

MULTIESCALARIDADE DE FOTOSSÍNTESE DE ACESSÃO ‘E083’ DE CAFEIROS ARÁBICA CULTIVADOS SOB DOIS REGIMES HÍDRICOS¹

Miroslava Rakocevic², Fabio Takeshi Matsunaga³

¹ Trabalho financiado pelo Consórcio Brasileiro de Pesquisa e Desenvolvimento do Café – Consórcio Pesquisa Cafés

² Pesquisador, PhD, Bolsista Consórcio Pesquisa Cafés, Embrapa Informática, Campinas-SP, miroslava.rakocevic@colaborador.embrapa.br

³ Professor, MS, Faculdade da Indústria – SENAI, Londrina-PR, fabio.matsunaga@sistemafiep.org.br

RESUMO: Objetivo deste trabalho foi integrar a fotossíntese foliar (A) na escala de fotossíntese de plantas inteiras (A_p) de cafeeiros Arábica (*Coffea arabica* L.) cultivados sob irrigação (IRR) e regime hídrico de campo (NI), com uso de modelagem estrutural-funcional (FSPM). No estudo, os cálculos de A_p foram realizados a partir das reconstruções 3D de uma acessão de Etiópia, ‘E083’, ao longo de cinco fenofases, abrangendo as duas primeiras produções de frutos no ciclo de vida de plantas. A foi medida nas folhas completamente expandidas que pertenciam aos ramos plagiotrópicos de 2ª ordem situadas em estratos superior e inferior da planta e foi altamente sensível ao regime de suprimento de água no primeiro ano produtivo, quando a área foliar de plantas (AF_p) foi baixa. Com aumento de AF_p no segundo ano produtivo, as diferenças de A não apareceram entre dois regimes hídricos. Não houve diferenciação em A pela posição de folhas, o que se pode explicar pela adaptação na alta irradiância de folhas de 2ª ordem de ramificação no estrato inferior, já que se encontram na periferia de ramos. AF_p foi altamente afetada pelo regime hídrico, sendo até três vezes menor no regime NI do que no IRR, no primeiro ano produtivo. A_p mostrou-se impactada pela seca em todas as fenofases observadas. A sua evolução entre fenofases acompanhou a evolução de AF_p . Os resultados indicam que a aclimação na seca prolongada em cafeeiros ‘E083’ ocorreu na fotossíntese foliar, enquanto respostas de A_p continuaram com alta redução, devido à redução de AF_p na seca.

PALAVRAS-CHAVE: área foliar, fotossíntese foliar, fotossíntese de planta, seca, VPlants.

MULTISCALARITY OF PHOTOSYNTHESIS OF ARABICA COFFEE 'E083' ACCESSION CULTIVATED UNDER TWO WATER REGIMES

ABSTRACT: The aim of this work was to integrate leaf photosynthesis (A) in the scale of whole plants photosynthesis (A_p) of coffee Arabica (*Coffea arabica* L.) cultivated under irrigation (IRR) and field water regime (NI), by using structural-functional modeling (FSPM). In this study, A_p computation was performed from 3D reconstructions of an Ethiopian accession, 'E083', over five phenophases, covering the first two production years in the plant life cycle. The A was measured on the fully expanded leaves belonging to the 2nd order plagiotropic branches situated in the upper and low plant strata. It was highly sensitive to the water supply regime in the first production year, when plant leaf area (AF_p) was low. In the second production year, with the increased AF_p , differences in leaf photosynthesis did not appear. A did not differ among leaf positions, which can be explained by the adaptation of 2nd order branching order leaves to high irradiance in the low stratum, since they were situated in the branch periphery. AF_p was highly affected by the water regime, being up to three times lower under NI than under IRR in the first productive year. A_p was impacted by drought in all observed phenophases. Its evolution between phenophases accompanied the evolution of AF_p . The results indicated that acclimation to prolonged drought in 'E083' occurred at leaf photosynthesis, while the A_p was continuously highly reduced, due to the reduction in AF_p under drought.

KEY WORDS: drought, leaf area, leaf photosynthesis, plant photosynthesis, VPlants

INTRODUÇÃO

No quadro de mudanças climáticas, espera-se que a duração e a intensidade da seca aumentem em certas regiões, enquanto a precipitação aumente em outras. As consequências quantitativas de aumento da seca não são fáceis de prever. Modelos baseados em processos estão sendo usados para este propósito e eles necessitam de informações de experimentos para determinar a resiliência de plantas e ecossistemas de diferentes climas em modelos de vegetação de grandes escalas (Zhou et al., 2019). O dimensionamento de respostas funcionais nas escalas menores (plantas, órgãos) pode ser obtido com modelagem funcional estrutural - FSPM (Vos et al., 2010). Modelar as consequências do aumento da seca para espécies perenes também requer desvendar a interação entre a seca e trocas gasosas em diferentes escalas temporais para entender diferentes graus de adaptação à seca (McDowell et al., 2011).

Coffea arabica é uma espécie de origem de florestas de montanhas altas do Sudoeste da Etiópia (Alemayehu, 2015). A fotossíntese foliar (A) desta espécie pode ficar saturada quando a irradiância está na escala de 600- 700 μmol fótons m^{-2} s^{-1} . Cafeeiros se desenvolvem bem na sombra e produzem até melhor em monocultura, porém com baixa eficiência de uso do recurso luminoso em altas irradiâncias (Matos et al., 2009). As plantas de café arábica, ‘Catuaí Vermelho’ (IAC 144), cultivadas sob déficit hídrico apresentam redução em A , o que está associado a redução na condutância

estomática, a menor utilização de energia fotoquímica e a aumentos na dissipação de energia na forma de calor e de fluorescência, indicando uma diminuição da taxa de transporte de elétrons e do aproveitamento da energia luminosa para a síntese de ATP e NADPH (Peloso et al., 2017). Os cafeeiros expostos a múltiplos ciclos de seca podem desenvolver uma aclimação diferencial que potencializa seus mecanismos de defesa, permitindo que eles sejam mantidos em um "estado de alerta", para obter sucesso em novos eventos de seca (Menezes-Silva et al., 2017).

Através da modelagem das consequências quantitativas da seca em cafeeiros, a hipótese deste trabalho foi que as respostas fotossintéticas à seca em duas escalas, de folhas e de plantas, apresentarão algum tipo de aclimação nos primeiros dois anos de produção. Diante disso, o objetivo deste trabalho foi integrar a fotossíntese foliar (A) na escala de fotossíntese de plantas inteiras (A_p) de cafeeiros Arábica (*Coffea arabica* L.) cultivados sob irrigação (IRR) e regime hídrico de campo (NI), com uso de modelagem estrutural-funcional (FSPM).

MATERIAL E MÉTODOS

Em 2010, mudas de cafeeiros, estabelecidas a partir de sementes em 2009, foram plantadas nos campos experimentais do IAPAR, Londrina (-23° 18' 37" S, 51° 09' 46" W, 585 m altitude), no estado do Paraná. As linhas tinham orientação Leste-Oeste no arranjo de 2.5 m na distância entre linhas e 0.5 m na linha. As plantas foram cultivadas sob dois tratamentos de recurso hídrico – com irrigação (IRR) e regime hídrico de campo (NI). A irrigação foi aplicada aleatoriamente, quando foi estimado que o estresse hídrico pudesse ocorrer. O sistema de irrigação foi por gotejamento, com a intensidade 3.5 l h⁻¹ em cada gotejador. Gotejadores foram distribuídos em cada 0.5 m lineares ao lado de tronco de cafeeiros. O experimento renovado com acessões de Etiópia foi estabelecido com quatro plantas por cada acessão e tratamento. Escolheu-se a acessão 'E083', caracterizada por folhas alongadas, muita floração e frutos, além de poucas ramificações de terceira e quarta ordem nos anos iniciais. O experimento terminou no fim de julho de 2013 após uma geada da qual raras plantas sobreviveram dentre cem acessões avaliadas no total (acessão 'E083', previamente irrigadas). Entre os sobreviventes foram quatro plantas IRR de acessão 'E083'. Entre as plantas NI de 'E083', uma morreu após o inverno seco de 2012 e todas as outras após a geada de 2013.

A codificação de plantas e as medições de trocas gasosas foram efetuadas em cinco fenofases de cafeeiros (Camargo & Camargo, 2001) focados em produção de frutos: 1) expansão de área foliar e de frutos durante dias longos, fim de dezembro 2011 - início de janeiro 2012 (FE-11-12), 2) maturação de frutos de primeira produção, no início de dias curtos abril - maio 2012 (FM-12), 3) fim de coleta de frutos de primeira produção em julho - agosto 2012 durante os dias curtos quando ocorre indução, crescimento e dormência de gemas florais, além de emissão de folhas pequenas de vida curta (FH-12), 4) expansão de área foliar e de frutos durante dias longos, dezembro 2012 início de janeiro de 2013, quando ocorreu formação de chumbinhos e a expansão dos frutos de segunda produção (FE-12-13) e 5) fim de coleta de frutos de segunda produção junho - julho de 2013 (FH-13).

As medições de A foram obtidas utilizando o medidor portátil de trocas gasosas (LC-pro System ADC, Hoddesdon, UK), sempre considerando folhas mais recentes e completamente expandidas as quais pertencem do terceiro até quinto par foliar a partir de ápice terminal do ramo. Elas foram realizadas no horário matinal (09h00-11h30). As folhas avaliadas foram situadas no estrato inferior (< 60 cm) e superior de plantas (dependendo de estágio e regime de água, o estrato superior foi E2, E3, E4 ou E5) e pertenciam aos ramos plagiotrópicos de 2ª ordem orientados ao norte. As informações sobre radiação fotossinteticamente ativa (PAR, $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e temperatura de folha (T_l , °C) foram coletadas com ADC e com acompanhamento contínuo pelos sensores no campo. As medições sempre foram executadas expondo as folhas a máximo de raios solares nas suas inclinações.

Os cafeeiros constroem a sua arquitetura seguindo o modelo de Roux, considerando existência de dimorfismo de ramos, ortotrópicos (1ª ordem) e plagiotrópicos (de 2ª a 5ª ordem de ramificação) - (Hallé et al., 1978). A codificação topológica e geométrica de cafeeiros foi realizada em três escalas botânicas – metâmeros, galhos e plantas (Rakocevic & Androciolo-Filho, 2010). As informações foram guardadas em grafos de árvores multiescalares (Godin & Caraglio, 1998). Os eixos ortotrópicos são sempre descritos na escala de metâmeros, coletando um número máximo de variáveis: diâmetro apical e basal; comprimento de cada metâmero; tamanho, inclinação e orientação preferencial cardeal das folhas; posição, orientação e comprimento total de ramos plagiotrópicos inseridos no eixo ortotrópico. Quatro galhos plagiotrópicos de segunda ordem foram amostrados (Matsunaga et al., 2016), um para cada ponto cardinal, representando cada estrato de espessura de 40 cm do perfil vertical da planta acima do tronco, com altura mínima assumida de 20 cm (S = estrato, S1: 20-60 cm (< 60 cm); S2: 61-100 cm ... S5 >180 cm). Os ramos plagiotrópicos amostrados foram descritos em detalhes seguindo a mesma lógica de ramos ortotrópicos. Além disso, os ramos laterais plagiotrópicos de 3ª a 5ª ordem que pertenceram aos ramos decompostos de 2ª ordem, também foram descritos detalhadamente. Todos outros eixos plagiotrópicos da 2ª ordem foram descritos de acordo com as suas posições ao longo do eixo ortotrópico, considerando elevação e orientação de acordo com os pontos cardiais, comprimento total vivo dos eixos e informação sobre a mortalidade de ápices terminais de galhos, adicionando também o número total de frutos. As plantas foram reconstruídas pela metodologia VPlants, visualizadas em PlantGLViewer (Pradal et al., 2009) e exportadas para o VegeSTAR, um software que permite o cálculo da área foliar e o cálculo da interceptação de luz e fotossíntese (Adam et al., 2006). Cada folha foi construída de 16 triângulos (Rakocevic & Androciolo-Filho, 2010).

Os cálculos de fotossíntese sob o VegeSTAR exigem informações sobre o ambiente (azimute e altura do Sol, radiação global, radiação difusa, temperatura do ar e concentração de CO₂ do ar). A variação nos parâmetros físicos e

meteorológicos durante cinco datas específicas, representando os estádios FE-12 a FH-13, foram tomadas a partir de medidas microambientais (irradiância e temperatura) ou calculadas no VegeSTAR (azimute e altura do Sol). Para a modelagem, foram usados valores de velocidade máxima de carboxilação aparente (V_{cmax}) e de taxa aparente máxima de transporte de elétrons na sua mudança com luz (J_{max}) de Araujo et al. (2008), temperatura de Fan et al. (2011), e estações (Xu & Baldocchi, 2003), enquanto de respiração no escuro (R_d) em níveis de hoje de Rakocevic et al. (2018).

A taxa simulada de fotossíntese foliar (A' , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) foi primeiramente ajustada aos valores medidos de A para cinco fenofases sob dois tratamentos de disponibilidade hídrica. A validação foi realizada pelo seguinte procedimento: (i) para cada uma das cinco fenofases foi construída uma sequência, variando parâmetros físicos e meteorológicos considerando intervalos de 15 minutos entre 9h e 11h30, horário das medições de A ; (ii) nos arquivos de reconstrução 3D de cada fenofase foram incluídos R_d , V_{cmax} e J_{max} variando condições de disponibilidade de luz e de água e dos estratos, aproximando A' aos valores de A ; (iii) o valor médio de A' para 16 triângulos que compõem uma folha virtual foi usado para comparação com A medidos no período de medição matinal. Uma vez que A' foi validada para o período matinal, a fotossíntese de plantas (A_p') foi calculada como a integração considerando a área foliar (m^2) de cada triângulo de folhas e o seu A' correspondente para o período diurno, de 7h00-18h00.

Nas análises estatísticas usou-se o software 'R' (R Core Team, 2019). Usou-se análise de variância (ANOVA) considerando um modelo linear misto (pacote 'nlme') para testar a significância das diferenças entre regime hídrico (IRR e NI), posição de folhas (camadas superior e inferior) e fenofases, usando plantas como o fator aleatório. Na comparação de médias estimadas pelos modelos usou-se o teste de Tukey, com o grau de confiabilidade de 0.95 e com a significância 0.1.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A fotossíntese foliar (A) de 'E083' foi afetada pelas fenofases de observação e pelo regime hídrico no qual as plantas foram expostas durante o crescimento (Tabela 1). O impacto da irrigação foi maior no fim da fase de coleta de frutos da primeira produção (FH-12), quando A média foi duas vezes maior sob irrigação (8.26 e 8.65 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ no estrato inferior e superior, respectivamente) do que sob regime hídrico de campo (3.74 e 4.13 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ no estrato inferior e superior, respectivamente). No ano vegetativo relativo a segunda produção de frutos, em fenofases observadas (expansão de área foliar e frutos - FE-12-13 e coleta de frutos - FH-13), a acessão 'E083' não apresentou impactos de regime hídricos na A . O maior valor de A foi registrado nas fenofases de expansão de frutos em ambos os anos de produção (FE-11-12 e FE-12-13) e o fim de coleta de frutos do primeiro ano produtivo (FH-12). O menor valor de A foi registrado no fim de coleta de frutos de segundo ano produtivo (FH-13). A baixa fotossíntese em FH-13 foi relacionada com as temperaturas baixas em julho de 2013 (no dia de medição, 13 de julho de 2013, a temperatura mínima foi 11.2°C e a máxima 26.2°C), as quais terminaram com uma geada dramática (24 de julho de 2014) que provocou a mortalidade de quase todas as plantas no cafezal. Os valores baixos de A são características intrínsecas de *Coffea arabica* o que é associado às limitações difusivas, mais do que às restrições de bioquímicas ou fotoquímicas (Araújo et al., 2008).

O posicionamento de folhas em plantas não impactou as respostas de A , já que as folhas medidas estavam na borda das copas das árvores (Fig. 1, folhas em azul escuro) e recebiam alta irradiância no período matinal, o que foi registrado em arquivos de medições. As análises de trocas gasosas de 'Catuaí Vermelho IAC 44' no campo mostram que não há diferença significativa na capacidade fotossintética entre as folhas de sol e sombra (Araújo et al., 2008).

Tabela 1. A/ Valores-p de modelo de ANOVA geral e B/ médias \pm erro padrão estimados para fotossíntese foliar (A) no estrato superior (SS = S2-S5, dependendo de fenofase) e inferior (S1) no dossel em cinco fenofases relacionadas a primeiras duas produções de cafezal: (i) expansão de área foliar e frutos, verão 2011-2012, FE-11-12; (ii) maturação de frutos 2012, FM-12; (iii) fim de coleta de frutos 2012, FH-12; (iv) expansão de área foliar e frutos, verão 2012-2013, FE-12-13; (v) fim de coleta de frutos 2013, FH-13. As plantas foram irrigadas (IRR) ou cultivadas sob regime hídrico do campo (NI).

A/ p-valores de ANOVA geral*					
	Regime hídrico		<0.0001		
	Fenofase		<0.0001		
	Estrato		0.2856		
	Regime hídrico x Fenofase		0.0133		
B/ médias \pm erro padrão de A ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)**					
Fenofase	(i) FE-11-12	(ii) FM-12	(iii) FH-12	(iv) FE-12-13	(v) FH-13
IRR-S1	7.42 \pm 0.707 a A	5.13 \pm 0.556 b A	8.26 \pm 0.623 a A	7.57 \pm 0.573 a A	3.06 \pm 0.425 c A
NI-S1	3.83 \pm 0.892 ab B	3.31 \pm 0.706 b B	3.74 \pm 0.847 b B	6.47 \pm 0.700 a A	2.47 \pm 0.582 b A
IRR-SS	7.81 \pm 0.705 a A	5.52 \pm 0.551 b A	8.65 \pm 0.621 a A	7.96 \pm 0.570 a A	3.46 \pm 0.402 c A
NI-SS	4.22 \pm 0.889 ab B	3.70 \pm 0.700 b B	4.13 \pm 0.844 b B	6.86 \pm 0.698 a A	2.86 \pm 0.561 b A

*Os p-valores < 0.1 foram marcados em negrito.

**As letras minúsculas apresentam as diferenças entre fenofases, enquanto as maiúsculas as diferenças entre regimes hídricos durante cada fenofase.

O crescimento de plantas de ‘E083’ foi expresso pela evolução de área foliar por planta (AF_p , m^2) em cinco fenofases observadas (Fig. 1). AF_p diferenciou entre dois regimes de suprimento de água (Fig. 1, Tabela 2). As plantas cultivadas sob irrigação apresentaram na média, AF_p três vezes maior do que as cultivadas sem irrigação no início de observações (FE-11-12). A diferença de AF_p continuava ser significativa até o fim de segunda produção de frutos (FH-13), quando na média estava duas vezes maior em plantas irrigadas do que em não irrigadas. As plantas não irrigadas tinham pouco crescimento no primeiro ano de produção que não foi significativo entre as fenofases observadas, de FE-11-12 a FH-12 (Fig. 1, linha inferior; Tabela 2B). No fim de FH 12 uma das plantas que foi codificada e medida morreu. As plantas sobreviventes não irrigadas tinham aumento de AF_p significativo no segundo ano de produção, até FE-12-13 e FH-13. Ao contrário das plantas NI, AF_p de plantas irrigadas aumentou significativamente entre fenofases de primeiro ano, mas não significativamente entre FE-12-13 e FH-13 de segundo ano de produção (Fig. 1, linha superior; Tabela 2B).

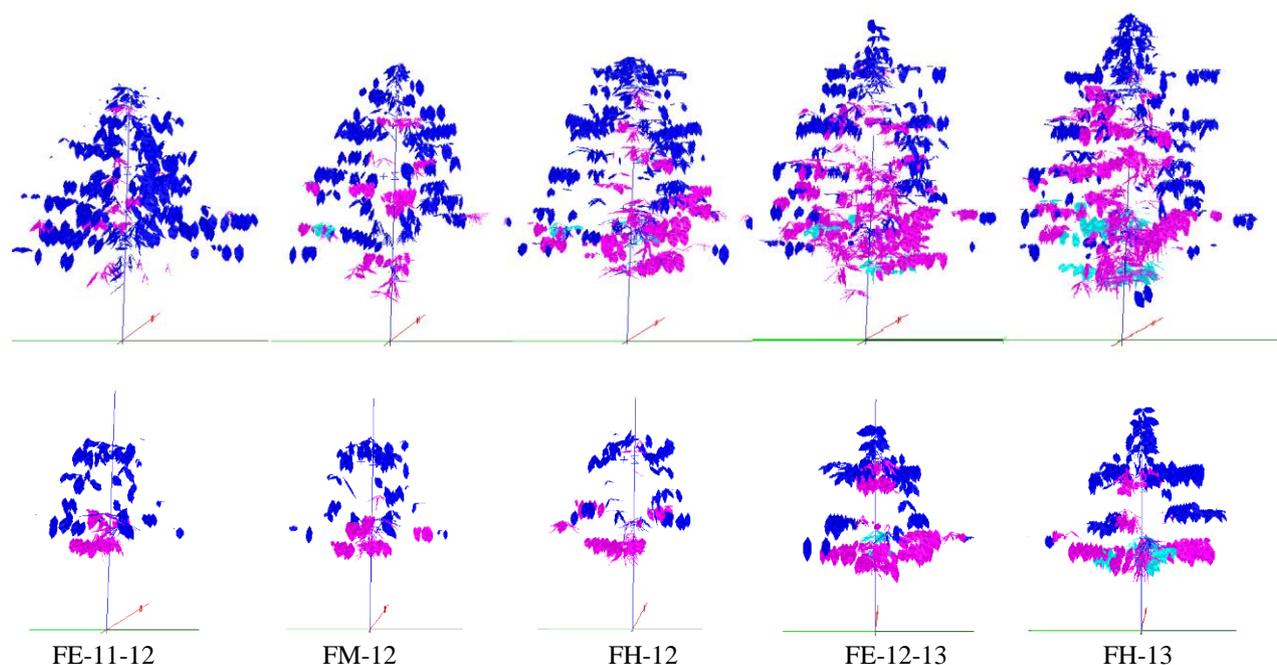


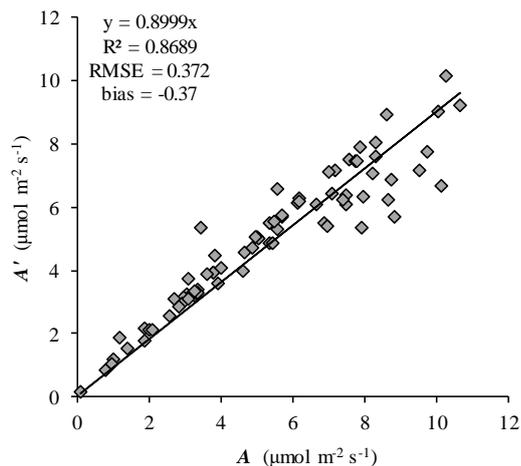
Fig. 1. Ilustração de evolução de área foliar de cafeeiros de ‘E083’ representativos em 3D (PlantGLViewer), compreendendo expansão de área foliar e frutos, verão 2011-2012 (FE-11-12), maturação de frutos 2012 (FM-12), fim de coleta de frutos 2012 (FH-12), expansão de área foliar e frutos, verão 2012-2013 (FE-12-13) e fim de coleta de frutos 2013 (FH-13). Os cafeeiros foram cultivados sob irrigação (linha superior) e sem irrigação (linha inferior). As ordens de ramificação estão de cores diferenciadas: azul escura - 2ª ordem, rosa - 3ª ordem e turquesa - 4ª ordem.

Tabela 2. A/ Valores-p de modelo de ANOVA geral para área foliar de plantas (AF_p , m^2) de ‘E083’, B/ médias \pm erro padrão estimados de AF_p , Reconstruções realizadas em VPlants para cinco fenofases relacionadas a primeiras duas produções de cafezal: (i) expansão de área foliar e frutos, verão 2011-2012, FE-11-12; (ii) maturação de frutos 2012, FM-12; (iii) fim de coleta de frutos 2012, FH-12; (iv) expansão de área foliar e frutos, verão 2012-2013, FE-12-13; (v) fim de coleta de frutos 2013, FH-13. As plantas foram irrigadas (IRR) ou cultivadas sob regime hídrico do campo (NI).

A/ p-valores de ANOVA geral de AF_p (m^2)*					
Regime hídrico		<0.0001			
Fenofase		<0.0001			
Regime hídrico x Fenofase		0.0042			
B/ médias \pm erro padrão de AF_p (m^2)**					
Fenofase	(i) FE-11-12	(ii) FM-12	(iii) FH-12	(iv) FE-12-13	(v) FH-13
IRR	1.505 \pm 0.210 d A	2.161 \pm 0.188 c A	2.894 \pm 0.213 b A	4.772 \pm 0.444 a A	5.559 \pm 0.470 a A
NI	0.402 \pm 0.210 c B	0.493 \pm 0.188 c B	0.663 \pm 0.213 bc B	1.907 \pm 0.506 ab B	2.852 \pm 0.536 a B

* Os p-valores < 0.1 foram marcados em negrito.

**As letras minúsculas apresentam as diferenças entre fenofases no mesmo regime hídrico, enquanto as maiúsculas as diferenças entre regimes hídricos durante cada fenofase.



As saídas do cálculo de integração de fotossíntese na escala de plantas contêm as informações sobre a fotossíntese e irradiância computadas para a superfície de cada de 16 triângulos de cada folha reconstruída. Foram realizados os ajustes, variando V_{max} , J_{max} e R_d até atingir as respostas desejáveis (Fig. 1, $R^2 = 0.8689$, $RMSE = 0.372$). Na validação de A' comparada com A no período matinal percebe-se que medições foram maiores do que as simulações na faixa entre 7 e 11 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, resultando em $\text{bias} = -0.37$.

Fig. 2. Validação de fotossíntese foliar estimada (A') em maquetes 3D comparada com a fotossíntese foliar medida (A) para o período matinal de todas cinco fenofases de interesse.

Após os ajustes e a verificação (Fig. 2), o processamento de maquetes 3D foi realizado para a folhagem do inteiro período diurno, relativo aos dias de medições de fotossíntese foliar no campo, resultando em fotossíntese estimada na escala de plantas (Tabela 3). A fotossíntese na escala de plantas (A_p') foi altamente impactada com o regime hídrico em todas as fenofases observadas. O crescimento de A_p' entre fenofases foi relacionado ao aumento de AF_p , apresentando mesmas tendências de evolução qualitativa (significância em letras minúsculas na Tabela 2 e 3).

Tabela 3. A/ Valores-p de modelo de ANOVA geral para fotossíntese integrada na escala de plantas (A_p' , $\mu\text{mol planta}^{-1} \text{ s}^{-1}$) de 'E083' para período diurno inteiro e B/ médias \pm erro padrão estimados para A_p' . Estimacões realizadas em cinco fenofases relacionadas a primeiras duas produções de cafezal: (i) expansão de área foliar e frutos, verão 2011-2012, FE-11-12; (ii) maturação de frutos 2012, FM-12; (iii) fim de coleta de frutos 2012, FH-12; (iv) expansão de área foliar e frutos, verão 2012-2013, FE-12-13; (v) fim de coleta de frutos 2013, FH-13. Plantas foram irrigadas (IRR) ou cultivadas sob regime hídrico do campo (NI).

A/ p-valores de ANOVA geral de A_p' ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ planta}^{-1} \text{ s}^{-1}$)*					
Regime hídrico		<0.0001			
Fenofase		0.0001			
Regime hídrico x Fenofase		0.0709			
B/ médias \pm erro padrão de A_p' ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ planta}^{-1} \text{ s}^{-1}$)**					
Fenofase	(i) FE-11-12	(ii) FM-12	(iii) FH-12	(iv) FE-12-13	(v) FH-13
IRR	8.22 \pm 1.074 ab A	6.73 \pm 0.933 c A	10.60 \pm 1.294 ab A	12.59 \pm 1.473 a A	12.61 \pm 1.475 a A
NI	1.47 \pm 0.443 c B	1.05 \pm 0.416 c B	1.42 \pm 0.439 bc B	2.39 \pm 0.576 ab B	5.16 \pm 0.896 a B

* Os p-valores < 0.1 foram marcados em negrito.

**As letras minúsculas apresentam as diferenças entre fenofases no mesmo regime hídrico, enquanto as maiúsculas as diferenças entre regimes hídricos durante cada fenofase.

A resposta morfologia estudada de AF_p , (Tabela 2), apesar do que mais conservador do que a resposta de fotossíntese foliar (Tabela 1), foi mais responsiva a disponibilidade de água no campo. A falta de respostas significativas de fotossíntese foliar no suprimento de água no segundo ano de produção (Tabela 1) pode indicar que as plantas de cafeeiros se acostumaram ao estresse hídrico prolongado em condições sem irrigação, significando a aclimatação a seca em plantas sobreviventes, enquanto as respostas no primeiro ano podem apresentar o período de aclimatação a seca e respostas diferenciadas de A foliar. A aclimatação a repetidos episódios de seca depende de uma reprogramação orquestrada do metabolismo vegetal, envolvendo processos-chave como fotossíntese, respiração, fotorrespiração e o sistema antioxidante (Menezes-Silva et al., 2017). A suposição é que algumas respostas morfológicas, como são variações na área foliar específica e inclinação da folha, ou plasticidade anatômica, poderiam ter maior valor para aclimatação do que a plasticidade fisiológica na escala de folhas para responder à mudança da irradiância (Araujo et al., 2008).

Os resultados de evolução lenta de AF_p no primeiro ano de produção em condições hídricas de campo indicam que o carbono assimilado pelas folhas de 'E083' deveria ser resultado de queda significativa de folhas, ou de repartição, em uma parte relativamente maior, em raízes ou parte aérea lignificada em plantas de 'E083' não irrigadas do que irrigadas. Em contrapartida, sabe-se que as raízes são menos eficientes no dreno do que os ramos (Carelli et al., 2006). Quando a disponibilidade de carbono for um fator limitante, os ramos folhados competem com as raízes para fotoassimilados e as raízes são as primeiras a reduzir o crescimento e gerar menos energia para processos metabólicos.

A integração de fotossíntese de escala de folhas até a escala de plantas com uso de FSPM pode apresentar a ferramenta que permite dimensionamento de assimilação de carbono até a escala de campo e, além da evolução de respostas quantificadas considerando períodos cruciais no crescimento e desenvolvimento de cafeeiros.

CONCLUSÕES

- 1 - A fotossíntese foliar (A) de 'E083' foi altamente sensível ao regime de suprimento de água quando a área foliar de plantas foi baixa, no primeiro ano produtivo, mas com aumento de área foliar, as diferenças de A não apressaram no segundo ano produtivo.
- 2 - A não diferenciou pela posição de folhas, o que se pode explicar pela adaptação na alta irradiância de folhas de 2ª ordem de ramificação no estrato inferior, já que se encontram na periferia de ramos.
- 3 - A área de plantas (AF_p), característica mais conservadora do que a assimilação foliar, foi altamente afetada pelo regime hídrico, sendo até três vezes menor no regime não irrigado do que no irrigado, no primeiro ano produtivo.
- 4 - A fotossíntese na escala de plantas (A_p) modelada com uso de FSPM mostrou-se impactada pela seca em todas as fenofases observadas. A sua evolução entre fenofases acompanhou a evolução de AF_p .
- 5 - Os resultados indicam que a aclimação na seca prolongada em cafeeiros 'E083' ocorreu mais em nas respostas fisiológicas na escala foliar, do que as respostas fisiológico-estruturais na escala de plantas, devido o acréscimo de AF_p .

AGRADECIMENTOS

Autores agradecem ao IAPAR, onde o experimento do campo foi desenvolvido.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAM, B.; DONES, N.; SINOQUET, H. (2006). VegeSTAR: software qui calcule l'interception lumineuse et la photosynthèse, version 3.2: INRA.
- ALEMAYEHU, M. (2015). Ethiopian highlands: home for Arabica coffee (*Coffea arabica* L.). In: Tropical lakes in a changing environment: water, land, biology, climate and humans, (eds.) NYSSSEN, J.; ADGO, E.; DESSIE, M., pp. 58-65. Bahir Dar: Bahir Dar University.
- ARAÚJO, W.L.; DIAS, P.C.; MORAES, G.A.B.K.; CELIN, E.F.; CUNHA, R.L.; BARROS, R.S.; DaMATTA, F.M. (2008). Limitations to photosynthesis in coffee leaves from different canopy positions. *Plant Physiology and Biochemistry* 46:884-890.
- CAMARGO, A.P.; CAMARGO M.B.P. (2001). Definição e esquematização das fases fenológicas do cafeeiro arábica nas condições tropicais do Brasil. *Bragantia* 60:65-68.
- CARELLI, M.L.C.; FAHL, J.I.; RAMALHO, J.D.C. (2006). Aspects of nitrogen metabolism in coffee plants. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 18(1):9-21.
- FAN, Y.; ZHONG, Z.; ZHANG, X. (2011). Determination of photosynthetic parameters V_{max} and J_{max} for a C3 plant (spring hullless barley) at two altitudes on the Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology* 151:1481-1487.
- GODIN, C.; CARAGLIO, Y. (1998). A multiscale model of plant topological structures. *Journal of Theoretical Biology* 191:1-46.
- HALLÉ, F.; OLDEMAN, R.A.A.; TOMLINSON, P.B. (1978). Tropical trees and forests - An Architectural Analysis. Berlin: Springer-Verlag, 441p.
- MATOS, F.S.; WOLFGRAMM, R.; GONÇALVES, F.V.; CAVATTE, P.C.; VENTRELLA, M.C.; DaMATTA, F.M. (2009). Phenotypic plasticity in response to light in the coffee tree. *Environmental and Experimental Botany* 67:421-427.
- MATSUNAGA, F.T.; TOSTI, J.B.; ANDROCIOLI-FILHO, A.; BRANCHER, J.D.; COSTES, E.; RAKOCEVIC, M. (2016). Strategies to reconstruct 3D *Coffea arabica* L. plant structure. *SpringerPlus* 5: 2075.
- McDOWELL, N. G.; BEERLING, D. J.; BRESHEARS, D. D.; FISHER, R. A.; RAFFA, K. F.; STITT, M. (2011). The interdependence of mechanisms underlying climate driven vegetation mortality. *Trends in Ecology & Evolution* 26:523-532.
- MENEZES-SILVA, P.E.; SANGLARD, L.M.V.P.; ÁVILA, R.T.; MORAIS, L.E.; MARTINS, S.C.V.; NOBRES, P.; PATREZE, C.M.; FERREIRA, M.A.; W.L.; FERNIE, A.R.; DaMATTA, F.M. (2017). Photosynthetic and metabolic acclimation to repeated drought events play key roles in drought tolerance in coffee. *Journal of Experimental Botany* 68(15): 4309-4322.
- PELOSO, A.F. de; TATAGIBA, S.D.; REIS, E.F. dos; PEZZOPANE, J.E.M.; AMARAL, F.F.T. do (2017). Limitações fotossintéticas em folhas de cafeeiro promovidas pelo déficit hídrico. *Coffee Science* 12(3):389 - 399.
- PRADAL, C.; BOUDON, F.; NOUGUIER, C.; CHOPARD, J.; GODIN, C. (2009). PlantGL: A Python-based geometric library for 3D plant modelling at different scales. *Graphical Models* 71:1-21.
- R CORE TEAM (2019). <https://www.r-project.org/>
- RAKOCEVIC, M.; ANDROCIOLI-FILHO, A. (2010). Morphophysiological characteristics of *Coffea arabica* L. in different arrangements: Lessons from a 3D virtual plant approach. *Coffee Science* 5(2):54-166.
- RAKOCEVIC, M., RIBEIRO, R.V., MARCHIORI, P.E.R., FILIZOLA, H.F., BATISTA, E.R. (2018). Structural and functional changes in coffee trees after 4 years under free air CO₂ enrichment. *Annals of Botany* 21:1065-1078.
- VOS, J.; EVERS, J.B.; BUCK-SORLIN, G.H.; ANDRIEU, B.; CHELLE, M.; DE VISSER, P.H.B. (2010). Functional-structural plant modelling: a new versatile tool in crop science. *Journal of Experimental Botany* 61:2101-2115.
- XU, L.; BALDOCCHI, D.D. (2003). Seasonal trends in photosynthetic parameters and stomatal conductance of blue oak (*Quercus douglasii*) under prolonged summer drought and high temperature. *Tree Physiology* 23:865-877.
- ZHOU, Sh-X.; PRENTICE, C.I.; MEDLYN, B.E. (2019). Bridging drought experiment and modeling: representing the differential sensitivities of leaf gas exchange to drought. *Frontiers in Plant Science* 9:1965.