- 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: 65-72, 1997.
- BARTHOLO, G.F.; MELO, B.; MENDES, A.Z.G. Evolução na adoção de espaçamentos na cultura do café. *Informe Agropecuário*, 19: 49-60, 1998.
- BASTIAS, M.E.; ESCOBAR, A.H.; DELATORRE, H.J.; TAPIA, I.L. Physiological and hydric aspects of coffee plants (*Coffea arabica* L.) grown in Arica Azapa Valley. *Idesia*, 16: 29-37, 1999.

- BIERHUIZEN, J.F.; NUNES, M.A.; PLOEGMAN, C. Studies on productivity of coffee. II. Effect of soil moisture on photosynthesis and transpiration. *Acta Botanica Neerlandica*, 18: 367-374, 1969.
- BROWNING, G.; FISHER, N.M. Shoot growth in *Coffea arabica* L. II. Growth flushing stimulated by irrigation. *Journal of Horticultural Science*, 50: 207-218, 1975.
- BUTLER, D.R. Coffee leaf temperatures in a tropical environment. *Acta Botanica Neerlandica*, 26: 129-140, 1977.
- 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*, 67: 99-120, 1971.
- CANNELL, M.G.R. Physiology of coffee crop. In: CLIFFORD, M.N.; WILLSON, K.C. (Eds.). *Coffee: botany, biochemistry and production of beans and beverage*. London: Croom Helm, 1985. p. 108-134.
- CARAMORI, P.H.; ANDROCOLI FILHO, A.; BAGIO, A. Arborização do cafezal com *Grevillea robusta* no norte do estado do Paraná. *Arquivos de Biologia e Tecnologia*, 38: 1031-1037, 1995.
- CARELLI, M.L.C.; FAHL, J.I.; PEZZOPANE, J.R.M.; ALFONSI, E.L.; MAGOSSI, R. Densidade de fluxo de seiva em plantas de café (*Coffea arabica* L.) em diferentes regimes de água e de irradiância. In: SIMPÓSIO DE PESQUISA DE CAFÉS DO BRASIL, I, 2000, Poços de Caldas, MG. Resumos Expandidos... Brasília: Embrapa Café e MINASPLAN, 2000. p. 42-45.
- CASSIDY, D.S.M.; KUMAR, D. Root distribution of *Coffea arabica* L. in Zimbabwe. I. The effect of plant density, mulch, cova planting and shade in Chipinge. *Zimbabwe Journal of Agricultural Research*, 22: 119-132, 1984.
- CARR, M.K.V. The water relations and irrigation requirements of coffee. *Experimental Agriculture*, 37: 1-36, 2001.
- COSTE, R. *Coffee: the plant and the product*. London: Macmillan, 1992. 328 p.
- CRISOSTO, C.H.; GRANTZ, D.A.; MEINZER, F.C. Effects of water deficit on flower opening in coffee (*Coffea arabica* L.). *Tree Physiology*, 10: 127-139, 1992.
- CUETO, M. A.; LEIVA, A.; TABLADA, R. La floración de *Coffea arabica* L. II. Comportamiento de plantas jóvenes crecidas al sol. *Ciencias de la Agricultura*, 20: 45-52, 1984.

- DAMATTA, F.M. Mecanismos fisiológicos associados ao desenvolvimento radicular das plantas. In: FERNANDES, M.F. TAVARES, E.D.; LEAL, M.L.S. (Eds.). Workshop sobre sistema radicular das plantas: metodologias e estudo de casos. Aracaju: EMBRAPA, 1999. p. 19-45.
- DAMATTA, F.M.; AMARAL, J.A.T.; RENA, A.B. Vegetative growth in *Coffea arabica* L. in relation to nitrogen supply and nitrate reductase activity. *Field Crops Research*, 60: 223-229, 1999.
- DAMATTA, F.M.; LOOS, R.A.; SILVA, E.A.; DUCATTI, C.; LOUREIRO, M.E. Effects of soil water deficit and nitrogen nutrition on water relations and photosynthesis of pot-grown *Coffea canephora* Pierre. *Trees - Structure and Function*, (no prelo), 2001.
- DAMATTA, F.M.; LOOS, R.A.; SILVA, E.A.; LOUREIRO, M.E. Limitations to photosynthesis in *Coffea canephora* as a result of nitrogen and water availability. *Journal of Plant Physiology*, 159: 975-981, 2002.
- DAMATTA, F. M.; MAESTRI, M. Photoinhibition and recovery of photosynthesis in *Coffea arabica* and *C. canephora*. *Photosynthetica*, 34: 439-446, 1997.
- DAMATTA, F.M.; MAESTRI, M.; BARROS, R.S. Photosynthetic performance of two coffee species under drought. *Photosynthetica*, 34: 257-264, 1997.
- DAMATTA, F. M.; MAESTRI, M.; BARROS, R. S.; REGAZZI, A. J. Water relations of coffee leaves (*Coffea arabica* and *C. canephora*) in response to drought. *Journal of Horticultural Science*, 68: 741-746, 1993.
- DAMATTA, F. M.; SILVEIRA, J.S.M.; DUCATTI, C.; LOUREIRO, M.E. Eficiência do uso da água e tolerância à seca em *Coffea canephora*. In: SIMPÓSIO DE PESQUISA DE CAFÉS DO BRASIL, I, 2000, Poços de Caldas, MG. Resumos Expandidos... Brasília: Embrapa Café e MINASPLAN, 2000b. p. 907-910.
- DRINNAN, J.E.; MENZEL, C.M. Synchronization of anthesis and enhancement of vegetative growth in coffee (*Coffea arabica* L.) following water stress during floral initiation. *Journal of Agricultural Science*, 69: 841-849, 1994.
- DUBLIN, P. Recherches sur la floraison et la fructification du caféier de la "Nanna". *Agronomie Tropicale*, 12: 173-208, 1957.
- FAHL, J.I.; CARELLI, M.L.C.; VEGA, J.; MAGALHAES, A.C. Nitrogen and irradiance levels affecting net photosynthesis and growth of young coffee plants (*Coffea arabica* L.). *Journal of Horticultural Science*, 69:

- 161-169, 1994.
- FANJUL, L.; ARREOLA-R., R.; MENDEZ-C., M.P. Stomatal responses to environmental variables in shade and sun grown coffee plants in Mexico. *Experimental Agriculture*, 21: 249-258, 1985.
- FARQUHAR, G.D.; EHLERINGER, J.R.; HUBICK, K.T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 40: 503-537, 1989.
- FERRÃO, R. G.; FONSECA, A.F.A.; FERRÃO, M.A.G. Avaliação de clones elites de café Conilon em condição de estresse hídrico no estado do Espírito Santo. In: SIMPÓSIO DE PESQUISA DE CAFÉS DO BRASIL, I, 2000, Poços de Caldas, MG. Resumos Expandidos... Brasília: Embrapa Café e MINASPLAN, 2000a, p. 402-404.
- FERRÃO, R. G.; FONSECA, A.F.A.; FERRÃO, M.A.G.; SANTOS, L. P. Comportamento de clones elites de café Conilon em condições de alta tecnologia no estado do Espírito Santo. In: SIMPÓSIO DE PESQUISA DE CAFÉS DO BRASIL, I, 2000b, Poços de Caldas, MG. Resumos Expandidos... Brasília: Embrapa Café e MINASPLAN, 2000, p. 769-771.
- FOURNIER, L. A. El cultivo del cafeto (*Coffea arabica* L.) al sol o a la sombra: un enfoque agonomico y ecofisiológico. *Agronomia Costarricense*, 12: 131-146, 1988.
- FRANCO, C.M. O problema do sombreamento dos cafezais em São Paulo. *Boletim da Superintendência dos Serviços do Café*, 248: 708-717, 1947.
- FRANCO, C.M. A água e no solo e o sombreamento dos cafezais na América Central. *Bragantia*, 11: 100-119, 1951.
- FRANCO, C.M. Fisiologia do cafeeiro. Campinas: Secretaria da Agricultura – Centro de Treinamento, 1962. 40 p.
- FRANCO, C.M.; INFORZATO, R. Quantidade de água transpirada pelo cafeeiro sombreado e pelo ingazeiro. *Bragantia*, 11: 121-125, 1951.
- FREDERICO, D.; MAESTRI, M. Ciclo de crescimento dos botões florais de café. *Revista Ceres*, 17: 171-181, 1970.
- GATHAARA, M.P.H.; KIARA, J.M. Factors that influence yield in close-spaced coffee. *Kenya Coffee*, 49: 159-167, 1984.
- GOLBERG, A.D.; BIERNY, O.; RÉNARD, C. Évaluation comparée des parametres hydriques chez *Coffea canephora* Pierre et l'hybride *Coffea arabusta* Capot et Aké Assi. *Café Cacao Thé*, 23: 257-266, 1984.
- GOPAL, N.H.; VENKATARAMANAN, D. Physiological studies on

- flowering in coffee under South Indian conditions. V. Growth-substance content during flower bud enlargement and anthesis. Turrialba, 26: 74-79, 1976.
- GROSS, K.; PHAM-NGUYEN, T. Pressure volume analysis on shoot of *Picea abies* and leaves of *Coffea liberica* at various temperatures. *Physiologia Plantarum*, 70: 189-195.
- GUIMARÃES, P.T.G.; NACIF, A.P.; BARTHOLO, G.F. Produtividade de cafeeiros adensados nas condições do Cerrado de Patrocínio - MG. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL SOBRE CAFÉ ADENSADO, 1994, Londrina, PR. Anais... Londrina, PR: IAPAR, 1996. p. 43.
- GUTIERREZ, M.V; MEINZER, C. Estimating water use and irrigation requirements of coffee in Hawaii. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 119: 652-657, 1994a.
- GUTIERREZ, M.V; MEINZER, F.C. Energy balance and latent heat flux partitioning in coffee hedgerows at different stages of canopy development. *Agricultural & Forest Meteorology*, 68: 173-186, 1994b.
- GUTIERREZ, M.V.; MEINZER, F.C. Carbon isotope discrimination and photosynthetic gas exchange in coffee hedgerows during canopy development. *Australian Journal of Plant Physiology*, 21: 207-219, 1994c.
- GUTIERREZ, M.V.; MEINZER, F.C.; GRANTZ, D.A. Regulation of transpiration in coffee hedgerows: Covariation of environmental variables and apparent responses of stomata to wind and humidity. *Plant, Cell & Environment*, 17: 1305-1313, 1994.
- HAARER, A.E. Modern coffee production. London: Leonard Hill, 1962. 495 p.
- HUXLEY, P.A.; ISMAIL, S.A.H. Floral atrophy and fruit set in Arabica coffee in Kenya. Turrialba, 19: 345-354, 1969.
- HUXLEY, P.A.; PATEL, R.Z.; KABAARA, A.M.; MITCHELL, H.W. Tracer studies with P on the distribution of functional roots of Arabica coffee in Kenya. *Annals of Applied Biology*, 77: 159-180, 1974.
- IAFFE, A.; ARRUDA, F.B.; SAKAI, E. Simulação do consumo diário de água do cafeeiro baseado em amostragens eventuais da umidade do solo em Pindorama, SP. In: SIMPÓSIO DE PESQUISA DE CAFÉS DO BRASIL, I, 2000, Poços de Caldas, MG. Resumos Expandidos... Brasília: Embrapa Café e MINASPLAN, 2000. p. 786-789.
- JARAMILLO-R., A.; VALENCIA-A., G. Los elementos climáticos y el

- desarrollo de *Coffea arabica* L. en Chinchiná, Colombia. *Cenicafé*, 31: 127-143, 1980.
- JIMÉNEZ-A., E.; GOLBERG, D. Estudios ecológicos del agroecosistema cafetalero. III. Efecto de diferentes estructuras vegetales sobre el balance hídrico del cafetal. In JIMÉNEZ-A., E.; GÓMEZ-P., A. (Eds.). Estudios ecológicos en agroecosistema cafetalero. Ciudad de México: Editora Continental, 1982. p. 39-54.
- JOSIS, P.; NDAYISHIMIYE, V.; RÉNARD, C. Étude des relations hydriques chez *Coffea arabica* L. II. Évaluation de la resistance à la secheresse de divers cultivars à Ghisa (Burundi). *Café Cacao Thé*, 27: 275-282, 1983.
- KANECHI, M.; UCHIDA, N.U.; YASUDA, T.; YAMAGUCHI, T. Photosynthetic responses of *Coffea arabica* L. to chronic dehydration during leaf development and after leaf maturation in unshaded and shaded conditions. *Japanese Journal of Tropical Agriculture*, 35: 84-91, 1991.
- KANECHI, M.; UCHIDA, N.U.; YASUDA, T.; YAMAGUCHI, T. Water stress effects on leaf transpiration and photosynthesis of *Coffea arabica* L. under different irradiance conditions. In: International Scientific Colloquium on Coffee, 16, 1995, Kyoto. Proceedings... Paris: Association Scientifique Internationale du Café, 1995a. p. 520-527.
- KANECHI, M.; UCHIDA, N.U.; YASUDA, T.; YAMAGUCHI, T. Water stress effects on leaf photosynthesis and diffusive conductances of three *Coffea* species (*C. arabica*, *C. canephora*, *C. liberica*). In: International Scientific Colloquium on Coffee, 16, 1995, Kyoto. Proceedings... Paris: Association Scientifique Internationale du Café, 1995b. p. 804-811.
- KANECHI, M.; UCHIDA, N. U.; YASUDA, T.; YAMAGUCHI, T. Non-stomatal inhibition associated with inactivation of Rubisco in dehydrated coffee leaves under unshaded and shaded conditions. *Plant & Cell Physiology*, 37: 455-460, 1996.
- KIARA, J.M.; STOLZY, L.H. The effects of tree density and irrigation on coffee growth and production in Kenya. *Applied Agricultural Research*, 1: 26-31, 1986.
- KRAMER, P.J.; BOYER, J.S. Water relations of plants and soils. San Diego: Academic Press. 1995. 495 p.
- KUBISKE, M.E.; ABRAMS, M.D. Ecophysiological analysis of woody species in contrasting temperate communities during wet and dry years. *Oecologia*, 98: 303-312, 1994.

- KUGURU, F.M.; FISHER, N.M.; BROWNING, G.; MITCHELL, H.W. The effect of tree density on yield and some yield components of arabica coffee in Kenya. *Acta Horticulture*, 65: 101-113, 1978.
- KUMAR, D. Investigation into some physiological aspects of high density plantings of coffee (*Coffea arabica* L.). *Kenya Coffee*, 43: 263-272, 1978.
- KUMAR, D. Some aspects of the physiology of *Coffea arabica* L. A review. *Kenya Coffee*, 44: 9-47, 1979.
- KUMAR, D. Primary investigations into some flowering abnormalities of coffee in Kenya. *Kenya Coffee*, 47: 16-24, 1982.
- KUMAR, D.; TIESZEN, L.L. Photosynthesis in *Coffea arabica*. I. Effects of light and temperature. *Experimental Agriculture*, 16: 13-19, 1980.
- LIMA, A.L.S.; DAMATTA, F.M.; PINHEIRO, H.A.; TOTOLA, M.R.; LOUREIRO, M.E. Photochemical responses and oxidative stress in two clones of *Coffea canephora* under water deficit conditions. *Environmental & Experimental Botany*, 47: 239-247, 2002.
- MAESTRI, M.; BARROS, R. S. Coffee. In: ALVIM, P.T.; KOZLOWSKI, T.T. (Eds.). *Ecophysiology of tropical crops*. New York: Academic Press, 1977. p. 249-278.
- MAESTRI, M.; BARROS, R.S.; RENA, A.B. Coffee. In: LAST, F.T. (Ed.). *Tree crop ecosystems*. Amsterdam: Elsevier, 2001. p. 339-360.
- MAESTRI, M.; DAMATTA, F.M.; REGAZZI, A.J.; BARROS, R.S. Accumulation of proline and quaternary ammonium compounds in mature leaves of water stressed coffee plants (*Coffea arabica* and *C. canephora*). *Journal of Horticultural Science*, 70: 229-233, 1995.
- MAGALHÃES, A.C.; ANGELOCCI, L.R. Sudden alterations in water balance associated with flower bud opening in coffee plants. *Journal of Horticultural Science*, 51: 419-423, 1976.
- MARQUES, P. C. Utilização de palmáceas produtoras de palmito para sombreamento de café Conilon no estado do Espírito Santo. In: SIMPÓSIO DE PESQUISA DE CAFÉS DO BRASIL, I, 2000, Poços de Caldas, MG. Resumos Expandidos... Brasília: Embrapa Café e MINASPLAN, 2000. p. 1072-1073.
- MATIELLO, J.B. Café Conillon - como plantar, tratar, colher, preparar e vender. Rio de Janeiro: MM Produções Gráficas, 1998. 162 p.
- MATIELLO, J.B.; BARROS, U.V.; BARBOSA, C.M. Formação intensa de estrelinhas em linhagens de café Icatu na Zona da Mata de Minas. In:

- CONGRESSO BRASILEIRO DE PESQUIAS CAFEEIRAS, 1997, Manhuaçu, MG. Anais... Rio de Janeiro: MAA/PROCAFÉ/PNFC, 1997. p. 44-45.
- MAYNE, W.W. The growth and bearing habits of *Coffea arabica* L. under south India conditions. *The Plant Chronical*, 39: 284-286, 1944.
- MAZZAFERA, P.; CARVALHO, A. Yield and drought tolerance evaluation of coffee plants (*Coffea arabica* L.). *Bragantia*, 46: 403-416, 1987.
- MEINZER, F.C.; CLEARWATER, M.J.; GOLDSTEIN, G. Water transport in trees: current perspectives, new insights and some controversies. *Environmental & Experimental Botany*, 45: 239-262, 2001.
- MEINZER, F.C.; GOLDSTEIN, G.; GRANTZ, D.A. Carbon isotope discrimination in coffee genotypes grown under limited water supply. *Plant Physiology*, 92: 130-135, 1990a.
- MEINZER, F. C.; GRANTZ, D. A.; GOLDSTEIN, G.; SALIENDRA, N. Z. Leaf water relations and maintenance of gas exchange in coffee cultivars grown in drying soil. *Plant Physiology*, 94: 1781-1787, 1990b.
- MENDES, A.N.G.; GUIMARÃES, P.T.G.; MELLE, C.C.A.; BARTHOLO, G.F. Estudo do espaçamento entre e dentro de fileiras para as cultivares Catuaí e Mundo Novo de *Coffea arabica*. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL SOBRE CAFÉ ADENSADO, 1994, Londrina, PR. Anais... Londrina: IAPAR, 1996. p. 42.
- MES, M.G. Studies on the flowering of *Coffea arabica* L. III. Various phenomena associated with the dormancy of coffee flower buds. *Portugaliae Acta Biologica (Ser. A)* 5: 25-44, 1957.
- MITCHELL, H.W. Research on close spacing systems for intensive coffee production in Kenya, Part IV. *Kenya Coffee*, 41: 281-296, 1976.
- MOTA, J.W.S.; BARROS, R.S.; DAMATTA, F.M.; MAESTRI, M. Vegetative growth in *Coffea arabica* L. as affected by irrigation, daylength and fruiting. *Tropical Ecology*, 38: 73-79, 1997.
- NACIF, A.P. Fenologia e produtividade do cafeeiro (*Coffea arabica* L.) cv. Catuaí sob diferentes densidades de plantio e doses de fertilizantes, no cerrado de Patrocínio-MG. Viçosa: UFV, 1997. 124 p. (Tese DS).
- NJOROGE, J.M.; KIMEMIA, J.K. Influence of tree training and plant density on yields of an improved cultivar of *Coffea arabica*. *Experimental Agriculture*, 30: 88-94, 1994.
- NJOROGE, J.M.; KIMEMIA, J.K. Yield and leaf nutrient concentrations of Arabica coffee influenced by nitrogen rates and plant density. *Discovery*

- & Innovation, 8: 233-240, 1996.
- NJOROGE, J.M.; MWAKHA, E. Influence of nitrogen fertilizer and plant density on growth and yield of Arabica coffee during the first production cycle in Kenya. *Discovery & Innovation*, 5: 235-239, 1993.
- NJOROGE, J.M.; WAITAKHA, K. The influence of tree training and plant density on growth, yield components and yield of Arabica coffee cv. Ruiru 11. *Journal of Horticultural Science*, 67: 695-702, 1992.
- NUNES, M.A. Water relations in coffee - significance of plant water deficits to growth and yield: a review. *Journal of Coffee Research*, 6: 4-21, 1976.
- NUNES, M.A. Environmental effects of stomatal and mesophyll regulation of photosynthesis in coffee leaves. *Photosynthetica*, 22: 547-553, 1988.
- NUNES, M.A.; DUARTE, N.T. Resistência à secura em *Coffea arabica* - estudo comparativo de duas seleções. *Garcia de Orta*, 17: 83-96, 1969.
- PILAR-H.; COCK, J.H.; EL-SHARKAWY, A. The responses of leaf gas exchange and stomatal conductance to air humidity in shade-grown coffee, tea and cacao plants as compared with sunflower. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 1: 155-161, 1989.
- PORTÈRES, R. Action de l'eau, après une période sèche, sur le déclenchement de la floraison chez *Coffea arabica* L. *Agronomie Tropicale*, (3-4): 148-158, 1946.
- RAMOS, R.L.S.; CARVALHO, A. Shoot and root evaluations on seedlings from *Coffea* genotypes. *Bragantia*, 56: 59-68, 1997.
- RAMOS, R.L.S.; LIMA, M.M.A. Avaliação da superfície relativa do sistema radicular de cafeeiros. *Bragantia*, 39: 1-5, 1980.
- REEVES, R. G.; VILLANOVA, T. Estudio preliminar acerca del crecimiento periódico de los cafetos. *Café de El Salvador*, 18: 1085-1092, 1948.
- RENA, A. B.; BARROS, R. S.; MAESTRI, M.; SÖNDAHL, M. R. Coffee. *In* SCHAFFER, B.; ANDERSEN, P.C. (Eds.). *Handbook of environmental physiology of tropical fruit crops: sub-tropical and tropical crops*. Boca Raton: CRC Press, 1994. v. 2. p. 101-122.
- RENA, A.B.; GUIMARÃES, P.T.G. Sistema radicular do cafeeiro: estrutura, distribuição, atividade e fatores que o influenciam. Belo Horizonte: EPAMIG, 2000, 80 p. (EPAMIG, Documentos, 37).
- RENA, A.; MAESTRI, M. Relações hídricas no cafeeiro. *ITEM. Irrigação e Tecnologia Moderna*, n.48, p. 34-41, 2000.
- RENA, A.B.; MAESTRI, M. Fisiologia do cafeeiro. *Informe Agropecuário*,

- 11: 26-40, 1985.
- RENA, A.B.; MAESTRI, M. Fisiologia do cafeeiro. In: RENA, A.B.; MALAVOLTA, E.; ROACHA, M.; YAMADA, T. (Eds.). Cultura do cafeeiro: fatores que afetam a produtividade. Piracicaba: POTAFOS, 1986. p. 13-85.
- RENA, A.B.; MAESTRI, M. Ecofisiologia do cafeeiro. In: CASTRO, P.R.C.; FERREIRA, S.O.; YAMADA, T. (Eds.). Ecofisiologia da produção agrícola. Piracicaba: POTAFOS, 1987. p.119-147.
- RENA, A.B.; NACIF, A.P.; GUIMARÃES, P.T.G.; BARTHOLO, G.F. Plantios adensados de café: aspectos morfológicos, ecofisiológicos, fenológicos e agrônômicos. Informe Agropecuário, 19: 61-70, 1998.
- RODRIGUES, O. Efeito da deficiência hídrica na fotossíntese, na resistência estomática, na atividade da redutase do nitrato e no acúmulo de prolina livre em *Coffea arabica* L. Viçosa: UFV, 1988. 52 p. (Tese MS).
- SCHUCH, U.K.; FUCHIGAMI, L.H.; NAGAO, M.A. Flowering, ethylene production and ion leakage of coffee in response to water stress and gibberellic acid. Journal of the American Society for Horticultural Science 10: 158-163, 1992.
- SEN GUPTA, A.; BERKOWITZ, G.A. Osmotic adjustment, symplast volume and nonstomatally mediated water stress inhibition of photosynthesis in wheat. Plant Physiology, 85: 1040-1047, 1987.
- SGHERRI, C. L. M.; MAFFEI, M.; NAVARI-IZZO, F. Antioxidative enzymes in wheat subjected to increasing water deficit and rewatering. Journal of Plant Physiology, 157: 273-279, 2000.
- SILVA, E.A.; DAMATTA, F.M.; BARROS, R. S.; REGAZZI, A.J. Periodicidade do crescimento vegetativo em *Coffea arabica* L.: relações com a fotossíntese em condições de campo. In: SIMPÓSIO DE PESQUISA DE CAFÉS DO BRASIL, I, 2000, Poços de Caldas, MG. Resumos Expandidos... Brasília: Embrapa Café e MINASPLAN, 2000. p. 65-68.
- SOTO-PINTO, L.; PERFECTO, I.; CASTILLO-HERNANDEZ, J.; CABALLERO-NIETO, J. Shade effect on coffee production at the northern Tzeltal zone of the state of Chiapas, Mexico. Agriculture Ecosystems & Environment, 80: 61-69.
- SYLVAIN, P. G. El ciclo de crecimiento de *Coffea arabica* (mimeo.). Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, Turrialba, 1958.
- TAUSEND, P. C.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C. Water utilization,

- plant hydraulic properties and xylem vulnerability in three contrasting coffee (*Coffea arabica*) cultivars. *Tree Physiology*, 20: 159-168, 2000a.
- TAUSEND, P.C.; MEINZER, F.C.; GOLDSTEIN, G. Control of transpiration in three coffee cultivars: the role of hydraulic and crown architecture. *Trees - Structure and Function*, 14: 181-190, 2000b.
- TURNER, N. C. Further progress in crop water relations. *Advances in Agronomy*, 58: 292-338, 1997.
- TESHA, A. J.; KUMAR, D. Effect of fertilizer nitrogen on drought resistance in *Coffea arabica* L. *Journal of Agricultural Science*, 90: 625-631, 1978.
- TIÓ, M. A. Effect of light intensity on the rate of apparent photosynthesis in coffee leaves. *Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico*, 46: 159-166, 1962.
- URIBE, H.; SALAZAR, A. Distancias de siembras y dosis de fertilizantes en la producción de café. *Cenicafé*, 32: 88-105, 1981.
- VASUDEVA, N.; GOPAL, N.H. Physiological studies on flowering of coffee under south India conditions. IX. Effect of different irrigation treatments on blossom and yield of Arabica coffee. *Journal of Coffee Research*, 19: 74-79, 1979.
- VIANA, A.S.; CAMARGO, A.P.; FREIRE, D. Efeito de espaçamentos progressivos na produção de café por cova e por área. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PESQUISAS CAFEEIRAS, 11, 1984, Londrina, PR. Anais... Rio de Janeiro: IBC, 1984. p. 171-174.
- WAKEFIELD, A.J. Arabica coffee: periods of growth and seasonal measures. Department of Agriculture, Tanganyika Territory, Pamphlet 9, 1933. 16 p.
- WILLSON, K.C. Coffee, cocoa and tea. Wallingford: CABI Publishing. 1999, 300 p.
- WORMER, T.M. The effect of soil moisture, nitrogen fertilization and some meteorological factors on stomata aperture of *Coffea arabica* L. *Annals of Botany*, 29: 523-539, 1965.
- WULLSCHLEGER, S.D.; MEINZER, F.C.; VERTESSY, R.A. A review of whole-plant water use studies in trees. *Tree Physiology*, 18: 499-512, 1998.
- ZIMMERMANN, M.H. Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. *Canadian Journal of Botany*, 56: 2286-2295, 1978.