

PAULO EDUARDO DE MENEZES SILVA

**DIVERSIDADE FUNCIONAL DA PARTIÇÃO DE BIOMASSA,
GANHO DE CARBONO E DO USO DA ÁGUA EM *Coffea canephora*,
EM RESPOSTA À DISPONIBILIDADE HÍDRICA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, para obtenção do título de *Magister Scientiae*

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2010

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

T

S586d
2010

Silva, Paulo Eduardo de Menezes, 1986-
Diversidade funcional da partição de biomassa, ganho de carbono e do uso da água em *Coffea canephora* em resposta à disponibilidade hídrica / Paulo Eduardo de Menezes Silva. – Viçosa, MG, 2010.
vi, 47f. ; 29cm.

Inclui anexos.

Orientador: Fábio Murilo Da Matta.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Referências bibliográficas: f. 42-46.

1. *Coffea canephora*.
2. Plantas - Relações hídricas.
3. Stress (Fisiologia).
4. Fotossíntese.
5. Análise multivariada..
6. Água - Uso. I. Universidade Federal de Viçosa. II. Título.

CDD 22. ed. 571.2

PAULO EDUARDO DE MENEZES SILVA

**DIVERSIDADE FUNCIONAL DA PARTIÇÃO DE BIOMASSA,
GANHO DE CARBONO E DO USO DA ÁGUA EM *Coffea canephora*,
EM RESPOSTA À DISPONIBILIDADE HÍDRICA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal para obtenção do título de *Magister Scientiae*

APROVADA: 28 de julho de 2010

Prof. Agnaldo Rodrigues de Melo Chaves

Prof. Marco Aurélio Pedron e Silva

Dra. Maria Amélia Gava Ferrão

Prof. Raimundo Santos Barros

Co-Orientadora

Co-Orientador

Prof. Fábio Murilo DaMatta

Orientador

DEDICO

A Deus,

Aos meus pais (Elio e Rita),

Aos meus irmãos (Vinícius e João Pedro),

A minha namorada (Fernanda),

A todos os familiares e amigos.

AGRADECIMENTOS

A Deus, por todas as bênçãos concedidas ao longo do curso e durante a realização deste trabalho.

Aos meus pais (Elio e Rita) e meus irmãos (Vinícius e João Pedro), por todo incentivo e dedicação durante toda a minha vida acadêmica.

A minha namorada (Fernanda Farnese), por todo o apoio e carinho durante as horas de alegria e tristeza e por ter-me ensinado tanto em tão pouco tempo.

À Universidade Federal de Viçosa (UFV), ao Departamento de Biologia Vegetal e ao Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, pela oportunidade para realização deste curso.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudos.

Ao professor Fábio Murilo DaMatta, pela orientação, amizade, apoio e, principalmente, pela dedicação durante todas as horas de que necessitei.

A todos os professores do Curso de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, pelos ensinamentos, amizade e paciência.

Aos grandes amigos Elias e Paulo Cesar (PC), pelo companheirismo e ajuda ao longo da realização deste trabalho.

Aos amigos do grupo café: Agnaldo, Alyne, Elias, Josimar, Kelly, Lucas, Mariela, Medina, Nelson (Tiburón), Paulo Cesar (PC) e Samuca, pelo apoio e ajuda incondicionais em todas as horas de trabalho, pela sincera amizade em todos os momentos e, também, por terem transformado Viçosa em um lugar tão bom de se viver.

A todos os colegas da Fisiologia Vegetal.

Aos amigos da Fisiologia: Grasi, Marcel e Danilo, por todas as horas de estudo, apoio e incentivo.

Muito Obrigado!

SUMÁRIO

	Página
Resumo.....	v
Abstract.....	vii
1. Introdução.....	1
2. Material e métodos.....	5
2.1. Generalidades.....	5
2.2. Características morfológicas.....	7
2.3. Relações hídricas.....	7
2.4. Trocas gasosas.....	8
2.5. Teores e composição isotópica do carbono e de nitrogênio.....	8
2.6. Parâmetros de fluorescência da clorofila <i>a</i>	8
2.7. Análises estatísticas.....	9
3. Resultados.....	10
3.1. Morfologia.....	10
3.2. Relações hídricas.....	14
3.3. Trocas gasosas e fluorescência da clorofila <i>a</i>	18
3.4. Teores e composição isotópica do carbono e de nitrogênio	22
3.5. Relações entre as variáveis.....	25
4. Discussão.....	35
5. Conclusão.....	41

6. Referências.....	41
7. Anexo.....	46

RESUMO

SILVA, Paulo Eduardo de Menezes, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, julho de 2010. **Diversidade funcional da partição de biomassa, ganho de carbono e do uso da água em *Coffea canephora*, em resposta à disponibilidade hídrica.** Orientador: Fábio Murilo DaMatta. Co-orientadores: Maria Amélia Gava Ferrão e Raimundo Santos Barros.

A divergência funcional associada à partição de biomassa, ganho de carbono e uso da água foi estudada em 10 clones de *Coffea canephora*. Mudanças com quatro pares de folhas, provenientes do enraizamento de estacas de ramos ortotrópicos, foram cultivadas a pleno sol, em vasos de 24 dm³. Quando atingiram oito meses, as plantas foram submetidas a regimes hídricos diferenciais: um grupo de plantas foi irrigado continuamente (plantas-controle), enquanto o segundo grupo (10 plantas de cada clone) foi submetido à desidratação, imposta pela supressão da irrigação, até que a umidade do solo atingisse 66% da água disponível na capacidade de campo, permanecendo nessa condição durante 90 dias (déficit hídrico moderado). Metade das 10 plantas de cada clone foi então analisadas; à outra metade, permitiu-se que a água disponível decrescesse para 33% em relação à disponibilidade hídrica na capacidade de campo, mantendo-se as plantas nessa condição por mais 30 dias, quando foram, pois, avaliadas (déficit hídrico severo). Análises multivariadas com decomposição em componentes principais foram feitas, com o intuito de se avaliar a divergência funcional entre os clones e as possíveis estratégias desenvolvidas, em resposta à disponibilidade de água. De maneira geral, o déficit hídrico acarretou reduções significativas na biomassa acumulada, com incrementos na razão de massa radicular e redução na razão de massa foliar, enquanto a razão de massa caulinar pouco variou, apesar do aumento expressivo de densidade de caule na grande maioria dos clones avaliados. Nas plantas-controle, maiores taxas fotossintéticas estiveram associadas com maior condutância estomática e maior razão entre as concentrações interna e externa de CO₂, mas não se observou correlação significativa entre trocas gasosas com a composição isotópica do carbono. Independentemente do regime hídrico, a composição isotópica do nitrogênio não variou consistentemente, em resposta aos tratamentos aplicados. De modo geral, clones com maior eficiência hidráulica (menor densidade de caule, maior razão de massa radicular, maior taxa de transpiração, maior condutância hidráulica aparente e potenciais hídricos mais negativos) exibiram maior ganho de carbono. Esses mesmos clones tenderam a manter maiores taxas de fotossíntese líquida sob deficiência hídrica

moderada, às expensas de maiores taxas do uso da água. Sob déficit hídrico severo, a manutenção parcial das trocas gasosas foi, em grande extensão, dependente de um status hídrico mais favorável associado a características mais conservativas em termos de uso da água. Ressalta-se que, sob seca severa, as reduções nas taxas fotossintéticas ocorreram em paralelo com reduções na condutância estomática, resultando numa correlação negativa entre taxas de fotossíntese e a razão entre as concentrações interna e externa de CO₂; como consequência, houve uma correlação negativa entre trocas gasosas e a composição isotópica do carbono. Variáveis associadas ao uso da água, como densidade do caule, potencial hídrico ao meio-dia e taxa de transpiração, além da composição isotópica do carbono (sob déficit hídrico), podem ser ferramentas úteis na identificação de clones promissores, em resposta à disponibilidade hídrica, especialmente porque são de fácil medição e exibiram uma amplitude substancial entre os clones.

ABSTRACT

SILVA, Paulo Eduardo de Menezes, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, July, 2010. **Functional diversity of biomass partitioning, carbon gain and water use in *Coffea canephora*, in response to water availability.** Adviser: Fábio Murilo DaMatta. Co-Adviser: Maria Amélia Gava Ferrão and Raimundo Santos Barros.

The functional divergence associated with biomass partitioning, carbon gain and water use was studied in 10 clones of *Coffea canephora*. Seedlings, raised as rooted stem cuttings, with four leaf pairs were grown under full sunlight in 24 dm³ pots. When 8 months old, the plants were submitted to varying irrigation treatments: a group of plants was watered regularly as needed (control plants); a second group was maintained at 66% field capacity for 90 days (mild water deficit). Half of the plants of each clone were then analyzed, the other half were kept at 33% field condition for more 30 days (severe water deficit). Multivariate analysis was performed in order to evaluate the functional divergence among clones and possible strategies to cope with water deficit. In general, the total biomass was dramatically decreased in droughted plants; this was accompanied by increases in the root mass ratio and decreases in the leaf biomass ratio, whereas only minor, if any, changes in the stem biomass ratio was found, although the stem density having increased significantly in most clones under drought conditions. In control plants, higher photosynthetic rates were associated with higher stomatal conductance and increased internal-to-atmospheric CO₂ concentration ratio; however, gas exchange parameters and carbon isotopic composition did not correlate significantly. Regardless of water deficit, nitrogen isotopic composition did not change consistently among the treatments. In general, clones displaying higher hydraulic efficiency (lower stem density, higher root biomass ratio, transpiration rates, apparent hydraulic conductance, and more negative water potentials) showed improved carbon gain. These clones were able to keep higher net photosynthetic rates under mild water deficit at the expense of higher water use. Under severe water deficit, partial maintenance of photosynthetic rates was, to a great extent, dependent on a more favorable leaf water status associated with more conservative traits linked to water use. It should be emphasized that decreases in photosynthesis rates were accompanied by reductions in stomatal conductance under severe drought, resulting in negative correlation between photosynthesis rates and internal-to-atmospheric CO₂ concentration ratio; as a result, negative correlation between gas exchange parameters and carbon isotopic composition was observed. Traits associated with water use, such as stem

density, midday water potential and transpiration rate, in addition to carbon isotopic composition (under water deficit), could be useful tools for screening promising clones in response to water availability, specially because these traits are easily obtained and showed substantial amplitude among the clones.

1 - INTRODUÇÃO

O gênero *Coffea* possui 103 espécies descritas (Davis et al., 2006), das quais apenas duas são exploradas economicamente, *C. arabica* (café arábica) e *C. canephora* (café robusta). Nos últimos anos, a produção do café robusta vem aumentando, comparativamente, mais que a do arábica. No Brasil, a produção do café robusta é proveniente, principalmente, da variedade *kouillou* (grupo Guineano) mais comumente conhecida como conilon; em algumas regiões, como em Rondônia, tem-se também cultivado materiais da variedade *robusta* (grupo Congolês), como o Apoatã.

A principal região brasileira produtora de café conilon se concentra no norte do Estado do Espírito Santo. Em boa parte dessa região, há expressivo déficit hídrico anual que, aliado à distribuição irregular das chuvas, promove um período seco, que se estende por aproximadamente cinco meses. É comum, também, a ocorrência de veranicos com temperaturas que se aproximam de, podendo eventualmente ultrapassar, 40°C, durante a fase crítica de enchimento de grãos, podendo levar a quedas significativas na produtividade de lavouras naquela região. Ademais, os solos da região são, em geral, rasos, de textura predominantemente média a arenosa, com baixa fertilidade natural, e apresentam baixa capacidade de retenção de água. Essas condições, aliadas à ocorrência de ventos fortes e de altas taxas evapotranspiratórias, impõem à cafeicultura do norte capixaba a necessidade de utilização de irrigação, o que contribui para a elevação dos custos de produção do café (DaMatta et al., 2007).

Com efeito, a deficiência hídrica é considerada como sendo o principal fator ambiente a limitar o crescimento e a produtividade das culturas agrícolas em todo o mundo (Lichtenthaler, 1998). Especificamente na cultura do café, não apenas no Brasil, mas em grande parte dos países produtores, a produtividade pode ser reduzida em até 80%, em anos muito secos, caso não seja adotada a irrigação (DaMatta e Ramalho, 2006). A fotossíntese é um dos principais processos fisiológicos afetados pelo déficit hídrico (Chaves, 1991; Cornic, 1994; Lawlor, 1995), sendo que a redução na produtividade de culturas submetidas à deficiência hídrica está, diretamente, relacionada a reduções nas taxas de assimilação líquida de carbono (A). Sob condições de déficit hídrico moderado, o fechamento estomático restringe fortemente A , de forma que o controle estomático tem sido apontado como a fração principal da limitação total da fotossíntese (Cornic, 2000). Além da condutância estomática (g_s), a condutância mesofilica (g_m) pode ser, também, grandemente limitada pela deficiência hídrica.

Reduções em g_s e g_m (difusivas) contribuem, sobretudo, para reduções na concentração de CO_2 nos sítios de carboxilação, levando, assim, a decréscimos nas taxas fotossintéticas (Evans et al., 1994; Loreto et al., 1992; von Caemmerer et al., 1994). Sob condições de déficit hídrico mais severo, reduções nas taxas fotossintéticas ocorrem devido à inibição de processos metabólicos específicos como, por exemplo, a fotofosforilação (Younis et al., 1979; Tezara et al., 1999), a capacidade de regeneração da ribulose-1,5-bisfosfato (RuBP) (Giménez et al., 1992; Gunasekera e Berkowitz, 1993) e redução de atividade da Rubisco e de outras enzimas envolvidas no ciclo de Calvin (Medrano et al., 1997; Maroco et al., 2002; Parry et al., 2002).

Para plantas cultivadas, a tolerância ao déficit hídrico é considerada como o potencial de uma determinada espécie ou variedade em produzir mais em comparação a outras em condições limitadas de água no solo (Jones, 1992). A tolerância à seca é o resultado de numerosas características, morfológicas, anatômicas e fisiológicas, constitutivas ou indutivas, que se interagem, permitindo, assim, a manutenção de processos de crescimento e desenvolvimento, sob condições climáticas e edáficas que levam à deficiência hídrica (Steponkus et al., 1980). Isso envolve a maximização na obtenção de água, que pode estar associada ao desenvolvimento de um profundo e vigoroso sistema radicular (DaMatta et al., 2004; Pinheiro et al., 2005) e/ou a minimização das perdas de água por meio de um eficiente fechamento estomático e redução da área foliar (DaMatta et al., 2003; Pinheiro et al., 2005), melhorando o status hídrico da planta e, pois, a sua turgescência.

Basicamente, há três estratégias pelas quais as plantas podem crescer e desenvolver-se adequadamente em ambientes com restrição hídrica: (i) escape à seca, como pode ocorrer em culturas de ciclo curto, permitindo-lhes completar o ciclo reprodutivo antes que o déficit hídrico se torne mais severo; (ii) evitação à seca, por exemplo, via redução da transpiração ou aumento da absorção da água, e; (iii) tolerância à seca propriamente dita, envolvendo alguma tolerância protoplasmática. Qualquer dessas estratégias é associada a custos e benefícios específicos (Tardieu, 2005). Por exemplo, (i) o fechamento estomático pode restringir a perda de água por transpiração, mas leva a um aumento de temperatura (com possíveis reflexos no aumento da respiração de manutenção e da fotorrespiração) e menor influxo de CO_2 para a fotossíntese; (ii) a redução da área foliar, que também concorre para a redução da transpiração, permite a exacerbação da escaldadura ao longo da copa e redução da taxa

fotossintética da planta e, ademais, resulta em custos energéticos adicionais para a recomposição da folhagem após fim do período de déficit hídrico. Portanto, a redução da transpiração, que tem um efeito positivo sobre o status hídrico, tem também dois efeitos negativos, quais sejam a redução da fotossíntese e o risco de estresse térmico (Tardieu, 2005)

Estudos conduzidos no norte Espírito Santo têm demonstrado grande diversidade genética entre clones de café conilon, no que respeita à produção sob condições de seca (Ferrão et al., 2007a; 2007b). Diferenças morfofisiológicas entre esses clones devem, portanto, responder grandemente por suas tolerâncias diferenciais ao déficit hídrico (DaMatta e Ramalho, 2006). Ronchi e DaMatta (2007) compilaram várias informações disponíveis e sugerem três estratégias possivelmente envolvidas na tolerância diferencial de clones de café conilon à seca: (i) clones sensíveis à seca com controle deficiente da transpiração (e.g. clone 109), com seus estômatos respondendo de forma limitada à redução da disponibilidade de água do solo ou à demanda evaporativa da atmosfera. Alternativamente, ainda que exibam controle estomático satisfatório da transpiração, podem ter baixa capacidade de absorção de água, em função de sistemas radiculares mais superficiais (e.g. clone 46). Em quaisquer desses casos, a desidratação dos tecidos é acelerada sob deficiência hídrica, levando ao colapso do metabolismo, culminando com perda considerável da área foliar e, em última instância, comprometendo irremediavelmente a produção. A exploração econômica desses clones requer, via de regra, a implementação de irrigação; (ii) clones tolerantes com sistema radicular relativamente profundo, alta sensibilidade estomática à disponibilidade de água e baixas taxas de uso da água, postergam a desidratação de seus tecidos, mantendo um balanço hídrico favorável e, assim, o vigor. Não obstante, ao mesmo tempo em que os estômatos se fecham para limitar a transpiração, limitam também o influxo de CO₂ para a fotossíntese e, por extensão, a produção é reduzida (e.g., clone 14). Clones com esse comportamento normalmente respondem de forma insatisfatória à irrigação se a demanda evaporativa da região for alta, isto é, ainda que haja disponibilidade adequada de água no solo, seus estômatos se fecham, em resposta à baixa umidade relativa do ar, comprometendo a produção. Essa estratégia de tolerância à seca favorece a sobrevivência em detrimento da produção; (iii) clones tolerantes com sistema radicular relativamente profundo e sensibilidade estomática satisfatória à disponibilidade de água, mas com alta condutância hidráulica, têm comportamento intermediário no que

concerne à desidratação dos seus tecidos sob déficit hídrico (e.g., clone 120). Com água adequada no solo, esses clones aliam taxas de transpiração relativamente elevadas (e, portanto, maior influxo de CO₂ para a fotossíntese) com rápida reposição da água transpirada. À medida em que a disponibilidade de água no solo diminui, o sistema radicular relativamente profundo garantiria a manutenção parcial de absorção da água; no entanto, isso faz exaurir mais rapidamente as reservas de água do solo, concorrendo para o desenvolvimento de déficits hídricos internos. Esses clones, possivelmente, têm certo grau de tolerância protoplasmática (e.g. sistema antioxidante mais eficiente) à dessecação, o que preveniria o colapso do metabolismo celular. Normalmente, clones com esse comportamento produzem satisfatoriamente tanto em condições de seca como irrigadas, sendo, pois, denominados de clones de dupla aptidão.

Diante do exposto, há evidências de que os principais componentes da adaptação diferencial à deficiência hídrica entre clones de café conilon são largamente governados pelas taxas do uso da água e/ou pela eficiência de extração da água do solo. Nesse contexto, genótipos mais tolerantes à seca exibiriam maior potencial hídrico que os menos tolerantes após um determinado período de déficit hídrico. Maior potencial hídrico implica em melhor hidratação, o que resulta, como consequência, em menos danos oxidativos e desfolhamento. A combinação de características como, por exemplo, alto potencial hídrico associado com aumento da eficiência das trocas gasosas pode ser um caminho promissor para a identificação de genótipos superiores, em termos de produção, sob seca.

É importante salientar que os mecanismos fisiológicos que explicariam a tolerância diferencial à seca em *C. canephora*, conforme proposto por Ronchi e DaMatta (2007), foram deduzidos a partir de análises de apenas uns poucos clones, levando-se em conta poucas variáveis fisiológicas, que muitas vezes são estimadas a partir medições instantâneas, não refletindo, assim, o comportamento da planta ao longo do período de déficit hídrico. Uma solução para esse problema seria a utilização de técnicas que integram vários processos fisiológicos, como o uso da abundância natural de isótopos estáveis (e.g. ¹³C/¹²C e ¹⁵N/¹⁴N), denominada composição isotópica (δ). Por exemplo, a composição isotópica do carbono (¹³δC) tem sido amplamente utilizada para selecionar genótipos com maior eficiência do uso da água (Ehleringer et al., 1993), visto que ¹³δC indica principalmente a extensão na qual a assimilação primária de CO₂ na planta é limitada pela carboxilação ou pela difusão do CO₂, desde a atmosfera até o

interior das folhas (Farquhar et al., 1982). A abundância natural dos isótopos estáveis do N é também afetada pela deficiência hídrica em algumas espécies e, nesse contexto, $^{15}\delta\text{N}$, juntamente com a $^{13}\delta\text{C}$, tem sido consideradas ferramentas integradoras para analisarem-se as respostas das plantas a estresses (Robinson et al., 2000). Por exemplo, associações negativas entre disponibilidade de água e $^{15}\delta\text{N}$ têm sido observadas (Handley et al., 1999). Registre-se, não obstante, que, ao contrário de $^{13}\delta\text{C}$, $^{15}\delta\text{N}$ tem sido pouco explorada em estudos ecofisiológicos (Evans, 2001).

Análises mais abrangentes, envolvendo um maior número de parâmetros morfológicos e fisiológicos (tanto instantâneos quanto integrativos) e maior número de clones, bem como a utilização de ferramentas mais refinadas (e.g. análise estatística multivariada com decomposição em componentes principais), são de particular interesse para avaliarem-se, com relativa profundidade, os mecanismos de tolerância à seca em café. Isso permitiria uma melhor caracterização da contribuição relativa dos mecanismos morfofisiológicos que poderiam explicar a divergência funcional em *C. canephora*, em resposta à disponibilidade de água, podendo resultar no estabelecimento de índices e parâmetros adequados para identificar clones com maior potencial de tolerância à seca. Tais índices são de especial importância, na medida em que permitiriam discriminar genótipos com maior potencial de tolerância ao déficit hídrico, resultado em economia considerável de tempo e de recursos em programas de melhoramento.

Neste estudo, nove clones de *C. canephora*, da variedade conilon, empiricamente classificados como tolerantes e sensíveis à seca, e de dupla aptidão, e um clone da variedade robusta, foram confrontados num experimento fatorial, com lenta imposição do déficit hídrico. Características fisiológicas foram avaliadas, procurando-se, com análises multivariadas com decomposição em componentes principais, examinar a divergência funcional e estabelecerem-se as contribuições relativas dos mecanismos fisiológicos e morfológicos envolvidos na tolerância diferencial à seca em clones de *C. canephora*.

2 – MATERIAL E MÉTODOS

2.1 – Aspectos gerais

Este estudo foi conduzido com plantas cultivadas a pleno sol, em Viçosa (20°45'S, 42°51'W, 650 m altitude), Minas Gerais. Foram utilizados clones de *Coffea*

canephora Pierre. Os clones usados, da variedade conilon, têm sido empiricamente classificados como clones tolerantes (03, 14 e 120), sensíveis (22, 109A e 201) e de dupla aptidão (02, 16 e 48). Para efeitos de comparação dentro da espécie, foi também avaliado um clone da variedade robusta (Apoatã).

Mudas com quatro pares de folhas, provenientes do enraizamento de estacas de ramos ortotrópicos, obtidas no Instituto Capixaba de Assistência Técnica e Extensão Rural (Incaper), foram plantadas e cultivadas em vasos de polipropileno de 24 dm³, contendo substrato constituído de uma mistura de solo, esterco bovino e areia (4:1:1, v/v/v). A adubação e a correção do pH do substrato foram feitas de acordo com análise de solo e recomendações técnicas usuais para a cultura. Após o pegamento das mudas, aproximadamente aos 60 dias após o transplante, e a intervalos de 30 dias, foram feitas adubações nitrogenadas em cobertura, aplicando-se 50 g de N m⁻³ de substrato, na forma de sulfato de amônio. As plantas foram cultivadas a pleno sol e irrigadas periodicamente, procurando-se manter a umidade do solo próxima à capacidade de campo. Foi colocada cobertura plástica sobre os vasos, para reduzir a perda de água por evaporação. Mensalmente, as plantas foram casualizadas sobre a bancada.

Em janeiro de 2009, os clones foram submetidos a regimes hídricos diferenciais: um grupo de plantas (cinco plantas de cada clone) foi irrigado continuamente, de forma que a umidade do solo permanecesse próxima à capacidade de campo (plantas-controle), enquanto o segundo grupo (10 plantas de cada clone) foi submetido à desidratação, imposta pela supressão da irrigação, de maneira gradual, até que a água disponível (AD) do solo dos vasos atingisse 66% em relação à AD na capacidade de campo (CC). Nessa condição (déficit hídrico moderado), as plantas permaneceram durante 90 dias, quando então se procederam às amostragens e análises fisiológicas diversas (ver abaixo); nas outras cinco plantas de cada clone, permitiu-se que a umidade dos vasos alcançasse 33% de AD. As plantas permaneceram nessa condição durante 30 dias (déficit hídrico severo), quando, então, foram avaliadas.

Para a estimativa de AD, os valores de umidade volumétrica, baseados na curva de retenção do solo, foram considerados para CC (determinada na tensão de 0,010 MPa) e para o ponto de murcha permanente (tensão de 1,5 MPa). O cálculo da lâmina de irrigação, para cada AD, foi feito seguindo-se exatamente o protocolo descrito por Centurion e Andrioli (2000).

Ao aplicarem-se os tratamentos, as plantas foram uniformizadas quanto à área

foliar. Assim, todas as folhas de todas as plantas tiveram seu maior comprimento e maior largura mensurados, permitindo a obtenção de sua área foliar, conforme Antunes et al. (2008).

Em nível foliar, todas as avaliações e amostragens foram realizadas nas folhas mais novas, totalmente expandidas, do terceiro ou quarto par, a partir do ápice de ramos plagiotrópicos. Todas as avaliações foram feitas nas plantas-controle e sob déficit hídrico moderado e severo, com exceção dos teores de carbono e nitrogênio, bem como de $^{13}\delta\text{C}$ e $^{15}\delta\text{N}$, que não foram estimados nas plantas sob déficit hídrico moderado. As metodologias utilizadas ao longo do experimento estão descritas abaixo.

2.2. Características morfológicas

Foram determinados: (i) altura de planta, medida do colo ao ápice do ramo ortotrópico; (ii) número e comprimento de ramos plagiotrópicos; (iii) número de pares de folhas nos ramos plagiotrópicos; (iv) área foliar específica total e área foliar específica de folhas do terceiro ou quarto par, a partir do ápice, de ramos plagiotrópicos; (v) área foliar total; (vi) massa seca da parte aérea (caules, folhas e pecíolos); (vii) massa seca de raízes das plantas; e (viii) densidade do caule. Para determinar o volume do caule, foi medido o comprimento e o diâmetro, do coleto até a inserção do primeiro par de ramos plagiotrópicos. O cálculo do volume foi feito com base na fórmula para um cone: $V = (\pi L/12)(D_{\text{ápice}}^2 + D_{\text{ápice}} D_{\text{base}} + D_{\text{base}}^2)$, sendo que V é o volume do caule (cm^3), L é o comprimento do caule (cm), $D_{\text{ápice}}$ é o diâmetro no ápice caulinar, que foi padronizado como sendo 10 cm abaixo do primeiro par de ramos plagiotrópicos, D_{base} é o diâmetro na base do caule, logo acima da raiz. A densidade do caule foi determinada como a massa seca do caule por unidade de volume de caule (g cm^{-3}) (Markesteyn e Poorter, 2009).

2.3. Relações hídricas

Potencial hídrico (MPa): O potencial hídrico foliar foi determinado em folhas individuais com uma bomba de pressão tipo Scholander, na antemãnhã (04:30 h – 05:30h) e ao meio-dia.

Transpiração ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$): A transpiração diária (E_d) foi estimada por

gravimetria, mediante a diferença do peso dos vasos (ΔPV), determinada na antemanhã, e ao final do dia. Este valor foi dividido pela área foliar total de cada planta (AF), pelo peso molecular da água (PM) e pelo intervalo de tempo entre as pesagens dos vasos (Δt).

$$Ed = [(\Delta PV) / (AF * PM * \Delta t)] * 1000$$

Condutividade hidráulica ($\text{mmol H}_2\text{O MPa}^{-1} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$): A condutividade hidráulica aparente entre o solo e a folha (K_L) foi calculada a partir da transpiração das plantas no período da antemanhã até ao meio-dia (E), e a diferença de potencial hídrico ($\Delta \Psi_w$) [variação do potencial hídrico entre a antemanhã e o meio-dia ($\Psi_{md} - \Psi_{am}$)], observada nesse intervalo.

$$K_L = E / \Delta \Psi_w$$

2.4. Trocas gasosas

A taxa de assimilação líquida do carbono, a condutância estomática e a razão entre a concentração interna e ambiente de CO_2 (C_i/C_a) foram determinadas em sistema aberto, sob luz saturante ($1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e concentração ambiente de CO_2 , com um analisador de gases a infravermelho (LI-6400, Li-Cor Inc., Nebraska, EUA), equipado com uma fonte de luz azul/vermelho modelo LI-6400-02B (LI-COR). A taxa de respiração escura (R_d) também foi estimada e, para tal, a fonte de luz do aparelho foi desligada e a liberação de CO_2 quantificada. Todas as medições foram realizadas pela manhã.

2.5. Teores e composição isotópica do carbono e do nitrogênio

Folhas coletadas entre 11:00 e 13:00 h foram secas a 70°C , por 72 h, e moídas finamente. A composição isotópica do carbono ($^{13}\delta\text{C}$) e do nitrogênio ($^{15}\delta\text{N}$), bem como a concentração desses dois elementos, foram mensuradas em um analisador elementar acoplado a um espectrofotômetro de massa (ANCA-SL, Europa Scientific, Crewe,

Reino Unido).

2.6. Parâmetros de fluorescência da clorofila *a*

Os parâmetros de fluorescência da clorofila *a* foram determinados nas mesmas folhas utilizadas para as medições de trocas gasosas, usando-se de um fluorômetro portátil modulado MINI-PAM (Walz, Effeltrich, Alemanha). Tecidos foliares, previamente aclimatados ao escuro, durante 30 min, foram excitados por luz vermelha modulada de baixa intensidade ($0,03 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), para obtenção da fluorescência mínima (F_0). Na sequência, foi aplicado um pulso de luz actínica saturante ($3000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), durante 0,8 s, para estimar-se a fluorescência máxima (F_m). A partir da diferença entre F_m e F_0 , calculou-se a fluorescência variável (F_v) e com estas informações estimou-se a eficiência fotoquímica máxima do fotossistema II (F_v/F_m).

2.7. Análises estatísticas

O experimento foi instalado e analisado segundo o delineamento experimental em blocos casualizados, em esquema fatorial 10×2 (10 clones \times dois regimes hídricos), com cinco repetições. Os dados obtidos foram submetidos a análise de variância, e as médias comparadas entre si pelo teste Scott-Knott, a 5% de probabilidade.

Com o objetivo de reduzir a dimensionalidade do conjunto de dados e identificar as variáveis que explicam a maior proporção da variância total, de modo a descreverem-se as estratégias que estariam conferindo uma tolerância diferencial à seca dos clones estudados, foi empregada a técnica de análise multivariada em componentes principais. A análise de componentes principais (ACP) é uma técnica que pode ser utilizada para fornecer uma visão estatisticamente privilegiada do conjunto de dados. Nesse sentido, maximiza a proporção da variância do conjunto de dados expressos por sucessivos componentes principais (CPs), que não são correlacionados entre si. Dessa forma, a principal utilidade da ACP é reduzir o conjunto de dados, retendo tanta informação quanto possível num menor número de CPs. Assim, o primeiro CP é a combinação das variáveis que explica a maior proporção da variação total dos dados. O segundo CP define a maior variação seguinte e, assim, sucessivamente (Rencher, 2002).

Foram também feitas análises de correlações simples de Pearson entre todas as variáveis analisadas. Todas as análises estatísticas foram realizadas utilizando-se do

3. RESULTADOS

3.1. Morfologia

O acúmulo e a partição de biomassa pouco variou ao compararem-se as plantas sob déficit hídrico moderado e severo. Nesse contexto, os resultados referentes às plantas sob deficiência hídrica moderada não serão apresentados.

Nas plantas-controle, houve diferenças expressivas de biomassa total, variando de 88 g (clone 14) a 349 g (clone 03) (Tabela 1). Com exceção do clone 109A, o déficit hídrico promoveu reduções significativas na biomassa total de todos os clones avaliados (Tabela 1). Esta redução foi mais expressiva nos clones Aboatã e 03 (48%), e menor no clone 14 (19%). Avaliando-se as diferentes partes das plantas, as maiores reduções de biomassa foram observadas nas folhas (Figura 1), sendo mais expressivas no Aboatã (63%), seguido pelo grupo formado pelos clones 201 e 16, com redução média de 57%; por outro lado, as menores reduções de biomassa foliar foram observadas no clone 109A (28%). Para a grande maioria dos clones, a redução na biomassa radicular foi menos expressiva que a redução de massa foliar. Os clones 16 e Aboatã apresentaram a maior redução na biomassa radicular, com valores médios de 47%, enquanto no clone 201 observou-se a menor redução na biomassa radicular (19%). No clone 109A, houve um grande incremento de biomassa radicular (64%), em relação à de suas respectivas plantas-controle, seguido pelo grupo formado pelos clones 14 e 120, com um incremento médio de 23%.

O padrão de alocação de biomassa foi profundamente alterado pelo déficit hídrico (Tabela 1), com exceção dos clones 02 e Aboatã. De maneira geral, observaram-se incrementos na razão de massa radicular (RMC) e redução na razão de massa foliar (RMF) e razão de área foliar (RAF), com menores flutuações na razão de massa caulinar. Como consequência, a razão sistema radicular/parte aérea aumentou significativamente nas plantas sob seca. A maior RMF foi observada no Aboatã, seguido do clone 48, enquanto o clone 03 apresentou a menor RMF, quando comparado com as respectivas plantas-controle; em contraste, no clone 22, a imposição do déficit hídrico não promoveu reduções em RMF. O clone 03 apresentou a maior razão de

massa radicular (RMR), seguido pelo grupo formado pelos clones 02, 22 e 16. O aumento em RMR foi mais expressivo no clone 109A, que teve um incremento de 75% em relação ao de suas respectivas plantas-controle, seguido pelos clones 120 (59%) e 14 (50%). O grupo formado pelos clones 48 e Aboatã apresentou um pequeno incremento em RMR (4,8%).

Nas plantas sob déficit hídrico, houve, de maneira geral, redução na razão de massa dos ramos plagiotrópicos, com variações distintas entre a grande maioria dos clones; todavia, no clone 02, não se observaram variações naquela razão (Tabela 1). Por outro lado, houve incrementos na razão de massa dos ramos ortotrópicos, sendo maior no clone 48 (33%) e menor no clone 22 (6,6%) em relação à de suas respectivas plantas-controle.

Os clones avaliados apresentaram divergências quanto à área foliar específica (AFE), variando de 10,4 (clone 03) a 13,4 (Aboatã) $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$; no entanto, com a imposição do déficit hídrico, com exceção do Aboatã, não foram observadas diferenças significativas em AFE em relação à das plantas-controle (Tabela 1).

Nas plantas irrigadas, a densidade de caule (DC) variou de 0,28 (Aboatã) a 0,57 (clone 14) g cm^{-3} (Figura 2). Um incremento médio de 34% foi observado em DC nas plantas sob déficit hídrico, variando de 0,34 (clone 109A) a 0,67 (clone 14) g cm^{-3} . Em relação às plantas-controle, o maior incremento porcentual de DC foi observado no clone 03 (74%), enquanto no clone 109A não houve qualquer alteração em DC.

Com a imposição do déficit hídrico, houve uma expressiva redução na taxa de crescimento de ramos, variando de 0,03 (clone 02) a 0,089 (clone 14) $\text{mm}^{-1} \text{dia}^{-1}$ (Figura 3). Em relação às plantas-controle, a maior redução na taxa de crescimento de ramos foi observada para o clone 201 (~ 77%), enquanto as menores reduções foram observadas no clone 14 (~ 54%).

Tabela 1. Variáveis de crescimento em dez clones de *Coffea canephora* continuamente irrigados (CT) e submetidos à deficiência hídrica do solo severa (DH). Valores seguidos por mesmas letras não diferem significativamente entre si, dentro dos clones. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os regimes hídricos ($P \leq 0,05$; Teste de Scott-Knott). $n = \pm$ (erro-padrão da média). Abreviações: RMF= razão de massa foliar, RMR= razão de massa radicular, RMP= razão de massa de ramos plagiotrópicos, RMO= razão de massa de ramos ortotrópicos, RMC= razão de massa caulinar, P.A= razão de massa da parte aérea, SR/PA= razão de massa entre sistema radicular e parte aérea, FO/RA= razão entre área foliar e massa do sistema radicular e AFE=área foliar específica.

Planta	R.H.	Variáveis de crescimento									
		Biomassa total	RMF	RMR	RMP	RMO	RMC	P.A	SR/PA	FO/RA	AFE
120	CT	115,2 (10,0) D	0,50 (0,01) A	0,17 (0,01) B	0,18 (0,01) B	0,15 (0,01) A	0,32 (0,01) B	0,83 (0,01) A	0,21 (0,01) D	2,95 (0,2) A	11,2 (0,3) B
	DH	92,1 (1,9) C*	0,39 (0,01) C*	0,27 (0,01) C*	0,16 (0,01) B*	0,18 (0,01) B*	0,34 (0,01) B	0,73 (0,01) B*	0,37 (0,02) C*	1,46 (0,1) B*	11,3 (0,2) B
14	CT	88,3 (5,6) D	0,45 (0,01) B	0,18 (0,00) B	0,19 (0,01) B	0,18 (0,01) A	0,37 (0,01) A	0,82 (0,00) A	0,22 (0,01) D	2,47 (0,1) B	12,9 (0,2) A
	DH	71,91 (4,3) C*	0,33 (0,02) D*	0,27 (0,02) C*	0,16 (0,01) B*	0,23 (0,03) A*	0,39 (0,02) A	0,73 (0,02) B*	0,38 (0,04) C*	1,26 (0,1) B*	12,7 (0,5) A
16	CT	269,5 (24,3) B	0,36 (0,00) D	0,27 (0,02) A	0,21 (0,01) A	0,16 (0,01) A	0,37 (0,01) A	0,73 (0,02) C	0,38 (0,03) C	1,34 (0,1) D	12,3 (0,3) A
	DH	125,0 (7,9) A*	0,33 (0,01) D*	0,32 (0,01) B*	0,17 (0,01) B*	0,18 (0,01) B	0,35 (0,01) B	0,68 (0,01) C*	0,48 (0,02) B*	1,03 (0,1) C	12,3 (0,4) A
22	CT	220,9 (3,1) C	0,40 (0,01) C	0,26 (0,01) B	0,18 (0,00) B	0,16 (0,01) A	0,34 (0,01) B	0,74 (0,01) C	0,35 (0,03) C	1,58 (0,1) C	12,5 (0,5) A
	DH	141,2 (7,4) B*	0,40 (0,01) C	0,30 (0,01) B	0,15 (0,00) C	0,15 (0,00) C	0,30 (0,01) C*	0,70 (0,01) C*	0,43 (0,02) B*	1,34 (0,1) B	12,4 (0,3) A
109A	CT	129,5 (10,2) D	0,51 (0,01) A	0,16 (0,02) B	0,17 (0,01) B	0,15 (0,01) A	0,32 (0,02) B	0,84 (0,02) A	0,20 (0,02) C	3,22 (0,3) A	11,0 (0,4) B
	DH	129,4 (10,9) B	0,37 (0,01) E*	0,28 (0,01) C*	0,16 (0,01) B	0,19 (0,02) B*	0,35 (0,02) B*	0,72 (0,01) B*	0,39 (0,02) C*	1,33 (0,1) B*	10,3 (0,4) C
201	CT	220,7 (16,6) C	0,42 (0,01) C	0,24 (0,01) B	0,18 (0,01) B	0,16 (0,01) A	0,33 (0,00) B	0,76 (0,01) B	0,32 (0,02) D	1,75 (0,1) C	11,7 (0,2) B
	DH	134,9 (2,7) B*	0,30 (0,00) C*	0,32 (0,00) B*	0,20 (0,00) A*	0,19 (0,00) B*	0,38 (0,00) A*	0,68 (0,00) C*	0,47 (0,00) B*	0,93 (0,0) C*	11,2 (0,6) B
02	CT	298,2 (29,2) A	0,40 (0,01) C	0,32 (0,03) C	0,14 (0,01) C	0,13 (0,01) B	0,28 (0,01) C	0,68 (0,03) D	0,49 (0,06) B	1,27 (0,1) D	10,9 (0,4) B
	DH	192,1 (8,4) A*	0,38 (0,02) C	0,32 (0,01) B	0,14 (0,01) C	0,15 (0,03) C	0,29 (0,02) C	0,68 (0,01) C	0,48 (0,02) B	1,19 (0,1) B	11,2 (0,2) B
03	CT	349,2 (9,7) A	0,33 (0,01) E	0,37 (0,01) B	0,17 (0,00) B	0,13 (0,01) B	0,30 (0,01) C	0,63 (0,01) E	0,60 (0,02) A	0,89 (0,0) E	10,4 (0,2) C
	DH	195,2 (13,3) A*	0,22 (0,01) F*	0,47 (0,02) A*	0,14 (0,01) C*	0,17 (0,01) B*	0,31 (0,01) C	0,53 (0,02) D*	0,90 (0,08) A*	0,48 (0,0) D*	9,67 (0,2) C
48	CT	265,2 (8,6) B	0,49 (0,02) A	0,21 (0,03) B	0,17 (0,01) B	0,12 (0,00) B	0,30 (0,01) C	0,79 (0,03) A	0,28 (0,05) C	2,43 (0,3) B	10,1 (0,6) C
	DH	165,6 (5,5) B*	0,44 (0,01) B*	0,22 (0,01) D	0,18 (0,00) B	0,16 (0,01) C*	0,33 (0,02) B*	0,78 (0,01) B	0,29 (0,01) C	1,97 (0,1) A	11,0 (0,7) B
Apoatã	CT	284,4 (13,3) B	0,51 (0,01) A	0,24 (0,02) C	0,13 (0,02) C	0,12 (0,01) B	0,25 (0,02) D	0,76 (0,02) B	0,32 (0,04) C	2,20 (0,2) B	13,4 (0,1) A
	DH	141,6 (12,0) B*	0,54 (0,02) A	0,25 (0,02) D	0,11 (0,01) D	0,11 (0,01) D	0,22 (0,01) D*	0,75 (0,02) A	0,33 (0,04) C	2,26 (0,3) A	10,9 (0,5) B*

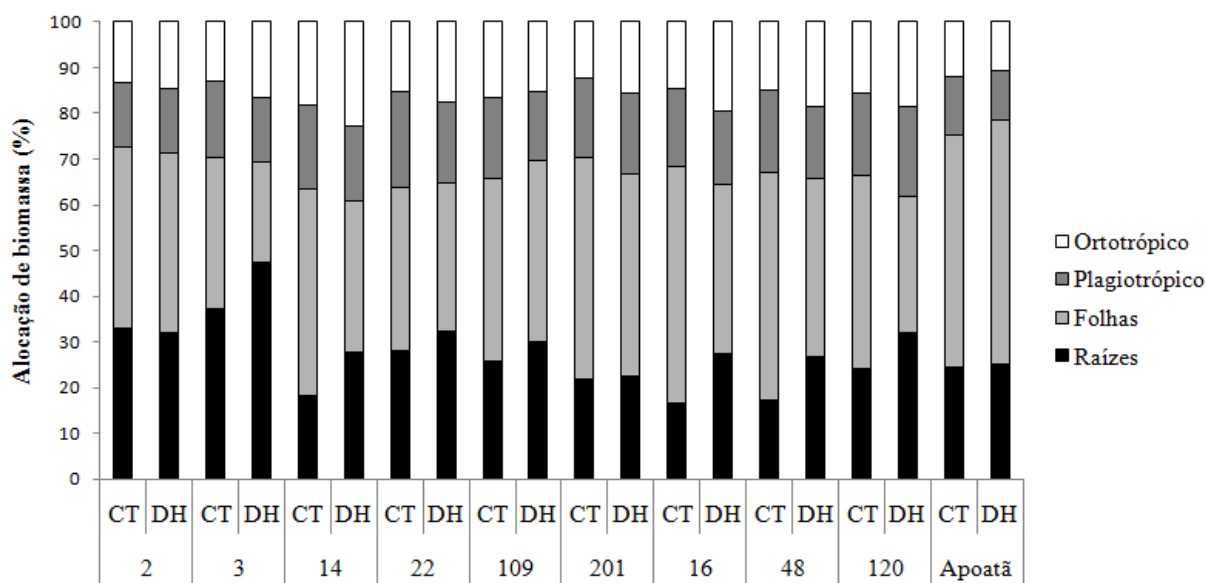


Figura 1. Alocação de biomassa em dez clones de *Coffea canephora* continuamente irrigados (CT) e submetidos a deficiência hídrica do solo severa (DH)

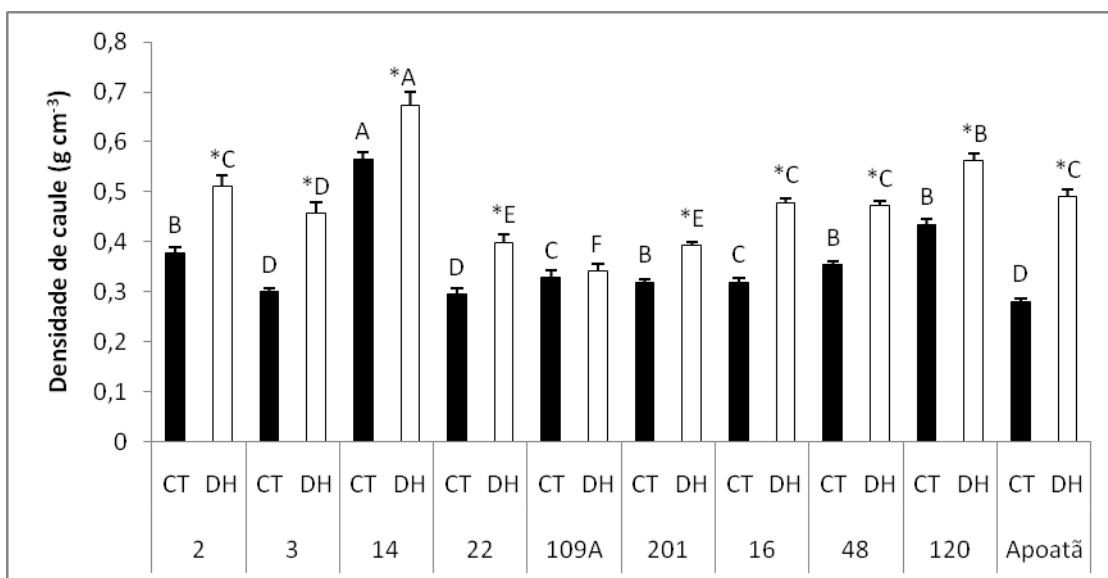


Figura 2. Densidade de caule em dez clones de *Coffea canephora* continuamente irrigados (barras cheias) e sob condição de seca do solo severa (barras vazias). Valores seguidos por mesmas letras não diferem significativamente entre si, dentro de um mesmo regime hídrico. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os regimes hídricos, dentro de um mesmo clone ($P \leq 0,05$; Teste de Scott-Knott). As barras indicam o erro-padrão da média ($n=5$)

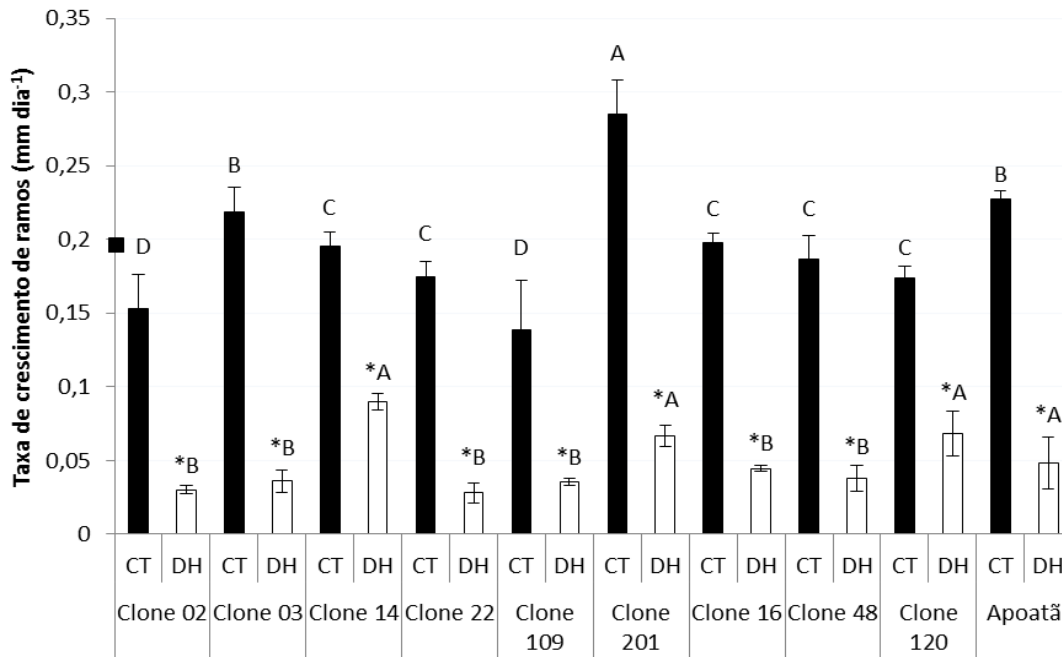


Figura 3. Taxa de crescimento de ramos em dez clones de *Coffea canephora* continuamente irrigados (barras cheias) e sob condição de seca do solo severa (barras vazias). Valores seguidos por mesmas letras não diferem significativamente entre si, dentro de um mesmo regime hídrico. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os regimes hídricos, dentro de um mesmo clone ($P \leq 0,05$; Teste de Scott-Knott). As barras indicam o erro-padrão da média ($n=5$)

3.2. Relações hídricas

Independentemente dos clones avaliados, sob irrigação, o potencial hídrico na antemanhã (Ψ_{am}) foi sempre superior a $-0,10$ MPa (Figura 4), demonstrando que as plantas mantiveram-se hidratadas durante todo o período experimental. Em todos os clones, houve uma redução progressiva do Ψ_w , conforme a disponibilidade de água disponível no solo era reduzida. Sob déficit hídrico moderado, Ψ_{am} foi similar entre as plantas de todos os clones, porém o menor Ψ_{am} foi observado no clone 03 ($-0,48$ MPa); este mesmo clone também apresentou o menor potencial hídrico ao meio dia (Ψ_{md}) ($-2,43$ MPa) (Figura 4). O clones 02, 22, 48 e Apoatã apresentaram valores intermediários de Ψ_{am} , em média $-0,27$ MPa; os demais clones apresentaram valores semelhantes de Ψ_{am} , em torno de $-0,12$ MPa. Resultados similares foram observados em Ψ_{md} , porém com valores mais negativos. Sob déficit hídrico severo, Ψ_{am} reduziu-se acentuadamente, tornando-se mais negativo em Apoatã ($-2,72$ MPa) e no clone 03 ($-2,37$ MPa) (Figura

5). Por sua vez, o grupo formado pelos clones 14 e 120 apresentou, em média, os maiores valores de Ψ_{am} (-0,48 MPa). Tendências similares foram observadas em Ψ_{md} , porém com valores mais negativos, destacando-se o clone 03, que apresentou os menores valores de Ψ_{md} , chegando a -4,38 MPa.

As plantas-controle dos clones avaliados não apresentaram grandes diferenças em suas taxas de transpiração diária por unidade de área foliar (E_d), observando-se as maiores taxas nos clones 14 e 16, cerca de 35% maiores quando comparada com as do clone 201, que apresentou menor E_d (Figura 4). Sob déficit hídrico moderado, não houve grandes alterações em E_d , verificando-se, no entanto, uma tendência de aumento em E_d no clone 16 (31%), e de redução no clone 02 (26%), em relação às suas respectivas plantas-controle (Figura 4). A taxa transpiratória foi afetada na medida em que se diminuía a disponibilidade de água no solo, sendo grandemente reduzida sob déficit hídrico severo. Nessas condições, menores E_d foram observadas nos clones 02, 22 e 48, sendo tal redução mais expressiva no clone 02 (79%) em relação à verificada nas plantas-testemunha (Figura 5). O agravamento do déficit hídrico não promoveu reduções aparentes em E_d nos clones 14, 16 e 120, que apresentaram valores similares aos de suas respectivas plantas-controle, independentemente da severidade do déficit hídrico.

Nas plantas-controle, os maiores valores de K_L foram observados em Apoatã, seguido pelos clones 109A e 16, enquanto o clone 201 apresentou os menores valores de K_L (Figura 4); os demais clones apresentaram valores semelhantes de K_L . Houve uma tendência na redução de K_L sob déficit hídrico moderado. Tais reduções foram mais expressivas no clone 109A e no Apoatã (Figura 4). Por outro lado, não houve alterações de K_L nos clones 14 e 120, que mantiveram valores similares aos das suas respectivas plantas-controle. Sob déficit hídrico severo, houve uma marcante redução de K_L em todos os clones e tais reduções foram mais acentuadas em Apoatã (Figura 5). Registre-se, contudo, que o grupo formado pelos clones 14 e 120 manteve os maiores valores de K_L , na condição de déficit hídrico severo, ao passo que menor K_L foi observado nos clones 02, 22 e 48.

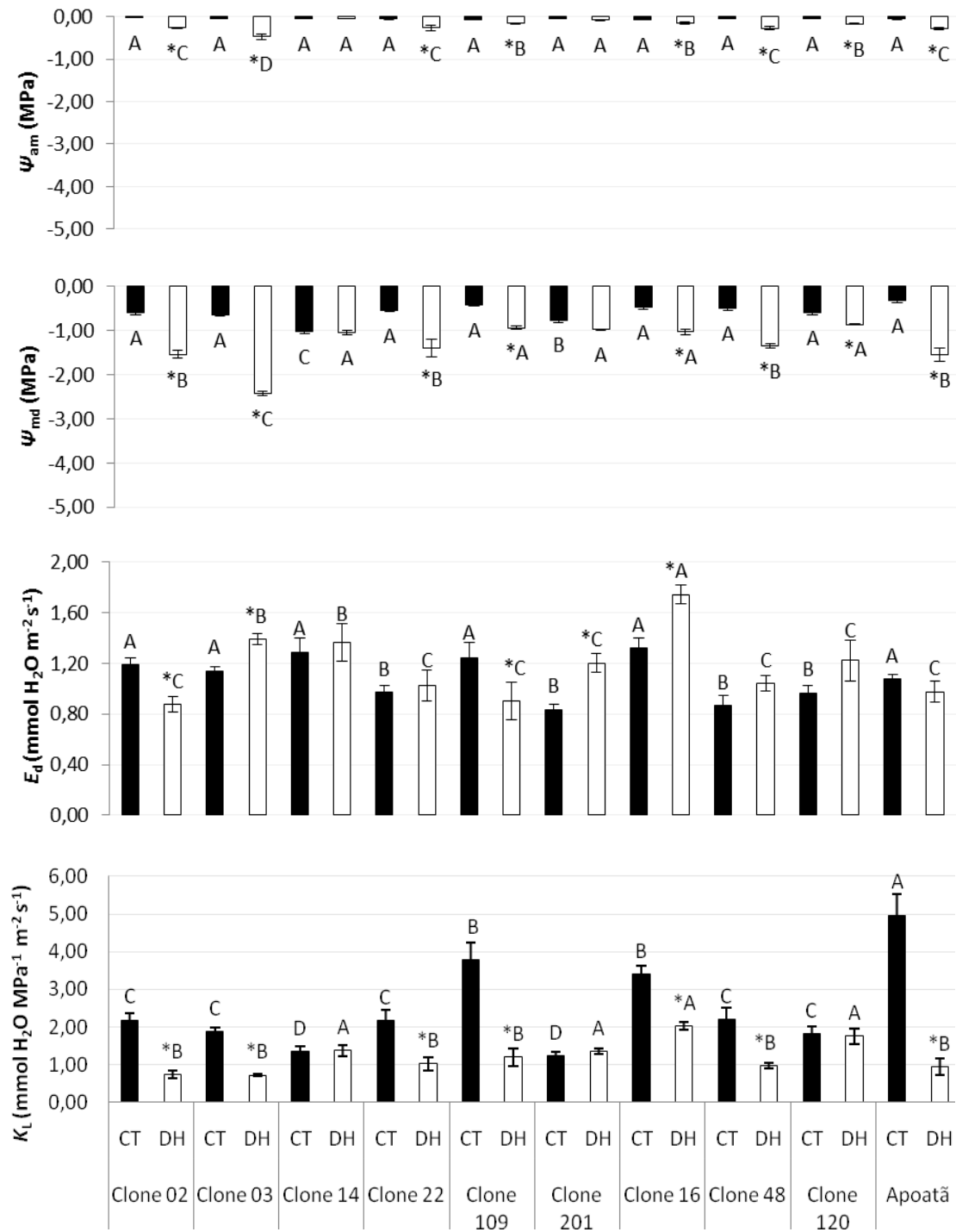


Figura 4. Potencial hídrico na antemanhã (Ψ_{am}) e ao meio-dia (Ψ_{md}), transpiração diária por área foliar (E_d) e condutividade hidráulica aparente entre a folha e o solo (K_L) em dez clones de *Coffea canephora* continuamente irrigados (barras cheias) e sob condição de seca do solo moderada (barras vazias). Valores seguidos por mesmas letras não diferem significativamente entre si, dentro de um mesmo regime hídrico. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os regimes hídricos, dentro de um mesmo clone ($P \leq 0,05$; Teste de Scott-Knott). As barras indicam o erro- padrão da média ($n=5$)

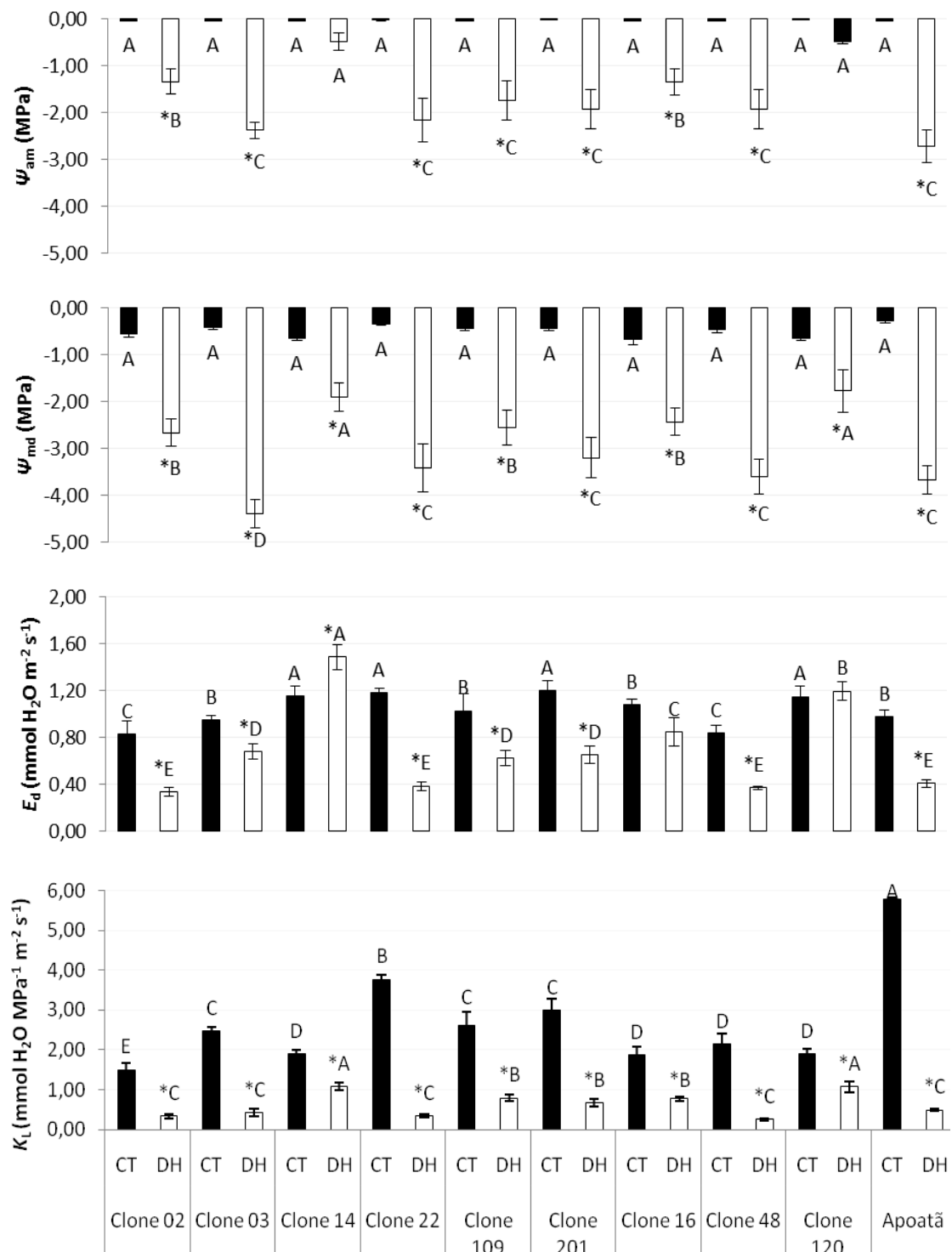


Figura 5. Potencial hídrico na antemanhã (Ψ_{am}) e ao meio-dia (Ψ_{md}), transpiração diária por área foliar (E_d) e condutividade hidráulica aparente entre a folha e o solo (K_L) em dez clones de *Coffea canephora* continuamente irrigados (barras cheias) e sob condição de seca do solo severa (barras vazias) Valores seguidos por mesmas letras não diferem significativamente entre si, dentro de um mesmo regime hídrico. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os regimes hídricos, dentro de um mesmo clone ($P \leq 0,05$; Teste de Scott-Knott). As barras indicam o erro-padrão da média ($n=5$)

3.3. Trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a*

A condutância estomática (g_s) variou acentuadamente entre os clones avaliados. Nas plantas-controle, os menores valores de g_s foram encontrados nos clones 14 e 22, com média de $65 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, valores substancialmente menores aos encontrados no grupo com maiores g_s (clones 201 e 109A; $\sim 375 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (Figura 6). Sob déficit hídrico moderado, houve uma expressiva redução em g_s para a grande maioria dos clones, particularmente nos clones 201 e 109A (Figura 6). Nessa condição, os maiores valores de g_s foram observados no clone 03 ($153 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), e os menores, no clone 14 ($21 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Sob déficit hídrico severo, houve reduções ainda mais acentuadas em g_s para todos os clones estudados (exceto o clone 14), com os maiores valores observados no clone 16 ($96 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), enquanto os demais clones apresentaram valores similares, em torno de $34 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figura 7)

Os clones avaliados apresentaram comportamento muito distinto em relação às taxas assimilatórias líquidas de carbono (A). Nas plantas-controle, os clones 201 e 03 apresentaram os maiores valores de A ($\sim 10,9 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (Figura 6), seguido pelo grupo formado pelos clones 109A, 16, 48 e 120, com média de $8,4 \text{ } \mu\text{mol de } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, enquanto o clone 14 apresentou a menor magnitude das taxas fotossintéticas ($3,6 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Sob déficit hídrico, houve redução de A em todos os clones. Sob déficit hídrico moderado, o clone 14 apresentou os menores valores de A ($0,79 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), cerca de 64% menor que os valores encontrados para o grupo composto pelos clones 201 e 48, cujos valores de A foram, em média, $2,2 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figura 6). Em contraste, maiores valores de A foram encontrados nos clones 03 e 22, com média de $6,7 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Registre-se que, entre todos os clones avaliados, o 201 apresentou as maiores reduções percentuais ($\sim 79\%$) de A quando comparado com as plantas-controle. Sob déficit hídrico severo, houve uma redução ainda mais marcante nas taxas de A na grande maioria dos clones, exceto para o 16, que apresentou a menor redução (29%) bem como os maiores valores absolutos de A ($6,2 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (Figura 7). Os demais clones apresentaram comportamentos similares, com expressivas reduções de A quando comparados com suas respectivas plantas-controle; os menores valores foram observados nos clones 201 ($1,1 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e Apatã ($1,7 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Todos os clones apresentaram um comportamento muito semelhante no que diz

respeito à razão C_i/C_a . Sob deficiência hídrica moderada, a diferença na razão C_i/C_a entre os regimes hídricos foi significativa apenas nos clones 14 e 109A, enquanto nas demais plantas, sob déficit hídrico, a razão C_i/C_a foi semelhante à observada nas plantas-controle (Figura 6). Sob déficit hídrico severo, de maneira geral, todos os clones apresentaram comportamento semelhante àquele observado sob déficit moderado; no entanto, em alguns clones (48, 109A e 120), houve redução da razão C_i/C_a quando comparados com as suas plantas-controle (Figura 7).

Independentemente dos clones e regimes hídricos, não foram observadas alterações na eficiência fotoquímica máxima do fotossistema II (Figura 8).

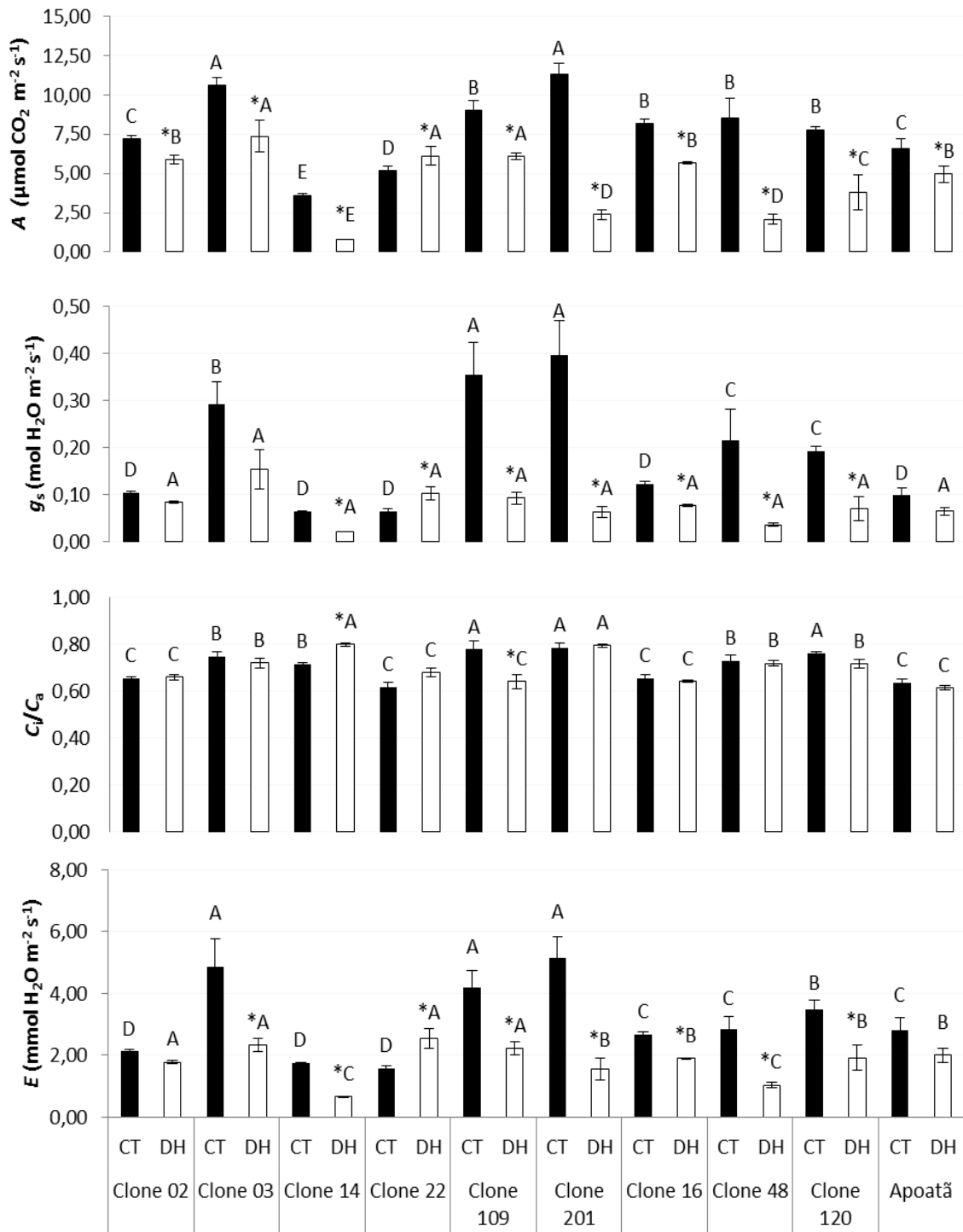


Figura 6. Taxa assimilatórias líquida de carbono (A), condutância estomática (g_s), razão entre a concentração interna e ambiente de CO_2 (C_i/C_a) e taxa transpiratória (E) em dez clones de *Coffea canephora* continuamente irrigados (barras cheias) e sob condição de seca do solo moderada (barras vazias) Valores seguidos por mesmas letras não diferem significativamente entre si dentro de um mesmo regime hídrico. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os regimes hídricos, dentro de um mesmo clone ($P \leq 0,05$; Teste de Scott-Knott). As barras indicam o erro-padrão da média ($n=5$)

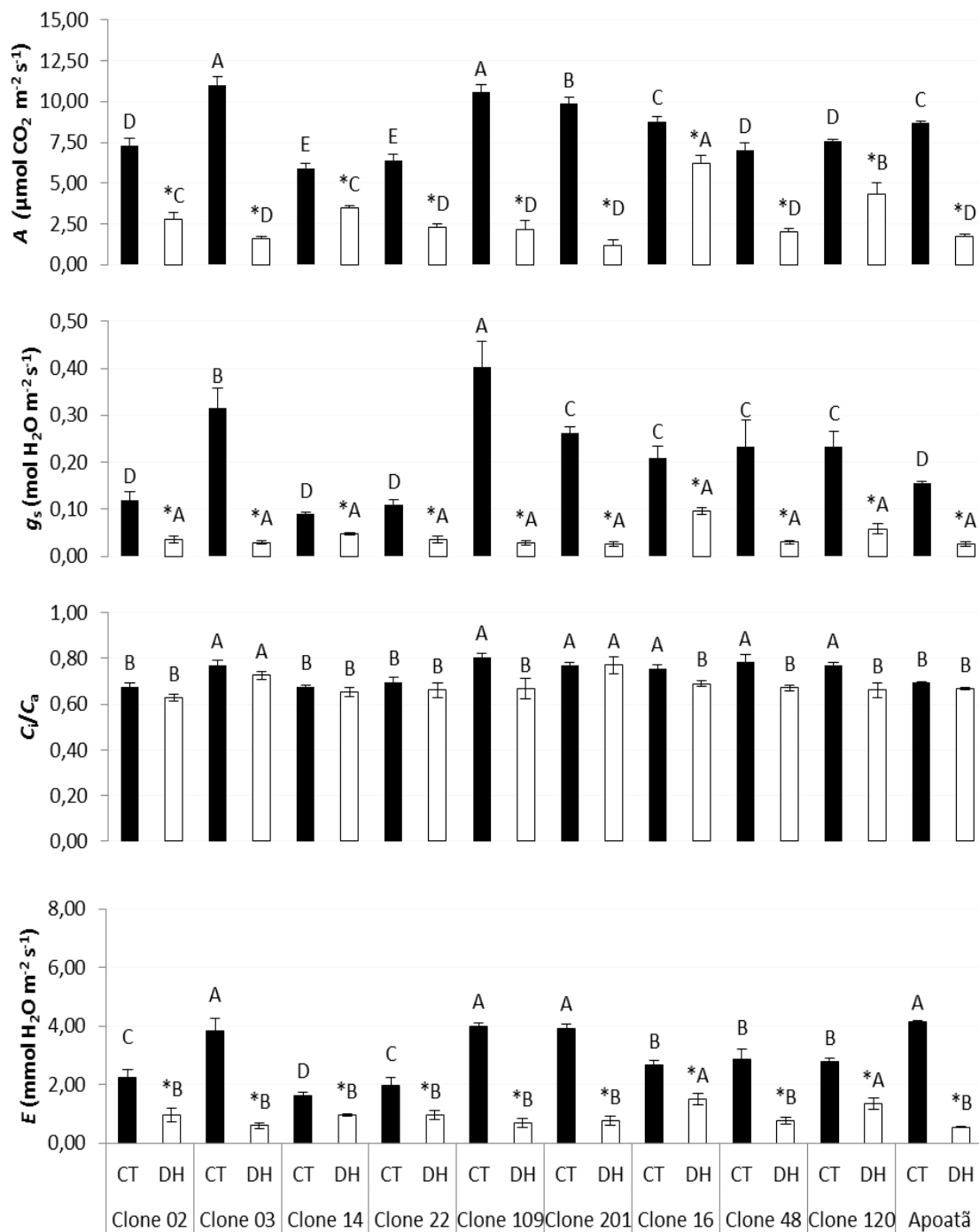


Figura 7. Taxa assimilatórias líquida de carbono (A), condutância estomática (g_s), razão entre a concentração interna e ambiente de CO_2 (C_i/C_a) e taxa transpiratória (E) em dez clones de *Coffea canephora* continuamente irrigados (barras cheias) e sob condição de seca do solo severa (barras vazias) Valores seguidos por mesmas letras não diferem significativamente entre si, dentro de um mesmo regime hídrico. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os regimes hídricos, dentro de um mesmo clone ($P \leq 0,05$; Teste de Scott-Knott). As barras indicam o erro-padrão da média ($n=5$)

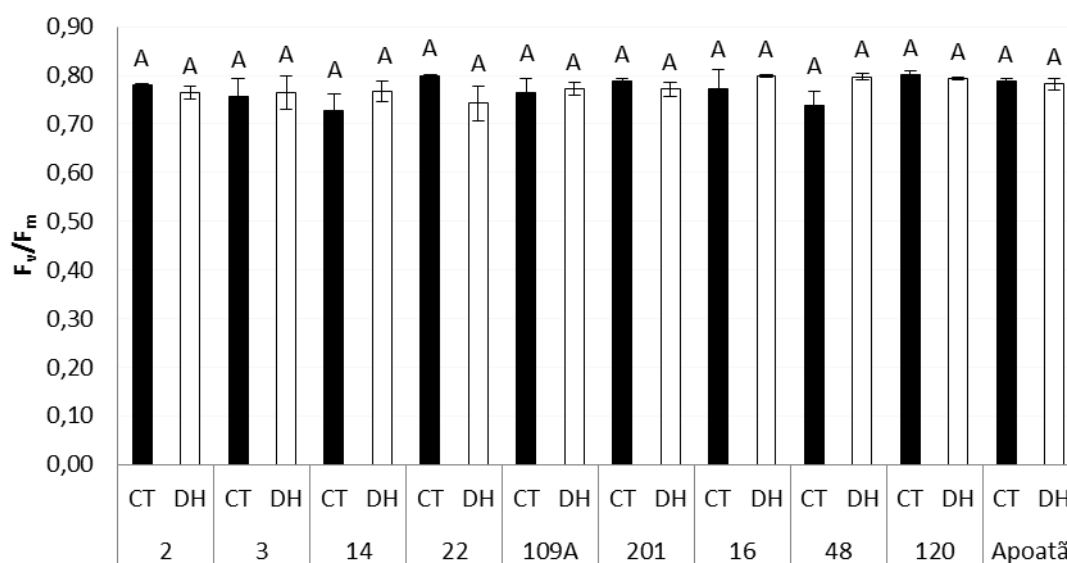


Figura 8. Eficiência fotoquímica máxima do fotossistema II (F_v/F_m) em dez clones de *Coffea canephora* continuamente irrigados (barras cheias) e sob condição de seca do solo severa (barras vazias) Valores seguidos por mesmas letras não diferem significativamente entre si, dentro de um mesmo regime hídrico, dentro de um mesmo clone ($P \leq 0,05$; Teste de Scott-Knott). As barras indicam o erro-padrão da média ($n=5$)

3.4. Composição isotópica e teores de carbono e de nitrogênio

A composição isotópica e os teores de carbono e nitrogênio foram analisados apenas nas plantas-controle e sob déficit hídrico severo.

As plantas-controle dos clones avaliados apresentaram comportamento muito distinto em relação aos valores de $^{13}\delta\text{C}$, que variaram de -28‰ (clones 02 e 120) a $-26,7\text{‰}$ (clone 22) (Figura 9). Com a imposição do déficit hídrico, houve uma grande tendência no aumento dos valores absolutos de $^{13}\delta\text{C}$ (valores menos negativos) na grande maioria dos clones, observando-se os maiores valores absolutos no grupo formado pelo clone 201 e Apatã (Figura 9); por outro lado, os menores valores de $^{13}\delta\text{C}$ foram observados no clone 201, enquanto nos clones 22 e 120 não houve alteração significativa de $^{13}\delta\text{C}$, quando comparados com suas respectivas plantas-controle.

Os valores de $^{15}\delta\text{N}$ apresentaram grande divergência tanto entre os regimes hídricos quanto entre os clones, sendo que o clone 14 apresentou os maiores valores de $^{15}\delta\text{N}$ tanto nas plantas-controle como naquelas submetidas ao déficit hídrico (Figura 9). De maneira inversa, os menores valores de $^{15}\delta\text{N}$ foram encontrados no clone 03.

A disponibilidade de água não afetou significativamente o teor de nitrogênio foliar. Entre os regimes hídricos, não houve diferença significativa no teor de nitrogênio foliar. Sob déficit hídrico, o clone 02 apresentou o maior teor de nitrogênio foliar, enquanto o clone 201, os menores teores (Figura 9). O déficit hídrico promoveu pequenas alterações no teor de carbono foliar, com maiores teores no clone 02, seguido pelo grupo formado pelos clones 03, 14 e Apatã. O clone 201 apresentou os menores teores bem como a maior redução de carbono foliar, quando comparado aos de suas respectivas plantas-controle (Figura 9).

As plantas-controle dos clones avaliados apresentaram um comportamento muito similar em relação à razão C/N, com o clone 48 exibindo os maiores valores (14,5), e o clone 22, os menores valores (11,3) (Figura 10). Na grande maioria dos clones houve uma tendência de redução da razão C/N, com a imposição do déficit hídrico, embora reduções significativas tenham sido observadas apenas nos clones 120 e 201.

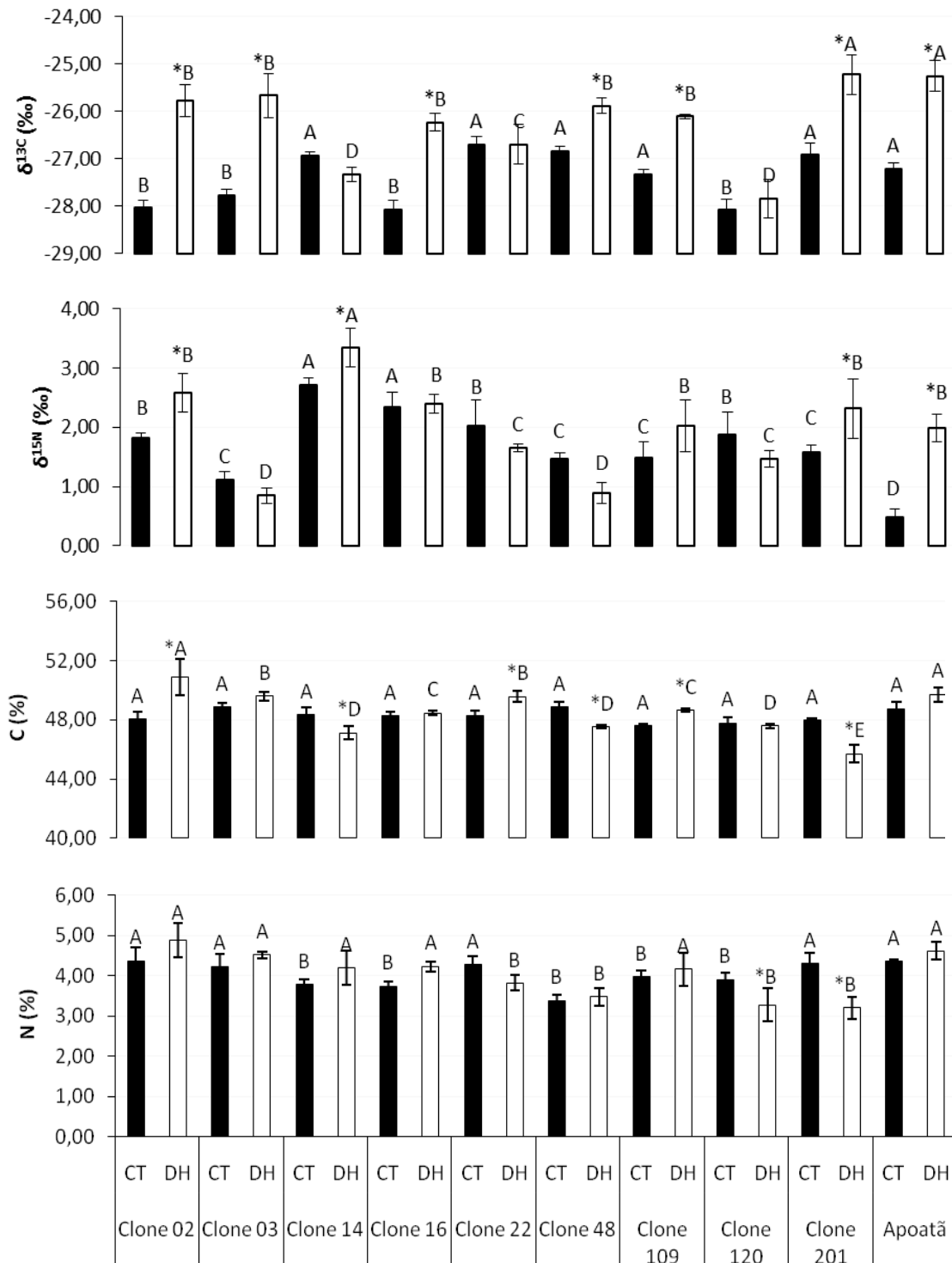


Figura 9. Composição isotópica do carbono (^{13}C) e do nitrogênio (^{15}N) e teores de carbono (%C) e de nitrogênio (%N) em folhas de dez clones de *Coffea canephora* continuamente irrigados (barras cheias) e sob condição de seca do solo severa (barras vazias) Valores seguidos por mesmas letras não diferem significativamente entre si, dentro de um mesmo regime hídrico. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os regimes hídricos, dentro de um mesmo clone ($P \leq 0,05$; Teste de Scott-Knott). As barras indicam o erro-padrão da média ($n=5$)

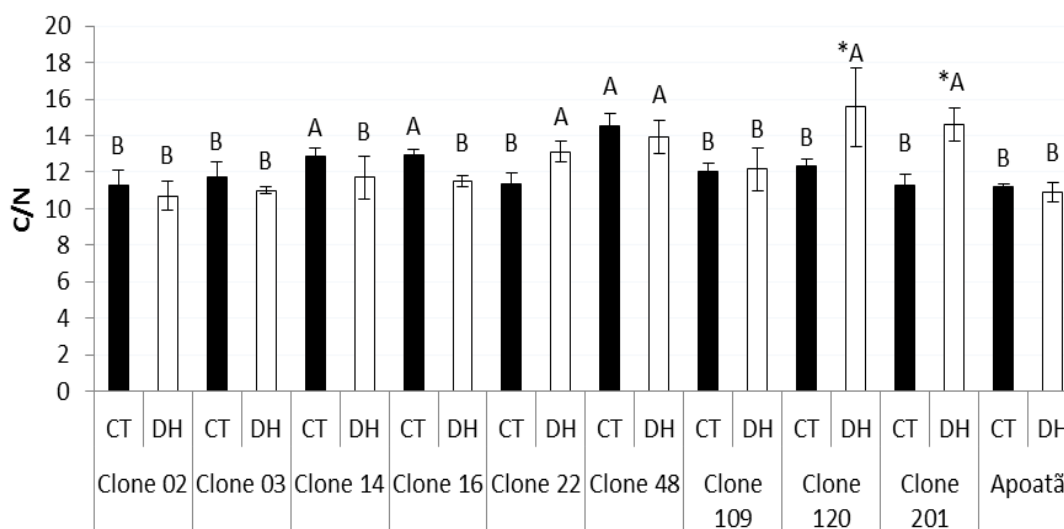


Figura 10. Razão entre o teor de carbono e nitrogênio (C/N) em dez clones de *Coffea canephora* continuamente irrigados (barras cheias) e sob condição de seca no solo severa (barras vazias). Valores seguidos por mesmas letras não diferem significativamente entre si, dentro de um mesmo regime hídrico. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os regimes hídricos, dentro de um mesmo clone ($P \leq 0,05$; Teste de Scott-Knott). As barras indicam o erro-padrão da média ($n=5$).

3.5. Relações entre as variáveis

Os coeficientes de correlação de Pearson entre todas as variáveis analisadas neste estudo encontram-se nas Tabelas 2, 3 e 4. A título de exemplo, observou-se que, independentemente dos regimes hídricos, houve uma forte correlação significativa entre A e g_s . Ressalte-se que A se correlacionou significativa e positivamente com a razão C_i/C_a , Ψ_{md} e com a taxa de crescimento de ramos (CRAM), e negativamente com DC, $^{15}\delta N$ e AFE, porém nenhuma correlação significativa foi observado com $^{13}\delta C$, sob condições irrigadas; no entanto, sob deficiência hídrica severa, $^{13}\delta C$ correlacionou-se negativa e significativamente com A , g_s , E , Ψ_{am} , Ψ_{md} , E_d , K_L e DC. Em todos os regimes hídricos, houve uma alta correlação positiva e significativa entre K_L , E_d e Ψ_{md} ; ressalta-se que, nas plantas-controle, houve correlação significativa e negativa entre K_L e DC, e uma correlação positiva entre essas variáveis sob déficit hídrico severo.

Quando há interdependência dentro de um conjunto de variáveis, como no presente caso, as correlações de Pearson não exploram adequadamente essa interdependência, ao contrário de análises multivariadas (Rencher, 2002), que são descritas a seguir.

Para realizar um agrupamento das contribuições dos parâmetros fisiológicos e morfológicos analisados, foram feitas análises multivariadas com decomposição em componentes principais (uma para cada regime hídrico). Utilizaram-se treze variáveis associadas, direta ou indiretamente, com o ganho de carbono e consumo/transporte de água. A análise dos componentes principais reduziu as 13 variáveis a cinco componentes principais (CP) (Anexo 1), explicando, nas plantas-controle, 77,8% da variância total nos dados originais. Nessas plantas, o primeiro componente (CP1) explicou 24,2% da variância total dos dados, e esteve largamente associado com os parâmetros relacionados com o ganho de carbono (A , g_s e C_i/C_a). O segundo componente (CP2) explicou 21,6% da variação, e esteve relacionado com os parâmetros associados com as relações hídricas da planta (Ψ_{md} , E_d e K_L). O terceiro componente (CP3) explicou 13,7% da variação total, e esteve grandemente associado com parâmetros morfológicos (taxa de crescimento de ramos e razão de área foliar/massa do sistema radicular (FO/RA). O quarto componente (CP4) explicou 10,2% da variação e esteve grandemente associado com a composição isotópica do carbono; por sua vez, o quinto componente (CP5) explicou 8,3% da variação total. Ao analisar-se o CP1 (Figura 11A), observa-se que os clones posicionados em valores mais positivos do eixo exibiram os maiores valores de A e g_s ; dessa forma, o grupo formado pelos clones 109A, 201 e 03 teve uma maior correlação com os parâmetros de ganho de carbono, apresentando maiores valores de A , g_s e razão C_i/C_a ; por outro lado, os clones 14 e 22 apresentaram menores A e g_s , enquanto o grupo formado pelos clones 16, 02, 120 e 48, juntamente com o Apoatã, exibiu valores intermediários de A e g_s . Analisando-se o CP2, observa-se uma divergência entre os clones quanto aos valores de K_L e E_d ; dessa forma, naqueles clones posicionados em valores mais positivos do eixo de CP2, observam-se maiores valores de K_L e E_d (Apoatã e clone 02); já aqueles posicionados em valores mais negativos do eixo de CP2, exibiram menores valores de K_L e E_d (clones 03 e 48). A análise dos dois primeiros componentes principais, juntamente com uma análise de agrupamento, permitiu a separação de dois grupos; o primeiro, formado pelos clones 109A, 201 e 03, e um segundo formado pelos clones 16, 02, 120 e 48; os clones 14, 22 e Apoatã não se enquadraram em nenhum dos dois grupos, nem entre si, caracterizando, pois, um comportamento único em relação aos demais clones analisados (Figura 11B).

Sob deficiência hídrica moderada, os quatro componentes principais explicaram 72% da variância total observada. O CP1 explicou 32,3% da variação, que foi altamente associada com o ganho de carbono (A e g_s) e com as relações hídricas da planta (Ψ_{am} , Ψ_{md} e K_L). O CP2 explicou 16,3% da variação, e esteve grandemente associado com E_d e com a razão FO/RA. O CP3 explicou 13% da variação, sem se perceber claramente um parâmetro que explicasse mais fortemente a variação total nesse componente. O CP4 respondeu por 10,2% da variância, estando mais relacionado com DC e com a razão C/N. Sugere-se, a partir da análise do CP1, que a grande maioria dos clones exibiu uma estratégia de manutenção de água em seus tecidos, via redução de g_s e, conseqüentemente, menores taxas de A (Figura 12A). Nesse contexto, o clone 03, seguido pelo grupo formado pelos clones 02, 109A, 22 e Aboatã, apresentaram, em média, os maiores valores de A e g_s ; o grupo formado pelos clones 201, 14, 16, 48 e 120 apresentou, em média, os menores valores de A e g_s . A análise do CP2 mostra que, de uma maneira geral, aqueles clones que se posicionaram nos valores mais positivos do eixo (clones 201, 14, 120 e 16) apresentaram os maiores valores de K_L , E_d e Ψ_{md} ; enquanto aqueles que se posicionaram nos valores mais negativos do eixo de CP2 (clones 02, 109A e 22), apresentaram, em média, os menores valores de Ψ_{md} . A análise dos dois primeiros componentes principais e da análise de agrupamento permitiu a separação de dois grupos; o primeiro, formado pelos clones 03, 109A, 22 e Aboatã; e o segundo grupo, composto pelos clones 201, 120, 16 e 48. O clone 02 apresentou comportamento distinto em relação ao dos demais clones (Figura 12B).

Sob déficit hídrico severo, os cinco componentes principais explicaram 77,2% da variância total observada. O CP1 explicou 37,1% da variação e, similarmente à condição de deficiência hídrica moderada, esteve positivamente relacionado tanto a parâmetros associados com o ganho de carbono (A e g_s) quanto àqueles relacionados com as relações hídricas da planta (Ψ_{am} , Ψ_{md} , K_L e E_d), observando-se, ainda, efeito pronunciado da densidade de caule; $^{13}\delta C$, um parâmetro integrativo das trocas gasosas, mostrou-se negativamente associado àqueles parâmetros. O CP2 explicou 12,6% da variância total, e esteve mais fortemente relacionado com a razão C_i/C_a e com a razão FO/RA; os três demais componentes responderam por 27,3% da variação total. Analisando-se os dois primeiros componentes principais (Figura 13A), observa-se que o grupo formado pelos clones 14, 16 e 120 exibiram maiores valores de A e g_s , bem como os maiores valores de K_L e E_d , além de os valores menos negativos de Ψ_{am} e Ψ_{md} ; os

demais clones formaram um outro grupo com menores valores de A e g_s , em paralelo a reduções de K_L , E_d , Ψ_{am} e Ψ_{md} . Sob deficiência hídrica severa, a análise dos dois primeiros componentes principais, juntamente com a análise de grupamento, revelou a formação de dois grupos; o primeiro, formado pelos clones 03, 201, 109A, 22, 02 e Apatã; e o segundo, formado pelos clones 120, 14 e 16 (Figura 13B).

Tabela 2. Coeficientes de correlação de Pearson entre a taxa assimilatória líquida de carbono (A), condutância estomática (g_s), razão entre a concentração interna e ambiente de CO_2 (C_i/C_a), taxa transpiratória (E), déficit de pressão de vapor entre a folha e a atmosfera (DPV), potencial hídrico na antemanhã (ψ_{am}) e ao meio-dia (ψ_{md}), transpiração diária por área foliar (E_d), condutividade hidráulica aparente entre a folha e o solo (K_L), densidade do caule (DC), composição isotópica do carbono ($^{13}\delta C$) e do nitrogênio ($^{15}\delta N$), teor de nitrogênio (%N) e carbono (%C), razão entre teor de carbono e nitrogênio (C/N), razão de massa foliar (RMR), razão de massa radicular (RMR), razão de massa caulinar (RMC), razão entre área foliar e massa radicular (FO/RA), área foliar específica (AFE) e taxa de crescimento de ramos (CRAM) em dez clones de *Coffea canephora* continuamente irrigados.

	A	g_s	C_i/C_a	E	DPV	ψ_{am}	ψ_{md}	E_D	K_L	DC	$^{13}\delta C$	$^{15}\delta N$	%N	%C	C/N	RMF	RMR	RMC	FO/RA	AFE
A																				
g_s	0,871																			
C_i/C_a	0,616	0,863																		
E	0,893	0,838	0,628																	
DPV	0,047	-0,104	<u>-0,227</u>	-0,016																
ψ_{am}	0,011	-0,023	0,001	-0,038	0,083															
ψ_{md}	<u>0,294</u>	0,173	-0,105	<u>0,297</u>	0,190	<u>-0,220</u>														
E_D	0,025	-0,061	<u>-0,224</u>	0,163	0,082	-0,129	0,441													
K_L	0,047	0,015	-0,119	0,117	0,150	-0,482	0,631	<u>0,298</u>												
DC	-0,515	-0,331	-0,065	-0,423	-0,184	0,194	-0,712	<u>-0,298</u>	-0,344											
$^{13}\delta C$	-0,200	-0,046	-0,554	-0,071	0,148	0,078	0,112	0,190	-0,032	0,060										
$^{15}\delta N$	-0,374	<u>-0,263</u>	-0,118	-0,429	<u>-0,219</u>	-0,068	-0,553	-0,403	-0,399	0,506	-0,144									
%N	0,135	-0,006	-0,208	0,096	0,493	-0,001	0,162	0,128	0,094	-0,304	0,025	-0,156								
%C	-0,028	-0,116	-0,134	-0,077	0,849	0,096	0,121	0,017	0,115	-0,028	0,155	-0,157	-0,039							
C/N	-0,139	-0,011	0,200	-0,113	-0,358	0,032	-0,159	-0,157	-0,107	<u>0,297</u>	0,016	0,135	-0,973	0,177						
RMF	-0,183	0,056	0,109	0,046	<u>-0,201</u>	-0,156	<u>0,227</u>	0,119	<u>0,258</u>	0,156	<u>0,225</u>	-0,180	-0,134	-0,150	0,113					
RMR	<u>0,283</u>	-0,280	-0,143	0,087	<u>0,274</u>	<u>0,229</u>	0,055	-0,059	-0,085	-0,367	<u>-0,249</u>	-0,196	0,203	0,192	-0,163	-0,809				
RMC	-0,184	-0,041	0,067	<u>-0,217</u>	-0,141	-0,137	-0,445	-0,088	<u>-0,262</u>	0,366	0,063	0,605	-0,128	-0,085	0,095	<u>-0,216</u>	-0,399			
FO/RA	-0,166	0,157	<u>0,238</u>	0,033	<u>-0,269</u>	-0,151	0,051	0,049	0,170	<u>0,299</u>	0,160	0,036	-0,186	-0,196	0,147	0,884	-0,930	0,165		
AFE	-0,409	-0,466	-0,430	<u>-0,244</u>	0,065	-0,350	-0,018	<u>0,272</u>	0,205	0,095	0,174	0,153	0,145	-0,014	-0,214	0,120	-0,170	0,096	0,002	
CRAM	<u>0,247</u>	0,112	0,101	<u>0,242</u>	<u>0,227</u>	0,163	-0,064	0,069	-0,189	-0,145	<u>0,216</u>	-0,139	0,168	0,159	-0,140	-0,192	<u>0,220</u>	-0,066	-0,329	<u>0,240</u>

Coeficientes de correlação em negrito e sublinhado são estatisticamente significantes a $P \leq 0,01$ e $P \leq 0,05$, respectivamente.

Tabela 3. Coeficientes de correlação de Pearson entre a taxa assimilatória líquida de carbono (A), condutância estomática (g_s), razão entre a concentração interna e ambiente de CO_2 (C_i/C_a), taxa transpiratória (E), déficit de pressão de vapor entre a folha e a atmosfera (DPV), potencial hídrico na antemanhã (ψ_{am}) e ao meio-dia (ψ_{md}), transpiração diária por área foliar (E_d), condutividade hidráulica aparente entre a folha e o solo (K_L), densidade do caule (DC), razão de massa foliar (RMR), razão de massa radicular (RMR), razão de massa caulinar (RMC), razão entre área foliar e massa radicular (FO/RA), área foliar específica (AFE) e taxa de crescimento de ramos (CRAM) em dez clones de *Coffea canephora* submetidos a deficiência hídrica do solo moderada.

	A	g_s	C_i/C_a	E	DPV	ψ_{am}	ψ_{md}	E_d	K_L	DC	RMF	RMR	RMC	FO/RA	AFE
A															
g_s	0,847														
C_i/C_a	-0,511	-0,035													
E	0,862	0,794	-0,304												
DPV	0,102	-0,104	-0,127	-0,088											
ψ_{am}	-0,446	-0,344	<u>0,257</u>	-0,360	0,083										
ψ_{md}	-0,444	-0,465	0,093	-0,321	0,190	0,805									
E_d	-0,064	0,008	0,101	-0,106	0,082	0,166	0,072								
K_L	-0,188	-0,200	0,034	-0,151	0,150	0,477	0,642	0,736							
DC	-0,423	-0,341	<u>0,242</u>	-0,490	-0,423	<u>0,232</u>	0,134	<u>0,238</u>	0,212						
RMF	-0,091	-0,310	0,434	-0,033	<u>-0,251</u>	0,072	<u>0,224</u>	-0,414	-0,105	0,076					
RMR	0,389	0,492	0,134	0,292	<u>0,294</u>	-0,482	-0,607	<u>0,271</u>	-0,159	-0,191	-0,765				
RMC	-0,353	-0,145	0,501	-0,319	-0,181	0,501	0,424	0,296	0,365	0,126	-0,576	-0,086			
FO/RA	-0,187	-0,348	0,306	-0,096	-0,249	0,128	<u>0,274</u>	-0,362	-0,047	0,138	0,937	-0,844	-0,378		
AFE	-0,313	-0,304	0,181	-0,185	0,065	<u>0,296</u>	<u>0,277</u>	0,011	0,077	0,352	0,049	<u>-0,263</u>	<u>0,258</u>	0,027	
CRAM	-0,366	-0,179	0,351	-0,309	0,210	<u>0,298</u>	<u>0,267</u>	0,325	0,365	0,256	-0,142	-0,022	<u>0,247</u>	-0,172	0,149

Coeficientes de correlação em negrito e sublinhado são estatisticamente significantes a $P \leq 0,01$ e $P \leq 0,05$, respectivamente.

Tabela 4. Coeficientes de correlação de Pearson entre a taxa assimilatória líquida de carbono (A), condutância estomática (g_s), razão entre a concentração interna e ambiente de CO_2 (C_i/C_a), taxa transpiratória (E), déficit de pressão de vapor entre a folha e a atmosfera (DPV), potencial hídrico na antemanhã (ψ_{am}) e ao meio-dia (ψ_{md}), transpiração diária por área foliar (E_d), condutividade hidráulica aparente entre a folha e o solo (K_L), densidade do caule (DC), composição isotópica do carbono ($^{13}\delta C$) e do nitrogênio ($^{15}\delta N$), teor de nitrogênio (%N) e carbono (%C), razão entre teor de carbono e nitrogênio (C/N), razão de massa foliar (RMR), razão de massa radicular (RMR), razão de massa caulinar (RMC), razão entre área foliar e massa radicular (FO/RA) e área foliar específica (AFE) e taxa de crescimento de ramos (CRAM) em dez clones de *Coffea canephora* submetidos a deficiência hídrica do solo severa.

	A	g_s	C_i/C_a	E	DPV	ψ_{am}	ψ_{md}	E_D	K_L	DC	$^{13}\delta C$	$^{15}\delta N$	%N	%C	C/N	RMF	RMR	RMC	FO/RA	AFE
A																				
g_s	0,945																			
C_i/C_a	-0,303	-0,027																		
E	0,828	0,828	-0,153																	
DPV	0,140	-0,192	-0,102	-0,090																
ψ_{am}	0,345	0,308	0,036	<u>0,293</u>	0,083															
ψ_{md}	0,383	0,323	-0,089	<u>0,295</u>	0,120	0,857														
E_D	0,346	0,326	0,022	<u>0,249</u>	0,052	0,622	0,545													
K_L	0,326	0,277	0,030	<u>0,218</u>	0,150	0,429	0,655	0,754												
DC	0,420	0,344	<u>-0,234</u>	<u>0,293</u>	-0,184	0,364	0,307	0,560	0,381											
$^{13}\delta C$	-0,444	-0,320	0,332	-0,378	0,148	-0,498	-0,447	-0,478	-0,379	-0,461										
$^{15}\delta N$	0,196	0,206	0,006	0,128	-0,049	<u>0,287</u>	0,371	0,255	0,327	<u>0,291</u>	0,030									
%N	-0,098	-0,155	<u>-0,242</u>	-0,325	0,493	-0,194	-0,108	-0,088	-0,103	0,057	0,208	0,148								
%C	-0,049	-0,111	-0,328	-0,177	0,549	<u>-0,300</u>	-0,166	-0,388	-0,328	-0,099	0,068	-0,104	0,658							
C/N	0,117	0,170	-0,192	0,324	-0,348	<u>0,223</u>	0,097	0,042	0,013	-0,030	<u>-0,281</u>	-0,149	-0,938	-0,496						
RMF	-0,075	-0,151	-0,329	-0,089	-0,121	-0,120	0,017	-0,325	-0,162	0,076	0,067	0,014	0,055	0,171	-0,033					
RMR	-0,083	0,003	<u>0,292</u>	0,054	0,214	-0,160	<u>-0,258</u>	-0,002	-0,192	-0,161	0,171	-0,171	0,115	0,210	-0,104	-0,765				
RMC	<u>0,221</u>	<u>0,231</u>	0,138	0,206	-0,141	0,389	0,302	0,505	0,367	0,126	-0,321	0,194	<u>-0,231</u>	-0,530	0,183	-0,576	-0,086			
FO/RA	-0,088	-0,152	<u>-0,263</u>	-0,126	<u>-0,229</u>	-0,049	0,041	<u>-0,219</u>	-0,121	0,138	0,044	-0,171	0,031	0,016	-0,027	-0,937	-0,844	-0,378		
AFE	0,385	0,330	-0,199	0,347	0,065	<u>0,283</u>	0,405	0,182	<u>0,238</u>	0,352	-0,328	-0,045	-0,154	-0,114	0,102	0,049	<u>-0,263</u>	<u>0,258</u>	0,027	
CRAM	<u>0,222</u>	0,182	-0,059	<u>0,254</u>	<u>0,297</u>	<u>0,297</u>	<u>0,282</u>	0,589	0,425	0,438	-0,359	0,377	<u>-0,231</u>	-0,382	<u>-0,239</u>	-0,158	-0,091	0,360	-0,137	<u>0,230</u>

Coeficientes de correlação em negrito e sublinhado são estatisticamente significantes a $P \leq 0,01$ e $P \leq 0,05$, respectivamente.

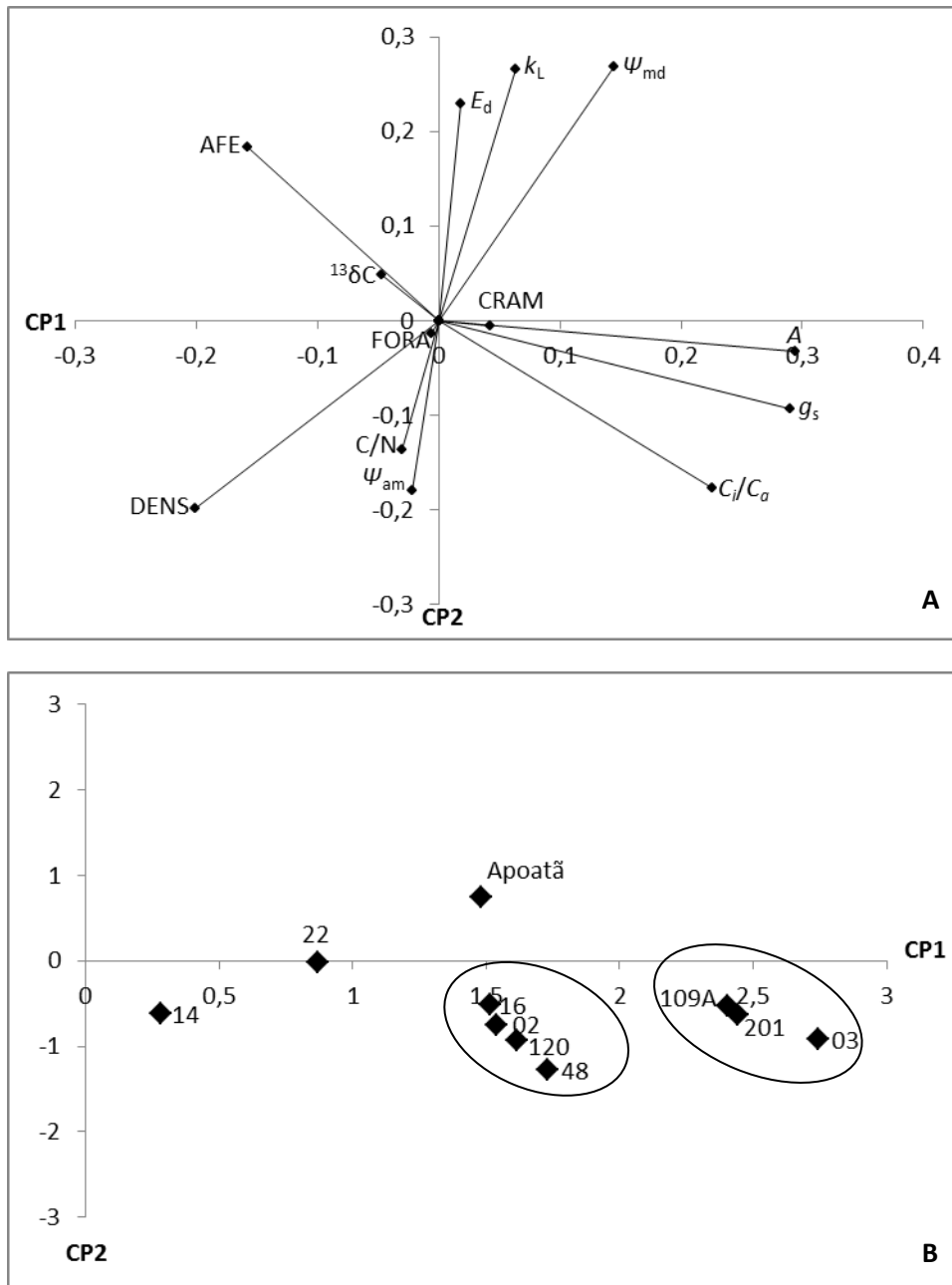


Figura 11. Análise dos dois primeiros componentes principais em dez clones de *Coffea canephora* continuamente irrigados. **A)** Coeficientes de ponderação associados às variáveis: taxa assimilatória líquida de carbono (A), condutância estomática (g_s), razão entre o CO_2 interno e ambiente (C_i/C_a), composição isotópica do carbono $^{13}\delta C$, razão entre o teor de carbono e nitrogênio (C/N), potencial hídrico na antemanhã (Ψ_{am}) e ao meio-dia (Ψ_{md}), condutividade hidráulica aparente entre a folha e o solo (K_L), transpiração por área foliar (E_d), área foliar específica (AFE), densidade do caule (DC), taxa de crescimento de ramos (CRAM) e razão entre área foliar e massa radicular (FO/RA), nos dois primeiros componentes principais (CP1 e CP2). **B)** Escores relativos aos dez clones obtidos em relação aos CP1 e CP2.

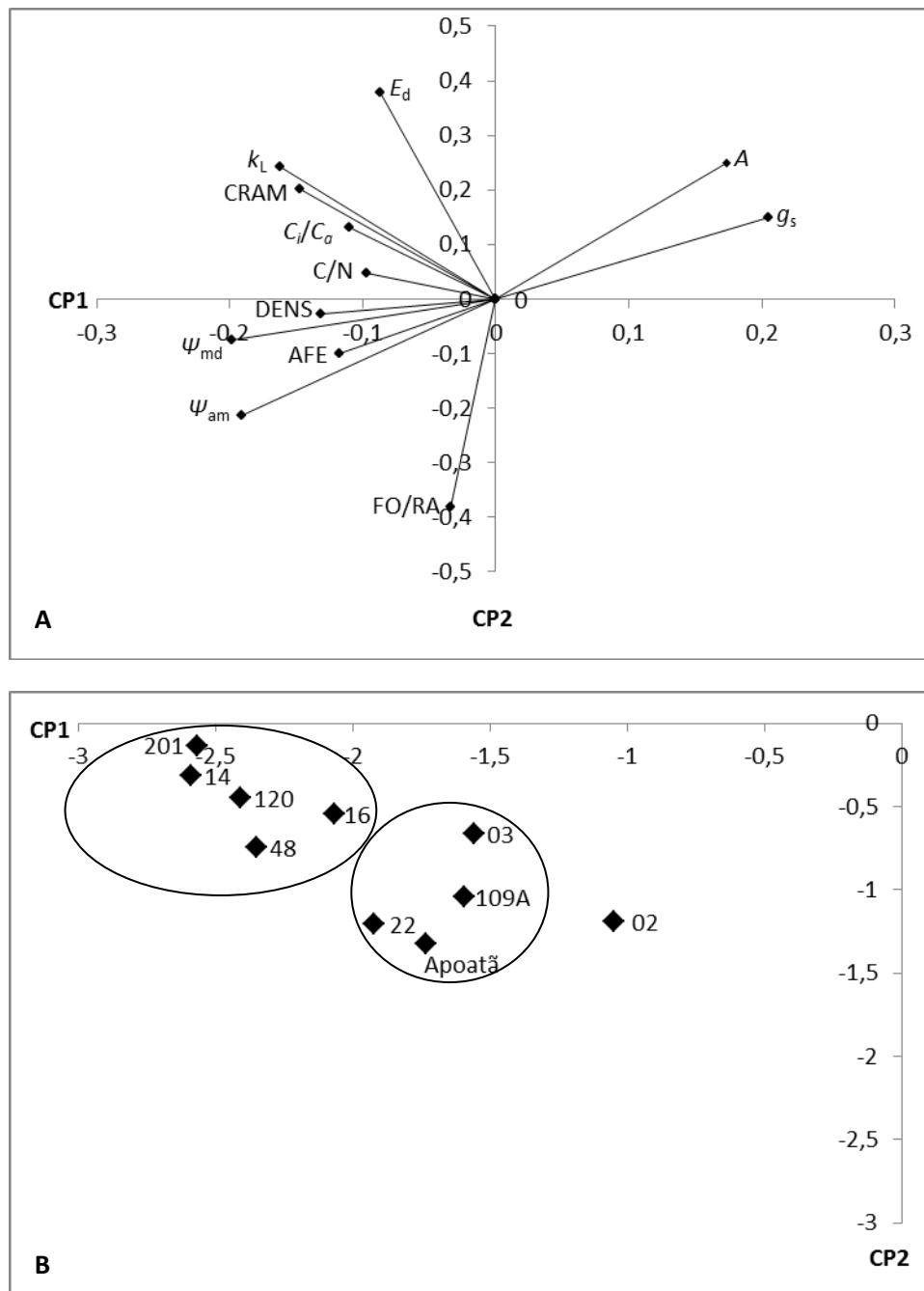


Figura 12. Análise dos dois primeiros componentes principais em dez clones de *Coffea canephora* sob deficiência hídrica do solo moderada. **A)** Coeficientes de ponderação associados às variáveis: taxa assimilatória líquida de carbono (A), condutância estomática (g_s), razão entre o CO_2 interno e ambiente (C_i/C_a), potencial hídrico na antemanhã (Ψ_{am}) e ao meio-dia (Ψ_{md}), condutividade hidráulica aparente entre a folha e o solo (K_L), transpiração por área foliar (E_d), área foliar específica (AFE), densidade do caule (DC), taxa de crescimento de ramos (CRAM) e razão entre área foliar e massa radicular (FO/RA), nos dois primeiros componentes principais (CP1 e CP2). **B)** Escores relativos aos dez clones obtidos em relação aos CP1 e CP2.

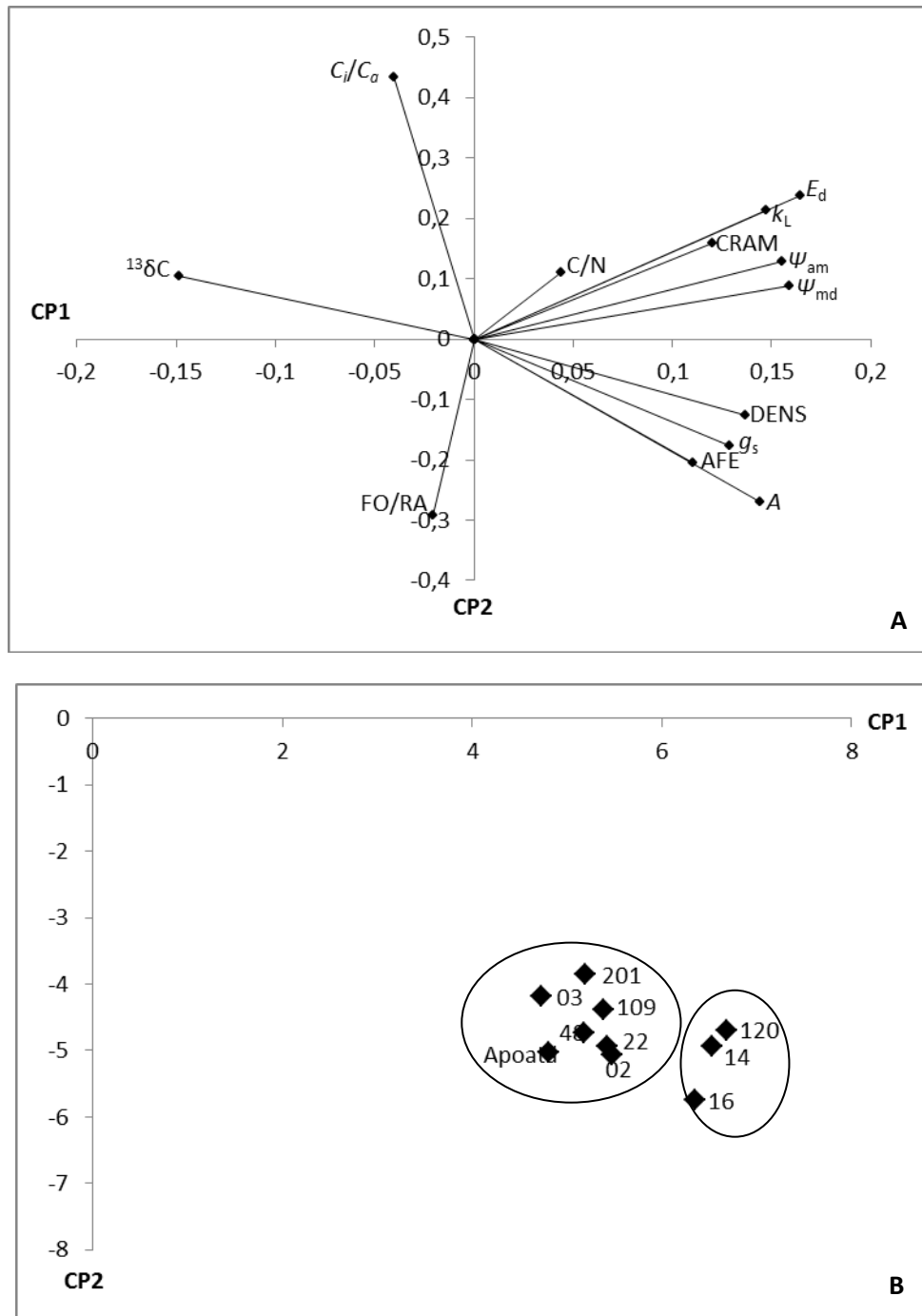


Figura 13. Análise dos dois primeiros componentes principais em dez clones de *Coffea canephora* sob deficiência hídrica do solo severa. **A)** Coeficientes de ponderação associados às variáveis: taxa assimilatória líquida de carbono (A), condutância estomática (g_s), razão entre o CO_2 interno e ambiente (C_i/C_a), composição isotópica do carbono $^{13}\delta C$, razão entre o teor de carbono e nitrogênio (C/N), potencial hídrico na antemanhã (Ψ_{am}) e ao meio-dia (Ψ_{md}), condutividade hidráulica aparente entre a folha e o solo (K_L), transpiração por área foliar (E_d), área foliar específica (AFE), densidade do caule (DC), taxa de crescimento de ramos (CRAM) e razão entre área foliar e massa radicular (FO/RA), nos dois primeiros componentes principais (CP1 e CP2). **B)** Escores relativos aos dez clones obtidos em relação aos CP1 e CP2.

4. DISCUSSÃO

Divergência funcional em *C. canephora* em condições irrigadas

A análise de componentes principais demonstrou que a divergência funcional entre os 10 clones estudados foi, em boa extensão, governada por variáveis associadas ao ganho de carbono (CP1) e de características associadas com o uso da água (CP2). Particularmente no que respeita ao ganho de carbono, a análise das relações individuais entre A , g_s e a razão C_i/C_a ilustra a asserção supracitada. Por exemplo, a forte dependência de A em relação a g_s foi acompanhada de incrementos na razão C_i/C_a . Isso sugere que potenciais diferenças em A , sob irrigação plena, devem ser mais uma função de limitações bioquímicas na capacidade de fixação do CO_2 , em vez de restrições associadas a limitações estomáticas. Registre-se que, apesar de se ter demonstrado uma relação forte e linear entre g_s e condutância mesofilica em *C. canephora* (Cavatte et al., 2008), não se podem descartar possíveis limitações difusivas, em nível de mesófilo, para a maximização das taxas fotossintéticas.

Em bases teóricas, um aumento da razão C_i/C_a deveria acarretar menor discriminação isotópica do carbono (valores mais negativos de $\delta^{13}C$), conforme proposto por Farquhar et al. (1989). Isso, entretanto, não foi aqui observado, como demonstram os coeficientes de correlações univariada e multivariada. Deve-se salientar, no entanto, que os valores de $\delta^{13}C$ refletem mais adequadamente a relação entre A e g_s (razão A/g_s) e não a relação entre A e E (razão A/E) (Mitchell et al., 2008), uma vez que a transpiração depende não somente de g_s , mas também do DPV e da arquitetura da copa e, por extensão, do grau de acoplamento entre a copa e a atmosfera adjacente à planta. Por exemplo, E_d por unidade de área foliar, no clone 14, pode ser exatamente reflexo de maior grau de acoplamento com a atmosfera adjacente à copa, em face de sua menor biomassa total e menor área foliar. Portanto, em função de diferenças de arquitetura de copa e das respostas dos clones ao DPV, é provável que tenha ocorrido diferenças na extensão da perda de água via transpiração para um dado valor de g_s . Em condições de ampla irrigação, a interpretação de diferenças em $\delta^{13}C$ com respeito ao ganho de carbono por unidade de água deve, pois, ser vista com cautela. Em todo o caso, à luz dos dados apresentados, a utilização de $\delta^{13}C$ para compararem-se clones de *C. canephora* é, conseqüentemente, muito limitada.

Contrariamente aos dados de $\delta^{13}\text{C}$, observou-se uma relação significativa e consistente entre $\delta^{15}\text{N}$ e os componentes de trocas gasosas (A e g_s) e entre $\delta^{15}\text{N}$ e variáveis relacionadas com o uso da água (Ψ_{md} , E_d , K_L e DC). A princípio, essas relações sugerem que $\delta^{15}\text{N}$ poderia ser utilizado como um bom índice integrador para explicar a divergência funcional entre os clones avaliados, no que concerne ao ganho de carbono e ao uso da água. Desde que as plantas foram cultivadas sob mesmas condições, diferenças em $\delta^{15}\text{N}$ devem representar, em larga extensão, diferenças genótípicas na discriminação do ^{15}N em relação ao ^{14}N (Robinson et al., 2000), nas raízes e/ou nas folhas. Em nível foliar, aumentos em $\delta^{15}\text{N}$ podem indicar perda de nitrogênio na forma de compostos voláteis usualmente empobrecidos em ^{15}N (e.g., NH_3 , cuja $\delta^{15}\text{N}$ chega a -40‰; Handley et al., 1999). Sugere-se que tais perdas ocorram primordialmente via estômatos e, portanto, maior g_s sugeriria maior enriquecimento de ^{15}N nos tecidos foliares (Robinson et al., 2000; Evans, 2001). Similarmente, as correlações entre $\delta^{15}\text{N}$ e variáveis associadas ao uso da água poderiam ser explicadas por aumento da abertura estomática associada a uma maior eficiência hidráulica da planta. Não obstante, as correlações negativas entre g_s e $\delta^{15}\text{N}$, e a falta de correlação entre $\delta^{15}\text{N}$ e $\delta^{13}\text{C}$, sugerem que maior $\delta^{15}\text{N}$ não tenha sido resultante de maior g_s (e indiretamente de maior A). Na falta de um modelo mecanístico que permita explicar as variações de $\delta^{15}\text{N}$ com respeito às variações no ganho de carbono e uso da água (Handley et al., 1997, 1999; Evans, 2001), torna-se difícil interpretar adequadamente as correlações aqui observadas entre aquelas variáveis. Por essa razão, optou-se por não incluir os dados de $\delta^{15}\text{N}$ na análise dos componentes principais.

A análise do CP2 sugere que os clones com maiores capacidades de uso de água (maiores Ψ_{md} , E_d , K_L e RMR, além de menor DC) podem suportar maiores magnitudes de trocas gasosas. Estes resultados sugerem um balanço coordenado entre a capacidade fotossintética foliar e a capacidade de suprimento de água do sistema raiz/caule, conforme demonstrado em outras espécies lenhosas (e.g., Meinzer, 2003; Jones et al., 2010). Portanto, as relações positivas e negativas entre suprimento hidráulico e fotossíntese, em *C. canephora*, devem representar uma divergência funcional para ser explorada na seleção de materiais para distintos ambientes quanto à disponibilidade hídrica. Deve-se salientar que, apesar de não se ter observado significância nas correlações univariadas entre trocas gasosas (medidas instantâneas) com K_L e com E_d

(medidas integradas), correlações significativas univariadas entre DC com A e DC com g_s foram encontradas, e também entre DC e E_d e entre DC e K_L , sugerindo que DC, um parâmetro de fácil mensuração, pode ser um indicador integrativo para se descrever a capacidade de transporte de água para a parte aérea. Em alguns estudos, DC tem sido correlacionada com a eficiência hidráulica (ver Meinzer, 2003), mas nem sempre se observam correlações positivas entre DC e K_L (e.g., Mitchell et al., 2008), em oposição aos dados deste estudo. Tendo-se em mente que a eficiência de condução de água aumenta com a quarta potência do diâmetro do conduto (lei de Hagen-Poiseuille), salienta-se que DC pode ter pouco efeito sobre a eficiência hidráulica, na medida em que uma mesma área de lúmen pode ser dividida em muitos condutos de baixo calibre (pequena eficiência de transporte) ou, alternativamente, em poucos vasos com grande calibre. Todavia, maior DC em *C. canephora* está provavelmente muito mais associada com vasos de menor lúmen (resultados preliminares; dados não mostrados). Nesse contexto, a correlação negativa entre DC e RMR, e a correlação positiva entre DC e a razão FO/RA, sugerem, pelo menos circunstancialmente, que os clones com menor DC (e.g., Apoatã) e, portanto, presumivelmente com maior eficiência hidráulica, devem investir maiores quantidades de biomassa no sistema radicular. Isso deve propiciar segurança hidráulica contra a ocorrência de cavitação (Meinzer et al., 2001), e possivelmente a maior magnitude de trocas gasosas compensaria os custos de formação de um sistema radicular mais robusto. De modo oposto, a alta DC observada em alguns clones (e.g., clone 14) limitaria a eficiência hidráulica e reduziria a necessidade de altos investimentos na formação de um sistema radicular mais robusto.

A análise do CP1 sugere que AFE pode ser usada para prever a capacidade fotossintética por unidade de área foliar em *C. canephora*. Com efeito, associações individuais entre AFE com A , g_s e razão C_i/C_a foram altamente significativas. Tais relações têm sido observadas em outras espécies quando as plantas são cultivadas sob plena exposição solar (ver Poorter et al., 2009). Desde que AFE não se correlacionou com a razão C/N, é de se esperar que menor AFE (i.e., maior volume por área de mesófilo) deva resultar em maior A simplesmente em função de uma maior quantidade de maquinaria fotossintética por unidade de área foliar, em vez de aumentos intrínsecos na capacidade fotossintética *per se*, via aumentos absolutos em investimento em enzimas e outros compostos associados à fotossíntese. A princípio, devido à grande facilidade e rapidez (e baixíssimo custo) para se estimar AFE, esse parâmetro pode ser

de especial interesse para identificarem-se genótipos com maiores capacidades fotossintéticas sob condições não-estressantes. Isso seria particularmente importante ao se explorar um grande número de genótipos ou linhagens em programas de melhoramento genético do cafeeiro. Não obstante, a variação relativamente pequena em AFE entre os clones estudados pode limitar o seu uso como uma característica de maior relevância para o ranqueamento de genótipos com distintas capacidades fotossintéticas.

Divergência funcional em *C. canephora* sob deficiência hídrica

De maneira geral, a partição de biomassa foi profundamente afetada pelo déficit hídrico, observando-se as clássicas respostas de aumento relativo de biomassa para o sistema radicular em detrimento da parte aérea, especialmente folhas (Poorter e Nagel, 2000). As exceções foram os clones 02 e Apatã, demonstrando baixa plasticidade fenotípica na partição de biomassa, em resposta à seca. Ressalte-se, contudo, que o Apatã, cuja RMR não respondeu à disponibilidade hídrica, mostrou, em contraste, o maior incremento relativo em DC (75%), ao passo que o clone 109A, com o maior aumento porcentual em RMR (75%), não exibiu qualquer variação significativa em DC. Estes dois materiais foram exatamente os que exibiram os maiores decréscimos em K_L (~70%), sob déficit hídrico severo.

O aumento em RMR, sob seca, em plantas cultivadas em vasos, não necessariamente resulta em maior taxa de absorção e/ou uso da água, em função do confinamento do sistema radicular. Apesar de não se ter detectado qualquer restrição aparente ao crescimento radicular (dados não mostrados), maior biomassa radicular e maior RMR podem não ser acompanhadas de maior profundidade do sistema radicular, conforme demonstrado por Pinheiro et al. (2005) analisando quatro clones de *C. canephora* em grandes recipientes de cultivo (120 L). Em todo o caso, a correlação negativa observada entre RMR e Ψ_{am} (apenas déficit hídrico moderado) e entre RMR e Ψ_{md} sugeriria, a princípio, uma exaustão mais rápida da água disponível no solo, com o aumento de RMR. Deve-se salientar que, como os clones estavam sob mesmo potencial hídrico do solo, diferenças em Ψ_{am} , particularmente as observadas sob deficiência hídrica severa, devem refletir diferenças na capacidade de absorção de água e/ou de transporte de água, desde a raiz até as folhas. Nesse caso, é lícito sugerir que potenciais

hídricos (Ψ_{am} e Ψ_{md}) mais negativos tenham sido resultantes da ocorrência de cavitação. Com efeito, atributos mais conservativos em termos do uso da água disponível, como maior DC, correlacionaram-se positivamente com o potencial hídrico (Ψ_{am} e Ψ_{md}), E_d e K_L , especialmente sob seca severa. Coletivamente, essas relações sugerem que materiais com maior DC exaurem a água disponível mais lentamente e, em função de sua segurança hidráulica contra a cavitação, mantêm uma maior eficiência hidráulica, sob condições de deficiência hídrica severa, resultando em melhor hidratação de seus tecidos. Isso deve permitir a manutenção, ainda que parcial, do crescimento, conforme evidenciado pelas correlações positivas entre taxa de crescimento de ramos com Ψ_{am} e Ψ_{md} e com DC.

Sob déficit hídrico moderado, observou-se uma forte dependência de A em relação a g_s , porém, ao contrário do observado nas plantas-controle, houve uma relação negativa entre A e a razão C_i/C_a . Isso sugere que limitações difusivas (estomáticas) contribuíram grandemente para as reduções observadas nas taxas de fotossíntese, fato bem evidenciado com a análise dos componentes principais (CP1 e CP3; vide Anexo 1). Tal análise demonstra que, sob seca moderada, maiores A e g_s foram largamente relacionadas negativamente com as variáveis associadas ao uso da água (CP1), fato também geralmente confirmado analisando-se as relações individuais entre essas características. Em contraste, sob deficiência hídrica severa, a manutenção parcial das trocas gasosas foi, em grande extensão, dependente de um status hídrico mais favorável (CP1). Apesar da correlação negativa entre A e a razão C_i/C_a , evidenciando limitações difusionais à fotossíntese, a análise de CP2 sugere que limitações não-estomáticas possam também desempenhar um papel preponderante nas restrições globais à fixação do carbono. Estes resultados são consistentes com os de Pinheiro et al. (2004) e de Praxedes et al. (2006), que relataram uma exacerbação das limitações não-estomáticas à fotossíntese, na medida em que a deficiência hídrica se acentua.

Coletivamente, os resultados acima explorados demonstram que materiais com altas taxas do uso da água podem ter um bom desempenho em condições de farto suprimento hídrico como também sob condições de seca moderada. Clones com tal comportamento devem ser, pois, recomendados para regiões sujeitas a curtos períodos de déficit hídrico; porém, em áreas onde a deficiência hídrica pode ser expressiva, a exploração de clones com características associadas a altas taxas do uso da água pode resultar em completo insucesso do cafezal, na medida em que isso resulta em rápida

redução da disponibilidade de água do solo. Sem recomposição das reservas hídricas do solo, espera-se exacerbação da cavitação e menor hidratação dos tecidos das plantas, o que pode acarretar, em última instância, em ocorrência de escaldadura e extensiva desfolha, conforme se vê usualmente em campo.

É de se ressaltar que, na medida em que A e g_s diminuem em paralelo, porém com redução da razão C_i/C_a , a discriminação de ^{13}C em relação ao isótopo ^{12}C diminuiu, resultando, de modo geral, em valores menos negativos de $\delta^{13}\text{C}$ (CP1 e CP4), sob déficit hídrico severo. Isso sugere um aumento na eficiência do uso da água (Farquhar et al., 1989). As análises univariadas e multivariadas evidenciam uma associação negativa entre $\delta^{13}\text{C}$ e as variáveis associadas ao uso da água, e entre $\delta^{13}\text{C}$ e aquelas variáveis associadas ao ganho de carbono, sugerindo, portanto, uma relação proporcional entre o ganho do carbono e o uso da água. Nesse contexto, o uso de $\delta^{13}\text{C}$ pode ser uma alternativa promissora para identificarem-se genótipos com melhor desempenho, sob deficiência hídrica. Em todo o caso, comparando-se estes resultados com os das plantas-controle, sugere-se que o desempenho de clones com maior eficiência do uso da água em condições de seca não pode ser predito a partir da análise de $\delta^{13}\text{C}$ em condições de plena irrigação. Estes resultados contrastam com os de Meinzer et al. (1990), que sugeriram que genótipos de *C. arabica* com maior discriminação isotópica (valores mais negativos de $\delta^{13}\text{C}$) em condições irrigadas (plantas no campo) exaurem a água do solo mais rapidamente e sofrem de sintomas da seca mais precocemente quando a irrigação foi suspensa, em comparação com os materiais com maior $\delta^{13}\text{C}$, sob irrigação. Portanto, $\delta^{13}\text{C}$ obtido em plantas irrigadas poderia ser usado para prever o desempenho de genótipos sob condições de seca em *C. arabica*. Enfatiza-se, todavia, que um pequeno número de genótipos foi testado por Meinzer et al. (1990), e suas conclusões devem, pois, ser tomadas com cautela. Ademais, não se sabe até que ponto as relações entre fotossíntese e capacitância hidráulica em *C. arabica* podem ser extrapoladas para *C. canephora*.

5. CONCLUSÃO

Considerando-se que 90-95% da massa seca das plantas se derivam da fotossíntese, não é difícil perceber que a produção depende, direta ou indiretamente, da magnitude das taxas fotossintéticas (Khanna-Chopra, 2000). Entretanto, taxas de trocas gasosas, como as obtidas com analisadores de gases a infravermelho, são medidas pontuais e altamente dependentes das condições atmosféricas durante as suas aferições. Ademais, a taxa de fotossíntese obtida numa folha em particular não reflete, quase sempre, o comportamento da planta inteira (DaMatta, 2004). Portanto, o uso de variáveis mais robustas (não-instantâneas), que permita uma avaliação mais integrada do desempenho da planta, pode ser de capital importância para se tentar prever a divergência genética dentro da espécie. Nesse contexto, variáveis associadas ao uso da água, como DC , Ψ_{md} e E_d , e às trocas gasosas, como $\delta^{13}C$ (sob déficit hídrico), podem ser ferramentas úteis na identificação de genótipos promissores, em resposta à disponibilidade hídrica, especialmente porque são de fácil medição e exibiram uma amplitude substancial entre os clones. Em contraste, variáveis como AFE e C/N, que, apesar de terem sido largamente correlacionadas com o ganho de carbono nas análises multivariadas, exibiram baixa magnitude de variação entre os clones e, portanto, teriam um valor mais limitado. Com efeito, variações intra-específicas em AFE, em plantas sob condições similares de crescimento, são de fato usualmente baixas (Poorter et al., 2009).

Como um todo, os resultados demonstraram que as limitações ao ganho de carbono foram grandemente associadas a restrições hidráulicas, sob condições de disponibilidade hídrica adequada. Por outro lado, clones com maiores limitações hidráulicas podem ser mais bem adaptados e, portanto, recomendados para ambientes sujeitos a períodos secos mais prolongados. Resta demonstrar a generalidade dos resultados ora apresentados, em condições de campo.

6. REFERÊNCIAS

- Antunes WC, Pompelli MF, Carretero DM, DaMatta FM** (2008) Allometric models for non-destructive leaf area estimation in coffee (*Coffea arabica* and *Coffea canephora*). *Annals of Applied Biology*, **153**: 33–40.
- Cavatte PC, Martins SCV, Wolfgramm R, DaMatta FM** (2008) Physiological responses of two coffee (*Coffea canephora*) genotypes to soil water deficit. In: Sanchez JM (Ed.), *Droughts: Causes, Effects and Predictions*. Nova Science Publishers, New York, pp. 306-330.
- Centurion JF, Adreoli** (2000) Regime hídrico de alguns solos de Jaboticabal. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, **24**: 701-709.
- Cornic G** (1994) Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis. In: Baker NR, Bowyer JR (Eds.), *Photoinhibition of Photosynthesis: From Molecular Mechanisms to the Field*. Bios Scientific Publishers, Oxford, pp. 297–311.
- Cornic G** (2000) Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture not by affecting ATP synthesis. *Trends in Plant Sciences*, **5**: 187-188.
- Chaves MM** (1991) Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany*, **42**: 1-16.
- Davis AP, Govaerts R, Bridson DM, Stoffelen P** (2006) An annotated taxonomic conspectus of the genus *Coffea* (Rubiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, **152**: 465– 512.
- DaMatta FM, Rena AB** (2001) Tolerância do café à seca. In: Zambolim L (Ed.) *Tecnologias de Produção de Café com Qualidade*. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, pp. 65-100.
- DaMatta FM** (2004) Exploring drought tolerance in coffee: A physiological approach with some insights for plant breeding. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, **16**: 1-6.
- DaMatta FM, Ramalho JDC** (2006) Impact of drought and temperature stress on coffee physiology and production: a review. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, **18**: 55-81.
- DaMatta FM, Ronchi CP, Maestri M, Barros RS** (2007) Ecophysiology of coffee growth and production. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, **19**: 485-510.
- Ehleringer JR, Hall AE, Farquhar GD** (1993) *Stable isotopes and plant carbon–water relations*. Academic Press, San Diego, 555 p.

Evans JR, von Caemmerer S, Setchell BA, Hudson GS (1994) The relationship between CO₂ transfer conductance and leaf anatomy in transgenic tobacco with a reduced content of Rubisco. *Australian Journal of Plant Physiology*, **21**: 475-495.

Evans DE (2001) Physiological mechanisms influencing plant nitrogen isotope composition. *Trends in Plant Science*, **3**: 121-126.

Farquhar GD, Ehleringer JR, Hubick T (1989) Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **40**: 503-537.

Farquhar GD, O'Leary MH, Berry JA (1982) On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, **9**: 121-137.

Ferrão RG, Ferrão MAG, Fonseca AFA, Pacova BEV (2007a) Melhoramento genético de *Coffea canephora*. In: Ferrão RG, Bragança SM, Ferrão MAG, De Muner LH (Eds.) *Café Conilon*. Incaper, Vitória, pp. 123-173.

Ferrão RG, Fonseca AFA, Ferrão MAG, Bragança SM, Verdin Filho AC, Volpi PS (2007b) Cultivares de café conilon. In: Ferrão RG, Bragança SM, Ferrão MAG, De Muner LH (Eds.) *Café Conilon*. Incaper, Vitória, pp. 205-225.

Giménez C, Mitchell VJ, Lawlor DW (1992) Regulation of photosynthesis rate of two sunflower hybrids under water stress. *Plant Physiology*, **98**: 516-524.

Gunasekera D, Berkowitz GA (1993) Use of transgenic plants with Rubisco antisense DNA to evaluate the rate limitation of photosynthesis under water stress. *Plant Physiology*, **103**: 629-635.

Handley LL, Robinson D, Foster BP, Ellis RP, Scrimgeour CM, Gordon DC, Nevo E, Raven JA (1997) Shoot ¹⁵δN correlates with genotype and salt stress in barley. *Planta*, **201**: 100-102.

Handley LL, Austin AT, Robinson D, Scrimgeour CM, Raven JA, Heaton THE, Schmidt S, Stewart GR (1999) The ¹⁵N natural abundance (¹⁵δN) of ecosystem samples reflects measures of water availability. *Australian Journal of Plant Physiology*, **26**: 185-199.

Khanna-Chopra R (2000) Photosynthesis in relation to crop productivity. In: Yunus M, Pathre U, Mohanty P (Eds.), *Probing Photosynthesis*. Taylor & Francis, London, pp. 263-280.

Jones HG (1992) *Plants and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant physiology*, 2nd ed. Cambridge University Press, New York, 428p.

- Jones TJ, Luton CD, Santiago LS, Goldstein G** (2010) Hydraulic constraints on photosynthesis in subtropical evergreen broad leaf forest and pine woodland trees of the Florida Everglades. *Trees*, **24**: 471-478.
- Lawlor DW** (1995) The effects of water deficit on photosynthesis. In: Smirnoff N (Ed.), *Environmental and Plant Metabolism-Flexibility and Acclimation*. Bios Scientific Publisher, Oxford, pp. 129-160.
- Lichtenthaler HK** (1998) The stress concept in plants: an introduction. In: Csermely P, (Ed.), *Stress of Life: From Molecules to Man*. Annals of the New York Academy of Sciences, **851**: 187-98.
- Loreto F, Harley PC, Marco GD, Sharkey TD** (1992) Estimation of mesophyll conductance to CO₂ flux by three different methods. *Plant Physiology*, **98**: 1437-1443.
- Markesteijn L, Poorter L** (1999) Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought and shade-tolerance. *Journal of Ecology*, **97**: 311-325.
- Maroco JP, Rodrigues ML, Lopes C, Chaves MM** (2002) Limitations to leaf photosynthesis in field-grown grapevine under drought - metabolic and modeling approaches. *Functional Plant Biology*, **29**: 451-459.
- Medrano H, Parry MAJ, Socias X, Lawlor DW** (1997) Long term water stress inactivates Rubisco in subterranean clover. *Annals of Applied Biology*, **131**: 491-501.
- Meinzer F** (2003) Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia*, **134**: 1-11.
- Meinzer FC, Goldstein G, Grantz DA** (1990) Carbon isotope discrimination in coffee genotypes grown under limited water supply. *Plant Physiology*, **92**:130-135.
- Meinzer FC, Goldstein G, Andrade JL** (2001) Regulation of water flux through tropical forest canopy trees: do universal rules apply? *Tree Physiology*, **21**: 19-26.
- Mitchell PJ, Veneklaas EJ, Lambers H, Burgess SSO** (2008) Using multiple trait associations to define hydraulic functional types in plant communities of south-western Australia. *Oecologia*, **158**: 335-397.
- Parry MAJ, Andralojc PJ, Khan S, Lea PJ, Keys AJ** (2002) Rubisco activity: effects of drought stress. *Annals of Botany*, **89**: 833-839.
- Pinheiro HA, DaMatta FM, Chaves ARM, Loureiro ME, Ducatti C** (2004) Drought tolerance in relation to protection against oxidative stress in clones of *Coffea canephora* subjected to long-term drought. *Plant Science*, **167**: 1307-1314.

Pinheiro HA, DaMatta FM, Chaves ARM, Loureiro ME, Ducatti C (2005) Drought tolerance is associated with rooting depth and stomatal control of water use in clones of *Coffea canephora*. *Annals of Botany*, **96**: 101-108.

Poorter H, Nagel O (2000) The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology*, **27**: 595–607.

Poorter H, Niinemets U, Poorter L, Wright IJ, Villar R (2009) Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, **182**: 565-588.

Praxedes SC, DaMatta FM, Loureiro ME, Ferrão MAG, Cordeiro AT (2006) Effects of long-term soil drought on photosynthesis and carbohydrate metabolism in mature robusta coffee (*Coffea canephora* Pierre var. *kouillou*) leaves. *Environmental and Experimental Botany*, **56**: 263–273.

Rencher AC (2002) *Methods of Multivariate Analysis*. 2nd ed. Wiley, New York, 740p.

Robinson D, Handley LL, Srimgeour CM, Gordon DC, Forster BP, Ellis R P (2000) Using stable isotope natural abundance (¹⁵δN and ¹³δC) to integrate the stress responses of wild barley (*Hordeum spontaneum* C Koch) genotypes. *Journal of Experimental Botany*, **51**: 41–50.

Ronchi CP, DaMatta FM (2007) Aspectos fisiológicos do café conilon. In: Ferrão RG, Bragança SM, Ferrão MAG, De Muner LH (Eds.) *Café Conilon*. Incaper, Vitória, pp. 95-115.

Sistema de Análises Estatísticas e Genéticas, SAEG (1993) versão 5.0, Fundação Arthur Bernardes, Viçosa.

Sousa MBA, Mantovani EC, Souza LO, Buffon VB, Bonomo R (2003) Avaliação de irrigação em propriedades de café conilon no norte do Espírito Santo. In *Irrigação do cafeeiro: informações técnicas e coletâneas de trabalhos*. Associação dos Engenheiros Agrícolas de Minas Gerais, Viçosa, p.260.

Steponkus PL, Cutler JM, O'toole JC (1980) Adaptation to water stress in rice. In: Turner NC, Kramer PJ (Eds.) *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. Wiley Interscience, New York, pp. 401-418.

Tardieu F (2005) Plant tolerance to water deficit: physical limits and possibilities for progress. *Comptes Rendus Geoscience*, **337**: 57-67.

Tezara W, Mitchell WJ, Driscoll SD, Lawlor DW (1999) Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature*, **401**: 914-917.

von Caemmerer S, Evans JR, Hudson GS, Andrews TJ (1994) The kinetics of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase *in vivo* inferred from measurements of photosynthesis in leaves of transgenic tobacco. *Planta*, **195**: 88-97.

Younis HM, Boyer JS (1979) Conformation and activity of chloroplast coupling factor exposed to low chemical potential of water in cells. *Biochimica et Biophysica Acta*, **548**: 328-340.

7. ANEXO

Anexo. Coeficientes de correlação dos componentes principais em dez clones de *Coffea canephora* continuamente irrigados, sob condição de deficiência hídrica moderada e severa do solo. Abreviações: A = taxa assimilatória líquida de carbono, g_s = condutância estomática, C_i/C_a = razão entre o CO_2 interno e ambiente, Ψ_{am} = potencial hídrico na antemanhã, Ψ_{md} = potencial hídrico ao meio-dia, E_d = transpiração por área foliar, K_L = condutividade hidráulica aparente entre a folha e o solo, DC = densidade do caule, ^{13}C = composição isotópica do carbono, C/N = razão entre teor de carbono e nitrogênio, $CRAM$ = taxa de crescimento de ramos, AFE = área foliar específica, FO/RA = razão entre área foliar e massa radicular.

Regime hídrico	Parâmetros	CP1	CP2	CP3	CP4	CP5	
Controle	A	0,92496	-0,08988	0,18563	-0,02686	-0,09541	
	g_s	0,91285	-0,25662	-0,10865	0,19964	-0,11264	
	C_i/C_a	0,71047	-0,48745	-0,22504	0,26564	-0,21591	
	Ψ_{am}	-0,07052	-0,49675	0,41573	0,03943	0,60814	
	Ψ_{md}	0,45529	0,74119	-0,10214	-0,02236	0,34853	
	E_d	0,05860	0,63180	0,07253	0,29022	0,24954	
	K_L	0,19881	0,73288	-0,39466	-0,08613	-0,05706	
	DC	-0,63302	-0,54744	-0,26847	0,18424	-0,12207	
	^{13}C	-0,14747	0,13504	0,07999	0,79377	0,30181	
	C/N	-0,09643	-0,37720	-0,41693	0,08992	0,19428	
	$CRAM$	0,13436	-0,01584	0,71170	0,44274	-0,26679	
	AFE	-0,49814	0,50809	0,14385	0,28443	-0,49710	
	FO/RA	-0,02000	-0,03688	-0,75386	0,42422	0,02054	
Moderado	A	0,79760	0,29214	0,33018	-0,09444		
	g_s	0,67429	0,49071	0,00161	-0,15673		
	C_i/C_a	-0,42801	0,25936	-0,68620	-0,05030		
	Ψ_{am}	-0,74314	-0,04182	0,27516	-0,14408		
	Ψ_{md}	-0,77115	-0,14720	0,39967	-0,35548		
	E_d	-0,33830	0,74514	0,30313	0,33350		
	K_L	-0,62924	0,47650	0,54118	-0,04922		
	DC	-0,51079	-0,05457	-0,13888	0,65159		
	$CRAM$	-0,57141	0,39508	-0,24647	-0,12627		
	AFE	-0,45625	-0,19529	-0,19949	0,27859		
	FO/RA	-0,13216	-0,74990	0,32945	-0,04638		
	Severo	A	0,69735	-0,44101	0,48583	-0,18702	0,08975
		g_s	0,62343	-0,28920	0,64404	-0,17181	0,13183
C_i/C_a		-0,19584	0,71282	0,35518	0,07406	0,13367	
Ψ_{am}		0,74933	0,21069	-0,14419	0,27184	0,36352	
Ψ_{md}		0,76916	0,14369	-0,21837	0,18023	0,49330	
E_d		0,79457	0,38981	-0,16676	-0,24775	-0,10233	
K_L		0,71242	0,39930	-0,18962	-0,23039	0,11416	
DC		0,66032	-0,20755	-0,24288	-0,20320	-0,31037	
^{13}C		-0,71655	0,17110	0,06880	-0,24926	0,20781	
C/N		0,21219	0,18194	0,38117	0,77648	-0,28417	
$CRAM$		0,58053	0,26229	-0,10849	-0,02184	-0,59965	
AFE		0,53317	-0,33517	0,02501	0,19302	0,00584	
FO/RA		-0,10006	-0,47928	-0,51251	0,33107	0,11282	