

# TROCAS GASOSAS, PARÂMETROS DE FLUORESCÊNCIA E CONCENTRAÇÃO DE PIGMENTOS E NITROGÊNIO EM RESPOSTA À MANIPULAÇÃO DA RELAÇÃO FONTE-DRENO EM *Coffea arabica* L.

Roberto L. CUNHA<sup>1</sup>, E-mail: ecolisboa@yahoo.com.br; Samuel C.V. MARTINS<sup>1</sup>; Gustavo A.B.K. MORAES<sup>1</sup>; Paulo C. CAVATTE<sup>1</sup>; Fábio S. MATOS<sup>1</sup>; Fábio M. DAMATTA<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.

## Resumo:

Em geral, um aumento da razão fonte:dreno, e.g., via remoção parcial de frutos, pode ocasionar decréscimos correspondentes na taxa de assimilação líquida de carbono, devido à retroinibição derivada do acúmulo de carboidratos na folha. Investigaram-se alterações na composição isotópica do carbono, nas trocas gasosas e no conteúdo de pigmentos e nitrogênio em folhas de plantas de café cultivadas em campo, em resposta à manipulação da relação fonte-dreno, por meio de desfrutificação e desfolhamento controlados, tendo em vista uma potencial alteração na capacidade fotossintética das folhas, em função da redução da relação fonte:dreno. Os tratamentos consistiram de: (i) remoção de todos os frutos e 100% da área foliar (T1); (ii) metade da carga de frutos e 100% da área foliar (T2); e (iii) carga completa de frutos e 50% da área foliar (T3). Os frutos foram removidos no estágio de “chumbinho”. As avaliações foram realizadas durante a fase de rápido ganho de massa seca do fruto. Observaram-se, que plantas do tratamento T3 apresentaram valores mais negativos de composição isotópica do carbono, porém maiores taxas diárias de assimilação de carbono e condutância estomática, além de menor temperatura foliar (particularmente durante os períodos mais quentes). Aparentemente, não ocorreu fotoinibição da fotossíntese. As concentrações de pigmentos e nitrogênio não sofreram alterações em resposta aos tratamentos aplicados. Os resultados indicam que a redução na razão fonte:dreno pode afetar positivamente a fotossíntese líquida, via aumentos na condutância estomática, porém sem afetar a fotoquímica da fotossíntese durante a fase de rápido crescimento dos frutos do cafeeiro.

Palavras-chave: *Coffea*, fluorescência, fotossíntese, relação fonte:dreno,

## GAS EXCHANGE, CHLOROPHYLL *a* FLUORESCENCE PARAMETERS, PIGMENTS AND NITROGEN CONCENTRATION IN RESPONSE TO SOURCE:SINK MANIPULATION IN FIELD-GROWN *Coffea arabica* L. TREES

### Abstract:

In general, an increase of source/sink ration, e.g., through partial fruit removal, can cause corresponding decreases in the rate of net carbon assimilation due to feedback inhibition derived from accumulation of carbohydrate in leaves. Changes in carbon isotopic composition, gas exchange, chlorophyll *a* fluorescence parameters, pigments and nitrogen concentration in leaves in response to source/sink manipulations were investigated in field-grown coffee trees. Such manipulations were performed through controlled defruiting and defoliation in order to induce changes in leaf photosynthetic capacity. Treatments consisted of (i) complete defruiting and 100% leaf area (T1), (ii) half crop load and 100% leaf area (T2), and (iii) full crop load and 50% leaf area (T3). Sampling and measurements were performed during the linear phase of dry mass gain of fruits. T3 plants showed more negative values of carbon isotopic composition ratio, but higher daily carbon assimilation rate and stomatal conductance in parallel with lower leaf temperature (particularly during the warmer spells). There was no evidence of photoinhibition of photosynthesis. Pigment and nitrogen concentration was unresponsive to the treatments. Taken together, the results suggest that decreasing source:sink ratio might negatively affect photosynthesis, through increases in stomatal conductance with little, if any, changes in photochemistry of photosynthesis during the linear phase of dry mass gain of coffee fruits.

Key words: *Coffea*, fluorescence, photosynthesis, source:sink ration,.

## Introdução

Em geral, um aumento da razão fonte:dreno, e.g., via remoção parcial de frutos, pode ocasionar decréscimos correspondentes na taxa de assimilação líquida de carbono (A), devido à retroinibição derivada do acúmulo de carboidratos na folha (Stitt, 1991). Baixa demanda de drenos pode também acarretar em acúmulo de sacarose no floema das folhas-fonte que, por sua vez, inibiria o carregamento do floema, resultando em acúmulo de carboidratos no mesofilo e redução de A (Vaughn *et al.*, 2002). Em todo o caso, a menor utilização da energia radiante, na medida em que A diminui, pode levar a inativação ou a danos às estruturas do fotossistema II (FSII) dos cloroplastos, ou ao fechamento parcial dos estômatos em resposta a alterações hormonais e/ou a variações na concentração intracelular de CO<sub>2</sub> (Wünsche *et al.*, 2005). Desde que o estômato se feche, pode ocorrer incremento na temperatura foliar (T<sub>f</sub>), acarretando, em última análise, aumento nas taxas de respiração e fotorrespiração. De modo oposto, uma redução na razão fonte:dreno usualmente acarreta incrementos em A (Stitt, 1991; McCormick *et al.*, 2006).

Em café, os frutos são fortes drenos metabólicos, acumulando altas proporções dos assimilados totais da planta, limitando, assim, a mobilização de assimilados para outros órgãos, com reflexos negativos sobre o crescimento vegetativo (Cannell, 1971a, b). Com efeito, uma carga pesada de frutos pode levar ao depauperamento da planta, limitando-lhe, sobremodo, o crescimento na estação de crescimento ativo subsequente (DaMatta, 2004). Visto que uma área foliar de 20 cm<sup>2</sup> é necessária para suportar o crescimento de cada fruto de café (Cannell, 1976), torna-se fácil perceber que a concorrência entre os crescimentos reprodutivo e vegetativo deve estar largamente envolvida na bionalidade da produção de café.

Considerando-se que a produção vegetal depende da força-dreno e da eficiência da produção de fotoassimilados, e que a força-dreno depende do tamanho e da atividade metabólica do órgão-dreno, uma redução na razão fonte:dreno poderia acarretar um incremento da capacidade fotossintética das folhas e maiores taxas de carregamento. Neste estudo, portanto, procurou-se avaliar possíveis mecanismos fisiológicos, em níveis biofísico e fotoquímico, associados à modulação das taxas de fotossíntese e da partição de assimilados, em café, em resposta à alteração da razão fonte-dreno.

## Material e Métodos

Foram utilizadas *Coffea arabica* L. cv Catuaí Vermelho IAC 44 com aproximadamente 10 anos de idade, em Viçosa (20°45'S, 42°15'W, 650 m de altitude), Minas Gerais.

O experimento foi constituído de três tratamentos. No primeiro, as plantas foram conduzidas sob condições naturais de enfolhamento, porém removendo-se todos os frutos (T1); no segundo tratamento, procedeu-se à remoção de metade da carga dos frutos, mantendo-se todas as folhas da planta (T2); no terceiro tratamento, mantiveram-se todos os frutos produzidos, mas a área foliar total foi reduzida à metade (T3). Foram selecionados alguns ramos plagiotrópicos por cada planta, dentro de cada tratamento. Esses ramos tinham de 12 a 14 folhas completamente expandidas e cerca de 100 a 120 frutos. Para aumentar-se a uniformidade, ao aplicarem-se os tratamentos, foram deixados, nos ramos selecionados, seis ou 12 folhas expandidas, e 0, 50 ou 100 frutos, conforme o tratamento. Nesses ramos, procederam-se às medições de trocas gasosas e coletas para análises bioquímicas, durante a fase linear de ganho de massa seca dos frutos. A desfrutificação foi realizada, removendo-se frutos no estágio de *chumbinho*.

Foram avaliadas  $A$ ,  $g_s$  e a razão entre as concentrações interna e externa de CO<sub>2</sub> ( $C_i/C_a$ ), utilizando-se de um analisador portátil de gás a infravermelho, em sistema aberto, portátil (LCpro+, Analytical Development Company, Hoddesdon, Reino Unido) sob luz, temperatura e concentração de CO<sub>2</sub> ambientes. As medições foram realizadas em dois dias, em cada época, por volta das 8:00, 10:00, 13:00 e 16:00 h.

A fluorescência da clorofila *a* foi avaliada, utilizando-se de fluorômetro com amplitude de pulso modulado (FMS2, Hansatech, Norfolk, Reino Unido), concomitantemente às avaliações de trocas gasosas e, em adição, na antemanhã. As folhas foram adaptadas ao escuro, durante 30 min, expondo-se os tecidos foliares, inicialmente, a um fraco pulso de luz vermelho-distante (1-2 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), para determinação da fluorescência inicial ( $F_0$ ). Em seguida, um pulso de luz saturante, com irradiância de 6.000 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> e duração de 1 s, foi aplicado, para estimar-se a fluorescência máxima emitida ( $F_m$ ). Nas amostras adaptadas ao escuro, a máxima eficiência do FSII foi estimada pela razão entre as fluorescências variável e máxima,  $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ . Subseqüentemente, as folhas foram irradiadas com luz actínica durante 300 s, à irradiância de 900 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, para obtenção da fluorescência constante ( $F_s$ ). Em seguida, outro pulso de luz saturante foi aplicado, por 1 s, para obtenção da fluorescência máxima emitida pelas amostras sob luz ( $F_m'$ ). A luz actínica foi desligada e as amostras foram irradiadas com luz vermelho-distante, para a obtenção de  $F_0$  adaptada à luz ( $F_0'$ ). A eficiência de captura da energia de excitação pelos centros de reação abertos do FSII foi estimada por  $F_v'/F_m' = (F_m' - F_0')/F_m'$ . O coeficiente de extinção fotoquímico foi calculado como  $q_p = (F_m' - F_s) / (F_m' - F_0')$ , e o de extinção não-fotoquímica por  $NPQ = (F_m/F_m') - 1$  (Krause & Weis, 1991). O rendimento quântico do transporte de elétrons do FSII foi estimado como  $\phi_{FSII} = (F_m' - F_s)/F_m'$  (Genty *et al.*, 1989).

A discriminação isotópica do carbono foi determinada em folhas novas (aproximadamente metade da expansão máxima), como descrito em DaMatta *et al.* (2003). Esse parâmetro permitiu avaliar o comportamento das trocas gasosas, que depende da capacidade fotossintética do mesófilo e de  $g_s$ , de modo integrado, ao longo do tempo. Foram coletadas, de outros ramos selecionados, duas folhas por planta.

As concentrações foliares de clorofilas *a* e *b* e de carotenóides foram determinadas em extratos obtidos após a maceração de discos foliares retirados das mesmas folhas utilizadas nas avaliações de trocas gasosas, utilizando-se acetona 80%, conforme Lichtenthaler (1987).

Após a secagem das amostras foliares a 70°C, por 72 h, foram determinados o nitrogênio orgânico e nítrico, de acordo com DaMatta *et al.* (1999).

## Resultados e Discussão

Os valores máximos de  $A$  (~6 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) observados neste trabalho foram menores que os máximos (~12 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) já registrados para a espécie (Silva *et al.*, 2004), porém, similares aos de outros autores (e.g., Chaves, 2005; Araújo, 2006). As taxas de trocas gasosas também foram maiores no início da manhã, quando a temperatura é mais amena e de menor, podendo alcançar valores negligenciáveis à tarde, a exemplo de observações anteriores (e.g., Silva *et al.*, 2004; Chaves, 2005; Araújo, 2006). As correlações estreitas entre  $A$  e  $g_s$ , particularmente na segunda época de avaliação ( $r = 0,912$ ;  $p \leq 0,001$ ) (dados não mostrados), sugerem que limitações estomáticas podem restringir grandemente a fotossíntese do cafeeiro. A radiação fotossintética ativa foi quase sempre maior do que a irradiância de saturação em café (~600 μmol

$\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) em todos os horários e épocas avaliados (dados não mostrados). Verificou-se que  $T_f$ , independentemente da época e dos horários avaliados, a partir das 8:00 h, já era maior que  $30^\circ\text{C}$  e atingiu, ao longo do dia, valores iguais ou superiores a  $40^\circ\text{C}$ , particularmente em janeiro (dados não mostrados). Em janeiro, mas não em março, as flutuações de  $T_f$  acompanharam estreitamente as flutuações de  $T_{ar}$  (dados não mostrados). Registre-se que, nas medições feitas às 10:00 e 13:00 h,  $T_f$  foi sempre menor nas plantas de  $T_3$  que nas de  $T_1$ , especialmente em março (dados não mostrados), quando diferenças de até  $3^\circ\text{C}$  foram registradas entre folhas de plantas daqueles tratamentos. Registre-se, ainda, que a diferença em  $T_f$  não esteve associada a variações na interceptação de energia radiante (dados não mostrados). Os valores médios de  $\delta_e$  foram maiores durante a primeira época de avaliação, com aumento progressivo ao longo do dia, por volta de  $3,0 \text{ kPa}$ , às

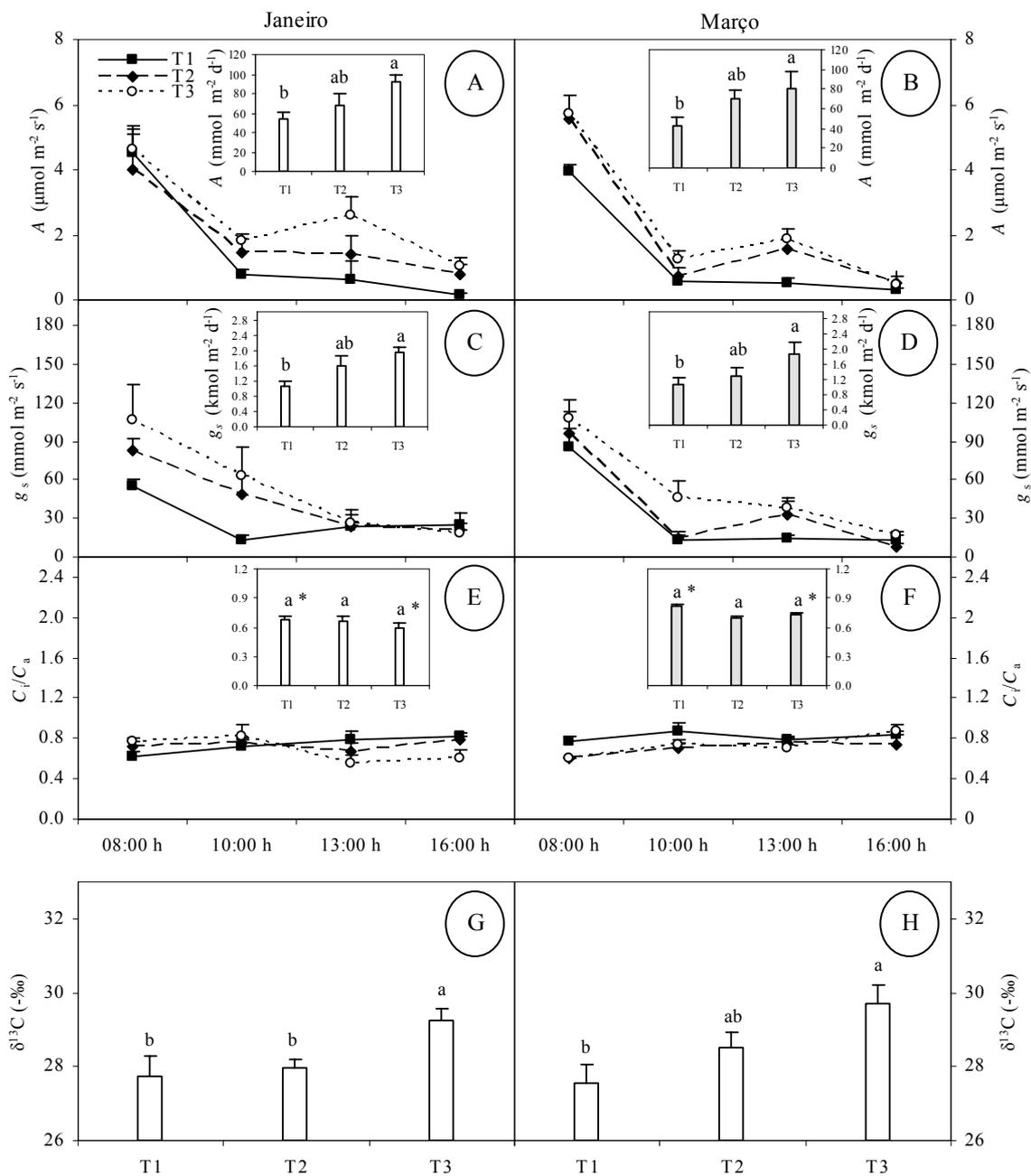


Figura 1 - Efeito da manipulação artificial na relação fonte:dreno sobre a taxa de assimilação líquida de carbono ( $A$ ) (A, B), condutância estomática ( $g_s$ ) (C, D), razão entre a concentração interna e ambiente de  $\text{CO}_2$  ( $C_i/C_a$ ) (E, F) e composição isotópica do carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) (G, H) em plantas de café cultivadas em campo. As plantas foram distribuídas em três tratamentos: 100% folhas e 0% de frutos ( $T_1$ ), 100% folhas e 50% de frutos ( $T_2$ ), e 50% folhas e 100% de frutos ( $T_3$ ). Cada ponto ou coluna representa a média  $\pm$  erro-padrão ( $n = 6$ ). Nos retângulos internos às figuras, colunas representam os valores cumulativos diários (8:00-16:00 h) de  $A$ ,  $g_s$  e  $C_i/C_a$ ; valores seguidos por letras distintas diferem estatisticamente entre si ( $p \leq 0,05$ ; teste de Newman-Keuls). Asterisco (\*) indica diferenças entre épocas de avaliação ( $p \leq 0,05$ ).

13:00 e 16:00 h. Entretanto, não se observaram diferenças de  $\delta\epsilon$  ao se compararem os tratamentos, ao longo do dia (dados não mostrados).

Durante a fase de ganho linear de massa seca dos frutos, quando estes passam a ser drenos fortes, verificaram-se maiores valores cumulativos diários de  $A$  nas plantas sem redução da carga de frutos em comparação com aquelas em que a carga de frutos foi eliminada (Figura 1 A,B). Parte das diferenças em  $A$  pôde ser explicada em função de diferenças em  $g_s$ : maior  $g_s$ , maior  $A$  (Figura 1 C,D). Não obstante, diferenças em  $A$  não estiveram necessariamente associadas a  $g_s$ , como se observa às 13:00 e às 16:00 h, em janeiro. Em todo o caso, os valores cumulativos diários de  $g_s$  e  $A$  nas plantas de  $T3$  foram significativamente maiores que os das plantas de  $T1$ , mas sem diferir estatisticamente dos valores das plantas de  $T2$  (Figura 1 A-D). Maiores valores de  $A$ , na medida em que a carga de frutos aumenta, já foram relatados em café (Vaast *et al.*, 2005; Franck *et al.*, 2006). Grande parte das diferenças em  $A$  pôde ser explicada em função de diferenças em  $g_s$ . Cumpre ressaltar que as diferenças em magnitude de  $A$  e  $g_s$ , observadas em medidas instantâneas, refletiram-se no longo prazo, a julgar-se pelos menores valores de  $\delta^{13}C$ , na medida em que a razão fonte:dreno diminuiu. Maior discriminação isotópica (menor  $\delta^{13}C$ ) pode ser resultante de aumentos em  $g_s$  ou redução em  $A$  (Farquhar *et al.*, 1989). Conquanto neste trabalho  $A$  aumentou nas plantas de  $T3$ , em relação às de  $T1$ , (fato que, isoladamente, resultaria em valores menos negativos de  $\delta^{13}C$ ), sugere-se que, no longo prazo, o aumento de  $g_s$  deve ter sido proporcionalmente maior que o de  $A$ . Ademais, como  $\delta^{13}C$  reflete a disponibilidade intracelular de  $CO_2$ , sendo estreita e negativamente correlacionada com a razão  $C_i/C_a$  (Farquhar *et al.*, 1989), sugere-se também que o aumento em  $A$  deve ter ocorrido principalmente em função de uma maior disponibilidade de  $CO_2$ , e não de uma maior capacidade mesofílica para fixar o  $CO_2$ . Salienta-se, ainda, que maior  $g_s$  se traduziu em incrementos na transpiração (dados não mostrados), resultando em menor  $T_f$ , conforme observado principalmente nas horas mais quentes nas plantas de  $T3$  em relação às de  $T1$ . Menor  $T_f$ , por seu turno, pode concorrer para menores taxas respiratórias e fotorrespiratórias e, em última análise, concorrendo para alargar as diferenças em  $A$ .

Tabela 1 - Efeito da manipulação artificial na relação fonte:dreno sobre a concentração foliar de N total, área foliar específica (AFE), concentração de clorofilas (Clo) totais ( $a + b$ ), carotenóides totais (Car), razão Clo  $a$ :Clo  $b$ , proteína total e aminoácidos (AA) totais em plantas de café cultivadas em campo. As plantas foram distribuídas em três tratamentos: 100% folhas e 0% de frutos ( $T1$ ), 100% folhas e 50% de frutos ( $T2$ ), e 50% folhas e 100% de frutos ( $T3$ ). Os dados foram obtidos em janeiro de 2006 e em março de 2006, épocas nas quais os frutos se achavam na fase linear de ganho de massa seca. Cada ponto representa a média  $\pm$  erro-padrão ( $n = 6$ ); valores seguidos por letras distintas diferem estatisticamente entre si ( $p \leq 0,05$ ; teste de Newman-Keuls). Asterisco (\*) indica diferenças entre épocas de avaliações ( $p \leq 0,05$ ).

Parâmetros	Época	Tratamentos		
		100% Folha 0% Fruto	100% Folha 50% Fruto	50% Folha 100% Fruto
N total (g kg <sup>-1</sup> MS)	Janeiro	33,24 $\pm$ 0,84 <sup>a</sup>	31,35 $\pm$ 1,68 <sup>a</sup>	31,50 $\pm$ 2,08 <sup>a</sup>
	Março	31,87 $\pm$ 1,83 <sup>a</sup>	28,31 $\pm$ 1,17 <sup>a</sup>	28,31 $\pm$ 2,26 <sup>a</sup>
AFE (m <sup>2</sup> kg <sup>-1</sup> MF)	Janeiro	11,95 $\pm$ 0,44 <sup>a</sup>	11,96 $\pm$ 0,34 <sup>a</sup>	12,00 $\pm$ 0,35 <sup>a</sup>
	Março	11,39 $\pm$ 0,39 <sup>a</sup>	12,39 $\pm$ 0,38 <sup>a</sup>	12,47 $\pm$ 0,34 <sup>a</sup>
Clo totais (mmol kg <sup>-1</sup> MF)	Janeiro	2,39 $\pm$ 0,15 <sup>a</sup>	2,19 $\pm$ 0,13 <sup>a</sup>	2,13 $\pm$ 0,26 <sup>a</sup>
	Março	2,57 $\pm$ 0,07 <sup>a</sup>	2,60 $\pm$ 0,28 <sup>a</sup>	2,04 $\pm$ 0,42 <sup>a</sup>
Car (mmol kg <sup>-1</sup> MF)	Janeiro	0,46 $\pm$ 0,02 <sup>a</sup>	0,45 $\pm$ 0,01 <sup>a</sup>	0,42 $\pm$ 0,02 <sup>a</sup>
	Março	0,46 $\pm$ 0,01 <sup>a</sup>	0,47 $\pm$ 0,03 <sup>a</sup>	0,38 $\pm$ 0,02 <sup>b</sup>
Clo $a$ :Clo $b$	Janeiro	2,80 $\pm$ 0,04 <sup>a</sup>	2,88 $\pm$ 0,08 <sup>a</sup>	2,91 $\pm$ 0,08 <sup>a</sup>
	Março	2,96 $\pm$ 0,05 <sup>a</sup>	2,94 $\pm$ 0,13 <sup>a</sup>	2,99 $\pm$ 0,03 <sup>a</sup>
Proteína total (g kg <sup>-1</sup> MF)	Janeiro	87,7 $\pm$ 5,2 <sup>a</sup>	80,2 $\pm$ 4,6 <sup>a</sup>	95,8 $\pm$ 6,7 <sup>a</sup>
	Março	100,8 $\pm$ 6,1 <sup>a</sup>	103,3 $\pm$ 2,4 <sup>a</sup>	100,1 $\pm$ 6,7 <sup>a</sup>
AA totais (mmol kg <sup>-1</sup> MF)	Janeiro	67,7 $\pm$ 5,4 <sup>a</sup>	54,2 $\pm$ 6,7 <sup>a</sup>	56,0 $\pm$ 7,0 <sup>a*</sup>
	Março	52,7 $\pm$ 7,2 <sup>a</sup>	49,3 $\pm$ 5,1 <sup>a</sup>	38,3 $\pm$ 5,3 <sup>a*</sup>

Ressalte-se que, provavelmente, diferenças de  $g_s$  em resposta aos tratamentos impostos não estiveram associadas com diferenças na disponibilidade de  $CO_2$ , uma vez que, em várias determinações, maiores valores de  $g_s$  não foram acompanhados de menores valores de  $C_i/C_a$  (Figura 1 C, E). Além disso, apesar de o estômato do cafeeiro apresentar uma alta sensibilidade a  $\delta\epsilon$  (Nunes, 1988; DaMatta *et al.*, 2002; DaMatta, 2004), não se pôde associar diferenças de  $g_s$  a  $\delta\epsilon$ . Portanto, resta demonstrar

o(s) mecanismo (s) que controlaria(m) o comportamento estomático diferencial ora observado, em resposta à manipulação da razão fonte:dreno.

Salienta-se, ainda, que variações em  $A$  não estiveram associadas a decréscimos na eficiência fotoquímica máxima do FSII, avaliada pela razão  $F_v/F_m$ , que se manteve praticamente inalterada na antemanhã e ao longo do dia, com os valores diários muito próximos ou acima de 0,8 (dados não apresentados), indicando ausência de fotoinibição da fotossíntese (Björkman & Demming, 1987). Além disso, para os demais parâmetros fotoquímicos ( $\phi_{FSII}$ ,  $F_v'/F_m'$ ,  $q_p$  e NPQ), não se observaram diferenças significativas em decorrência da manipulação na relação fonte:dreno. Como um todo, os dados de fluorescência da clorofila  $a$  (dados não apresentados) indicam ausência de fotoinibição, independentemente dos tratamentos e de épocas de avaliação.

A manipulação na razão fonte:dreno pouco ou nada alterou a área foliar específica, a concentração de N total, clorofilas totais, carotenóides, razão clorofila  $a:b$ , proteína total e aminoácidos totais, independentemente das épocas de avaliação (Tabela 1). Em adição, a concentração de nitrogênio total foi superior a 28 g kg<sup>-1</sup> MS (Tabela 1), indicando que as plantas não estiveram sob deficiência de N. Portanto, os maiores valores observados em  $A$  nas plantas do tratamento T3 não estiveram relacionados à alocação de N para a produção de pigmentos fotossintéticos, ou mesmo proteínas e aminoácidos (Tabela 1), indicando que houve capacidades similares de absorção e de eficiência do uso da radiação para a fotossíntese (Ishida *et al.*, 1999). Por conseguinte, as diferenças em  $A$  não estiveram associadas com as reações fotoquímicas da fotossíntese.

Analizados em conjunto, os presentes resultados indicam que o aumento em  $A$ , na medida em que a razão fonte:dreno diminuiu, foi largamente independente da fotoquímica da fotossíntese, sendo governado, fundamentalmente, por maior disponibilidade interna de CO<sub>2</sub> associada a maior  $g_s$ .

## Conclusões

Os resultados indicam que a redução na razão fonte:dreno pode afetar positivamente a fotossíntese líquida, via aumentos na condutância estomática, porém sem afetar a fotoquímica da fotossíntese durante a fase de rápido crescimento dos frutos do cafeeiro.

## Referências Bibliográficas

- Araújo W.L. (2006) *Limitações da fotossíntese e metabolismo do carbono em folhas de diferentes posições da copa do cafeeiro (Coffea arabica L.)*. Viçosa, UFV, Tese (MS), 43 p.
- Björkman O.; Demming B. (1987) Photon yield of O<sub>2</sub> evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170, 489-504.
- Cannell M.G.R. (1971a) Effects of fruiting, defoliation and ring-barking on the accumulation and distribution of dry matter in branches of *Coffea arabica* L. in Kenya. *Experimental Agriculture* 7, 63-74.
- Cannell M.G.R. (1971b) 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.
- Cannell M.G.R. (1976) Crop physiological aspects of coffee bean yield. A review. *Kenya Coffee* 41, 245-53.
- Chaves A.R.M. (2005) *Fotossíntese e mecanismos de proteção contra estresse fotooxidativo em Coffea arabica L., cultivado em condições de campo sob dois níveis de irradiância*. Viçosa, UFV, Tese (MS), 36 p.
- DaMatta F.M.; Amaral J.A.T.; Rena A.B. (1999) Growth periodicity in trees of *Coffea arabica* L. in relation to nitrogen supply and nitrate reductase activity. *Field Crops Research* 60, 223-229.
- DaMatta F.M.; Loos R.A.; Silva E.A.; Loureiro M.E. (2002) Limitations to photosynthesis in *Coffea canephora* as a result of nitrogen and water availability. *Journal of Plant Physiology* 159, 975-981.
- DaMatta F.M.; Chaves A.R.M.; Pinheiro H.A.; Ducatti C.; Loureiro M.E. (2003) Drought tolerance of two field-grown clones of *Coffea canephora*. *Plant Science* 164, 111-117.
- DaMatta F.M. (2004) Ecophysiological constraints on the production of shaded and unshaded coffee: a review. *Field Crops Research* 86, 99-114.
- Farquhar G.D.; Ehleringer J.R.; Hubik, K.T. (1989) Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40, 503-537.
- Franck N.; Vaast P.; Génard M.; Dauzat J. (2006) Soluble sugars mediate sink feedback down-regulation of leaf photosynthesis in field-grown *Coffea arabica*. *Tree Physiology* 26, 517-525.
- Genty B.; Briantais J.; Baker N. (1989) The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta* 990, 87-92.
- Ishida A.; Nakano T.; Matsumoto Y.; Sakoda M.; Ang L.H. (1999) Diurnal changes in leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence in tropical tree species with contrasting light requirements. *Ecological Research* 14, 77-88.
- Krause G.H.; Weis E. (1991) Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 42, 313-349.
- Lichtenthaler H.K. (1987) Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. In: Colowick S.P.; Kaplan N.O. (Eds.), *Methods in enzymology*. vol. 148, Academic Press, San Diego, 350-382 p.
- McCormick A.J.; Cramer M.D.; Watt D.A. (2006) Sink strength regulates photosynthesis in sugarcane. *New Phytologist* 171, 759-770.
- Nunes M.A. (1988) Environmental effects on stomatal and mesophyll regulation of photosynthesis in coffee leaves. *Photosynthetica* 22, 547-553.

- Silva E.A.; DaMatta F.M.; Ducatti C.; Regazzi A.J.; Barros R.S. (2004) Seasonal changes in vegetative growth and photosynthesis of Arabica coffee trees. *Field Crops Research* 89, 349-357.
- Stitt M. (1991) Rising CO<sub>2</sub> levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. *Plant, Cell and Environment* 14, 741-762.
- Vaast P.; Angrand J.; Franck N.; Dauzat J.; Génard M. (2005) Fruit load and branch ring-barking affect carbon allocation and photosynthesis of leaf and fruit of *Coffea arabica* in the field. *Tree Physiology* 25, 753-760.
- Vaast P.; Bertrand B.; Angrand J.; Perriot J.J.; Guyot B.; Génard M. (2006) Fruit thinning and shade improve bean characteristics and beverage quality of coffee (*Coffea arabica* L.) under optimal conditions. *Journal of Science and Food Agriculture* 86, 197-204.
- Vaughn M.W.; Harrington G.N.; Bush D.R. (2002) Sucrose-mediated transcriptional regulation of sucrose symporter activity in the phloem. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 99, 10876-10880.
- Wünsche J.N.; Greer D.H.; Laing W.A.; Palmer J.W. (2005) Physiological and biochemical leaf and tree responses to crop load in apple. *Tree Physiology* 25, 1253-1263.