

ALTERAÇÕES FOTOSSINTÉTICAS EM PLANTAS DE *Coffea arabica* L. SUBMETIDAS À VARIAÇÃO DA DISPONIBILIDADE DE LUZ E DE ÁGUA¹

Lucas Felisberto Pereira²; Paulo Cezar Cavatte³; Josimar Vireira Reis⁴; Lillian Maria Vincis Pereira Sanglard⁵; Eduardo Ferreira Medina⁶; Nelson Facundo Rodriguez Lopés⁷; Leandro Elias Morais⁸; Paulo Eduardo Menezes⁹; Fábio Murilo DaMatta¹⁰

¹Trabalho financiado pelo Conselho de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq

²Graduando em Agronomia pela Universidade Federal de Viçosa-UFV- lucas.felisberto@ufv.br

³Doutorando em Fisiologia Vegetal pela Universidade Federal de Viçosa-UFV- cavattepc@hotmail.com

⁴Graduando em Agronomia pela Universidade Federal de Viçosa-UFV - josimar.reis@ufv.br

⁵Graduanda em Ciências Biológicas pela Universidade Federal de Viçosa-UFV- lilianvincispereira@yahoo.com.br

⁶Mestrando em Fisiologia Vegetal pela Universidade Federal de Viçosa-UFV- mucuri@hotmail.com

⁷Doutorando em Fisiologia Vegetal pela Universidade Federal de Viçosa-UFV, fisionel@hotmail.com

⁸Doutorando em Fisiologia Vegetal, pela Universidade Federal de Viçosa-UFV, leandroujf@yahoo.com.br

⁹Doutorando em Fisiologia Vegetal, pela Universidade Federal de Viçosa-UFV, paulomenezesbio@hotmail.com

¹⁰Professor da Universidade Federal de Viçosa-UFV- fdamatta@ufv.br

RESUMO: O déficit hídrico nas espécies vegetais depende da sua intensidade, duração e da capacidade genética das plantas em responder às mudanças do ambiente. Particularmente nos trópicos, o déficit hídrico é, geralmente, acompanhado por altas irradiâncias e temperatura e, portanto, a seca deve ser considerada como um estresse multidimensional, capaz de desencadear incrementos na produção de espécies reativas de oxigênio, o que pode resultar em danos oxidativos, especialmente nos cloroplastos, culminando com fotoinibição da fotossíntese. Neste trabalho, plantas de *Coffea arabica* L. cv 'Catuaí Vermelho IAC 44', propagadas por semente foram cultivadas sob condições contrastantes de luminosidade ($19,02 \pm 1,58 \text{ mol m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ para as plantas cultivadas a pleno sol e $2,91 \pm 0,25 \text{ mol m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ para as plantas cultivadas sob sombreamento) combinadas com dois níveis de água disponível no solo (30 e 100 % de água disponível). Foram medidos a taxa de assimilação líquida do carbono (A), condutância estomática (g_s), concentração subestomática de CO_2 (C_i), taxa transpiratória (E), taxa de transporte de elétrons (TTE), eficiência máxima do fotossistema II (F_v/F_m), e a atividade de enzimas antioxidantes de plantas cultivadas a pleno sol, e de plantas sob sombreamento, sob regimes diferentes de disponibilidade hídrica. A pleno sol, independentemente da disponibilidade hídrica, ocorreu maior pressão oxidativa a julgar pelos maiores valores de Φ_{NPQ} e pela alta atividade de enzimas antioxidativas, contudo, não foi verificado danos fotoinibitórios ($F_v/F_m = 0,78$). O déficit hídrico causou decréscimo dos valores de A ; a pleno sol o decréscimo ocorreu juntamente com redução em g_s e C_i , indicando que a fotossíntese foi, fundamentalmente, limitada pelo fechamento dos estômatos e à sombra, decréscimos de A ocorreu juntamente com redução em g_s , sem alteração de F_v/F_m e TTE, porém associada com aumento significativo de C_i , indicando que a fotossíntese foi limitada por fatores não-estomáticos.

Palavras-Chave: Alterações fotossintéticas, Disponibilidade de luz e água, Variação

CHANGE OF PLANS PHOTOSYNTHETIC *Coffea arabica* L. SUBJECT TO CHANGE IN THE AVAILABILITY OF WATER AND LIGHT

ABSTRACT: The water deficit in plant species depends on its intensity, duration and plant genetic capacity to respond to environmental changes. Particularly in the tropics, the water deficit is usually accompanied by high irradiance and temperature, so drought should be considered as a multidimensional stress, can trigger increases in the production of reactive oxygen species, which can result in oxidative damage especially in chloroplasts, leading to photoinhibition of photosynthesis. In this study, plants of *Coffea arabica* L. cv 'Catuaí Vermelho IAC 44', propagated by seed were grown under contrasting light conditions ($19.02 \pm 1.58 \text{ mol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ for plants grown in full sun and $2.91 \pm 0.25 \text{ mol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ for plants grown under low light) combined with two levels of available soil water (30 and 100% of available water). We measured the rate of net assimilation of carbon (A), stomatal conductance (g_s), substomatal CO_2 concentration (C_i), transpiration rate (E), electron transport rate (TTE), maximal efficiency of photosystem II (F_v / F_m) and antioxidant enzymes of plants grown in full sun, and plants in the shade, under different regimes of water availability. Full sunlight, regardless of water availability, a higher oxidative stress judging by the highest Φ_{NPQ} and high activity of antioxidant enzymes, however, there were no photoinhibitory damage ($F_v / F_m = 0.78$). The drought caused a decrease in the values of A , the decrease in full sun occurred along with reduction in g_s and C_i , indicating that photosynthesis was essentially limited by stomatal closure and shade, a decrease of A occurred along with reduction in g_s , no change of F_v / F_m and TTE, but associated with significant increase in C_i , indicating that photosynthesis was limited by non-stomatal factors.

Key Words: photosynthetic changes, light and water availability, variation

INTRODUÇÃO

A extensão dos efeitos do déficit hídrico nas espécies vegetais depende da sua intensidade, duração e da capacidade genética das plantas em responder às mudanças do ambiente (Chaves, 1991). Para avaliar-se como as espécies irão responder a mudanças na disponibilidade de água, é necessário entender como elas estão se adaptando à seca. Atualmente, duas principais estratégias de adaptação à seca têm sido propostas, cada uma com suas especificidades: (i) tolerância à seca e (ii) evitação à seca. Tolerância à seca é caracterizada pela manutenção contínua dos processos fisiológicos sob baixa disponibilidade hídrica. Espécies tolerantes à seca reduzem a extensão da cavitação do xilema e apresentam manutenção das trocas gasosas, condutividade hidráulica e sobrevivência celular em potenciais hídricos relativamente baixos (Engelbrecht e Kursar, 2003; Tyree et al., 2003). Evitação à seca pode ser alcançada maximizando-se o acesso à água e minimizando-se a transpiração. Características associadas a esta estratégia incluem alto investimento de biomassa para o sistema radicular, elevado comprimento radicular específico, pequena área foliar e controle estomático eficiente da transpiração (Paz, 2003; Slot e Poorter, 2007; Markesteijn e Poorter, 2009).

Particularmente nos trópicos, o déficit hídrico é, geralmente, acompanhado por altas irradiâncias e temperatura e, portanto, a seca deve ser considerada como um estresse multidimensional, capaz de desencadear incrementos na produção de espécies reativas de oxigênio, o que pode resultar em danos oxidativos, especialmente nos cloroplastos, culminando com fotoinibição da fotossíntese (Smirnoff, 1995). Como consequência final, danos fotooxidativos, nas folhas, traduzem-se no aparecimento de áreas cloróticas que, rapidamente, evoluem para a necrose e, pois, levando à abscisão foliar (Karpinski et al., 1999) e decréscimos na produção. Contudo, proteção contra a fotooxidação pode ocorrer às expensas de aumento na dissipação da energia de excitação, por meio de carotenóides, ou via metabolismo das espécies reativas de oxigênio, em função da maior atividade do sistema antioxidativo (Asada, 1999).

No caso particular do cafeeiro, que, em condições de campo, é frequentemente submetido aos efeitos concomitantes dos estresses hídrico e luminoso, a compreensão de suas respostas ecofisiológicas a esses estresses reveste-se de alta complexidade. Assim, procedeu-se à determinação de parâmetros fisiológicos para avaliar as alterações fotossintéticas em plantas de *Coffea arabica* L. submetidas à variação da disponibilidade de luz e de água.

MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido em Viçosa (20°45'S, 42°54'W, 650 m altitude), Minas Gerais. Estudou-se um único genótipo, visando-se analisar somente as variações ambientais, na ausência de potenciais fontes de confundimento (variações genéticas e variações associadas com as interações do genótipo com o ambiente). Utilizou-se de plantas de *Coffea arabica* L. cv 'Catuaí Vermelho IAC 44', propagadas por semente, cultivadas em vasos com 30 litros de substrato, constituído de uma mistura de solo, esterco de curral curado e areia (4:1:1, v/v/v). A mistura foi adubada e o pH corrigido segundo recomendação para a cultura. As mudas (20) foram plantadas em fevereiro de 2009. Metade dessas mudas (10) foi cultivada a pleno sol e a outra metade (10) foi cultivada sob sombreamento, i.e. 10% da radiação solar, empregando-se, para tal, telas de poliolefinas. As plantas foram mantidas nessas condições por dez meses. Após esse período, as plantas do cultivo a pleno sol e à sombra, foram, então, combinados com dois níveis de água disponível no solo (déficit hídrico, DH, e capacidade de campo, CC, aqui definidos como sendo 30 e 100% de água disponível no solo, respectivamente, conforme descrito abaixo). Portanto, 20 plantas foram distribuídas em quatro tratamentos (cinco plantas por tratamento), em esquema fatorial 2x2 (dois níveis de irradiância x dois níveis de água disponível), impostos durante 120 dias, quando, então, as plantas foram avaliadas. O experimento foi montado e analisado sob delineamento inteiramente casualizado. A unidade experimental foi composta por uma planta por vaso.

A água disponível (AD) foi calculada observando-se os valores de umidade volumétrica na curva de retenção de água no solo para CC (determinada na tensão de -0,010 MPa) e para o ponto de murcha permanente (PMP) (determinado na tensão de -1,5 MPa), utilizando-se da seguinte expressão: $AD = CC - PMP$. Previamente, o peso de todos os vasos foi padronizado. Posteriormente, procedeu-se à elevação do teor de umidade do substrato até atingir-se a CC, determinada pela curva de retenção, com posterior pesagem dos vasos. Uma vez estabelecido o peso dos vasos na CC e, considerando-se a quantidade de AD, foi estabelecido o peso dos vasos com 30% de AD. O estabelecimento e o controle dos níveis de umidade do substrato em cada tratamento foram realizados pelo acompanhamento do peso dos vasos. O ajuste do peso dos vasos foi feito quinzenalmente, devido ao incremento propiciado pelo crescimento das plantas. Durante o período de cultivo das plantas, a temperatura média do ar foi de 25,7°C (média das máximas 27,2°C e a média das mínimas 16,8°C) e a umidade relativa 77,4%, medidas com sensores instalados em abrigo meteorológico no local do experimento. A radiação fotossinteticamente ativa foi de $19,02 \pm 1,58 \text{ mol m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ para as plantas cultivadas a pleno sol e $2,91 \pm 0,25 \text{ mol m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ para as plantas cultivadas sob sombreamento. Todos os sensores (LICOR) foram conectados a um sistema de aquisição de dados (LI-1400, LICOR, EUA), coletando-se os dados a cada minuto e armazenando-se o valor médio a cada 5 min.

Os parâmetros de fluorescência e as trocas gasosas [taxa de assimilação líquida do carbono (A), condutância estomática (g_s), concentração subestomática de CO_2 (C_i) e a taxa transpiratória (E)] foram medidos entre

9:00-11:00 h, em sistema aberto, sob radiação fotossinteticamente ativa (RFA) equivalente à do ambiente ($1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ou $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, para as plantas cultivadas a pleno de sol e sob sombreamento, respectivamente) e pressão parcial de CO_2 de 40 Pa, com um analisador de gases a infravermelho (Li 6400XT, Li-Cor, Lincoln, EUA). Após serem adaptados ao escuro, por 30 min, tecidos foliares foram inicialmente expostos a um fraco pulso de luz vermelho-distante ($0,03 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para a determinação da fluorescência inicial (F_0). Em seguida, um pulso de luz saturante, com irradiância de $6000 \mu\text{mol (fótons) m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e duração de 0,8 s, foi aplicado para estimar-se a fluorescência máxima emitida (F_m). Procedeu-se, ainda, à estimação da eficiência fotoquímica máxima do fotossistema II (FSII) (F_v/F_m) e dos coeficientes de extinção fotoquímica (q_L) e não-fotoquímica (NPQ) e da taxa de transporte de elétrons (TTE), conforme descrito em DaMatta et al. (2002) e em Lima et al. (2002). O rendimento das três vias concorrentes de desexcitação de clorofilas no FSII, i.e. rendimento fotoquímico do FSII (Φ_{FSII}), rendimento não-fotoquímico associado à dissipação de energia pelo ciclo das xantofilas (Φ_{NPQ}) e outras mecanismos de dissipação energética (Φ_{NO}), foi também calculado (Kramer et al., 2004).

Os teores de clorofilas (Chl) e de carotenóides (Car) foram determinados após a extração em acetona 80%, conforme Lichthenthaler (1987). Foram determinadas as atividades de várias enzimas do sistema antioxidante: dismutase do superóxido (SOD), catalase (CAT), peroxidase do ascorbato (APX) e redutase da glutathiona (GR). Detalhes adicionais estão descritos em Pinheiro et al. (2004). A atividade dessas enzimas foi expressa em unidades (U) por quantidade de clorofilas. Cada U corresponde à oxidação de $1 \mu\text{mol ascorbato min}^{-1}$ para a APX, de $1 \mu\text{mol H}_2\text{O}_2 \text{ min}^{-1}$ para a CAT, e de $1 \mu\text{mol de NADPH min}^{-1}$, para a GR. Para a SOD, cada U corresponde à quantidade de enzima capaz de inibir em 50% a fotorredução do corante azul de nitro-tetrazólio. Para a análise dos teores dos pigmentos fotossintéticos e atividade das enzimas do sistema antioxidativo, discos foliares foram coletados nas mesmas folhas utilizadas para as medições de trocas gasosas e fluorescência.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Valores superiores de A , g_s , E e TTE, e de F_v/F_m , foram obtidos nas plantas cultivadas a pleno sol, em relação aos das plantas sob sombreamento, independentemente do nível de AD. A pleno sol, DH causou redução em A (46%), g_s (60%), C_i (25%), E (50%) e TTE (31%), em relação a CC. Contudo, à sombra, reduções em A (43%) e g_s (52%) foram acompanhadas por aumento em C_i (15%), sem haver variação em E e TTE (Tabela 3). Nas plantas a pleno sol, do total da energia de excitação das clorofilas, somente 17-18% foram associados com Φ_{FSII} , 40-52% com Φ_{NPQ} e 31-42% com Φ_{NO} . À sombra, 57-60% da energia de excitação das clorofilas foram associados com Φ_{FSII} , somente 5-6% com Φ_{NPQ} e 35-37% com Φ_{NO} . Entretanto a pleno sol, mecanismos efetivos para proteger a maquinaria fotossintética contra irradiâncias potencialmente estressantes foram observados: (i) redução da concentração de Chl e da razão Chl/N (Krause, 1988); (ii) aumentos no sistema enzimático antioxidante (Lima et al., 2002; Matos et al., 2009) e; (iii) redução em Φ_{FSII} e aumento em Φ_{NPQ} (Rodríguez-Calcerrada et al., 2008). Isso pressupõe que o cafeeiro tenha habilidade de amenizar os impactos negativos do déficit hídrico, dissipando, termicamente ou por vias não-fotoquímicas, o excesso da energia incidente, o que explicaria, em parte, uma plasticidade relativamente elevada de sua maquinaria fotossintética às variações da irradiância (DaMatta, 2004; Chaves et al., 2008; Matos et al., 2009). Foi verificado para plantas cultivadas sob déficit hídrico e à sombra aumento de Chl e da razão Chl/N, aumento em Φ_{FSII} e redução acentuada em Φ_{NPQ} . Contudo, nessas condições, a redução da A ocorreu juntamente com redução em g_s , sem alteração de F_v/F_m e TTE, porém associada com aumento significativo de C_i , indicando que a fotossíntese foi limitada por fatores não-estomáticos. Como não houve aumento em Φ_{NPQ} e a atividade das enzimas do sistema de defesa antioxidativo não foi alterada, outras rotas alternativas de dissipação energética poderiam estar atuando de forma a manter TTE, como a fotorrespiração (Ort e Baker, 2002) (Tabela 1).

As variáveis relacionadas com os pigmentos fotossintéticos não foram influenciadas pelos níveis do fator água. Em geral, plantas à sombra apresentaram maior concentração de Chl (25%), Car (20%) e maior relação Chl/N (26%), quando comparadas com plantas ao sol. A atividade de enzimas antioxidantes foi maior a pleno sol que à sombra, com pequenas alterações causadas pela variação dos níveis de água. A atividade da SOD, CAT, APX e GR foram, em média, 43%, 47%, 24% e 22% superior nas plantas ao sol que à sombra (Tabela 2).

Tabela 1: Parâmetros fotossintéticos [taxa de assimilação líquida do carbono (A), condutância estomática (g_s), concentração subestomática de CO_2 (C_i), taxa transpiratória (E), eficiência fotoquímica máxima do FSII (F_v/F_m), taxa de transporte de elétrons (TTE), rendimento fotoquímico do FSII (Φ_{FSII}), rendimento não-fotoquímico associado à dissipação de energia pelo ciclo das xantofilas (Φ_{NPQ}) e outros mecanismos de dissipação energética (Φ_{NO})] em plantas de *Coffea arabica* submetidas à combinação de condições contrastantes de luz (**pleno sol** e **sombra**) e água [**capacidade de campo** (CC) e **déficit hídrico** (DH)]. Todos os valores representam a média \pm erro padrão ($n = 5$).

Variáveis	CC		DH	
	Pleno sol	Sombra	Pleno sol	Sombra
A ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	9,4 \pm 0,3 a*	2,8 \pm 0,1 a	5,1 \pm 0,3 b*	1,6 \pm 0,2 b
g_s ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	94 \pm 5 a*	40 \pm 8 a	38 \pm 5 b*	19 \pm 1 b
C_i ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ ar}$)	215 \pm 7 a	231 \pm 17 b	162 \pm 17 b*	259 \pm 9 a
E ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	1,80 \pm 0,11 a*	0,70 \pm 0,09 a	0,90 \pm 0,16 b*	0,39 \pm 0,03 a
F_v/F_m	0,78 \pm 0,01 a*	0,81 \pm 0,01 a	0,78 \pm 0,02 a*	0,80 \pm 0,02 a
TTE ($\mu\text{mol e}^- \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	80,6 \pm 4,9 a*	28,5 \pm 1,0 a	56,0 \pm 7,4 b*	28,1 \pm 1,3 a
Φ_{FSII}	0,18 \pm 0,01 a*	0,60 \pm 0,02 a	0,17 \pm 0,01 a*	0,57 \pm 0,01 a
Φ_{NPQ}	0,40 \pm 0,02 b*	0,05 \pm 0,01 a	0,52 \pm 0,02 a*	0,06 \pm 0,01 a
Φ_{NO}	0,42 \pm 0,02 a*	0,35 \pm 0,02 a	0,31 \pm 0,02 b	0,37 \pm 0,02 a

Tabela 2: Nitrogênio (N), pigmentos fotossintéticos [clorofilas (Chl) e carotenóides (Car)] e atividade de enzimas do sistema antioxidante [dismutase do superóxido (SOD), catalase (CAT), peroxidase do ascorbato (APX) e redutase da glutatona (GR)] em plantas de *Coffea arabica* submetidas à combinação de condições contrastantes de luz (**pleno sol** e **sombra**) e água [**capacidade de campo** (CC) e **déficit hídrico** (DH)]. Todos os valores representam a média \pm erro padrão ($n = 5$).

Variáveis	CC		DH	
	Pleno sol	Sombra	Pleno sol	Sombra
N (g kg^{-1})	32,6 \pm 1,6 a	34,2 \pm 1,2 a	35,3 \pm 1,5 a	31,4 \pm 1,1 a
Chl (a+b) ($\text{g kg}^{-1} \text{ MS}$)	7,8 \pm 0,3 a*	10,5 \pm 0,4 a	8,1 \pm 0,2 a*	11,1 \pm 0,9 a
Car ($\text{g kg}^{-1} \text{ MS}$)	1,7 \pm 0,1 a*	2,1 \pm 0,1 a	1,7 \pm 0,1 a*	2,2 \pm 0,2 a
Chl/N (mmol mol^{-1})	3,8 \pm 0,4 a*	4,7 \pm 0,1 a	3,6 \pm 0,1 a*	5,4 \pm 0,3 a
Chl/Car	4,6 \pm 0,4 a	5,0 \pm 0,1 a	4,8 \pm 0,1 a	5,0 \pm 0,1 a
Chl a/b	2,9 \pm 0,1 a	2,9 \pm 0,0 a	2,9 \pm 0,1 a	2,9 \pm 0,0 a
SOD ($\text{U min}^{-1} \text{ mg}^{-1} \text{ Chl}$)	1336 \pm 69 a*	796 \pm 57 a	1439 \pm 129 a*	777 \pm 54 a
CAT ($\mu\text{mol min}^{-1} \text{ mg}^{-1} \text{ Chl}$)	1,22 \pm 0,07 b*	0,54 \pm 0,04 a	1,53 \pm 0,07 a*	0,91 \pm 0,08 a
APX ($\mu\text{mol min}^{-1} \text{ mg}^{-1} \text{ Chl}$)	25,3 \pm 1,4 a*	15,9 \pm 1,1 b	26,1 \pm 0,8 a	22,3 \pm 1,6 a
GR ($\mu\text{mol min}^{-1} \text{ mg}^{-1} \text{ Chl}$)	0,26 \pm 0,02 b	0,21 \pm 0,02 a	0,32 \pm 0,03 a*	0,24 \pm 0,01 a

CONCLUSÕES

Com base nos dados obtidos, conclui-se que o cafeeiro possui estratégias para amenizar os efeitos do déficit hídrico quando submetido a altas irradiancias, dissipando, termicamente ou por vias não-fotoquímicas, o excesso da energia incidente, garantindo a manutenção das taxas fotossintéticas. Já em plantas cultivadas em sombreamento

intenso, a fotossíntese foi limitada por fatores não estomáticos, uma vez que redução da A ocorreu juntamente com redução em g_s , sem alteração de F_v/F_m e TTE, porém associada com aumento significativo de C_i .

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aranda I, Castro L, Pardos M, Gil L, Pardos JA** (2005) Effects of the interaction between drought and shade on water relations, gas exchange and morphological traits in cork oak *Quercus suber* L. seedlings. *Forest Ecology and Management* **210**: 117-129.
- Asada K** (1999) The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygen and dissipation of excess photons. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **50**: 601-639.
- Chaves MM** (1991) Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany* **42**:1-16.
- Close D, McArthur C, Paterson S, Fitzgerald H, Walsh A, Kincade T** (2003) Photoinhibition: a link between effects of the environment on eucalypt leaf chemistry and herbivory. *Ecology* **84**: 2952-2966.
- Chaves ARM, Ten-Caten A, Pinheiro HA, Ribeiro A, DaMatta FM** (2008) Seasonal changes in photoprotective mechanisms of leaves from shaded and unshaded field-grown coffee (*Coffea arabica* L.) trees. *Trees* **22**:351-361.
- DaMatta FM** (2004) Ecophysiological constraints on the production of shaded and unshaded coffee: a review. *Field Crops Research* **86**: 99-114.
- Duan B, Lu Y, Yin C, Junttila O, Li C** (2005) Physiological responses to drought and shade in two contrasting *Picea asperata* populations. *Physiologia Plantarum* **124**: 476-484.
- Engelbrecht BMJ, Kursar TA** (2003) Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia* **136**:383-393.
- Gill SS, Tuteja N** (2010) Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry* **48**:909-930
- Karpinski S, Reynolds H, Karpinska B, Wingsle G, Creissen G, Mullineaux P** (1999) The role of hydrogen peroxide and antioxidants in systemic acclimation to photo-oxidative stress in *Arabidopsis*. In: Smallwood MF, Calvert CM, Bowles DJ, eds. *Plant Responses to Environmental Stress*. Oxford, BIOS Scientific Publishers, pp 25-32.
- Kramer DM, Johnson G, Kiirats O, Edwards GE** (2004) New fluorescence parameters for the determination of QA redox state and excitation energy fluxes. *Photosynthesis Research* **79**: 209-218.
- Krause GH** (1988) Photoinhibition of photosynthesis - an evaluation of damaging and protective mechanisms. *Physiologia Plantarum*. **74**: 566-574.
- Li J, Ou-Lee YM, Raba R, Amundson RG, Last RL** (1993) Arabidopsis flavonoid mutants are hypersensitive to UV-B irradiation. *The Plant Cell* **5**:171-179.
- Matos FS, Wolfgramm R, Gonçalves FV, Cavatte PC, Ventrella MC, DaMatta FM** (2009) Phenotypic plasticity in response to light in the coffee tree. *Environmental and Experimental Botany* **67**: 421-427.
- Markesteijn L, Pooter L** (2009) Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *Journal of Ecology* **97**: 311-325.
- Niinemets Ü, Valladares F** (2004) Photosynthetic acclimation to simultaneous and interacting environmental stresses along natural light gradients: optimality and constraints. *Plant Biology* **6**:254-68.
- Nobel PS** (1999) *Physicochemical and environmental plant physiology*. San Diego, Academic Press.
- Ort DR, Baker NR** (2002) A photo protective role for O₂ as an alternative electron sink in photosynthesis? *Current Opinion in plant Biology* **5**: 193-198.
- Poorter H, Nagel O** (2000) The role of biomass allocation in the growth responses of plants to different levels of light, CO₂ and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology* **27**:595-607.
- Paz H** (2003) Root/shoot allocation and root architecture in seedlings: variation among forest sites, microhabitats, and ecological groups. *Biotropica* **35**:318-332.
- Rodríguez-Calcerrada J, Reich PB, Rosenqvist E, J. A. Pardos JA, Cano FJ, Aranda I** (2008) Leaf physiological versus morphological acclimation to high-light exposure at different stages of foliar development in oak. *Tree Physiology* **28**: 761-771.

Sack L, Grubb PJ (2002) The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. *Oecologia* **131**:175-185.

Smirnoff N (1995). Antioxidant systems and plant response to the environment. *In*: Sminorff N. ed. *Environment and plant metabolism: flexibility and acclimation*. Oxford, BIOS Scientific Publishers, pp 217-243.

Slot M, Poorter L (2007) Diversity of tropical tree seedling responses to drought. *Biotropica*, **39**: 683-690.

Tyree MT, Engelbrecht BMJ, Vargas G, Kursar TA (2003) Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama. Relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiology* **132**:1439-1447.

Wilhelm C, Selmar D (2011) Energy dissipation is an essential mechanism to sustain the viability of plants: The physiological limits of improved photosynthesis. *Journal of Plant Physiology* **168**: 79-87.