

SISTEMA ANTIOXIDANTE DE MUDAS DE CAFEIEIRO SUBMETIDAS AO EXCESSO DE ÁGUA

Helbert Rezende de Oliveira Silveira¹, Kamila Rezende Dázio de Souza²,
Cíntia Aparecida Andrade³, Meline de Oliveira Santos⁴, Isabel Rodrigues-Brandão⁵,
Dayane Meireles da Silva⁶, Jose Donizeti Alves⁷

(Recebido: 27 de novembro 2014 ; aceito: 06 de maio de 2015)

RESUMO: Investigou-se a resposta do sistema antioxidante de mudas de *Coffea arabica* L. cultivares Catuaí e Mundo Novo ao encharcamento do substrato. Para isto, as mudas com oito pares de folhas completamente expandidas foram submetidas a três condições de disponibilidade de água: capacidade de campo, encharcamento intermitente e encharcamento contínuo. As avaliações foram realizadas na implementação do experimento e cinco meses após a indução dos tratamentos, quando foram avaliadas a atividade das enzimas antioxidantes e o conteúdo de ascorbato. Houve uma resposta do sistema antioxidante enzimático e não enzimático das mudas de cafeeiro à condição de estresse, permitindo às plantas suportarem o encharcamento do substrato, por um período de 150 dias. A cultivar Catuaí apresentou um sistema antioxidante mais ativo do que a cultivar Mundo Novo.

Termos para indexação: *Coffea arabica*, dismutase do superóxido, catalase, peroxidase do ascorbato, alagamento.

ANTIOXIDANT SYSTEM RESPONSE IN COFFEE SEEDLINGS UNDER WATERLOGGING

ABSTRACT: We investigated the response from antioxidant system of *Coffea arabica* L. seedlings from Catuaí and Mundo Novo cultivars to waterlogging. For this, acclimated seedlings with eight pairs of completely expanded leaves were submitted to three conditions of water availability: field capacity, intermittent waterlogging and continuous waterlogging. The evaluations were performed at the beginning of the experiment and five months after waterlogging. Activity of antioxidant enzymes and levels of ascorbate were evaluated. There was a response of enzymatic and non-enzymatic antioxidant system of coffee seedlings to stress condition, allowing the plants to survive under waterlogging for 150 days. The antioxidant system was more active in Catuaí than in Mundo Novo cultivar.

Index terms: *Coffea arabica*, superoxide dismutase, catalase, ascorbate peroxidase, waterlogging.

1 INTRODUÇÃO

A irrigação vem sendo utilizada em uma área correspondente a 10% da área total cultivada com café no Brasil, abrangendo principalmente o norte do Espírito Santo, as regiões do Triângulo Mineiro e Alto Paranaíba em Minas Gerais e o oeste da Bahia, sendo o cultivo irrigado responsável por 25% da produção nacional (FERNANDES et al., 2012).

Esta prática favorece a obtenção de alta produtividade e qualidade dos grãos, permitindo não somente a expansão da cafeicultura, como também o cultivo do café em áreas consideradas inaptas anteriormente (MATIELLO, 2012) e o aumento na produtividade de regiões aptas ao cultivo, como o sul de Minas Gerais (GOMES; LIMA; CUSTÓDIO, 2007; SILVA; TEODORO; MELO, 2008). Entretanto, para que a aplicação de água seja eficiente é necessário o conhecimento

da demanda hídrica, que é regulada pelas características intrínsecas da planta, do solo e do clima da região (PIMENTEL et al., 2010).

Neste sentido, é necessário haver o planejamento da quantidade de água ideal para a cultura do cafeeiro, sem excesso ou déficit hídrico (SILVA; TEODORO; MELO, 2008). O excesso de irrigação pode reduzir a produtividade e a qualidade da produção, podendo ocasionar queda das flores, retardo da maturação dos frutos, lixiviação de nutrientes solúveis, maior ocorrência de doenças do solo e de distúrbios fisiológicos, como o estresse oxidativo (DIAS et al., 2004).

A irrigação mal planejada pode levar à ocorrência de alagamento, estando relacionada à redução na disponibilidade de oxigênio e aumento de doenças na rizosfera, redução na absorção de água pelas raízes e trocas gasosas da planta com o ambiente, além do decréscimo na temperatura e

¹Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais/EPAMIG - Campus da Universidade Federal de Lavras - 37.200-000 Lavras-MG - helbert_rezende@yahoo.com.br

^{2,3,4,5,6,7}Universidade Federal de Lavras/UFLA - Departamento de Biologia -Setor de Fisiologia Vegetal 37.200-000 - Lavras -MG krdazio@hotmail.com, cintia.and@hotmail.com, melineoli@hotmail.com, brandao.brandona@hotmail.com, dayanemeireles@yahoo.com.br, jdalves@dbi.ufla.br

na concentração de nutrientes do solo (IRMACK; RATHIE, 2008). Assim, há ocorrência de diversos distúrbios fisiológicos, que podem culminar com a redução no crescimento e produtividade das culturas (VERMA et al., 2014). No caso do café, o excesso de água está relacionado à redução de taxas fotossintéticas e transpiratórias, menor condutância estomática, menores teores de pigmentos e menor crescimento das plantas (SILVEIRA et al., 2014, 2015).

Em condições de excesso hídrico ocorre também um aumento na geração de espécies reativas de oxigênio (EROs), podendo causar danos a componentes celulares como lipídeos, proteínas e ácidos nucleicos (GECHEV et al., 2006; SUZUKI et al., 2012). Em condições de baixa disponibilidade de oxigênio devido ao excesso de água, a via fermentativa é ativada para manter a produção de ATP, acarretando a saturação da cadeia transportadora de elétrons que leva ao acúmulo de poder redutor (MUSTROPH; ALBRECHT, 2007). Esse acúmulo, associado à baixa produção de energia, leva ao aumento na geração das EROs, podendo acarretar um estresse oxidativo nas células (GECHEV et al., 2006; SUZUKI et al., 2012).

Para evitar o estresse oxidativo, mecanismos de transdução de sinais desencadeiam a expressão de genes destinados à manutenção de baixas concentrações de EROs, promovendo, dentre outros ajustes metabólicos, a maior atividade de enzimas antioxidantes (MØLLER; SWEETLOVE, 2010). O sistema antioxidante é caracterizado por componentes enzimáticos e não enzimáticos, que atuam na neutralização das EROs, prevenindo danos aos componentes celulares e mantendo a homeostase (SHARMA et al., 2012). A ativação precoce do sistema antioxidante pode ser um mecanismo de tolerância das plantas aos estresses bióticos e abióticos.

Assim, na busca pelo conhecimento acerca da relação entre a atividade do sistema antioxidante e a tolerância do café ao excesso de água, investigou-se a resposta do sistema antioxidante de mudas de *Coffea arabica* L. cultivares Catuaí e Mundo Novo ao encharcamento do substrato.

2 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi realizado em casa de vegetação do Setor de Fisiologia Vegetal da Universidade Federal de Lavras, no período de janeiro a junho de 2010. Mudas de café das cultivares Mundo Novo IAC 379-19 (MN) e Catuaí Vermelho IAC 44 (CT) com quatro pares de folhas

completamente expandidas foram transplantadas para sacos de polietileno perfurados, com as dimensões 15 x 25 cm e volume de 4,4 L contendo substrato padrão para mudas de café, conforme recomendações de Guimarães, Mendes e Souza (2002).

As mudas foram cultivadas em casa de vegetação com 50% da incidência da radiação solar e manutenção da umidade do substrato próxima à capacidade de campo até atingirem oito pares de folhas completamente expandidas. Em seguida, essas mudas foram submetidas a três diferentes condições de disponibilidade de água no substrato. No tratamento controle (CC), as mudas foram mantidas com umidade do substrato próxima à capacidade de campo mediante irrigação diária. O segundo tratamento foi o encharcamento contínuo do substrato (Cont), pela manutenção de uma lâmina de água de cerca de dois terços do volume total do saco de polietileno, durante todo o período experimental. O terceiro tratamento foi o encharcamento intermitente do substrato (Int), em que as mudas permaneciam três dias sob encharcamento contínuo e quatro dias sob capacidade de campo, ao longo de todo o período experimental. A umidade do substrato foi determinada pelo método padrão de estufa, de acordo com Bernardo, Soares e Mantovani (2006).

As análises bioquímicas foram realizadas em duas épocas: na implementação do experimento (Tempo 1), antes da imposição dos tratamentos e cinco meses após a imposição dos tratamentos, quando aconteceu o agravamento dos sintomas, com menor crescimento e desfolha das plantas submetidas aos estresses (Tempo 2). As raízes do cafeeiro foram coletadas em nitrogênio líquido e devidamente armazenadas em ultrafreezer, até a realização das análises.

Para a quantificação da atividade das enzimas antioxidantes, o extrato foi obtido pela maceração em nitrogênio líquido de 0,2 g de folhas com tampão de extração, contendo fosfato de potássio 0,4 M (pH 7,8), EDTA 0,01 M, ácido ascórbico 0,2 M e água (BIEMELT; KEETMAN; ALBRECHT, 1998). O sobrenadante foi coletado e utilizado nas análises enzimáticas da dismutase do superóxido (SOD), catalase (CAT) e peroxidase do ascorbato (APX). A atividade da SOD foi avaliada pela capacidade da enzima em inibir a fotorredução do azul de nitrotetrazólio (NBT) (GIANNOPOLITIS; RIES, 1977). Uma alíquota do sobrenadante foi adicionada ao meio de incubação composto por fosfato de potássio 100 mM (pH 7,8), metionina 70 mM, EDTA 10

μM , NBT 1mM, riboflavina 0,2 mM e água. Os tubos com o meio de reação e amostra foram iluminados, por 7 minutos, com uma lâmpada fluorescente de 20 W. Para o controle, o mesmo meio de reação sem a amostra foi iluminado. As leituras foram realizadas a 560 nm. A atividade da APX foi determinada pelo acompanhamento da taxa de oxidação do ascorbato a 290 nm, durante 3 minutos. Para isso, uma alíquota do extrato enzimático foi adicionada ao tampão de incubação, composto por fosfato de potássio 200 mM (pH 7,0), ácido ascórbico 10 mM, peróxido de hidrogênio 2 mM e água (NAKANO; ASADA, 1981). A CAT foi avaliada segundo Havir e McHale (1987), em que uma alíquota do extrato enzimático foi adicionada ao meio de incubação, contendo fosfato de potássio 200 mM (pH 7,0), peróxido de hidrogênio 250 mM e água. A atividade dessa enzima foi determinada pelo decréscimo na absorbância a 240 nm, por 3 minutos, monitorado pelo consumo de peróxido de hidrogênio.

A concentração de ascorbato foi determinada, conforme descrito por Arakawa et al. (1981), em que 50 mg de tecido de folhas foram macerados em TCA 5% (m/v), homogeneizados. Alíquotas do sobrenadante foram adicionadas ao meio de reação composto por TCA 5% (m/v), etanol 99,8% (v/v), ácido fosfórico 0,4% em etanol (v/v), bathophenantrolina 0,5% em etanol (p/v) e FeCl_3 0,03% em etanol (m/v). A mistura foi homogeneizada vigorosamente e incubada a 30° C, por 90 minutos. As leituras foram realizadas a 534 nm, com base na curva-padrão de ácido ascórbico.

O delineamento experimental utilizado foi o de blocos casualizados, sendo três blocos, três condições de disponibilidade de água (CC, Int e Cont), duas cultivares (Catuaí e Mundo Novo) e duas épocas de coleta (T1 e T2). Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância, utilizando-se o programa estatístico SISVAR 4.3 (Sistema de Análise de Variância Para Dados Balanceados) (FERREIRA, 2011). As médias entre os tratamentos foram comparadas pelo teste de Scott-Knott, a 0,05 de probabilidade.

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

A cultivar Catuaí apresentou maior atividade da SOD (Figura 1) do que Mundo Novo, para todos os tratamentos no tempo 1 e para capacidade de campo e encharcamento contínuo no tempo 2. Para ambas as cultivares, à exceção do tratamento de capacidade de campo na cultivar

Mundo Novo, houve um aumento na atividade da SOD, ao longo do tempo. Comparando-se os tratamentos, maior atividade foi encontrada em plantas de ambas as cultivares, sob encharcamento contínuo no tempo 2.

A atividade da APX (Figura 2) foi maior no tempo 1 para a cultivar Mundo Novo, em todos os tratamentos e no tempo 2 para a Catuaí nos tratamentos intermitente e contínuo. Houve um aumento na atividade desta enzima ao longo do tempo, para a cultivar Catuaí em todos os tratamentos. Plantas da cultivar Catuaí sob encharcamento contínuo apresentaram maior atividade desta enzima, em relação aos outros tratamentos no tempo 2, enquanto nas da Mundo Novo, a menor atividade foi encontrada no tratamento intermitente, neste mesmo tempo.

A atividade da CAT (Figura 3) foi maior na cultivar Catuaí, para todos os tratamentos no tempo 1 e para o encharcamento intermitente e contínuo no tempo 2. Ao longo do tempo, houve um aumento na atividade da CAT para plantas sob encharcamento contínuo de ambas as cultivares. Comparando-se os tratamentos, somente no encharcamento contínuo houve maior atividade desta enzima, para as duas cultivares no tempo 2.

Os teores de ascorbato foram superiores na cultivar Catuaí do que na Mundo Novo, para todos os tratamentos em ambos os tempos de coleta (Figura 4). Ao longo do tempo, os teores de ascorbato se mantiveram constantes em ambas as cultivares, ocorrendo uma redução somente no encharcamento contínuo. Com relação ao efeito dos tratamentos, menores teores de AsA foram encontrados somente no encharcamento contínuo, em ambas as cultivares no tempo 2.

Plantas submetidas ao alagamento tendem a desenvolver modificações morfoanatômicas e fisiológicas, que as permitam sobreviver sob tais condições de estresse. No que se refere às alterações fisiológicas, pode ocorrer o desvio da respiração para a rota anaeróbica (YIN et al., 2010), assim como a mobilização do sistema de defesa antioxidante, para proteger as células contra a produção excessiva de EROs, evitando a ocorrência do estresse oxidativo (ALVES et al., 2012; EL-ENANY et al., 2013). Nesse sentido, o aumento na atividade das enzimas antioxidantes, principalmente em plantas sob encharcamento contínuo no tempo 2, pode ter atuado na neutralização das EROs, evitando danos oxidativos.

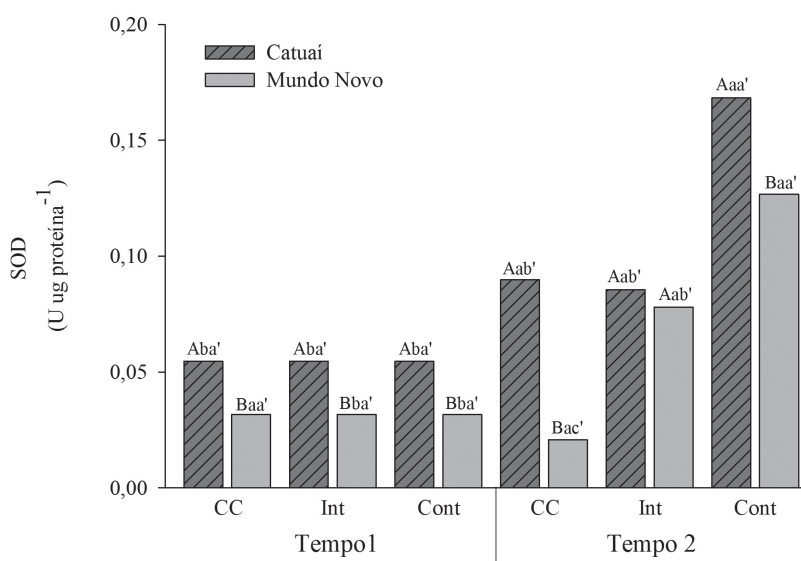


FIGURA 1 - Atividade da enzima dismutase do superóxido (SOD) em mudas de cafeeiros Mundo Novo e Catuaí, submetidas a três condições hídricas: capacidade de campo (CC), encharcamento intermitente (Int) e encharcamento contínuo (Cont). Letras maiúsculas comparam as cultivares dentro de cada tempo e em cada tratamento. Letras minúsculas comparam o efeito do tempo em cada cultivar, dentro de cada tratamento e as letras minúsculas seguidas de apóstrofe comparam o efeito dos tratamentos, em cada cultivar dentro de cada tempo. Letras diferentes indicam diferenças significativas com 0,05 de probabilidade, pelo teste de Scott-Knott.

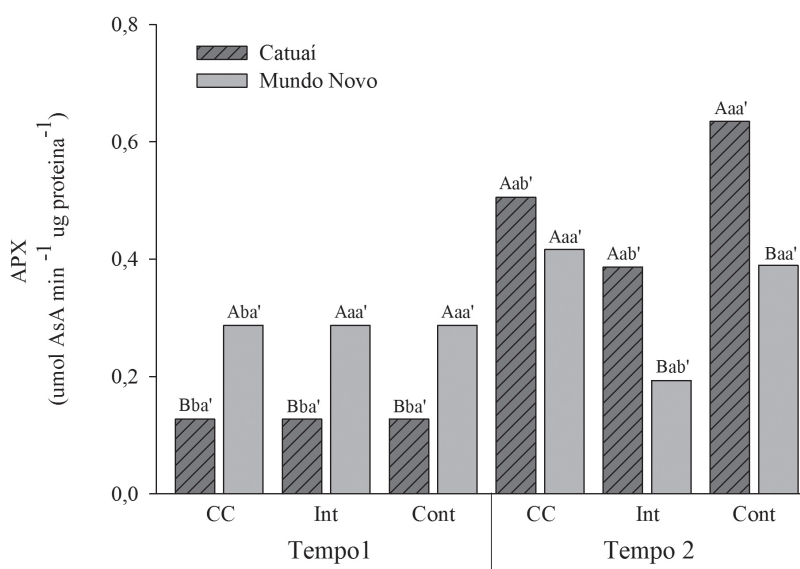


FIGURA 2 - Atividade da enzima peroxidase do ascorbate (APX), em mudas de cafeeiros Mundo Novo e Catuaí, submetidas a três condições hídricas: capacidade de campo (CC), encharcamento intermitente (Int) e encharcamento contínuo (Cont). Letras maiúsculas comparam as cultivares dentro de cada tempo e em cada tratamento. Letras minúsculas comparam o efeito do tempo em cada cultivar dentro de cada tratamento e as letras minúsculas, seguidas de apóstrofe, comparam o efeito dos tratamentos, em cada cultivar dentro de cada tempo. Letras diferentes indicam diferenças significativas com 0,05 de probabilidade, pelo teste de Scott-Knott.

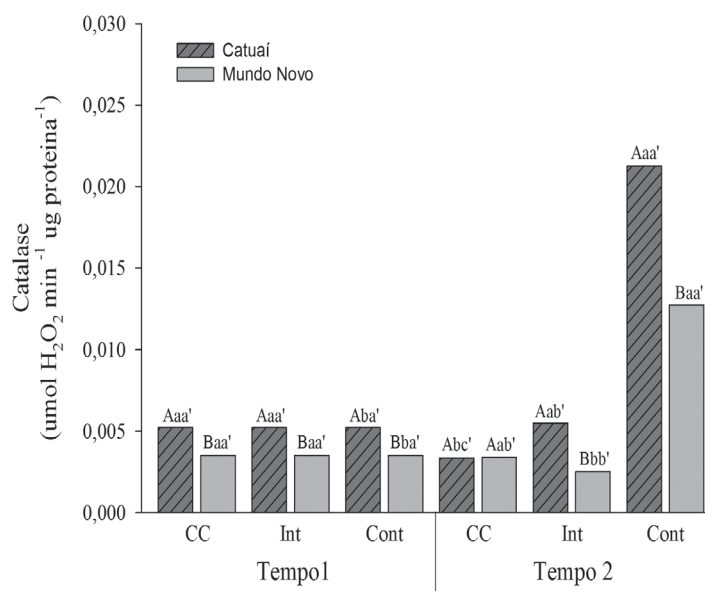


FIGURA 3 - Atividade da enzima catalase (CAT) em mudas de cafeeiros Mundo Novo e Catuaí submetidas a três condições hídricas: capacidade de campo (CC), encharcamento intermitente (Int) e encharcamento contínuo (Cont). Letras maiúsculas comparam as cultivares dentro de cada tempo e em cada tratamento. Letras minúsculas comparam o efeito do tempo em cada cultivar dentro de cada tratamento e as letras minúsculas seguidas de apóstrofe comparam o efeito dos tratamentos, em cada cultivar dentro de cada tempo. Letras diferentes indicam diferenças significativas com 0,05 de probabilidade, pelo teste de Scott-Knott.

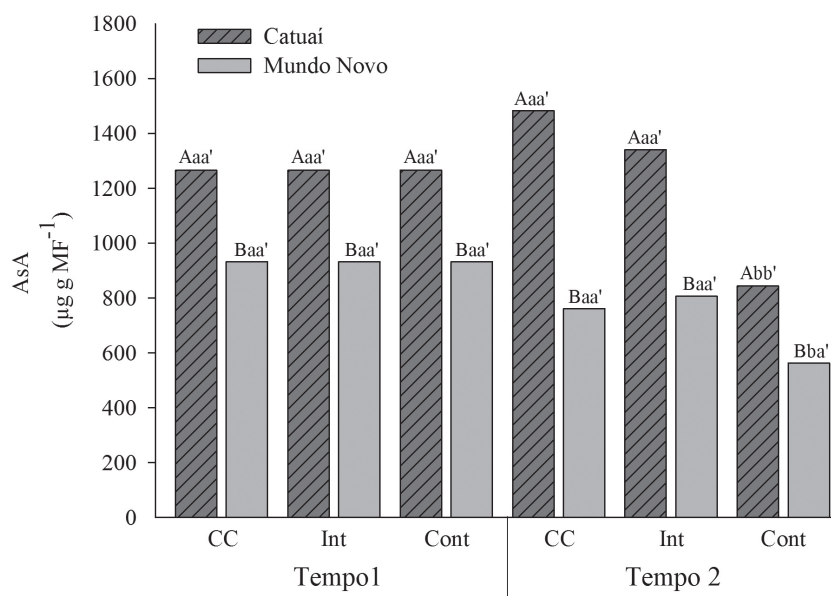


FIGURA 4 - Teores de ascorbato (AsA), em mudas de cafeeiros Mundo Novo e Catuaí, submetidas a três condições hídricas: capacidade de campo (CC), encharcamento intermitente (Int) e encharcamento contínuo (Cont). Letras maiúsculas comparam as cultivares, dentro de cada tempo e em cada tratamento. Letras minúsculas comparam o efeito do tempo em cada cultivar, dentro de cada tratamento; as letras minúsculas seguidas de apóstrofe comparam o efeito dos tratamentos em cada cultivar, dentro de cada tempo. Letras diferentes indicam diferenças significativas com 0,05 de probabilidade, pelo teste de Scott-Knott.

Considerando-se que a hipoxia leva ao aumento na produção de espécies reativas de oxigênio (SAIRAM et al., 2011), plantas submetidas a este tipo de estresse tendem a apresentar um sistema antioxidante ativo, para neutralizar os efeitos maléficos dessas espécies nas células, prevenindo a degradação de membranas, proteínas e ácidos nucleicos (SAIRAM et al., 2011; SIMOVA-STOILOVA et al., 2012). Assim sendo, a maior atividade das enzimas antioxidantes, assim como a maior produção de antioxidantes não-enzimáticos, têm sido associados com a maior sobrevivência de plantas ao excesso de água, uma vez que há manutenção da homeostase celular (ALVES et al., 2012; SIMOVA-STOILOVA et al., 2012), o que provavelmente ocorreu nas plantas das cultivares de cafeeiro desse estudo.

Normalmente, nas células, as espécies reativas de oxigênio atuam como sinalizadoras das respostas das plantas, desde o crescimento até a resposta a estresses (SHARMA et al., 2012). No entanto, a ocorrência de estresses leva a um aumento na geração de EROs, causando um desequilíbrio na homeostase celular e podendo levar ao estresse oxidativo (ALVES et al., 2012). Desta maneira, é necessário um aumento na atividade das enzimas antioxidantes para neutralizar o efeito deletério das EROs (ALVES et al., 2012; EL-ENANY et al., 2013; VERMA et al., 2014).

No caso das mudas de cafeeiro submetidas ao excesso hídrico, houve uma resposta do sistema antioxidante enzimático e não enzimático à condição de estresse. O encharcamento do substrato levou ao maior incremento na atividade das enzimas antioxidantes, permitindo às plantas suportarem o encharcamento do substrato, mantendo-se vivas, por um período de 150 dias. Nesse tempo, foi observado o agravamento dos sintomas visuais caracterizados pelo amarelecimento das folhas e desfolha das plantas, além de uma redução nas taxas fotossintéticas, transpiratórias e de condutância estomática, para ambas as cultivares. No entanto, a cultivar Catuaí se diferenciou da Mundo Novo pela maior atividade das enzimas antioxidantes que, provavelmente, atuaram na neutralização das EROs, mantendo o conteúdo de clorofila, ao longo do período experimental (SILVEIRA et al., 2015), enquanto houve uma queda desses pigmentos na cultivar Mundo Novo.

A cultivar Catuaí apresentou um sistema antioxidante mais ativo do que a cultivar Mundo

Novo. Mesmo antes da imposição dos tratamentos, as plantas da Catuaí já apresentavam maior atividade da SOD, CAT e maiores concentrações de ascorbato. Essa maior ativação do sistema antioxidante, antes da imposição dos tratamentos, proporcionou às plantas de Catuaí maior capacidade de resposta, quando submetidas ao estresse. A maior atuação do sistema antioxidante pode ser relacionada com a maior proteção da planta contra os danos causados pelo estresse por excesso de água. Esse comportamento da cultivar Catuaí caracterizou a maior capacidade de resposta da mesma ao distúrbio da homeostase celular, em virtude do encharcamento.

Espécies tolerantes ao alagamento tendem a apresentar sintomas do estresse mais tardios e menores danos às membranas e outros componentes celulares do que as sensíveis, uma vez que a resposta do sistema antioxidante das tolerantes é precoce (SAIRAM et al., 2011; SIMOVA-STOILOVA et al., 2012). Em diferentes espécies, genótipos que apresentam maior atividade das enzimas do sistema antioxidante são aqueles que têm menor conteúdo de espécies reativas de oxigênio, menos danos às membranas celulares e, conseqüentemente, maior sobrevivência diante do estresse (SAIRAM et al., 2011; SIMOVA-STOILOVA et al., 2012).

Assim sendo, a maior atuação do sistema antioxidante pode estar relacionada, direta ou indiretamente, à manutenção dos níveis de clorofila, condutância estomática e taxas fotossintética e transpiratória (YIN et al., 2010). Com isso, há um retardo no aparecimento dos sintomas de estresse e manutenção do crescimento das plantas tolerantes (SIMOVA-STOILOVA et al., 2012; YIN et al., 2010), por um tempo mais prolongado do que as sensíveis. Assim, o maior preparo do aparato bioquímico, por meio da maior atividade do sistema antioxidante de mudas de cafeeiro Catuaí, pode estar relacionado ao maior preparo destas plantas para sobreviver em caso de uma eventual ocorrência de encharcamento do solo.

4 CONCLUSÕES

A cultivar Catuaí apresenta um sistema antioxidante mais ativo do que a cultivar Mundo Novo, com maior atividade da SOD, CAT e maiores concentrações de ascorbato. Esta atuação mais eficiente do sistema antioxidante de mudas de cafeeiro Catuaí contribuirá para que estas plantas apresentem melhor resposta, em caso de ocorrência de encharcamento do solo.

5 AGRADECIMENTOS

Ao CNPq, pelo suporte financeiro para execução deste trabalho e à FAPEMIG e CAPES, pela concessão de bolsas aos estudantes de pós-graduação.

6 REFERÊNCIAS

- ALVES, J. D. et al. Antioxidative responses and morpho-anatomical adaptations to waterlogging in *Sesbania virgata*. **Trees**, Berlin, v. 27, n. 3, p. 717-728, Dec. 2012.
- ARAKAWA, N. et al. A rapid and sensitive method for the determination of ascorbic acid using 4,7-diphenyl-1,10-phenanthroline. **Agricultural and Biological Chemistry**, Tokyo, v. 45, n. 5, p. 1289-1290, May 1981.
- BERNARDO, S.; SOARES, A. A.; MANTOVANI, E. C. **Manual de irrigação**. 8. ed. Viçosa, MG: UFV, 2006. 625 p.
- BIEMELT, S.; KEETMAN, U.; ALBRECHT, G. Re-aeration following hypoxia or anoxia leads to activation of the antioxidative defense system in roots of wheat seedlings. **Plant Physiology**, Rockville, v. 116, p. 651-658, Feb. 1998.
- DIAS, N. S. et al. Água no meloeiro. **Revista Cultivar Hortaliças e Frutas**, Pelotas, n. 27, ago./set. 2004.
- EL-ENANY, A. E. et al. Role of antioxidant enzymes in amelioration of water deficit and waterlogging stresses on *Vigna sinensis* plants. **Journal of Biology and Earth Sciences**, Suchy Las, v. 3, n. 1, p. B144-B153, 2013.
- FERNANDES, A. L. T et al. A moderna cafeicultura dos cerrados brasileiros. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, Goiânia, v. 42, n. 2, p. 231-240, abr./jun. 2012.
- FERREIRA, D. F. Sisvar: a computer statistical analysis system. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 35, n. 6, p. 1039-1042, nov./dez. 2011.
- GECHEV, T. S. et al. Reactive oxygen species as signals that modulate plant stress responses and programmed cell death. **BioEssays**, Cambridge, v. 28, n. 11, p. 1091-101, Nov. 2006.
- GIANNOPOLITIS, C. N.; RIES, S. K. Superoxide dismutases: I., occurrence in higher plants. **Plant Physiology**, Rockville, v. 59, n. 2, p. 309-314, Feb. 1977.
- GOMES, N. M.; LIMA, L. A.; CUSTÓDIO, A. A. P. Crescimento vegetativo e produtividade do cafeeiro irrigado no sul do Estado de Minas Gerais. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 11, n. 6, p. 564-570, nov./dez. 2007.
- GUIMARÃES, R. J.; MENDES, A. N. G.; SOUZA, C. A. S. **Cafeicultura**. Lavras: UFLA/FAEPE, 2002. 317 p.
- HAVIR, E. A.; MCHALE, N. A. Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalase in tobacco leaves. **Plant Physiology**, Rockville, v. 84, n. 2, p. 450-455, June 1987.
- IRMAK, S.; RATHIE, W. R. **Plant growth and yield as affected by wet soil conditions due to flooding or over irrigation**. Nebraska: University of Nebraska-Lincoln, 2008.
- MATIELLO, J. B. **Café arabica, parece que quanto mais quente melhor**. Varginha: PROCAFÉ, 2012.
- MØLLER, I. M.; SWEETLOVE, L. J. ROS signalling-specificity is required. **Trends in Plant Science**, London, v. 15, n. 7, p. 370-374, July 2010.
- MUSTROPH, A.; ALBRECHT, G. Fermentation metabolism in roots of wheat seedlings after hypoxic pre-treatment in different anoxic incubation systems. **Journal of Plant Physiology**, Jena, v. 164, n. 4, p. 394-407, Apr. 2007.
- NAKANO, Y.; ASADA, K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. **Plant and Cell Physiology**, Oxford, v. 22, n. 5, p. 867-880, Aug. 1981.
- PIMENTEL, J. S. et al. Estimativa da transpiração em cafeeiros utilizando-se sensores de dissipação térmica. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 14, n. 2, p. 187-195, fev. 2010.
- SAIRAM, R. K. et al. Expression of antioxidant defense genes in mung bean (*Vigna radiata* L.) roots under water-logging is associated with hypoxia tolerance. **Acta Physiologiae Plantarum**, Heidelberg, v. 33, n. 3, p. 735-744, Oct. 2011.

- SHARMA, P. et al. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. **Journal of Botany**, Nasr City, v. 2012, p. 1-26, Mar. 2012.
- SILVA, A. C.; TEODORO, R. E. F.; MELO, B. Produtividade e rendimento do cafeeiro submetido a lâminas de irrigação. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 43, n. 3, p. 387-394, mar. 2008.
- SILVEIRA, H. R. O. et al. Gas exchange and carbohydrate partitioning in coffee seedlings under waterlogging. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 39, n. 2, p. 138-146, mar./abr. 2015.
- _____. Growth effects of water excess on coffee seedlings (*Coffea arabica* L.). **Acta Scientiarum Agronomy**, Maringá, v. 36, n. 2, p. 211-218, Apr./June 2014.
- SIMOVA-STOILOVA, L. et al. Involvement of the leaf antioxidant system in the response to soil flooding in two *Trifolium* genotypes differing in their tolerance to waterlogging. **Plant Science**, Clare, v. 183, p. 43-49, Feb. 2012.
- SUZUKI, N. et al. ROS and redox signalling in the response of plants to abiotic stress. **Plant, Cell & Environment**, Oxford, v. 35, n. 2, p. 259-270, Feb. 2012.
- VERMA, K. K. et al. Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence, antioxidant enzymes, and growth responses of *Jatropha curcas* during soil flooding. **Turkish Journal of Botany**, Ankara, v. 38, p. 130-140, Mar. 2014. Disponível em:
- YIN, D. et al. Morpho-anatomical and physiological responses of two *Dendranthema* species to waterlogging. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v. 68, n. 2, p. 122-130, Apr. 2010.