

## FOTOSSÍNTESE FOLIAR DE QUATRO GENÓTIPOS DE CAFEIROS EM RESPOSTA A IRRIGAÇÃO AO LONGO DE PERÍODO BIANUAL<sup>1</sup>

Miroslava Rakocevic<sup>2</sup>; Maria Brígida dos Santos Scholz<sup>3</sup>; Pierre Charmetant<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Trabalho financiado pelo Consórcio Brasileiro de Pesquisa e Desenvolvimento do Café – Consórcio Pesquisa Café

<sup>2</sup> Bolsista Consórcio Pesquisa Café, PhD, Embrapa Informática Agropecuária, Campinas - SP, miroslava.rakocevic@colaborador.embrapa.br

<sup>3</sup> Pesquisadora, PhD, IAPAR, Londrina - PR, mbscholz@iapar.br

<sup>4</sup> Pesquisador, MSc, UMR AGAP, Kourou - França, pierre.charmetant@cirad.fr

**RESUMO:** As respostas fotossintéticas dentro de uma espécie variam com a sua base genética, a sua ontologia, fase fenológica e condições externas. O trabalho teve como foco o impacto de luz e água na fotossíntese foliar de quatro genótipos de café Arábica (*Coffea arabica* L.), considerando alguns momentos cruciais em fenologia de espécie e as folhas de mesma idade cronológica, mas originadas em posições arquiteturais diferenciadas. As folhas avaliadas encontram-se nos ramos plagiotrópicos secundários (eixos de segunda ordem de ramificação considerando o eixo ortotrópico o de primeira ordem) e situadas em camadas superior e inferior da planta. Foram medidas sempre as folhas mais recentes, completamente expandidas, pertencentes ao terceiro até quinto par foliar a partir de ápice. Coletaram-se as informações sobre fotossíntese líquida (*A*), densidade de fluxo de fótons de radiação fotossinteticamente ativa (PPFD) e temperatura (Tl) foliar. A temperatura não apresentou diferenças significativas entre duas posições foliares (camada superior e inferior) em nenhuma época, enquanto foram encontradas diferenças significativas em PPFD entre as posições foliares somente em Dezembro de 2012. A falta de diferenciação em microclima entre as folhas de posição inferior e superior relaciona-se com a arquitetura e distribuição foliar em cafeeiros, onde a estrutura de eixos secundários em crescimento ativo encontra-se linearizada com o eixo ortotrópico. Observaram-se diferenças em *A* entre os genótipos, onde se sobressaiu o E083 quando aplicada a irrigação. A posição de folhas analisada mostrou impacto significativo na fotossíntese líquida somente em Dezembro de 2011 e Dezembro de 2012. Estas datas correspondem a fenofases 1 (vegetativa) e 3 (formação de chumbinhos e a expansão dos frutos). A resposta similar pode-se explicar pela coexistência de fases síncronas de dois anos do ciclo bianual, assim como fase 1 (dias longos) em paralelo com a fase 3 (dias longos) dentro da meta-população de uma planta. A fotossíntese líquida foi fortemente modificada com os tratamentos de irrigação em todas datas de medições. Os acessos de cafés de Etiópia (E083 e E027) apresentaram *A* menor do que os cultivares IAPAR 59 e Catuaí IAC 99, em praticamente todas as fases de observação, sugerindo a menor adaptação de acessos selvagens às condições locais.

**PALAVRAS-CHAVE:** *Coffea arabica*, acessos de Etiópia; fenologia, meta-população.

## LEAF PHOTOSYNTHESIS IN FOUR COFFEE GENOTYPES AS RESPONSE TO THE IRRIGATION DURING THE BIENNIAL PERIOD

**ABSTRACT:** Photosynthetic responses within one species vary with its genetics, ontology, phenological stage and external conditions. This work focused on the impact of light and water on leaf photosynthesis in four genotypes of Arabica coffee (*Coffea arabica* L.), considering some crucial moments on phenology of species, and leaves of the same chronological age, but originated in different architectural positions. Measures were performed on secondary plagiotropic branches (second order axes, considering the orthotropic trunk as the first order axis), located in the upper and bottom layers of the plant. We only measured the most recent fully expanded leaves, i.e. those belonging to the third to fifth leaf pair from the apex. The information about net photosynthesis (*A*), photosynthetic photon flux density (PPFD) and temperature of leaves (Tl) were collected. The temperature did not show significant differences between leaves measured on two layers (upper and bottom) in any season, while we found significant differences in PPFD between leaf positions only in December 2012. Lack of differences in microclimate between the leaves of upper and bottom positions are related to the architecture and leaf distribution in coffee, where the structure of secondary axes in active growth is linearized with the orthotropic axis. *A* showed clear difference between genotypes, which remarkably higher values in E083 when the irrigation was applied. Leaf position had a significant impact on net photosynthesis only in December 2011 and December 2012. Those dates correspond to phenophases 1 (vegetative) and 3 (formation of 'chumbinho' and expansion of the fruit). A similar response can be explained by the coexistence of two synchronous phenophases of biannual cycle, and phase 1 (long days) occurs in parallel with phase 3 (long days) within the meta-population of a plant. Net photosynthesis was strongly modified by irrigation for any period of measurement. Ethiopian accessions 'E083' and 'E027' had lower *A* than cultivars 'IAPAR 59' and 'Catuaí IAC 99' in almost all phases of observation, suggesting the lower adaptation of wild accessions to the local field conditions.

**KEYWORDS:** *Coffea arabica*, Ethiopia accessions, meta-population, phenology.

## INTRODUÇÃO

Capacidade das plantas de capturar energia não depende apenas das respostas fotossintéticas das folhas individuais, mas também da integração de cada folha em um dossel eficaz, considerando os custos de produção de material vegetal e manutenção da sua capacidade fotossintética (Givnish, 1988). Para avaliar as funções biológicas (trocas gasosas, absorção de água e minerais) de populações vegetais, atualmente executam-se as medições em componentes de plantas individuais (folhas, caules, raízes) integrando-as, com o uso de modelos matemáticos na escala de populações, considerando adaptabilidade de cada folha às condições microambientais (Givnish & Montgomery, 2014).

A luz é um das condições ambientais chaves para fotossíntese, porém tanto a alta como a baixa radiação fotossinteticamente ativa (PAR) podem limitar a performance de plantas (Lusk et al., 2008). As folhas absorvem grande parte da PAR que as atinge. Em dossel vegetal, cada folha situa-se em um ambiente de luz diferenciado, criado pela presença de sombreamento imposto pela presença de plantas vizinhas (sombreamento) e de outros órgãos da mesma planta (auto-sombreamento). A radiação não absorvida pela folha pode ser refletida ou transmitida pela sua superfície o que entra em cálculos de balanço de carbono, incluindo nos cálculos tanto as características fotossintéticas bioquímicas de Rubisco quanto as propriedades estruturais das plantas (Song et al., 2009).

As respostas fotossintéticas dentro de uma espécie variam com a sua base genética, a sua ontologia, a fase fenológica que indivíduos estão passando e as condições externas. As plantas de café Arábica (*Coffea arabica* L.) cultivadas na sombra moderada sofrem menos estresses ambientais e têm maior potencial bioquímico e fisiológico para fixação de carbono em comparação com plantas de café cultivadas à luz direta do sol (Bote & Struik, 2014). *Coffea arabica* expressa a plasticidade especialmente em resposta a diferentes condições de luz, considerando tanto plantas juvenis (Pompinelli et al., 2010), como adultas (Matos et al., 2009). Nesta espécie, atingir o estágio de florescimento não significa somente passagem de estágio juvenil para o estágio adulto, mas agronomicamente apresenta a base da produtividade. O primeiro florescimento acontece no segundo ano após iniciar a vida de plantas originadas de sementes, ou em segundo ano de indução de uma reiteração (Matsunaga et al., 2015). Botanicamente, o florescimento em uma espécie está mais relacionado com a formação de um número mínimo de nós (Baret et al., 2003), com a sua estatura (Kozlowski, 1971), ou com um grau de diferenciação mínima (Barthélémy et al., 1997), do que com um número específico de dias, meses ou anos. Em um dado momento, um organismo vegetal pode ser caracterizado não somente pela sua "idade cronológica", mas igualmente por toda uma série de critérios biológicos que indicam seu estágio de desenvolvimento. Esta segunda caracterização é chamada "idade fisiológica" (Barthélémy et al., 1997).

Uma vez atingido a florescimento, a dinâmica de assimilação pode variar com as modificações meteorológicas ao longo de fases fenológicas. A fenologia de cafeeiros Arábica segue o esquema de Camargo e Camargo (2001) definido por ciclo fenológico bianual ocorrendo em seis fases distintas de requisitos microclimáticas especiais. No primeiro ano ocorrem: 1) vegetação e formação das gemas foliares e 2) indução e maturação das gemas florais. No segundo ano ocorrem: 3) florada, 4) granação dos frutos, 5) maturação dos frutos e 6) repouso e senescência dos ramos terciários e quaternários plagiotrópicos.

Objetivo deste estudo foi entender a assimilação foliar referente ao autossombreamento em conceito fenológico bianual de cafeeiros Arábica. O trabalho focou no impacto de dois fatores ambientais (luz e água) na fotossíntese foliar de quatro genótipos, considerando alguns momentos cruciais em fenologia de espécie e as folhas de mesma idade cronológica, mas originadas em posições arquiteturas diferenciadas.

## MATERIAL E MÉTODOS

As medições foram executadas em um experimento de campo estabelecido no IAPAR, Londrina (-23° 18' 37" S, 51° 09' 46" W, 585 m altitude), Paraná. As medições abrangeram a avaliação de descendências dos cafeeiros da coleção trazida de Etiópia (a coleção renovada, originada de plantas matrizes obtidas de expedição de FAO na Etiópia de 1964), junto com as cultivares 'testes' – IAPAR 59 e Catuaí IAC 99. Os genótipos e acessos da coleção da Etiópia foram escolhidos em função de suas arquiteturas diferenciadas, O acesso da coleção da Etiópia 'E027' apresentou árvores ramificadas, com poucos frutos e muita folhagem, enquanto acesso 'E083' foi caracterizado por muita floração e frutos em anos iniciais, mas com pouca incidência de ramos de terceira e quarta ordem. Mudanças originadas de sementes (2009) foram plantadas no campo em 2010, em arranjo de 2,5 m na distância entre as linhas e 0,5 m em linha. As linhas tinham orientação Leste-Oeste. Quatro genótipos foram cultivados sob dois tratamentos de recurso hídrico – com (IRR) e sem irrigação (NI). Para este estudo foram acompanhadas quatro plantas por cada tratamento e genótipo. A irrigação foi aplicada aleatoriamente, quando foi estimado que o estresse hídrico poderia ocorrer. O sistema de irrigação foi por gotejamento com a intensidade 3,5 l h<sup>-1</sup> em cada gotejador. Gotejadores foram distribuídos em cada 0,5 m linear ao lado de tronco de cafeeiros.

Medições de trocas gasosas foram efetuadas quatro vezes no período entre Dezembro de 2011 a Dezembro de 2012. Seguindo o esquema bianual fenológica (Camargo & Camargo, 2001), a medição em 1) Dezembro de 2011 corresponde à fase 1 de dias longos quando ocorre a vegetação e formação de gemas vegetativas, 2) Abril de 2012 e 3) Agosto de 2012 correspondem ao início e fim de fase 2, de dias curtos quando ocorre a indução, crescimento e

dormência de gemas florais e em Agosto ocorre emissão de folhas pequenas de curta vida, 4) Dezembro de 2012 corresponde ao fim de fase 3 quando ocorreu formação de chumbinhos e a expansão dos frutos.

As folhas avaliadas encontravam-se nos ramos plagiotrópicos secundários (eixos de segunda ordem de ramificação considerando o eixo ortotrópico o de primeira ordem), situadas em camadas superior e inferior da planta, sempre orientadas ao Norte. Foram consideradas sempre as folhas mais recentes completamente expandidas, ou seja, estas que pertencem ao terceiro até quinto par foliar a partir de ápice. As medições foram realizadas no horário matinal (09h00-11h30). Os dados de interesse foram obtidos utilizando um medidor portátil de trocas gasosas (IRGA, modelo LCI System ADC, Hoddesdon, UK). As informações sobre fotossíntese líquida ( $A$ , em  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), densidade de fluxo de fótons de radiação fotossinteticamente ativa (PPFD, em  $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e temperatura (TI em  $^{\circ}\text{C}$ ) de folha foram coletadas, aproximando a câmara de ADC a folhas medidas e respeitando os ângulos foliares

Para as análises estatísticas usou-se R software livre. A regressão linear de fotossíntese líquida sobre os efeitos aditivos simples do microambiente (PPFD + TI) foi calculada. Esta regressão posteriormente foi ajustada (função 'fitted' em R) e neste ajuste usou-se ANOVA para testar a significância das diferenças entre cultivares, tratamentos (IRR e NI) e posição de folhas (camadas superior e inferior), considerando a repetição de medições (plantas) como o fator fixo. Também, analisou-se a variância de TI e de PPFD entre as folhas de duas camadas. Os resultados são apresentados em tabelas e graficamente como média  $\pm$  erro padrão.

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

A temperatura não apresentou diferenças significativas entre duas posições foliares (camada superior e inferior) em nenhuma época de experimento executado, enquanto as diferenças em PPFD foram significativas somente em cafeeiros de arquitetura mais desenvolvida, em Dezembro de 2012 (Tabela 1).

Tabela 1. ANOVA de temperatura de folha (TI) e densidade de fluxo de fótons de radiação fotossinteticamente ativa (PPFD) na superfície de folhas dependendo de suas posições em plantas de café (inferior e superior) em quatro datas de medição.

Épocas	G.L.	Valor p			
		Dezembro 2011	Abril 2012	Agosto 2012	Dezembro 2012
TI	1	0,6873	0,9822	0,7107	0,9326
PPFD	1	0,2063	0,0595	0,1738	0,0442

Valor p < 0,05 foi considerado significante

A falta de diferenciação no microclima entre as folhas de posição inferior e superior (Tabela 1) está relacionada com a arquitetura e distribuição foliar em cafeeiros, considerando que a estrutura de eixos secundários em crescimento ativo encontra-se linearizada com o eixo ortotrópico (Matsunaga et al., 2015). Isso permite que as folhas da camada inferior que se encontram perto do ápice dos eixos secundários estejam em posição que recebe a radiação pouco modificada em comparação de camada superior. Certamente que as folhas de terceira e quarta ordem de ramificação, que se encontram dentro de copa e mais perto do tronco, receberam a PPFD extremamente modificada (Rakocevic & Androciolo-Filho, 2010). Em Dezembro de 2012 as plantas atingiram maior porte e autossombreamento (Tabela 1) apesar da arquitetura "inteligente" de cafeeiros (Rakocevic et al., 2014), a qual permite o posicionamento dos ápices terminais de eixos em locais onde receberão PPFD em quantidade e qualidade adequada para continuar a emissão de novos elementos vegetativos.

A fotossíntese líquida ( $A$ ) apresentou diferenças claras e significativa entre os genótipos (Tabela 2), onde se sobressaiu o acesso E083 quando foi aplicada a irrigação (Figura 1), tanto nas folhas de camada superior (Figura 1A), como em folhas de camada inferior (Figura 1C). O impacto da posição de folhas em cafeeiros na  $A$  analisada com ajuste no efeito aditivo de TI e PPFD, mostrou-se significativo somente em Dezembro de 2011 (Genótipo x Tratamento x Posição na Tabela 2) e Dezembro de 2012 (Tabela 2; Figura 1A *versus* Figura 1C e Figura 1B *versus* Figura 1D). As folhas tinham mesma idade cronológica e pertenciam a mesma ordem de ramificação o que é amostragem recomendada em metodologias ecofisiológicas de cafeeiros (Carvalho & Alves, 2012).

As datas de coleta de dados em Dezembro de 2011 e Dezembro de 2012 correspondem às fases 1 e 3, respectivamente (Camargo e Camargo, 2001). Os cafeeiros produziram tanto no ano 2012, como no ano 2013, porém com a intensidade aproximadamente seis vezes menor em 2012 (dados não apresentados). Devido a produção de frutos que ocorre em cada ano, mas com intensidade diferenciada (Melo et al., 1999; Brunsell et al., 2009) poderíamos ampliar o conceito de Camargo e Camargo (2001), considerando as plantas de cafeeiros como uma meta-população. Este termo foi incluído em botânica pelo White (1979) observando que, de uma maneira geral, um organismo vegetal, em qualquer momento, pode ser considerado uma meta-população de seus elementos, os quais, mesmo homólogos, nem sempre apresentam características biológicas idênticas. Ampliando o ponto de vista em arquitetura de plantas de café, podemos dizer que coexistem as fases síncronas de dois anos do ciclo bianual, assim como fase 1 em paralelo com a fase 3 (dias longos), ou a fase 2 em paralelo com as fases 4-6 (dias curtos) e que estas acontecem em diferentes zonas de eixos ou em eixos

de diferentes ordens de ramificação, ou em diferentes posições na planta. Considerando os cafeeiros como meta-populacional, as respostas de *A* similares em Dezembro de 2011 e Dezembro de 2012 poderiam ser atribuídas à fase fenológica 1 de zonas vegetativas de eixos plagiotrópicos que existem sempre em zonas mais novas de eixos com crescimento ativo.

Tabela 2. ANOVA de fotossíntese líquida foliar ajustada no efeito aditivo de temperatura de folha e PPFD na superfície foliar, dependendo de genótipo ('IAPAR 59', 'Catuaí IAC 99', 'E083' e 'E027'), tratamento de suprimento de água (IRR e NI) e posição de folhas em plantas de café (camadas inferior e superior) em quatro datas de medição.

Épocas	G.L.	Valor p			
		Dezembro 2011	Abril 2012	Agosto 2012	Dezembro 2012
Genótipo	3	0,6661	0,0165	0,0151	0,0013
Tratamento (IRR e NI)	1	<0,0001	0,7589	<0,0001	0,0005
Posição foliar	1	0,2434	0,2404	0,9995	0,0266
Genótipo x Tratamento	3	0,0170	0,0145	0,1500	0,7612
Genótipo x Posição	3	0,3668	0,8842	0,2378	0,2525
Tratamento x Posição	1	0,4687	0,4625	0,1228	0,9168
Genótipo x Tratamento x Posição	3	0,0218	0,2969	0,6950	0,3143

Valor  $p < 0,05$  foi considerado significativo

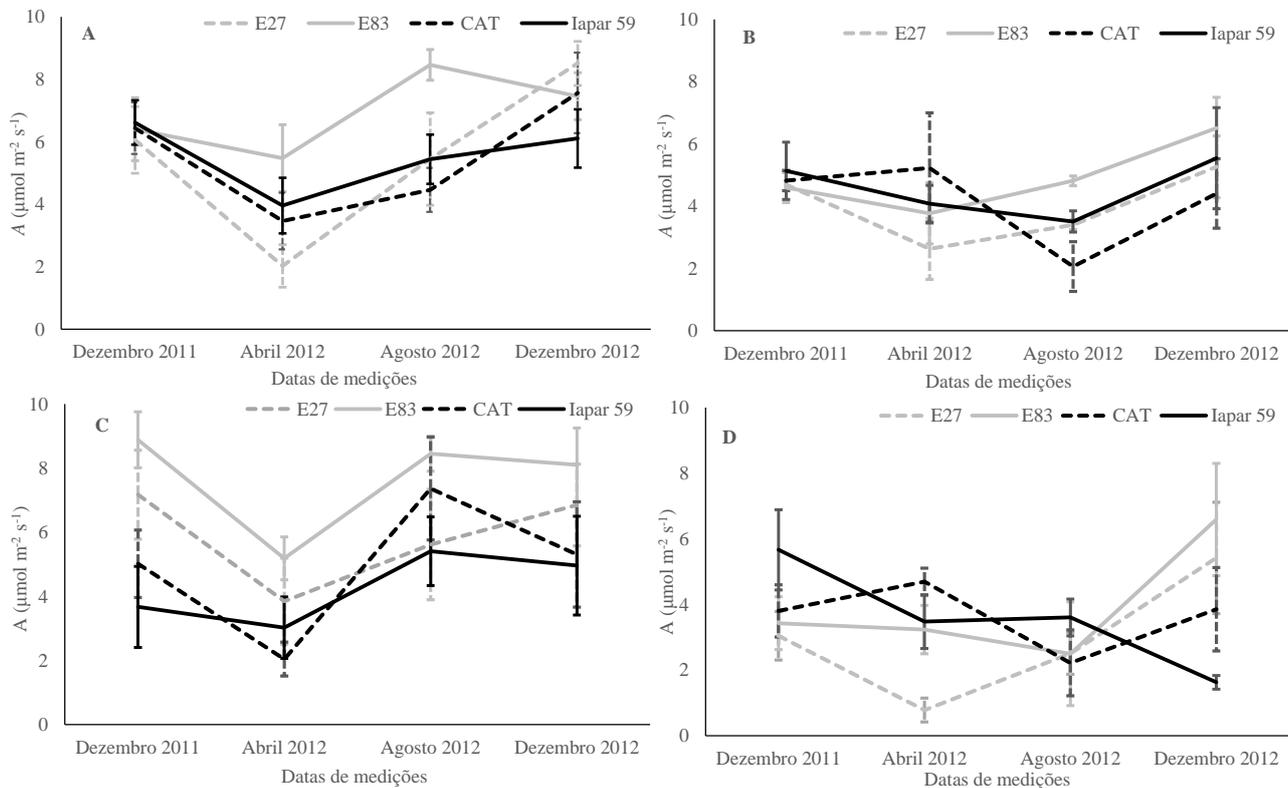


Fig. 1. Fotossíntese líquida foliar (*A*,  $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) de cafeeiros Arábica, considerando quatro genótipos de folhas de camada A) superior em sistema irrigado, B) superior em sistema não irrigado, C) inferior em sistema irrigado e D) inferior em sistema não irrigado.

A fotossíntese líquida foi fortemente modificada com os tratamentos de irrigação em quase todas as datas de medições (Tabela 2). Os acessos da coleção da Etiópia 'E083' e 'E027' mostraram maior sensibilidade à falta de água, com *A* menor do que as cultivares 'IAPAR 59' e 'Catuaí', em praticamente todas as fases de observação, sugerindo a sua menor adaptação às condições locais (Figuras 1B e 1D). Uma resposta diferenciada mais clara percebe-se em Agosto de 2012, o que pode ser explicada pela fenologia dos eixos examinados. Os ramos vegetativos com as gemas axilares formam-se no primeiro ano fenológico. Posteriormente, essas gemas florais amadurecem e entram em dormência. A fase 2 (até Agosto de primeiro ano agrônomico) corresponde a uma redução da duração do dia e da diminuição associada da temperatura do ar (Barros et al., 1997). Esta fase exige uma diminuição de funções de assimilação para indução do

florescimento. Após esta fase ocorre a indução ao florescimento, a formação de chumbinhos e a expansão dos frutos (fase 3). Observa-se que a aptidão de gemas dormentes para entrar em antese pode ser causada por chuva ou irrigação (Camargo, 1985). As necessidades de água para cafeeiros são mais importantes no fim da fase 2, quando a planta deve experimentar um período de seca, seguido por um período úmido para indução de floração das gemas na fase 3. Este período de seca pode ser induzido por uma limitação da umidade do solo ou através de aumento de saturação de déficit da folha, enquanto o período úmido pode ser induzido pelas precipitações ou irrigação (Carr, 2001; Guerra et al., 2005). A floração na fase 3 começa aproximadamente 8-15 dias após um período úmido. As fases 4 e 5 duram três meses, enquanto a fase 6 (senescência) ocorre entre Julho e Agosto do segundo ano.

Sombreamento e –autossombreamento podem induzir respostas agronomicamente importantes e produzir frutos maiores e mais pesados, com melhor qualidade de grãos do que quando as plantas são cultivadas em luz solar direta (Bote & Struik, 2014; Scholz et al., 2014). Por isso, o conhecimento mais detalhado da dinâmica de carbono nas diferentes zonas de plantas de café e modelando a sua integração em plantas e dosséis ainda apresenta o grande desafio, incluindo a complexidade vegetal de meta-populações de cafeeiros. Também, a amostragem de trocas gasosas pela ordem de ramificação poderia proporcionar maior evidência em acontecimentos locais dentro de plantas desta espécie.

## CONCLUSÕES

1. A fotossíntese líquida foi fortemente modificada com os tratamentos de irrigação em todas datas de medições. Os acessos da coleção da Etiópia ‘E083’ e ‘E027’ apresentaram A menor do que os cultivares ‘IAPAR 59’ e ‘Catuaí IAC 99’, em quase todas as fases de observação, sugerindo a menor adaptação de acessos às condições locais de cultivo do café.
2. A fotossíntese líquida analisada com ajuste no efeito aditivo de TI e PPF foi influenciada significativamente pela posição de folhas em cafeeiros, somente em Dezembro de 2011 e Dezembro de 2012. Estas datas correspondem as duas fases - vegetativa (fase 1) e formação de chumbinhos (fase 3).
3. Considerando a planta uma meta-população de elementos diferentes, as fases 1 e 3 podem ocorrer síncrono na mesma planta no mesmo tempo, até no espaço de um mesmo eixo, mas em suas zonas diferentes (vegetativa e reprodutiva).

## AGRADECIMENTOS

A Embrapa Soja que disponibilizou o equipamento e técnicos (Claudinei de Freitas Toledo e Bianca Peral Pereira) no acompanhamento das medições de trocas gasosas no campo.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BARET, S.; NICOLINI, E.; HUMEAU, L.; Le BOURGEOIS, Th.; STRASBERG, D. Use of architectural and morphometric analysis to predict the flowering pattern of the invasive *Rubus* on Réunion island (Indian Ocean). *Canadian Journal of Botany*, v.81, p.1293-1301, 2003.
- BARROS, R. S.; MOTA, J. W. S.; DAMATTA, F. M.; MAESTRI, M. Decline of vegetative growth in *Coffea arabica* L. in relation to leaf temperature, water potential and stomatal conductance, *Field Crops Research*, v.54, p.65–72. 1997.
- BARTHELEMY, D. ; CARAGLIO, Y. ; COSTES, E. Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux. Modelisation et simulation de l'architecture des végétaux. Versailles, France: INRA; 1997, p.89–136.
- BOTE, A. D.; STRUIK, P. C. Effects of shade on growth, production and quality of coffee (*Coffea arabica*) in Ethiopia. *International Journal of Roots and Tubers*, v.1, n.1, p.7-11, 2014.
- BRUNSELL, N. A.; PONTES, P. P. B.; LAMPARELLI, R. A. C. Remotely sensed phenology of coffee and its relationship to yield. *GIScience & Remote Sensing*, v.46, n.3, p.1–16. 2009.
- CAMARGO, A. P. Florescimento e frutificação de café arábica nas diferentes regiões cafeeiras do Brasil. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v.20, n.7, p.831-839, 1985.
- CAMARGO, A.P. de; CAMARGO M.B.P. de. Definição e esquematização das fases fenológicas do cafeeiro arábica nas condições tropicais do Brasil. *Bragantia*, v. 60, n.1, p.65-68, 2001.
- CARR, M. K. V. The water relations and irrigation requirements of coffee. *Experimental Agriculture*, v.37, p.1–36, 2001.
- CARVALHO, L. B. de; ALVES, P. L. C. A. da. Physiological measurements of coffee young plants coexisting with sourgrass. *Communications in Plant Sciences*, v.2, n.1, p.5-8, 2012.
- GIVNISH, T. J. Adaptive radiation of plants on oceanic islands: classical patterns, molecular data, new insights. In: *Evolution on islands* (ed. P. Grant), New York, NY: Oxford University Press, p.281-304, 1998.
- GIVNISH, T. J.; MONTGOMERY, R. A. Common-garden studies on adaptive radiation of photosynthetic physiology among Hawaiian lobeliads. *Proceedings of the Royal Society B*, v.281, p1-8, 2014.

- GUERRA, A. F.; ROCHA, O. C.; RODRIGUES, G. C.; SANZONOWICZ, C.; SAMPAIO, J. B. R.; SILVA, H. C.; ARAÚJO, M. C. de. Irrigação do cafeeiro no Cerrado: estratégia de manejo de água para uniformização de florada. *Comunicado Técnico*, 122, Embrapa, Planaltina, 4p, 2005.
- KOZLOWSKI, T.T. Growth and development in trees: Cambial growth, root growth, and reproductive growth (volume 2), 514p. Academic Press, Inc., New York & London, 1971.
- LUSK, C.; REICH, P. B.; MONTGOMERY, R. A.; ACKERLY, D. D.; CAVENDER-BARES, J. Why are evergreen leaves so contrary about shade? *Trends in Ecology & Evolution*, v.23, p.299–303, 2008.
- MATOS, F.; WOLFGRAMM, R.; GONCALVES, F.; CAVATTE, P.; VENTRELLA, M.; DaMATTA, F. Phenotypic plasticity in response to light in the coffee tree. *Environmental and Experimental Biology*, v.67, n.2, p.421-427, 2009.
- MATSUNAGA, F. T.; TOSTI, J. B.; ANDROCIOLI-FILHO, A.; BRANCHER, J. D.; COSTES, E.; RAKOCEVIC, M. Reconstructions of 3D plant structure are efficient for comparing berry distribution in *Coffea arabica* L. cultivated under different planting designs. *International Journal of Plant Sciences*, 2015 (in press).
- MELO, E. M. de; GUIMARÃES, P. T. G.; SILVA, E. B.; NOGUEIRA, F. D. Efeito da aplicação foliar de sulfato de zinco na produção do cafeeiro (*Coffea arabica* L.). *Ciência e Agrotecnologia*, v.23, n.1, p.84-95, 1999.
- POMPELLI, M. F.; MARTINS, S. C.V.; ANTUNES, W. C.; CHAVES, A. R. M.; DAMATTA F. M. Photosynthesis and photoprotection in coffee leaves is affected by nitrogen and light availabilities in winter conditions. *Journal of Plant Physiology*, v.167, p.1052–1060, 2010.
- RAKOCEVIC, M.; ANDROCIOLI-FILHO, A. Morphophysiological characteristics of *Coffea arabica* L. in different arrangements: Lessons from a 3D virtual plant approach. *Coffee Science*, v.5, n.2, p.147-166, 2010.
- RAKOCEVIC, M.; MATSUNAGA, F. T.; TOSTI, J. B.; ACCORSI, R. Z. Multiescalaridade da estrutura vegetativa e de distribuição dos frutos em *Coffea arabica* L. *Colloquium Vitae*, v.6, n. Especial 2, p.33, 2014.
- SCHOLZ, M.B.S., KITZBERGER, C. S. G., RAKOCEVIC, M., DURAND, N. Primary and secondary metabolites from green beans collected from vertical canopy layers related with the sensorial attributes of coffee beverage In: 25<sup>th</sup> ASIC, International Conference on Coffee & Science, 2014, Armenia, Colombia, p.322.
- SONG, C.; KATUL, G.; OREN, R.; BAND, L. E.; TAGUE, C. L.; STOY, P. C.; McCARTHY, H. R. Energy, water, and carbon fluxes in a loblolly pine stand: Results from uniform and gappy canopy models with comparisons to eddy flux data, *Journal of Geophysical Research*, v.114, p.1-18, 2009.
- WHITE J. The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v.10, p.109-145, 1979.