

LIMITAÇÕES E POTENCIALIDADES DA FOTOSÍNTESE NO CAFEEIRO EM FUNÇÃO DA IRRADIÂNCIA

Samuel Cordeiro Vitor Martins¹; Lucas Felisberto Pereira²; Josimar Vieira Reis³; Lílian Maria Vincis Pereira Sanglard⁴; Nelson Facundo Rodriguez Lopés⁵; Kelly Coutinho da Silva Detmann⁶; Leandro Elias Morais⁷; Paulo Eduardo Menezes Silva⁸; Paulo César Cavatte⁹; Fábio Murilo DaMatta¹⁰

¹ Doutorando em Fisiologia Vegetal, UFV, Viçosa – MG, samuelmartins25@yahoo.com.br

² Graduando em Agronomia, UFV, Viçosa – MG, lucas.felisberto@ufv.br

³ Graduando em Agronomia, UFV, Viçosa – MG, josimar.reis@ufv.br

⁴ Graduando em Ciências Biológicas, UFV, Viçosa – MG, lilian.sanglard@ufv.br

⁵ Doutorando em Fisiologia Vegetal, UFV, Viçosa – MG, fisionel@hotmail.com

⁶ Doutoranda em Fisiologia Vegetal, UFV, Viçosa – MG, coutinhokelly@yahoo.com.br

⁷ Doutorando em Fisiologia Vegetal, UFV, Viçosa – MG, leandroujf@yahoo.com.br

⁸ Doutorando em Fisiologia Vegetal, UFV, Viçosa – MG, paulomenezesbio@gmail.com

⁹ Doutorando em Fisiologia Vegetal, UFV, Viçosa – MG, cavattepc@hotmail.com

¹⁰ Professor Associado, UFV, Viçosa – MG, fdamatta@ufv.br

RESUMO: O cafeeiro arábica é uma espécie caracterizada por apresentar baixas taxas fotossintéticas, havendo indícios de que as limitações difusivas, principalmente a mesofílica, sejam as principais responsáveis por essa característica. Dessa forma, o presente estudo foi conduzido procurando-se analisar as contribuições das limitações difusivas (estomática e mesofílica) à fotossíntese do cafeeiro e investigar possíveis limitações hidráulicas na espécie. Para tal, plantas de café arábica (*Coffea arabica* L.) foram cultivadas em vasos durante 12 meses, sob duas intensidades lumínicas (0 e 90% de sombreamento). Comparadas com as plantas de sol, as plantas sombreadas exibiram menores densidade de venação (27%), condutâncias estomática (27%) e mesofílica (37%). Não houve diferenças, em base de massa, nos parâmetros de trocas gasosas, com exceção da velocidade máxima de carboxilação tomando-se por base a concentração de CO₂ nos sítios de carboxilação, 24% maior nas plantas sombreadas em relação às plantas a pleno sol. Em contraste, em base de área, as plantas de sol exibiram maiores velocidade máxima de carboxilação (32%), taxa fotossintética máxima (45%) e taxa de transporte de elétrons (43%). Aparentemente, a condutância mesofílica tem importância igual ou inferior à da condutância estomática na explicação das baixas taxas fotossintéticas, independentemente da irradiância de crescimento. Sugere-se que a arquitetura hidráulica seja o fator primário mais limitante à fotossíntese no cafeeiro.

Palavras-Chave: sombreamento, *Coffea arabica*, condutância mesofílica

PHOTOSYNTHETIC POTENTIALITIES AND LIMITATIONS IN COFFEE AS AFFECTED BY IRRADIANCE

ABSTRACT: Arabica coffee is a species characterized by low photosynthetic rates where diffusive limitations, mainly mesophyll, are believed to be responsible for such characteristic. Thus, the present study was carried out in order to analyse the contributions of diffusive limitations (stomatal and mesophyll) to photosynthesis in coffee and possible hydraulic limitations in the process. Plants of arabica coffee (*Coffea arabica* L.) were grown in pots during 12 months under two light availabilities (0 and 90% shading). Compared to sun plants, shade plants showed lower venation density (27%), stomatal (27%) and mesophyll (37%) conductance. There were no differences in mass-based gas exchange parameters except for the maximum carboxylation velocity calculated on a C_c basis, 24% higher in shade plants compared to sun plants. In contrast, on an area basis, sun plants exhibited higher maximum carboxylation velocity (32%), maximum photosynthetic rate (45%) and electron transport rate (43%). Apparently, mesophyll conductance may be of equal or less importance than stomatal conductance to explain the low photosynthetic rates in coffee, regardless of growth irradiance. It is suggested that the hydraulic architecture is the most limiting primary factor to photosynthesis in coffee plants.

Key Words: shading, *Coffea arabica*, mesophyll conductance

INTRODUÇÃO

O cafeeiro arábica é uma espécie caracterizada por apresentar baixas taxas fotossintéticas (*A*) quando comparada a outras plantas lenhosas, o que afeta a sua taxa de crescimento relativo e, em última instância, a sua produtividade. Os fatores responsáveis por tal característica têm sido estudados nos últimos anos e sugerem que as limitações difusivas seriam preponderantes na espécie, uma vez que alta capacidade fotossintética é exibida quando em condições de luz e CO₂ saturantes. As limitações difusivas compreendem as limitações estomática e mesofílica, esta última sendo considerada uma das principais causas dos baixos valores em *A* observados nas plantas lenhosas em geral.

Nos estudos de Araújo et al. (2008) e Matos et al. (2009), sugeriu-se que a condutância mesofílica (g_m) tem um importante papel na magnitude e nas diferenças observadas em A entre folhas de sol e de sombra no cafeeiro. No entanto, Matos et al. (2009) não fizeram estimativas de g_m e Araújo et al. (2008) o fizeram, mas sem levar em conta importantes considerações metodológicas para o sucesso da estimativa, conforme revisto em Pons et al. (2009). Dessa forma, torna-se importante a correta estimativa de g_m para se inferir o efeito que essa característica tem na capacidade fotossintética em café e em que magnitude os parâmetros fotossintéticos V_{cmax} (velocidade máxima de carboxilação da Rubisco) e J_{max} (taxa máxima de transporte de elétrons) são subestimados quando não é considerado a contribuição da g_m (quando são obtidos a partir de curvas $A-C_i$ e não $A-C_c$). Ressalta-se que esses parâmetros são constantemente utilizados em modelos de simulação de ganho de carbono, sendo importantes na predição dos efeitos das mudanças climáticas sobre a produtividade das plantas.

Mais recentemente, tem surgido um grande corpo de evidências demonstrando o papel da eficiência hidráulica e da densidade de venação (D_v) como determinantes do potencial fotossintético (Brodrigg et al., 2007; 2010). Essas características são responsáveis pela capacidade da planta em reidratar os tecidos foliares durante o processo de trocas gasosas, quando ocorre a entrada de CO_2 às custas da saída de vapor d'água através dos estômatos. Portanto, quanto maior a capacidade de reidratação, maior a condutância estomática, e conseqüentemente, maior o influxo de CO_2 para o processo fotossintético. Dessa forma, as limitações hidráulicas impõem limites físicos à máxima capacidade fotossintética da planta (Brodrigg, 2009). Características anatômicas correlacionadas positivamente com a resistência hidráulica foliar obtidas no estudo de Matos et al. (2009) e as elevadas resistências extra-vasculares (65-75%) encontradas por Gascó et al. (2004) sugerem que atributos anatômicos limitariam fortemente a condutividade hidráulica em café.

Diante do exposto, este trabalho teve como objetivo determinar quais seriam as contribuições das condutâncias estomática e mesofílica na limitação da fotossíntese do cafeeiro, e determinar se a densidade de venação seria um limitante estrutural na espécie.

MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido em Viçosa (20°45'S, 42°54'W, 650 m altitude), Minas Gerais. A espécie utilizada foi *Coffea arabica* L. cv 'Catuaí Vermelho IAC 44', propagada por semente, cultivada em vasos com capacidade de 12 litros. As plantas foram adubadas e irrigadas periodicamente e os tratamentos foram constituídos de duas intensidades lumínicas (10 e 100% de luminosidade). As plantas avaliadas tinham cerca de um ano de idade e foram utilizadas folhas do 3º ou 4º nó a partir do ápice de ramos plagiotrópicos. O experimento foi montado e analisado sob delineamento inteiramente casualizado, com seis repetições e uma planta por recipiente de cultivo constituindo a unidade experimental.

A morfologia de venação foi estimada por meio da técnica de diafanização, clareando-se o tecido pelo uso de hidróxido de sódio e hipoclorito de sódio 20% e corando-se o material com safranina e violeta cristal. As imagens foram digitalizadas e analisadas usando-se do software Image Pro-Plus (version 4.5, Media Cybernetics, Silver Spring, EUA), sendo a densidade de venação estimada por meio da razão entre o comprimento total de nervuras pela superfície de área foliar. Outros parâmetros anatômicos também foram calculados, como densidade estomática, índice estomático e área foliar específica.

Estimou-se a concentração de CO_2 no sítio dos cloroplastos (C_c) conforme o método descrito por Epron et al. (1995) e Harley et al. (1992), a partir de dados de fluorescência e trocas gasosas. Essas medições foram feitas com o analisador de gases a infravermelho (LiCor 6400XT, LiCor, Lincoln, Nebraska), acoplado a um fluorômetro. Os métodos citados requerem que o ponto de compensação de CO_2 na ausência de R_i (Γ^*) seja conhecido. Como $T^* = C_i^* + R_i/g_m$, C_i^* foi usado como aproximação para o Γ^* . C_i^* e a respiração no claro (R_i) foram estimados conforme o método de Laisk (1977). As respostas de A à concentração interna de CO_2 (curva A/C_i) foram determinadas conforme descrito em Long et al. (2003). A partir dessas curvas, foram calculadas a taxa de carboxilação máxima (V_{cmax}), a taxa de carboxilação máxima limitada pelo transporte de elétrons (J_{max}) e a taxa de respiração na presença de luz. As curvas A/C_i foram transformadas em curvas A/C_c a partir dos dados de g_m estimados pelo método de Epron et al. (1995), a fim de que V_{cmax} e J_{max} sejam adequadamente estimados, conforme descrito em Flexas et al. (2007). Técnicas de regressão não-linear, baseadas nas equações de Farquhar et al. (1980), modificadas por Sharkey (1985) e Harley & Sharkey (1991), foram utilizadas para calcular V_{cmax} e J_{max} para cada curva A/C_c obtida, e as constantes cinéticas da Rubisco, com exceção do C_i^* , foram aquelas descritas em Sharkey (2007). Em função de vazamentos de CO_2 da câmara de medição do analisador de gases, os valores de A e C_i foram corrigidos conforme Flexas et al. (2007). A resposta de Γ^* à temperatura, descrita em Bernacchi et al. (2001), foi considerada. As limitações estomáticas, mesofílicas e bioquímicas foram calculadas de acordo com Grassi e Magnani (2001).

RESULTADOS

Características morfológicas e anatômicas

Comparadas com as plantas de sol, as plantas à sombra exibiram maiores área foliar específica, AFE (63%) e exibiram menores densidade estomática (32%), índice estomático (20%) e densidade de venação (27%).

Tabela 1 Características morfo-anatômicas da folha, em plantas de *Coffea arabica* L. cultivadas a pleno sol ou sob 90% de irradiância. Os dados são médias \pm EP de 2-3 folhas de quatro indivíduos diferentes. Médias seguidas por ** ou * denotam diferenças significativas entre os tratamentos a ($p \leq 0,01$) ou ($p \leq 0,05$), respectivamente, pelo teste t.

Parâmetros	Tratamentos	
	90%	PS
AFE (m ² /kg)	22.97 \pm 4.55	14.05 \pm 2.66 **
Densidade estomática (mm ²)	129.12 \pm 7.19	208.76 \pm 4.23 **
Índice estomático (%)	20.31 \pm 1.15	25.69 \pm 1.03 *
Densidade de venação (mm mm ⁻²)	4.03 \pm 0.13	5.53 \pm 0.21 **

Parâmetros de trocas gasosas

Não houve diferenças, em base de massa, nos parâmetros de trocas gasosas, com exceção da velocidade máxima de carboxilação (V_{cmax}) em base C_c , 24% maior nas plantas sombreadas em relação às plantas a pleno sol. Em contraste, em base de área, as médias dos parâmetros (em base C_i ou C_c) foram superiores nas plantas de sol: $V_{cmax_C_i}$ ou C_c (32%), taxa fotossintética máxima, A_{max} (45%), taxa de transporte de elétrons e $J_{max_C_i}$ ou C_c (43%). A razão $J_{max}/V_{cmax_C_c}$ foi maior (9%) nas plantas ao sol, enquanto $J_{max}/V_{cmax_C_i}$ não diferiu entre os tratamentos.

Tabela 2 Efeito do sombreamento sobre os parâmetros de trocas gasosas em plantas de *Coffea arabica* cultivadas a pleno sol ou sob 90% de irradiância em base C_i (concentração de CO₂ nos espaços intercelulares) ou C_c (concentração de CO₂ nos cloroplastos). Médias seguidas por ** ou * denotam diferenças significativas entre os tratamentos ($p \leq 0,01$ ou $\leq 0,05$, respectivamente; teste t). Abreviaturas: $A_{max,a}$ e $A_{max,m}$, capacidade fotossintética por unidade de área ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e por unidade de massa ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$), respectivamente; $V_{cmax,a}$ and $V_{cmax,m}$, taxas máximas de carboxilação por unidade de área ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e por unidade de massa ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$), respectivamente; $J_{max,a}$ e $J_{max,m}$, taxas máximas de transporte de elétrons por unidade de área ($\mu\text{mol elétrons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e por unidade de massa ($\mu\text{mol elétrons g}^{-1} \text{ s}^{-1}$), respectivamente; e J_{max}/V_{cmax} , razão entre a taxa máxima de transporte de elétrons pela taxa máxima de carboxilação. Os dados são médias \pm EP de 3 folhas de cada indivíduo, sendo 4 indivíduos independentes.

Parâmetros	Tratamentos			
	em base de área		em base de massa	
	90%	PS	90%	PS
A_{max}	15.6 \pm 0.5	22.6 \pm 1.3 **	0.4 \pm 0.01	0.32 \pm 0.02 ^{ns}
$V_{cmax_C_i}$	38.5 \pm 2.3	50.8 \pm 3.9 *	0.9 \pm 0.05	0.7 \pm 0.05 ^{ns}
$V_{cmax_C_c}$	53.3 \pm 2.2	69.7 \pm 3.9 *	1.2 \pm 0.05	1.0 \pm 0.05 *
$J_{max_C_i}$	66.5 \pm 2.5	95.2 \pm 5.6 **	1.5 \pm 0.06	1.3 \pm 0.08 ^{ns}
$J_{max_C_c}$	71.1 \pm 1.8	101.8 \pm 7.4 *	1.6 \pm 0.04	1.4 \pm 0.1 ^{ns}
$J_{max}/V_{cmax_C_i}$	1.7 \pm 0.06	1.9 \pm 0.1 ^{ns}	-	-
$J_{max}/V_{cmax_C_c}$	1.3 \pm 0.03	1.5 \pm 0.04 *	-	-

A condutância mesofílica (g_m) foi 58% maior nas plantas de sol à concentração ambiente de CO₂. Ressalte-se que, em função das várias pressuposições metodológicas para a estimativa de g_m , foram usadas duas abordagens com metodologias distintas para o cálculo desse parâmetro, alcançando-se resultados muito semelhantes entre os dois métodos usados. Os valores de V_{cmax} e J_{max} em base C_c foram 37% e 7%, respectivamente, superiores aos valores em base C_i , independentemente dos fenótipos analisados. De modo geral, A , TTE, R_d e R_i em função da irradiância, foram maiores nas plantas a pleno sol, ao passo que não houve diferenças em A/g_s , g_m/g_s e R_p entre os fenótipos.

Tabela 3 Valores médios dos parâmetros fotossintéticos analisados. Estatística conforme Tabela 2. Abreviaturas: A_N , taxa fotossintética líquida; g_s , condutância estomática; g_m , condutância mesofílica; C_i , concentração interna de CO_2 ; C_c , concentração cloroplastídica de CO_2 ; TTE, taxa de transporte de elétrons; R_{dark} , taxa de respiração no escuro; R_{light} , taxa de respiração na luz; C_i^* , ponto de compensação do CO_2 na ausência de respiração mitocondrial; $S_{c/o}$, fator de especificidade da Rubisco; A/g_s , eficiência intrínseca do uso da água; g_m/g_s , razão entre a condutância mesofílica e estomática; TTE/A_g , razão entre a taxa de transporte de elétrons e a taxa de fotossíntese bruta aparente ($A_N + R_{light}$); TTE/A_{g^*} , razão entre a taxa de transporte de elétrons e a taxa de fotossíntese bruta real ($A_N + R_{light} + R_p$); R_p , taxa fotorrespiratória; LE, LM e LB limitações estomáticas, mesofílicas e bioquímicas, respectivamente.

Parâmetros	Tratamentos		
	90%	PS	Limitação
A_N ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	8.3 ± 0.05	$11.7 \pm 0.6^{**}$	Total: 29%
g_s ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	93 ± 3.6	$127 \pm 10^*$	LE: 12%
g_m Harley ($\text{mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	111 ± 13	$175 \pm 26^{**}$	LM: 6%
g_m Epron ($\text{mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	101 ± 5.6	$169 \pm 9.5^{**}$	LB: 11%
C_i ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ ar}$)	236.5 ± 8.3	223.9 ± 12^{ns}	
C_c ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ ar}$)	158.5 ± 10.8	149 ± 5^{ns}	
TTE ($\mu\text{mol e}^- \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	62.9 ± 2.4	$81.9 \pm 5.4^*$	
R_{dark} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	0.5 ± 0.06	$1.2 \pm 0.05^{**}$	
R_{light} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	0.1 ± 0.05	$0.3 \pm 0.09^{**}$	
C_i^* ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ ar}$)	36.5 ± 0.5	$33.5 \pm 1.1^{**}$	
$S_{c/o}$ (kmol m^{-3})	108.6	118.3	
A/g_s ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$)	89.9 ± 4.1	94.7 ± 5^{ns}	
g_m/g_s ($\text{mol CO}_2 \text{ mol CO}_2^{-1}$)	1.7 ± 0.09	2.2 ± 0.3^{ns}	
R_p ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	2.4 ± 0.2	3 ± 0.2^{ns}	

DISCUSSÃO

Limitações hidráulicas

A densidade de venação encontrada (D_v) observada nas plantas a pleno sol prediz, de acordo com o modelo proposto por Brodribb et al. (2007), uma taxa fotossintética (A) máxima de cerca de $10 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, valor semelhante ao encontrado neste trabalho e aos valores máximos de A já registrados para o café arábica (Rena et al., 1994). Além disso, parece existir uma forte relação de dependência entre D_v e a condutância hidráulica foliar (K_L); por exemplo, tomando-se os dados de D_v das plantas sombreadas, obter-se-ia K_L de cerca de $5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}$, valor muito próximo do único valor publicado de K_L para café em condições de sombra (cerca de $4,17 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}$; Gascó et al., 2004).

Em relação às diferenças entre plantas sombreadas e a pleno sol, os dados sugerem a existência de diferenças substanciais entre os fenótipos pelas diferenças observadas na densidade estomática e D_v , além das diferenças morfo-anatômicas em nível foliar (vide Matos et al., 2009); de fato, essas diferenças são esperadas, e observa-se frequentemente na literatura queda em K_L com o sombreamento (Sack e Holbrook, 2006; Santiago et al., 2004). Concomitantemente, todas essas evidências sugerem que, devido à prevalência de grandes limitações hidráulicas em café, principalmente no transporte de água célula a célula, uma limitada capacidade de reidratação dos tecidos foliares, durante o processo de trocas gasosas, seria o fator limitante à manutenção de condutâncias estomáticas relativamente elevadas que, por sua vez, limitariam sobremodo as taxas fotossintéticas em café.

Limitações difusivas

Diferentemente do esperado, os altos valores de g_m encontrados neste trabalho (cerca de $0,175 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) não corroboram os resultados obtidos por Araújo et al. (2008), em condições de campo, cujos valores de g_m foram cerca de $0,01 \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Apesar de haver grande variabilidade em g_m em algumas espécies (Flexas et al., 2008), é mais provável que as diferenças supracitadas sejam oriundas dos vários artefatos envolvidos no cálculo do parâmetro (Pons et al., 2009). Os valores de g_m assemelham-se aos de vários outros encontrados na literatura para espécies lenhosas sempre-verdes (Piel et al., 2002; Manter e Kerrigan, 2004; Warren e Adams, 2006) e são muito próximos aos obtidos no gênero *Citrus* (Lloyd et al., 1992), que tem uma fisiologia similar à do café, e.g. teores de N em base de área e AFE

similares e evolução como vegetação de sub-bosque. Maior g_m nas plantas a pleno sol (cerca de 58%) tem sido verificado em outros estudos (Li et al., 2008; Warren et al., 2007; Piel et al., 2002; Hanba et al., 2002) e parece ser, em parte, explicada pelas diferenças morfo-anatômicas (e.g. AFE) existentes entre os fenótipos. Em café, como demonstrado por Matos et al. (2009), a espessura do parênquima paliçádico é o dobro nas folhas de sol em relação ao das folhas mais sombreadas na copa. Para reduzir as resistências na fase líquida, os cloroplastos posicionam-se adjacientemente às paredes celulares no parênquima paliçádico, permitindo maior superfície de exposição aos espaços intercelulares (Syvertsen et al., 1995; Terashima et al., 2006). Logo, quanto maior a espessura do parênquima paliçádico, maior a superfície de exposição dos cloroplastos, o que explicaria, pelo menos em parte, maior g_m nas plantas de sol. No entanto, apesar da menor g_m nas plantas de sombra, C_c calculado foi muito similar independentemente do fenótipo, evidenciando que as limitações mesofílicas e estomáticas em café seriam conservadas (Warren et al., 2007).

A razão g_m/g_s (cerca de 2) em café foi muito superior à da maioria dos valores publicados (cerca de 0.5 – 1; Duan et al., 2009; Li et al., 2008; Piel et al., 2002; Hanba et al., 2002), porém semelhante à encontrada em *Fagus sylvatica*, espécie que também evoluiu em condições de sub-bosque (Warren et al., 2007). Aquela razão sugere que as limitações mesofílicas em café têm igual ou menor importância que as estomáticas, com a última contribuindo mais para a depleção do CO_2 nos espaços intercelulares. De fato, o C_i-C_c médio para várias espécies lenhosas contribui com cerca de 45% na depleção do CO_2 interno (Warren, 2007), ao passo que, em café, essa contribuição é de 32%. Ressalta-se que a maioria dos dados publicados sobre g_m refere-se a espécies de clima temperado, com pouca, ou nenhuma, informação disponível para espécies tropicais. Portanto, estudos adicionais são necessários para se avaliar se o comportamento da razão g_m/g_s é uma particularidade do cafeeiro ou se seria uma característica geral de plantas lenhosas tropicais.

Na decomposição das limitações fotossintéticas, as plantas de sombra tiveram 29% de redução em A (12% estomática, 6% mesofílica e 11% bioquímica) em relação às plantas de sol, demonstrando que, mesmo com g_m diferindo grandemente, as diferenças entre os fenótipos foram devidas, principalmente, a menores g_s e V_{cmax} . As limitações estomáticas, em café, seriam decorrência das limitações hidráulicas exacerbadas, conforme discutido anteriormente. Ademais, a razão A/g_s , muito superior à da maioria das espécies lenhosas (Medrano et al., 2009), sugere maximização da eficiência intrínseca do uso da água associada a baixas condutâncias hidráulicas.

CONCLUSÃO

Em contraste à hipótese deste estudo, os resultados sugerem que a condutância mesofílica teve importância igual ou inferior ao da condutância estomática na explicação das baixas taxas fotossintéticas no cafeeiro, independentemente do fenótipo. Aparentemente, a arquitetura hidráulica seria o fator primário mais limitante à fotossíntese no cafeeiro, o que limitaria a capacidade de reidratação dos tecidos foliares, restringindo, pois, a manutenção de condutâncias estomáticas elevadas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Araújo WL, Dias PC, Moraes GABK, Celin EF, Cunha RL, Barros RS, DaMatta FM (2008) Limitations to photosynthesis in coffee leaves from different canopy positions. *Plant Physiol Biochem* **46**: 884-890
- Bernacchi CJ, Singaas EL, Pimentel C, Portis AR, Long SP (2001) Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant Cell Environ* **24**: 253-259
- Brodribb TJ, Feild TS, Jordan GJ (2007) Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics. *Plant Physiol* **144**: 1890-1898
- Brodribb TJ (2009) Xylem hydraulic physiology: The functional backbone of terrestrial plant productivity. *Plant Sci* **177**: 245-251
- Brodribb TJ, Feild TS, Sack L (2010) Viewing leaf structure and evolution from a hydraulic perspective. *Funct Plant Biol* **37**: 488-498
- Duan B, Li Y, Zhang X, Korpelainen H, Li C (2009) Water deficit affects mesophyll limitation of leaves more strongly in sun than in shade in two contrasting *Picea asperata* populations. *Tree Physiol* **29**: 1551-1561
- Epron D, Godard D, Cornic G, Genty B (1995) Limitation of net CO_2 assimilation rate by internal resistances to CO_2 transfer in the leaves of two tree species (*Fagus sylvatica* L. and *Castanea sativa* Mill.). *Plant Cell Environ* **18**: 43-51
- Farquhar GD, von Caemmerer S, Berry JA (1980) A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. *Planta* **149**: 78-90
- Flexas J, Dias-Espejo A, Galmés J, Kaldenhoff R, Medrano H, Ribas-Carbo M (2007a) Rapid variations of mesophyll conductance in response to changes in CO_2 concentration around leaves. *Plant Cell Environ* **10**: 1284-1298
- Flexas J, Dias-Espejo A, Berry JA, Cifre J, Galmés J, Kaldenhoff R, Medrano H, Ribas-Carbo M (2007b) Analysis of leakage in IRGA's leaf chambers of open gas exchange systems: quantification and its effects in photosynthesis parameterization. *J Exp Bot* **58**: 1533-1543
- Flexas J, Ribas-Carbo M, Diaz-Espejo A, Galmés J, Medrano H (2008) Mesophyll conductance to CO_2 : current knowledge and future prospects. *Plant Cell Environ* **31**: 602-621

- Gascó A, Nardini A, Salleo S** (2004) Resistance to water flow through leaves of *Coffea arabica* is dominated by extra-vascular tissues. *Funct Plant Biol* **31**: 1161-1168
- Grassi G, Magnani F** (2001) Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. *Plant Cell Environ* **28**: 834-849
- Hanba YT, Kogami H, Terashima** (2002) The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. *Plant Cell Environ* **25**: 1021-1030
- Harley PC, Sharkey TD** (1991) An improved model of C₃ photosynthesis at high CO₂: reversed O₂ sensitivity explained by lack of glycerate re-entry into the chloroplast. *Photosynth Res* **27**: 169-178
- Harley PC, Loreto F, Di Marco G, Sharkey TD** (1992) Theoretical considerations when estimating the mesophyll conductance to CO₂ flux by analysis of the response of photosynthesis to CO₂. *Plant Physiol* **98**: 1429-1436
- Laik, AK** (1977) Kinetics of Photosynthesis and Photorespiration in C₃-Plants. Nauka, Moscow, 198p
- Li Z, Zhang S, Hu H, Li D** (2008) Photosynthetic performance along a light gradient as related to leaf characteristics of a naturally occurring *Cypripedium flavum*. *J Plant Res* **121**: 559-569
- Long SP, Bernacchi CJ** (2003) Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. *J Exp Bot* **54**: 2393-2401
- Lloyd J, Syvertsen JP, Kriedemann PE, Farquhar JD** (1992) Low conductances for CO₂ diffusion from stomata to the sites of carboxylation in leaves of woody species. *Plant Cell Environ* **15**: 873-899
- Manter DK, Kerrigan J** (2004) A/C_i curve analysis across a range of woody plant species: influence of regression analysis parameters and mesophyll conductance. *J Exp Bot* **55**: 2581-2588
- Matos FS, Wolfgramm R, Gonçalves FV, Cavatte PC, Ventrella MC, DaMatta FM** (2009) Phenotypic plasticity in response to light in the coffee tree. *Environ Exp Bot* **67**: 421-427
- Medrano H, Flexas J, Galmés J** (2009) Variability in water use efficiency at the leaf level among Mediterranean plants with different growth forms. *Plant Soil* **317**: 17-29
- Piel C, Frak E, Le Roux X, Genty B** (2002) Effect of local irradiance on CO₂ transfer conductance of mesophyll in walnut. *J Exp Bot* **53**: 2423-2430
- Pons TL, Flexas J, von Caemmerer S, Evans JR, Genty B, Ribas-Carbo M, Bruognoli E** (2009) Estimating mesophyll conductance to CO₂: methodology, potential errors, and recommendations. *J Exp Bot* **60**: 2217-2234
- Rena AB, Maestri M, Barros RS, Söndahl MR** (1994) Coffee. In B Schaffer, PC Andersen, eds, *Handbook of Environmental Physiology of Fruit Crops: subtropical and tropical crops*. CRC Press, Boca Raton, pp101-122
- Sack L, Holbrook MN** (2006) Leaf Hydraulics. *Annu Rev Plant Biol* **57**: 361-381
- Santiago LS, Goldstein G, Meinzer FC, Fisher JB, Machado K, Woodruff D, Jones T** (2004) Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. *Oecologia* **140**: 543-550
- Sharkey TD** (1985) Photosynthesis in intact leaves of C₃ plants: physics, physiology and rate limitations. *Bot Rev* **51**: 53-105
- Sharkey TD, Bernacchi CJ, Farquhar GD, Singsaas EL** (2007) Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C₃ leaves. *Plant Cell Environ* **30**: 1035-1040.
- Syvertsen JP, Lloyd J, McConchie C, Kriedemann PE, Farquhar GD** (1995) On the relationship between leaf anatomy and CO₂ diffusion through the mesophyll of hypostomatous leaves. *Plant Cell Environ* **18**: 149-157
- Terashima I, Hanba YT, Tazoe Y, Vyas P, Satoshi Y** (2006) Irradiance and phenotype: comparative eco-development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO₂ diffusion. *J Exp Bot* **57**: 343-354
- Warren CR, Adams MA** (2006) Internal conductance does not scale with photosynthetic capacity: implications for carbon isotope discrimination and the economics of water and nitrogen use in photosynthesis. *Plant Cell Environ* **29**: 192-201
- Warren CR, Löw M, Matyssek R, Tausz M** (2007) Internal conductance to CO₂ transfer of adult *Fagus sylvatica*: Variation between sun and shade leaves and due to free-air ozone fumigation. *Environ Exp Bot* **59**: 130-138
- Warren CR** (2007) Stand aside stomata, another actor deserves centre stage: the forgotten role of the internal conductance to CO₂ transfer. *J Exp Bot* **59**: 1475-1487