

ALOCAÇÃO DE NITROGÊNIO EM *Coffea arabica* EM RESPOSTA À DISPONIBILIDADE DE LUZ E DE ÁGUA¹

Lílian Maria Vincis Pereira Sanglard²; Josimar Vieira dos Reis³; Lucas Felisberto Pereira⁴; Paulo César Cavatte⁵; Fábio Murilo DaMatta⁶

¹Trabalho financiado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq)

²Graduanda em ciências biológicas na Universidade Federal de Viçosa, lilian.sanglard@ufv.br

³Graduando em agronomia na Universidade Federal de Viçosa, josimar.reis@ufv.br

⁴Graduando em agronomia na Universidade Federal de Viçosa, lucas.pereira@ufv.br

⁵Professor da Universidade Federal de Viçosa, cavattepc@hotmail.com

⁶Professor da Universidade Federal de Viçosa, fdmatta@ufv.br

RESUMO: As cultivares modernas de café produzem mais ao sol que à sombra, especialmente quando o uso de insumos, como água e particularmente N, é intensivo. Neste trabalho, examinaram-se como fatores ambientais (e.g. luz e água) influenciam a alocação do N foliar. Para isto, utilizaram-se 40 plantas de *Coffea arabica* L. distribuídas em oito tratamentos, em esquema fatorial 2x2x2 (dois fenótipos x dois níveis de irradiância x dois níveis de água disponível), impostos durante 120 dias, quando, então, as plantas foram colhidas. Independentemente dos tratamentos, a maior proporção do N esteve presente na forma orgânica. Entretanto, a proporção de N nessa forma alocada em proteínas foi relativamente baixa e no geral, mais de 70% do N orgânico esteve alocado em compostos não protéicos. Já a partição do N investido em Rubisco e em componentes envolvidos no transporte de elétrons também pouco diferiu entre os tratamentos. Pode-se sugerir que a partição de N para rotas metabólicas outras que a fotossíntese possa ter precedência em café. Coletivamente, essas informações suportam os altos requerimentos em N pelo café e a sua baixa eficiência do uso desse elemento.

Palavras-Chave: *Coffea arabica*, partição de nitrogênio, disponibilidade de água e luz.

NITROGEN ALLOCATION IN *Coffea Arabica* IN RESPONSE THE AVAILABILITY OF WATER AND LIGHT

ABSTRACT: Modern cultivars of coffee produce more in the open than in shade, especially when the use of inputs such as water and particularly N is intensive. To examine how environmental factors (e.g. light and water) affect leaf nitrogen allocation, 40 plants of *Coffea arabica* L. were randomly assigned to eight treatments, using a 2x2x2 factorial design (two phenotypes x two irradiance levels x two levels of watering). Treatments were imposed during 120 days, when the plants were harvested. Regardless of the treatments, most N was in organic compounds. However, the proportion of organic N allocated into proteins was relatively low and, in general, more than 70% of organic N was partitioned into non-protein compounds. In addition, only modest, if any, differences in N pools invested in both Rubisco and other electron transport carriers were found between treatments. We suggested that partition of N to metabolic pathways other than photosynthesis might take precedence in coffee. Collectively, this information supports the high requirements of N by the coffee and its low N use efficiency.

Key words: *Coffea arabica*, nitrogen partition, water and light availability.

INTRODUÇÃO

O café Arábica (*Coffea arabica* L.) é originário das florestas tropicais da Etiópia (África), onde é encontrado em estado espontâneo como vegetação de sub-bosque. Apesar dessa origem em ambientes sombreados, cultivares modernas de café produzem mais ao sol que à sombra, especialmente quando o uso de insumos, como água e particularmente N, é intensivo (DaMatta, 2004). Entretanto, o cafeeiro exibe taxas fotossintéticas muito baixas (tipicamente de 4 a 11 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), mesmo sob condições ótimas de cultivo (Silva et al., 2004). Em paralelo, os requerimentos de nitrogênio (N) são elevados, com teores médios da ordem de 3 a 4 % na massa seca foliar, resultando em baixa eficiência do uso do N (Araújo et al., 2008).

Em ambientes sombreados, apesar de a taxa de fotossíntese ser menor devido a limitações fotoquímicas, a capacidade fotossintética potencial, medida sob luz e CO_2 saturantes, pouco difere ao compararem-se folhas de sol e de sombra, podendo alcançar valores superiores a 30 $\mu\text{mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (DaMatta et al., 2007). Isso representaria, a princípio, uma alocação ineficiente de recursos sob condições nas quais, dificilmente, o cafeeiro poderá expressar seu desempenho fotossintético potencial. Registra-se, ainda, que o cafeeiro exibe concentrações elevadas de compostos do metabolismo secundário, tanto compostos ricos em C (e.g. fenóis – Salgado et al., 2008) como em N (e.g. alcalóides purínicos – Barros et al., 1994). Tais compostos têm sido normalmente associados com aumentos da capacidade de defesa não

somente contra herbivoria, mas também contra a ocorrência de danos oxidativos, de modo a aumentar a capacidade de sobrevivência, ainda que em detrimento do crescimento (Close et al., 2003).

Vários estudos têm sido conduzidos sobre os efeitos separados da disponibilidade de luz e de água sobre a ecofisiologia do café, mas muito pouco se conhece sobre os efeitos combinados desses fatores sobre a sua fisiologia. Neste trabalho, examinaram-se como fatores ambientes (e.g. luz e água) influenciam a alocação do N foliar. Especificamente, testou-se a hipótese de que fração significativa do N é alocada em processos não relacionados diretamente com a fotossíntese, e que isso pouco se alteraria em plantas à sombra ou a pleno sol.

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 capacidade de 30 litros. Sessenta (60) mudas foram plantadas em fevereiro de 2009. Metade dessas mudas (30) foi cultivada a pleno sol (fenótipos de sol) e a outra metade (30) foi cultivada sob sombreamento, i.e. 10% da radiação solar, empregando-se, para tal, telas de poliolefinas (fenótipos de sombra). As plantas foram mantidas nessas condições por oito meses. Após a emissão do oitavo par de ramos plagiotrópicos, 10 plantas de cada fenótipo foram colhidas e caracterizadas morfológicamente. Dos 20 indivíduos remanescentes do cultivo a pleno sol, metade (10) permaneceu a pleno sol, e a outra metade (10) foi transferida para ambiente sombreado (10% de radiação solar); os dois tratamentos lumínicos 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, conforme descrito abaixo). O mesmo foi feito com os 20 indivíduos remanescentes do cultivo à sombra, i.e. metade (10) permaneceu à sombra, e a outra metade (10) foi transferida para pleno sol, combinando-se estes dois tratamentos com os dois níveis de água disponível no solo. Portanto, 40 plantas foram distribuídas em oito tratamentos (cinco plantas por tratamento), em esquema fatorial 2x2x2 (dois fenótipos x dois níveis de irradiância x dois níveis de água disponível), impostos durante 120 dias, quando, então, as plantas foram colhidas. O experimento foi montado e analisado sob delineamento inteiramente casualizado. A unidade experimental foi composta por uma planta por recipiente de cultivo.

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 (LICOR, modelo LI-104) instalados em abrigo meteorológico no local do experimento. A radiação fotossinteticamente ativa, medidas com sensores (LICOR, modelo LI-190SB), 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 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.

A composição química foi analisada em folhas com duas idades (folhas com 360 e 30 dias após a expansão completa, doravante designadas folhas velhas e novas, respectivamente). Para tal, oito folhas foram coletadas em nitrogênio líquido, liofilizadas, trituradas em moinho de bola, passadas em peneira de 0,80 mm e, posteriormente, secas novamente em estufa a 60°C, por 48 h. A concentração de N foi determinada com um analisador elementar (Carlo Erba, Itália). A concentração de nitrato $[\text{NO}_3^-]$ foi determinada em uma segunda fração da amostra (100 mg), conforme Cataldo et al. (1975). A concentração de nitrogênio orgânico [Norg] foi determinada subtraindo-se da concentração de nitrogênio total a $[\text{NO}_3^-]$.

As respostas da taxa de assimilação líquida do carbono (A) à concentração interna de CO_2 (curva A/Ci) foram determinadas com um analisador de gases a infravermelho (Li 6400XT, Li-Cor, Lincoln, EUA), a 25°C, sob $1000 \mu\text{mol}$ (fótons) $\text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, um valor saturante, mas não fotoinibitório, variando-se a pressão parcial de CO_2 , de 5 a 200 Pa (Long e Bernacchi, 2003). As curvas A/Ci também foram realizadas em folhas mortas (após fervura), a fim de se corrigir os valores de A e Ci, em função de vazamentos de CO_2 da câmara de medição do analisador de gases, conforme Flexas et al. (2007). A partir dessas curvas, foram calculadas a taxa de carboxilação máxima ($V_{c\text{max}}$), a taxa de carboxilação máxima limitada pelo transporte de elétrons (J_{max}) e a taxa de respiração na presença de luz. Foram então estimadas as frações do N em Rubisco (Pr), proteínas da cadeia de transporte de elétrons (Pb) e pigmentos envolvidos na captura de luz (Pl), de acordo com as equações de Niinemets e Tenhunen (1997):

$$P_r = \frac{V_{c\text{max}}}{6,25 \times 20,5 \times \left(\frac{1}{\text{AFE}}\right) \times N_m}$$

em que 6,25 g Rubisco (g N em Rubisco)-1 é um fator para converter o conteúdo de N em proteína; 20,5 $\mu\text{mol CO}_2$ (g Rubisco)-1 s⁻¹ é a atividade específica da Rubisco; AFE é a área foliar específica; e N_m é o teor de N total em base de massa.

$$P_b = \frac{J_{\text{max}}}{8,06 \times 156 \times \left(\frac{1}{\text{AFE}}\right) \times N_m}$$

em que 8,06 μmol citocromo f (g N em componentes de transporte de elétrons)-1 é um fator de conversão; e 156 mol elétrons (mol citocromo f)-1 s-1 o fator de atividade do transporte de elétrons por unidade de citocromo f.

$$P_i = \frac{C_m}{N_m \times C_B}$$

em que C_m é a concentração de clorofilas totais, e C_B a média ponderada da quantidade de clorofila por quantidade de nitrogênio que há nos fotossistemas (FSII e FSI) e nas antenas do FSII (LHC II). A concentração de cada complexo enzimático por unidade de área e a proporção de clorofila em cada complexo enzimático em relação à concentração total foram calculadas de acordo com Hikosaka e Terashima (1995). A fração do N em componentes estruturais (P_s) foi determinada conforme equação abaixo:

$$P_s = 100 - P_r - P_b - P_i$$

Os dados foram analisados via análise de variância (ANOVA) e, para o estudo das relações entre as variáveis, utilizou-se da técnica de correlação linear de Pearson (r) e da análise de componentes principais, utilizando-se do Sistema de Análises Estatísticas e Genéticas da UFV (SAEG, versão 9.1).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Independentemente dos tratamentos, [N] foliar por unidade de massa foi superior a 30 g kg^{-1} , com $[\text{NO}_3^-]$ negligenciáveis, de modo que a maior proporção do N esteve presente na forma Norg. Entretanto, a proporção de Norg alocada em proteínas foi relativamente baixa, variando de 22 a 35%, com média de 26,7% nas folhas novas e 28,6%, nas folhas velhas. No geral, mais de 70% do Norg esteve alocado em compostos não protéicos. A partição do N investido em Rubisco e em componentes envolvidos no transporte de elétrons também pouco diferiu entre os tratamentos; porém, maior fração do Norg alocado em componentes envolvidos na captura de luz foi observada nas plantas à sombra em relação às plantas ao sol (Tabela 1).

A partição do N entre as frações envolvidas em carboxilação (P_r) e bioenergética (P_b) não variou entre os fenótipos de sol e sombra, à semelhança dos resultados obtidos por Katahata et al. (2007) e Niinemets et al. (1998) ao estudarem a aclimação a diferentes irradiâncias em várias espécies, com alterações insignificantes em relação à disponibilidade hídrica. Apesar de a teoria de otimização de recursos prever aumentos em P_r e P_b para aumentar a eficiência do uso da luz em altas irradiâncias, o cafeeiro segue o comportamento geralmente observado em plantas lenhosas, em que a aclimação à luz é governada, principalmente, por alterações em AFE e, em menor extensão, pela partição do N (Niinemets et al., 1998; Evans e Poorter, 2001). Em todo o caso, é importante salientar que, em concordância com a hipótese deste estudo, a maior proporção do N (>70%) foi alocada em compostos não associados à fotossíntese e, portanto, uma baixa eficiência fotossintética do uso do N se torna implícita, independentemente da disponibilidade de luz e de água.

Tabela 1: Partição do nitrogênio (N) em folhas com diferentes idades (folhas com 360 dias; folhas com 30 dias) de plantas de *Coffea arabica* L. provenientes de dois fenótipos (**fenótipo de sol** e **fenótipo de sombra**) submetidas a combinação de condições contrastantes de luz [**sol** (100% da luz solar direta) e **sombra** (10% da luz solar direta)] e água [**capacidade de campo** (CC; 100% da água disponível) e **déficit hídrico** (DH; 30% da água disponível)]. Concentração de N total (N_{total} ; g kg^{-1}), concentração de N na forma nítrica (N_{ni} ; g kg^{-1}), concentração de N na forma orgânica (N_{org} ; g kg^{-1}), fração do N_{org} alocado em proteínas ($N_{\text{org(P)}}$; %), fração do N_{org} alocado compostos não protéicos ($N_{\text{org(NP)}}$; %), fração do N_{org} alocado em componentes envolvidos na captura de luz (P_i ; %), fração do N_{org} alocado em proteínas envolvidas no transporte de elétrons (P_b ; %), fração do N_{org} alocado em Rubisco (P_r ; %) e fração do N_{org} alocado em componentes estruturais (P_s ; %).

Variáveis	Idade foliar (dias)	Fenótipo de sol				Fenótipo de sombra			
		Sol		Sombra		Sol		Sombra	
		DH	CC	DH	CC	DH	CC	DH	CC
N_{total}	360	37,85 ± 0,56	31,07 ± 1,00	43,34 ± 1,38	39,74 ± 1,82	30,56 ± 0,74	30,91 ± 2,35	30,12 ± 0,82	33,90 ± 2,01
	30	35,25 ± 1,49	32,56 ± 1,55	34,24 ± 1,36	34,12 ± 1,42	36,20 ± 1,12	33,56 ± 2,44	31,36 ± 1,07	34,18 ± 1,16
N_{ni}	360	0,12 ± 0,01	0,20 ± 0,01	0,72 ± 0,06	0,63 ± 0,09	0,29 ± 0,03	0,21 ± 0,02	0,97 ± 0,07	0,50 ± 0,06
	30	0,11 ± 0,01	0,17 ± 0,02	0,92 ± 0,16	0,56 ± 0,13	0,16 ± 0,02	0,21 ± 0,03	0,68 ± 0,05	0,34 ± 0,05
N_{org}	360	37,74 ± 0,57	30,86 ± 0,99	42,62 ± 1,41	39,11 ± 1,85	30,27 ± 0,73	30,70 ± 2,36	29,15 ± 0,83	33,39 ± 2,05
	30	35,14 ± 1,48	32,39 ± 1,56	33,31 ± 1,23	33,55 ± 1,46	36,04 ± 1,12	33,35 ± 2,46	30,69 ± 1,02	33,84 ± 1,13
$N_{\text{org(P)}}$	360	24,7 ± 0,8	28,8 ± 0,9	22,7 ± 1,3	25,9 ± 1,5	34,7 ± 1,2	31,7 ± 3,7	29,6 ± 1,2	30,3 ± 2,2
	30	21,9 ± 1,9	23,3 ± 1,1	27,6 ± 2,1	33,7 ± 3,3	24,1 ± 2,3	29,3 ± 3,2	28,7 ± 2,2	25,3 ± 2,3
$N_{\text{org(NP)}}$	360	75,3 ± 0,8	71,2 ± 0,9	77,3 ± 1,3	74,1 ± 1,5	65,3 ± 1,2	68,3 ± 3,7	70,4 ± 1,2	69,7 ± 2,2
	30	78,1 ± 1,9	76,7 ± 1,1	72,4 ± 2,1	66,3 ± 3,3	75,9 ± 2,3	70,7 ± 3,2	71,3 ± 2,2	74,7 ± 2,3
P_i	360	8,5 ± 0,2	11,6 ± 0,3	8,7 ± 0,6	8,5 ± 0,2	13,8 ± 0,9	12,7 ± 1,6	15,4 ± 1,1	16,8 ± 1,7
	30	10,7 ± 0,3	11,5 ± 1,1	11,3 ± 0,6	10,9 ± 0,5	11,0 ± 0,6	9,6 ± 0,7	16,2 ± 0,9	13,9 ± 0,2
P_b	360	2,6 ± 0,1	3,2 ± 0,1	2,4 ± 0,1	2,3 ± 0,1	2,9 ± 0,1	2,9 ± 0,2	3,2 ± 0,1	2,9 ± 0,2
	30	3,1 ± 0,2	3,5 ± 0,2	2,3 ± 0,1	2,5 ± 0,1	3,3 ± 0,1	3,4 ± 0,2	3,0 ± 0,1	2,8 ± 0,1
P_r	360	18,3 ± 0,5	22,7 ± 0,8	16,9 ± 1,0	15,9 ± 0,6	21,9 ± 0,6	21,8 ± 1,4	24,0 ± 0,5	22,2 ± 1,6
	30	22,1 ± 1,1	24,3 ± 1,7	17,1 ± 0,7	18,9 ± 0,7	22,9 ± 0,7	23,6 ± 1,5	22,6 ± 0,9	21,7 ± 0,8
P_s	360	70,6 ± 0,6	62,5 ± 1,2	71,9 ± 1,3	73,4 ± 0,7	61,4 ± 1,6	62,7 ± 3,0	57,4 ± 1,5	58,0 ± 3,4
	30	64,1 ± 1,5	60,7 ± 3,0	69,3 ± 1,2	67,8 ± 0,9	62,9 ± 1,3	63,5 ± 1,8	58,2 ± 1,7	61,6 ± 1,1

CONCLUSÕES

Considerando-se que (i) concentrações foliares de N inferiores a 27 g kg⁻¹ MS caem na zona de deficiência desse elemento em café (Morais 1981); (ii) há uma relação quase linear entre taxa de fotossíntese líquida e concentração foliar de N (DaMatta et al., 2002); (iii) grandes conteúdos de N são alocados em compostos do metabolismo secundário ricos em N, como cafeína e trigonelina (Barros et al., 1994) – o teor de cafeína, por exemplo, pode alcançar 25 g kg⁻¹ MS (Mazzafera, 1999), imobilizando cerca de 7 g N kg⁻¹ MS, e; (v) é improvável que tais compostos representem uma forma de estoque de N (Barros et al., 1994); pode-se sugerir que a partição de N para rotas metabólicas outras que a fotossíntese possa ter precedência em café. Coletivamente, essas informações suportam os altos requerimentos em N pelo café e a sua baixa eficiência do uso desse elemento.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARAÚJO W.L.; DIAS, P.C; MORAES, G.A.B.K; CELIN, E.F; CUNHA, R.L; BARROS, R.S.; DAMATTA, F.M. Limitations to photosynthesis in coffee leaves from different canopy positions. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.46, p.884-890, 2008.
- BARROS, R.S; MAESTRI, M.; RENA, A. Purine alkaloids in Coffea. **Journal of Coffee Research**, v.24, p.55-86, 1994.
- CATALDO, D.A.; AARON, M.; SCHRADER, L.E; YOUNGS, V. Rapid colorimetric determination of nitrate in plant tissue by nitration of salicylic acid. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v.6, p.71-80, 1975.
- CLOSE, D.; MCARTHUR, C.; PATERSON, S.; FITZGERALD, H., WALSH, A.; KINCADE, T. Photoinhibition: a link between effects of the environment on eucalypt leaf chemistry and herbivory. **Ecology**, v.84, p.2952-2966, 2003.
- DAMATTA, F.M. Ecophysiological constraints on the production of shaded and unshaded coffee: a review. **Field Crops Research**, v.86, p.99-114, 2004.
- 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**, v.159, p.975-981, 2002.
- DAMATTA, F.M.; RONCHI, C.P.; MAESTRI, M.; BARROS, R.S. Ecophysiology of coffee growth and production. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.19, p.485-510, 2007.
- EVANS, J.R.; POORTER, H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. **Plant, Cell and Environment**, v.24, p.755-767, 2001.
- FLEXAS, J.; DIAS-ESPEJO, A.; BERRY, J. A.; CIFRE, J.; GALMÉS, J.; KALDENHOFF, R.; MEDRANO, H.; RIBAS-CARBÓ, M. Analysis of leakage in IRGA's leaf chambers of open gas exchange systems: quantification and its effects in photosynthesis parameterization. **Journal of Experimental Botany**, v.58, p.1533-1543, 2007.
- HIKOSAKA, K.; TERASHIMA, I. A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C₃ plants to sun and shade with respect to nitrogen use. **Plant, Cell and Environment**, v.18, p.605-618, 1995.
- KATAHATA, S.; NARAMOTO, M.; KAKUBARI, Y.; MUKAI, Y. Photosynthetic capacity and nitrogen partitioning in foliage of the evergreen shrub *Daphniphyllum humile* along a natural light gradient. **Tree Physiology**, v.27, p.199-208, 2007.
- LAMBERS, H.; CHAPIN, F.S.; PONS, T.L. Plant physiological ecology. **Springer-Verlag**, 2008.
- LONG, S.P.; BERNACCHI, C.J. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. **Journal of Experimental Botany**, v.54, p.2393-2401, 2003.
- MAZZAFERA, P. Mineral nutrition and caffeine content in coffee leaves. **Bragantia**, v.58, p.387-391, 1999.
- MORAES, F.R.P. Adubação do cafeeiro: macronutrientes e adubação orgânica. In: Malavolta E, Yamada T, Guidolin JA, eds. Nutrição e adubação do cafeeiro. **Instituto Internacional da Potassa**, Piracicaba, p.77-89, 1981.

NIINEMETS, Ü; KULL, O.; TENHUNEM, J.D. An analysis of light effects on foliar morphology, physiology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. **Tree Physiology**, v.18, p.681-696, 1981.

NIINEMETS, Ü; TENHUNEN, J.D. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. **Plant, Cell and Environment**, v.20, p.845-866, 1997.

PINHEIRO, H.A; DAMATTA, F.M.; CHAVES, A.R.M.; LOUREIRO, M.E.; DUCATTI, C. Drought tolerance is associated with root depth and stomatal control of water use in clones of *Coffea canephora*. **Annals of Botany**, v.96, p.101-108, 2005.

POORTER, H.; VILLAR, R. The fate of acquired carbon in plants: Chemical composition and construction costs. In: Bazzaz FA, Grace J, eds. Resource allocation in plants. **Academic Press**, San Diego, p. 39-72, 1997.

SAEG Sistema de análises estatísticas e genéticas: versão 9.1. Viçosa, Fundação Arthur Bernardes.

Salgado PR, Favarin JL, Leandro RL, Lima Filho OF (2008) Total phenol concentrations in coffee tree leaves during fruit development. **Scientia Agricola**, v.65, p.354-359, 2007.

SILVA, E.A.; DAMATTA, F.M.; DUCATTI, C.; REGAZZI, A.J.; BARROS, R.S. Seasonal changes in vegetative growth and photosynthesis of arabica coffee trees. **Field Crops Research**, v.89, p.349-357, 2004.