



Acta Agronómica

ISSN: 0120-2812

actaagronomica@palmira.unal.edu.co

Universidad Nacional de Colombia

Colombia

Mariño, Yesid Alejandro

Respuesta fotosintética de Coffea arabica a diferentes niveles de luz y disponibilidad hídrica

Acta Agronómica, vol. 63, núm. 2, 2014, pp. 1-10

Universidad Nacional de Colombia

Palmira, Colombia

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=169930904004>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

# Respuesta fotosintética de *Coffea arabica* a diferentes niveles de luz y disponibilidad hídrica

## Photosynthetic response of *coffea arabica* to different water and light availabilities

**Yesid Alejandro Mariño**

Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz – Universidade de São Paulo, Brazil  
Autor para correspondencia: yesidmarino@usp.br

Rec.:06.14.2013 Acep.: 04.02.2014

### Resumen

El sombrío permite una mejor aclimatación del café (*Coffea arabica*) en zonas donde el invierno se caracteriza por bajas temperaturas nocturnas seguido de días soleados y el verano, por altas temperaturas y lluvias ocasionales. En este estudio, realizado en Viçosa-MG, Brasil, se analizaron los efectos de dos condiciones de luminosidad (pleno sol y 15% de la radiación solar) y disponibilidades de agua en el suelo sobre las relaciones hídricas y el desempeño fotosintético en *C. arabica* en dos épocas contrastantes. Independientemente de la época de evaluación, las plantas cultivadas en condiciones de baja disponibilidad hídrica presentaron reducciones en la fotosíntesis ( $A$ ), conductancia estomática ( $g_s$ ) y en la razón  $C_i/C_a$  en los dos tratamientos lumínicos. Estos cambios fueron acompañados con la reducción en la conductancia hidráulica y la transpiración. No se presentaron diferencias significativas en la producción cuántica efectiva, en el coeficiente de extinción no-fotoquímica y en la productividad cuántica basal de los procesos no fotoquímicos. Sobre la disponibilidad hídrica adecuada, las plantas cultivadas al sol presentaron reducciones en  $A$ ,  $g_s$  y  $C_i/C_a$  en la época de invierno. Adicionalmente, se encontraron limitaciones fotoquímicas con la reducción en la razón de las fluorescencias variable e inicial. Los resultados indican que cualquier recomendación de uso de sombrío como práctica de manejo debe ser tomada con precaución.

**Palabras Clave:** Café, estrés hídrico, fotosíntesis, sombra.

### Abstract

Shading would allow a better acclimation of coffee plants in response to winter conditions where the nights are relatively cool followed by sunny, warm days and summer conditions with high temperature and rain, in southeastern Brazil. This study aimed to explore the effects of contrasting light conditions combined with two levels of available soil water on water relations and photosynthesis in *Coffea arabica* plants under winter and summer conditions. In both seasons, decreases in photosynthetic rates ( $A$ ), stomatal conductance ( $g_s$ ) and  $C_i/C_a$  ratio were found in droughted plants grown in both the shade and full sun. These changes were accompanied by decreases in transpiration rate and hydraulic conductance. There were no differences in the quantum efficiency of electron transport by photosystem II (PSII), non-photochemical quenching and non-regulated non-photochemical energy loss in PSII. Compared to shade grown plants, sun-grown plants showed lower  $A$ ,  $g_s$  and  $C_i/C_a$  ratio under winter conditions. The decrease in the variable-to-initial chlorophyll fluorescence ratio suggests that photochemical events played a role in limiting photosynthesis. The results suggest that any recommended as a cultural management practice should be considered with reserve.

**Key Words:** Coffee, photosynthesis, shading, water stress.

## Introducción

El café (*Coffea arabica* L), es un cultivo nativo de regiones tropicales de África que evolucionó del sotobosque, razón por la cual las primeras plantaciones se establecieron bajo sombra, con el fin de simular su hábitat natural (DaMatta y Rodriguez, 2007). No obstante, las plantas mejoradas de café presentan buena productividad bajo condiciones a pleno sol, lo que generó a partir de la década de 1950 la eliminación del sombrío en varias regiones en el mundo, incluido Brasil (DaMatta, 2004a; DaMatta y Rodriguez, 2007). Actualmente, se observa un interés en la reimplantación del sombrío en los cafetales, especialmente en áreas con grandes oscilaciones de temperatura y déficit hídrico, con el fin de utilizar menos insumos y obtener una producción más sostenible (DaMatta y Rena, 2002).

En países productores de café, el déficit hídrico es considerado como la mayor limitación para la producción y está frecuentemente asociado con altas temperaturas (DaMatta, 2004b). El efecto combinado de ambas condiciones estresantes pueden llevar a reducciones en la tasa fotosintética y daños foto-oxidativos en los cafetales (Pinheiro et al., 2004). En ese contexto, el sombrío podría minimizar los impactos negativos del déficit hídrico sobre la fotosíntesis debido a que la menor incidencia de radiación solar causaría un menor déficit de presión de vapor entre la hoja y la atmósfera (DaMatta, 2004a).

La luz y el agua son dos factores que varían e interaccionan, particularmente en ambientes secos, por tanto las respuestas de las plantas a la luz van a estar muy afectadas por la disponibilidad hídrica (Valladares y Pearcy 1997). Cavatte et al. (2012) evaluaron una serie de características morfológicas y fisiológicas en plantas de café y observaron que los efectos de la interacción entre luz y agua fueron independientes. Sobre este efecto no existen estudios comparativos en la zona da Mata Mineira, Brasil, entre sequía y disponibilidad de luz sobre la fisiología del cafeto en condiciones contrastantes, es decir, en el invierno, caracterizado por bajas temperaturas (especialmente en la noche) y días soleados y en el verano, caracterizado por altas temperaturas y lluvias. En el presente estudio, en dos épocas contrastantes del año se evaluaron el desempeño fotosintético y las relaciones hídricas en plantas de cafeto cultivadas en dos ambientes lumínicos y dos niveles de disponibilidad hídrica.

## Materiales y métodos

**Material vegetal y condiciones de crecimiento.** El estudio se desarrolló en Viçosa (20° 45' S, 42° 54' O) a 650 m.s.n.m. en el estado de Minas Gerais, Brasil. Se utilizaron plantas de *C. arabica* cv. Catuai Vermelho IAC 44 propagadas por semillas y cultivadas en macetas de polipropileno con capacidad de 8 lt. En total fueron cultivadas 48, la mitad de ellas a pleno sol y la otra mitad en ambiente sombreado, aproximadamente 15% de la radiación solar. Después de 6 meses, se tomaron 12 plantas de cada tratamiento lumínico y fueron sometidas a sendos trata-

mientos hídricos: la mitad de las plantas continuaron con irrigación permanente, recibiendo el 100% del agua evapotranspirada (Capacidad de Campo, CC) y, la otra mitad fue irrigada con cantidades decrecientes de agua transpirada por las plantas a CC (cálculo estimado por gravimetría, con balanza de precisión 0,1 g) hasta alcanzar 35% de humedad disponible en el suelo (plantas con déficit hídrico, DH), durante 76 días (Dias et al., 2007). El agua disponible fue calculada de los valores de humedad volumétrica en la curva de retención de humedad en el suelo desde CC (-0.010 Mpa) hasta el punto de marchitez permanente (-1.5 MPa). Por tanto, se distribuyeron en cuatro tratamientos (seis plantas por tratamiento) en esquema factorial 2 x 2 (dos tratamientos lumínicos x dos tratamientos hídricos) durante 76 días en cada época, las cuales fueron cosechadas para análisis en época de invierno (junio). Las 24 plantas restantes fueron cosechadas época de verano (enero). La temperatura al sol fue registrada con un sensor (LI-1400-102, Li-Cor Bioscience Inc., Lincoln, EE.UU.) conectado a un sistema de toma de datos (LI-1400, LI-Cor, Lincoln, EUA), cada minuto y guardando el valor promedio cada 5 min.

**Parámetros fotosintéticos.** La tasa de fotosíntesis ( $A$ ), la conductividad estomática ( $g_s$ ) y la razón entre las concentraciones externa e interna de  $\text{CO}_2$  ( $C_i/C_a$ ) fueron registrados entre las 09:00 a.m y las 11:00 a.m sobre radiación fotosintéticamente activa (RFA) de  $1000 \mu\text{mol m}^2/\text{s}$  y una presión parcial de  $\text{CO}_2$  de 40 Pa con un analizador de gases infrarrojo LI-6400 (LI-COR Biosciences Inc., Lincoln, EE.UU.). Los parámetros de fluorescencia de clorofila  $a$  se obtuvieron de las mismas hojas utilizadas para las mediciones de fotosíntesis, usando un fluorímetro portátil modulado (MINI-PAN Walz, Effeltrich, Alemania). La eficiencia cuántica potencial del FSII se calculó después de 30 min de adaptación en la oscuridad, mediante la razón  $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ , donde  $F_0$  es la fluorescencia mínima, excitada por luz roja modulada de baja intensidad ( $0.03 \mu\text{mol m}^2/\text{s}^1$ ) y  $F_m$  la fluorescencia máxima obtenida por la aplicación de un pulso de 0.8 s de luz actínica saturante ( $3000 \mu\text{mol m}^2/\text{s}^1$ ). Las hojas fueron aclimatadas a la luz actínica ( $1000 \mu\text{mol m}^2/\text{s}^1$ ) durante 40 s, con el fin de obtener la fluorescencia basal ( $F_s$ ) y a continuación se aplicó otro pulso saturante para obtener la fluorescencia máxima adaptada a la luz ( $F_m'$ ). El valor de la fluorescencia mínima adaptada a la luz ( $F_0'$ ) fue calculado según Oxborough y Baker (1997). Con estos parámetros se calcularon la producción cuántica efectiva del FSII ( $\Phi\text{FSII}$ ), el coeficiente de extinción no-fotoquímica de Stern-Volmer ( $\Phi\text{NPQ}$ ) y la productividad cuántica basal de los procesos no fotoquímicos ( $\Phi\text{NO}$ ) (Demmig-Adams et al., 1996).

**Relaciones hídricas.** El potencial hídrico fue determinado en hojas individuales en las primeras horas del día y al medio día, utilizando una bomba de presión tipo Scholander. La transpiración ( $E$ ) se determinó por gravimetría según la metodología de Nagakura et al. (2004). La conductividad hidráulica ( $K_L$ ) fue estimada a partir de la transpiración de las plantas entre las primeras horas del día y el medio día y la diferencia del potencial hídrico ( $\Delta\Psi_w$ ) [variación del potencial hídrico entre ambas mediciones ( $\Psi_{am} - \Psi_{md}$ ) observado en ese intervalo de tiempo] según la metodología de Tausend et al. (2000).

Los datos fueron analizados usando un Anova con 2 tratamientos hídricos x 2 tratamientos lumínicos x 2 épocas, siguiendo un diseño completamente aleatorizado y la prueba de 'F' para comparación de medias ( $P < 0.05$ ), utilizando el programa Sisvar 5.1 Build 7.2.

## Resultados y discusión

En general, los valores de la fotosíntesis cambiaron en relación con los tratamientos lumínicos e hídricos en ambas épocas del año. En la época de invierno, se observó una reducción en los valores de  $A$  sobre DH, en mayor extensión en las plantas al sol (75%) que en las plantas a la sombra (63%), comparadas con las plantas irrigadas (Cuadro 1), las que fueron acompañadas de reducciones en  $g_s$  y en la razón  $C_i/C_a$ , lo cual indica que las limitaciones difusivas, en comparación con las limitaciones bioquímicas, en mayor medida afectan la fotosíntesis (Chaves y Oliveira 2004; Oliveira 2009).

En condiciones de 100% de agua disponible, la reducción de 35% en el valor de  $A$  en las plantas cultivadas a exposición de sol, comparadas con las plantas a la sombra, fueron acompañadas por la disminución en el valor  $g_s$ , sin cambios en la razón  $C_i/C_a$ , lo que podría indicar que la fotosíntesis presenta limitaciones no estomáticas. Así mismo, las reducciones en los valores en las razones  $F_v/F_m$  (6.4%) y, especialmente en la razón  $F_v/F_0$  (24%) en las primeras horas (Figura 1), sugieren la presencia de daños foto-inhibitorios en los centros de reacción del FSII, que afectaron el desempeño fotosintético. Según Maxwell y Johnson (2000) la razón  $F_v/F_0$  es un indicador sensible para estimar la foto-inhibición, por tanto, las reducciones en esta relación indican que se presenta una foto-inhibición crónica, es decir, limitaciones fotoquímicas de la fotosíntesis. Resultados similares fueron obtenidos por Silva et al. (2004), Chaves et al. (2008) y Pompelli et al. (2010), quienes anteriormente habían demostrado bajas tasas de fotosíntesis en plantas de cafeto sobre disponibilidad hídrica adecuada en plantas cultivadas al sol, en condiciones de invierno en el sudeste Brasileiro. DaMatta et al. (1997b) sugieren que las bajas temperaturas nocturnas reducen la conductancia estomática, incluso cuando la temperatura en el día es adecuada para el intercambio gaseoso en las plantas de cafeto.

En contraste, en la época de verano a CC se observó un incremento en  $A$  (77%) y  $g_s$  (37%) en las plantas al sol, en relación con la época de invierno (Cuadro 2). Da Matta (2004) sugiere que en la época de verano, el aumento de la humedad relativa a través del día estimula la abertura estomática, cuando la disponibilidad hídrica del suelo no es limitante. En esta misma época con disponibilidad hídrica adecuada no se presentaron diferencias significativas en  $A$  y  $g_s$  en los diferentes tratamientos lumínicos. Adicionalmente, no se encontraron valores  $< 0.75$  en la relación  $F_v/F_m$ , a pesar de que las potenciales reducciones en esta relación (plantas/DH en ambos tratamientos lumínicos en el medio día) indican que se presentó foto-inhibición dinámica, asociada con daños fotoquímicos que en relación a foto-protección al aparato fotosintético (Demmig-Adams y Adams, 1992).

Como se sabe, las plantas de café se caracterizan por presentar bajos valores en  $A$ , inclusive sobre óptimas condiciones de cultivo. Posiblemente las altas resistencias estomáticas y mesofílicas en la difusión del  $\text{CO}_2$ , desde las cavidades subestomáticas hasta los sitios de carboxilación, explicarían esta respuesta (Silva et al., 2004). Los trabajos de DaMatta (2004a) indican la ocurrencia de altos valores en la tasas de fotosíntesis en un tratamiento lumínico determinado, como resultado de los mayores valores en la conductancia estomática. Los resultados en el presente estudio contrastan con los obtenidos por Cavatte et al. (2012) quienes en época de verano encontraron mayores valores de fotosíntesis en las plantas cultivadas a sol en comparación con plantas en sombra.

De otro lado, los parámetros fotosintéticos  $\Phi\text{FSII}$ ,  $\Phi\text{NPQ}$  y  $\Phi\text{NO}$ , independientemente de los ambientes lumínicos, no respondieron a los tratamientos hídricos en ambas épocas evaluadas (Cuadro 2), lo que confirma estudios previos de DaMatta et al. (1997a) y Praxedes et al. (2006) en los cuales el déficit hídrico no afecta las reacciones fotoquímicas en plantas de café.

En condiciones de disponibilidad hídrica adecuada, las plantas a la sombra, en comparación con las plantas al sol presentaron un aumento en  $\Phi\text{FSII}$  de 17 y 25% en épocas de invierno y verano, respectivamente. Estos resultados, junto con los aumentos en los valores de la relación  $F_v/F_m$  y las concentraciones de los valores de clorofilas y carotenoides (Cuadro 3), son estrategias de las plantas para aumentar su capacidad de absorción a la luz y evitar procesos de foto-inhibición. Para  $\Phi\text{NPQ}$  no se presentaron diferencias ( $P > 0.05$ ) entre los ambientes lumínicos, no obstante se esperaría una diferencia entre estos valores, debido a la mayor necesidad de disipación de energía en forma de calor para las plantas al sol (Demmig-Adams et al., 1996).

Los parámetros agro-meteorológicos para la colecta en la época de invierno registraron temperaturas máxima de 27.8 °C y mínima de 10.3 °C; para la época de verano se registraron 30.4 °C y 19.8 °C, respectivamente. En ambas épocas, las plantas fueron sometidas a deshidratación por 76 días cuando el potencial hídrico en la madrugada ( $\Psi_{\text{am}}$ ) alcanzó un valor de -2.0 MPa, valor que representa déficit hídrico moderado (Praxedes et al., 2006). No se encontraron diferencias ( $P > 0.05$ ) en el  $\Psi_{\text{md}}$  en las plantas a CC, en ambos ambientes lumínicos; sin embargo en las plantas sobre DH, el  $\Psi_{\text{md}}$  fue negativo en las plantas a la sombra (Cuadro 4).

En la época de invierno, la reducción en los valores de  $E$  sobre DH en ambos ambientes lumínicos, junto con las reducciones en la conductancia estomática, sugieren que *C. arabica* presenta un eficiente control estomático en la tasa de transpiración en condiciones de déficit hídrico (DaMatta 2004b). De la misma manera, las reducciones en  $K_L$ , independiente del ambiente lumínico, se correlacionan con las reducciones en  $E$ , debido a que éste es limitado por  $K_L$  (Tausend et al., 2000). Resultados similares encontraron Dias et al. (2007) y Cavatte et al. (2012), lo que significa conservación de la humedad en el suelo durante un periodo mayor de

tiempo, debido a que las plantas absorben el agua con menor intensidad por la menor tensión de la transpiración, que estaría limitada por el cierre estomático.

En contraste, en la época de verano, en las plantas a sol se observó un incremento en  $E$  (60%) y  $K_L$  (61%), en relación con la época de invierno, debido a que las plantas que se desarrollaron en temperaturas más elevadas exigieron una mayor demanda hídrica para su crecimiento y refrigeración. En la época de verano se observaron reducciones en los valores  $E$  y  $K_L$  en condiciones hídricas adecuadas en plantas a la sombra comparadas con las plantas al sol, sin cambios en  $g_s$ . El sombreado puede ser una alternativa eficaz para proteger las plantas contra daños foto-oxidativos, reduciendo los extremos de la temperatura y conservando la humedad relativa del aire (DaMatta 2004a; Beer et al., 1998). En esta condición, el gradiente absoluto de presión de vapor entre los espacios internos de la hoja y el aire disminuye y la transpiración depende más de la resistencia del aire que de la resistencia estomática. Por tanto, aunque que las plantas a la sombra presenten una abertura estomática similar para la entrada de  $CO_2$  que las plantas al sol, esto no es acompañado por mayor pérdida de agua, en virtud de la contribución de la resistencia del aire para superar la resistencia estomática, optimizando la utilización de agua (DaMatta, 2004a)

### **Conclusiones**

- En la época de invierno, las plantas de cafeto cultivadas a pleno sol, independiente de la disponibilidad hídrica, presentan reducciones en la tasa de fotosíntesis asociada con limitaciones difusivas, debido a bajas tasas de conductancias estomáticas y a limitaciones fotoquímicas, debido a foto-inhibición crónica.
- El sombreado permitió una mejor aclimatación de las plantas contra los efectos de las bajas temperaturas nocturnas, reduciendo los efectos negativos del exceso de energía de los días soleados. No obstante, el sombrío no mitigó los impactos de la sequía en el cultivo de café. En la época de verano, los incrementos en la tasa de fotosíntesis en las plantas al sol se deben al aumento de la abertura estomática cuando se presentan buenas condiciones hídricas. En la sombra las reducciones de conductividad hidráulica e transpiración, indican una optimización del uso del agua. De cualquier manera, la recomendación del uso de sombrío como práctica cultural debe ser tomada con precaución.

### **Agradecimientos**

Este trabajo fue financiado por el CNPq, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - National Council of Technological and Scientific Development y la Universidad Federal de Viçosa, Brasil.

## Referencias

- Beer, J.; Muschler, R.; Kass, D.; y Somarriba, E. 1998. Shade management in coffee and cacao plantation. *Agrof. Sys.* 38:139 - 164.
- Cavatte, P. C.; Oliveira, A.; Morais, L. E.; Martins, S. C. V.; Sanglard, L. M., y DaMatta, F. M. 2012. Could shading reduce the negative impacts of drought on coffee? A morphophysiological analysis. *Physiol. Plant.* 144:111 - 122.
- Chaves, M. M. y Oliveira, M. M. 2004. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. *J. Exp. Bot.* 55:2365 - 2384.
- Chaves, A. R. M.; Ten-Caten, A.; Pinheiro, H. A.; Ribeiro, A.; y DaMatta, F.M. 2008. Seasonal changes in photoprotective mechanisms of leaves from shaded and unshaded field-grown coffee (*Coffea arabica* L.) trees. *Trees* 22:351 - 361.
- Dias, P. C.; Araújo, W. L.; Moraes, G. A. B. K.; Barros, R. S.; y DaMatta, F. M. 2007. Morphological and physiological responses of two coffee progenies to soil water availability. *J. Plant Physiol.* 164:1639 - 1647.
- DaMatta, F. M.; Maestri, M.; y Barros, R. S. 1997a. Photosynthetic performance of two coffee species under drought. *Photosynthetica* 34:257 - 264.
- DaMatta, F. M.; Maestri, M.; Mosquim, P. R.; y Barros, R. S. 1997b. Photosynthesis in coffee (*Coffea arabica* and *C. canephora*) as affected by winter and summer conditions. *Plant Sci.* 128:43 - 50.
- DaMatta, F. M. y Rena, A. B. 2002. Ecofisiologia de cafezais sombreados e a pleno sol. En: Zambolim L (ed.). O Estado da arte de tecnologias na produção de café. Editora UFV. Viçosa, Brasil. p. 93 - 135.
- DaMatta, F. M. 2004a. Ecophysiological constraints on the production of shaded and unshaded coffee: a review. *Field Crop Res.* 86:99 - 114.
- DaMatta, F. M. 2004b. Exploring drought tolerance in coffee: a physiological approach with some insights for plant breeding. *Br. J. Plant Physiol.* 16:1 - 6.
- DaMatta, F. M. y Rodríguez, N. 2007. Producción sostenible de cafetales en sistemas agroforestales del neotrópico. Una visión agronómica y ecofisiológica. *Rev. Agron. Col.* 25:113 - 123.
- Demmig-Adams, B. y Adams, W. W. 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 43:599 - 626.
- Demmig-Adams, B.; Adams, W. W.; Baker, D. H.; Logan, B. A.; Bowling, D. R.; y Verhoeven, A. S. 1996. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiol. Plant.* 98:253 - 264.
- Maxwell, K. y Johnson, G. N. 2000. Chlorophyll fluorescence a practical guide. *J. Exp. Bot.* 345:659 - 668.
- Nagakura, J.; Shigenaga H.; Akama, A.; y Takahashi, M. 2004. Growth and transpiration of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) and Hinoki cypress (*Chamaecyparis obtuse*) seedlings in response to soil water content. *Tree Physiol.* 24:1203 - 1208.
- Oliveira, A. G. 2009. Aclimação da maquinaria fotossintética do cafeeiro cultivado em diferentes níveis de luz e de disponibilidade hídrica. Tesis de maestria. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Brasil. 40 p.
- Oxborough, K. y Baker, N. R. 1997. Resolving chlorophyll a fluorescence images of photosynthetic efficiency into photochemical and non-photochemical components calculation of  $qP$  and  $F_v'/F_m'$  without measuring  $F_o'$ . *Photosyn. Res.* 54:135 - 142.
- Pompelli, M.; Martins, S. C.; Antunes, W.; Chaves, A. R.; y DaMatta, F. M. 2010. Photosynthesis and photoprotection in coffee leaves is affected by nitrogen and light availabilities in winter conditions. *J. Plant Physiol.* 167:1052 - 1060.
- Pinheiro, H. A.; DaMatta, F. M.; Chaves, A. R. M.; Fontes, E. P. B.; y Loureiro, M. E. 2004. Drought tolerance in relation to protection against oxidative stress in clones of *Coffea canephora* subjected to long-term drought. *Plant Sci.* 167:1307 - 1314.
- Praxedes, S.C.; DaMatta, F. M.; Loureiro, M. E.; Ferrão, M. A. G.; y Cordeiro, A. T. 2006. Effects of long-term soil drought on photosynthesis and carbohydrate metabolism in mature robusta coffee (*Coffea canephora* Pierre var. kouillou) leaves. *Environ Exp. Bot.* 56:263 - 273.
- Silva, E. A., DaMatta, F. M.; Ducatti, C.; Regazzi, A. J. y Barros, R. S. 2004. Seasonal changes in vegetative growth and photosynthesis in arabica coffee trees. *Field Crop Res.* 89:349 - 357.
- Tausend, P. C.; Meinzer, F. C.; y Goldstein, G. 2000. Control of transpiration in three coffee cultivars: the role of hydraulic and crown architecture. *Trees* 14:181 - 190.
- Valladares, F. y Percy, R. W. 1997. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant Cell Environ.* 20:25 - 36.



**Cuadro 1.** Fotosíntesis ( $A$ ), conductancia estomática ( $g_s$ ), razón entre las concentraciones externa e interna de  $\text{CO}_2$  ( $C_i/C_a$ ), en plantas de *Coffea arabica* L. cv. Catuai Vermelho IAC 44 sometidas a la combinación de condiciones contrastantes de luz y agua.

Parámetros	Tratamientos			
	T1	T2	T3	T4
<b>Época I</b>				
$A$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2}/\text{s}$ )	$7.0 \pm 0.4$ Aa*	$2.6 \pm 0.3$ Bb	$4.5 \pm 0.2$ Ba	$1.1 \pm 0.2$ Bb
$g_s$ ( $\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2}/\text{s}$ )	$77.2 \pm 8.4$ Aa	$17.9 \pm 2.5$ Bb	$58.4 \pm 4.5$ Ba	$9.7 \pm 1$ Bb
$C_i/C_a$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}/\text{ar}$ )	$0.56 \pm 0.02$ Aa	$0.36 \pm 0.01$ Bb	$0.60 \pm 0.02$ Aa	$0.50 \pm 0.05$ Bb
<b>Época II</b>				
$A$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2}/\text{s}$ )	$8.4 \pm 0.27$ Aa	$2.3 \pm 0.21$ Bb	$8.0 \pm 0.39$ Aa	$0.7 \pm 0.21$ Bb
$g_s$ ( $\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2}/\text{s}$ )	$74.2 \pm 5.01$ Aa	$15.7 \pm 0.73$ Bb	$74.8 \pm 5.81$ Aa	$8.2 \pm 0.96$ Bb
$C_i/C_a$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}/\text{ar}$ )	$0.5 \pm 0.02$ Aa	$0.4 \pm 0.03$ Bb	$0.5 \pm 0.02$ Ab	$0.7 \pm 0.05$ Aa

\* Letras mayúsculas representan diferencias significativas en los tratamientos lumínicos dentro de un mismo régimen hídrico. Letras minúsculas representan diferencias significativas entre los tratamientos hídricos para un mismo nivel de irradiancia. Promedios comparados por la prueba de 'F' ( $P < 0.05$ ). Los valores representan el promedio  $\pm$  desviación estándar ( $n = 6$ ).

a. T1= 15% de la radiación solar directa y 100% de agua disponible en el suelo. T2 = 15% de la radiación solar directa y 35% de agua disponible en el suelo. T3 = 100% de la radiación solar directa y 100% de agua disponible en el suelo. T4= 100% de la radiación solar directa y 35% de agua disponible en el suelo. Época I = invierno. Época II = verano.

**Cuadro 2.** Producción cuántica efectiva del FSII ( $\Phi\text{FSII}$ ), coeficiente de extinción no-fotoquímica ( $\Phi\text{NPQ}$ ) y productividad cuántica basal de los procesos no fotoquímicos ( $\Phi\text{NO}$ ) en plantas de *Coffea arabica* L. cv. Catuai Vermelho IAC 44, sometidas a la combinación de condiciones contrastantes de luz y agua.

Parámetros	Tratamientos <sup>a</sup>			
	T1	T2	T3	T4
<b>Epoca I</b>				
$\Phi\text{FSII}$	$0.07 \pm 0.01$ Aa	$0.07 \pm 0.00$ Aa	$0.05 \pm 0.00$ Bb	$0.04 \pm 0.00$ Bb
$\Phi\text{NPQ}$	$0.60 \pm 0.02$ Aa	$0.65 \pm 0.01$ Aa	$0.64 \pm 0.04$ Aa	$0.66 \pm 0.04$ Aa
$Y(\text{NO})$	$0.32 \pm 0.01$ Aa	$0.28 \pm 0.01$ Aa	$0.31 \pm 0.04$ Aa	$0.30 \pm 0.04$ Aa
<b>Época II</b>				
$\Phi\text{FSII}$	$0.04 \pm 0.00$ Aa	$0.04 \pm 0.00$ Aa	$0.03 \pm 0.00$ Bb	$0.02 \pm 0.00$ Bb
$\Phi\text{NPQ}$	$0.61 \pm 0.02$ Aa	$0.65 \pm 0.04$ Aa	$0.59 \pm 0.03$ Aa	$0.51 \pm 0.03$ Aa
$Y(\text{NO})$	$0.33 \pm 0.02$ Aa	$0.30 \pm 0.04$ Aa	$0.37 \pm 0.04$ Aa	$0.45 \pm 0.03$ Aa

\* Letras mayúsculas representan diferencias significativas en los tratamientos lumínicos dentro de un mismo régimen hídrico. Letras minúsculas representan diferencias significativas entre los tratamientos hídricos para un mismo nivel de irradiancia. Promedios comparados por el test F ( $P < 0.05$ ). Los valores representan el promedio  $\pm$  desviación estándar ( $n=6$ ).

a. T1= 15% de la radiación solar directa y 100% de agua disponible en el suelo. T2 = 15% de la radiación solar directa y 35% de agua disponible en el suelo. T3 = 100% de la radiación solar directa y 100% de agua disponible en el suelo. T4= 100% de la radiación solar directa y 35% de agua disponible en el suelo. Época I = invierno. Época II = verano.

**Cuadro 3.** Concentração foliar de clorofilas (Chl) e carotenoides (Car) em plantas de *Coffea arabica* L. cv. Catuai Vermelho IAC 44 sometidas a la combinación de condiciones contrastantes de luz y agua.

Parámetros	Tratamientos <sup>a</sup>			
	T1	T2	T3	T4
<b>Época I</b>				
Chl (a + b) (g/kg -MS)	8.9 ± 0.8 Aa*	9.7 ± 0.7 Aa	5.2 ± 0.39 Bb	6.1 ± 0.8 Bb
Car (g/kg -MS)	1.4 ± 0.09 Aa	1.4 ± 0.09 Aa	0.9 ± 0.10 Bb	1.3 ± 0.09 Ab
<b>Época II</b>				
Chl (a + b) (g/kg -MS)	12.6 ± 0.4 Aa	11.9 ± 0.7 Aa	7.2 ± 0.3 Bb	7.8±0.6 Bb
Car (g/kg -MS)	2.5 ± 0.08 Aa	1.4 ± 0.09 Aa	1.5 ± 0.02 Bb	1.3±0.09 Ab

\* Letras mayúsculas representan diferencias significativas en los tratamientos lumínicos dentro de un mismo régimen hídrico. Letras minúsculas representan diferencias significativas entre los tratamientos hídricos para un mismo nivel de irradiancia. Promedios comparados por el test F (P < 0,05). Los valores representan el promedio ± desviación estándar (n=6).

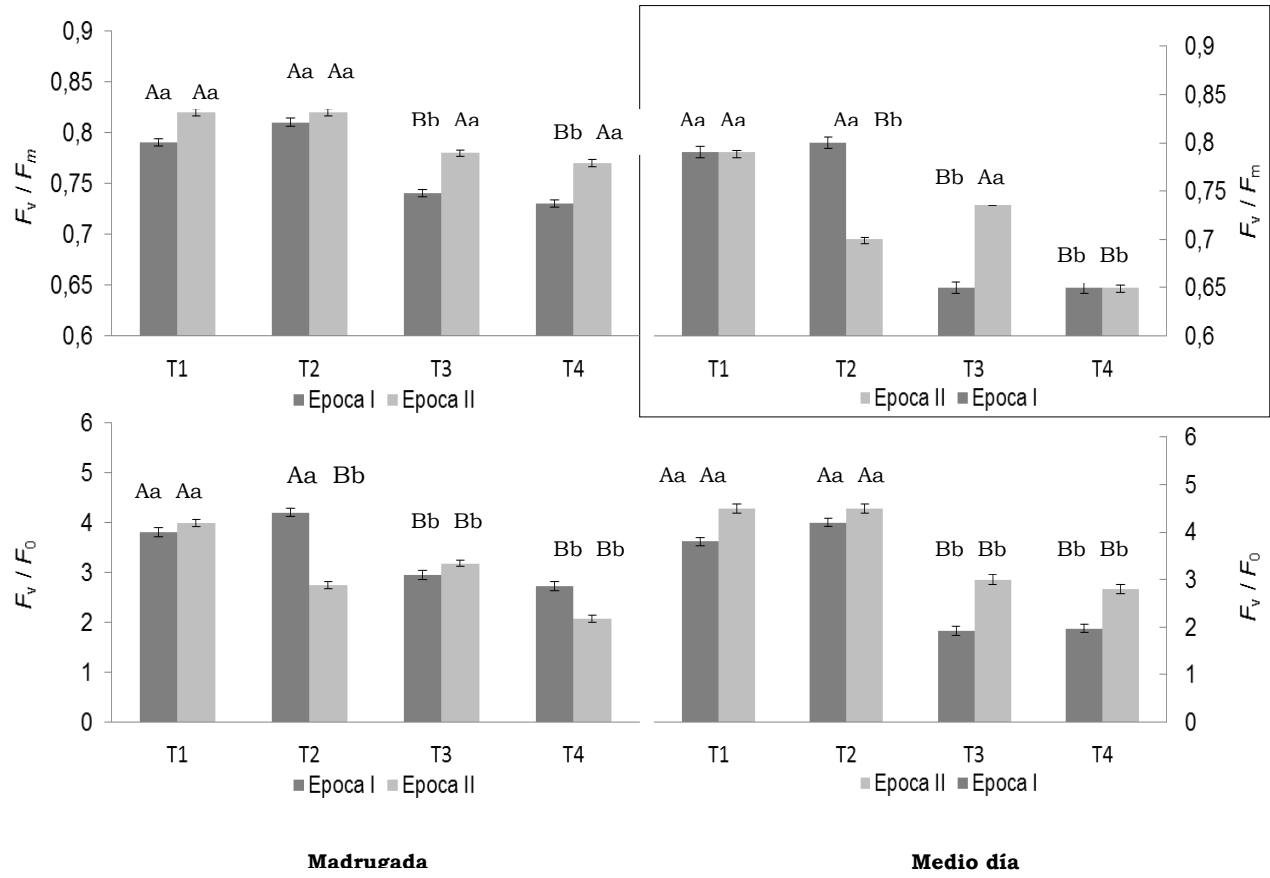
a. T1= 15% de la radiación solar directa y 100% de agua disponible en el suelo. T2 = 15% de la radiación solar directa y 35% de agua disponible en el suelo. T3 = 100% de la radiación solar directa y 100% de agua disponible en el suelo. T4= 100% de la radiación solar directa y 35% de agua disponible en el suelo. Época I = invierno. Época II = verano.

**Cuadro 4.** Potencial hídrico en la madrugada ( $\Psi_{am}$ ), al medio día ( $\Psi_{md}$ ), transpiración ( $E$ ) y conductancia hidráulica ( $K_L$ ) en plantas de *Coffea arabica* L. cv. Catuai Vermelho IAC 44 sometidas a la combinación de condiciones contrastantes de luminosidad y agua.

Parámetros	Tratamientos <sup>a</sup>			
	T1	T2	T3	T4
<b>Época I</b>				
$\Psi_{am}$ (MPa)	-0.02 ± 0.00Bb	-2.1 ± 0.05Aa	-0.02 ± 0.00Bb	-2.0 ± 0.04Aa
$\Psi_{md}$ (MPa)	-0.3 ± 0.026Bb	-2.7 ± 0.04Aa	-0.4 ± 0.03Bb	-2.3 ± 0.071Ab
$E$ (mmol H <sub>2</sub> O -m <sup>2</sup> /s)	0.3 ± 0.03Aa	0.1 ± 0.005Bb	0.4 ± 0.02Aa	0.2 ± 0.03Bb
$K_L$ (mmol H <sub>2</sub> O -Mpa/m <sup>2</sup> /s)	1.1 ± 0.10Aa	0.2 ± 0.003Bb	1.0 ± 0.13Aa	0.4 ± 0.02Bb
<b>Época II</b>				
$\Psi_{am}$ (MPa)	-0.04 ± 0.01Bb	-2.2 ± 0.18Aa	-0.01 ± 0.00Bb	-2.1 ± 0.07Aa
$\Psi_{md}$ (MPa)	-0.6 ± 0.051Bb	-2.6 ± 0.15Aa	-0.4 ± 0.03Bb	-2.4 ± 0.093Ab
$E$ (mmol H <sub>2</sub> O -m <sup>2</sup> /s)	0.5 ± 0.04Ba	0.1 ± 0.01Bb	1.0 ± 0.07Aa	0.1 ± 0.02Bb
$K_L$ (mmol H <sub>2</sub> O -Mpa/m <sup>2</sup> /s)	1.0 ± 0.15Ba	0.5 ± 0.12Bb	2.6 ± 0.13Aa	0.6 ± 0.17Bb

\* Letras mayúsculas representan diferencias significativas en los tratamientos lumínicos dentro de un mismo régimen hídrico. Letras minúsculas representan diferencias significativas entre los tratamientos hídricos para un mismo nivel de irradiancia. Promedios comparados por el test F (P < 0.05). Los valores representan el promedio ± desviación estándar (n = 6).

a. T1= 15% de la radiación solar directa y 100% de agua disponible en el suelo. T2 = 15% de la radiación solar directa y 35% de agua disponible en el suelo. T3 = 100% de la radiación solar directa y 100% de agua disponible en el suelo. T4= 100% de la radiación solar directa y 35% de agua disponible en el suelo. Época I = invierno. Época II = verano.



**Figura 1.** Parámetros de fluorescencia en la madrugada y al medio día, en plantas de *Coffea arabica* L. cv. 'Catuaí Vermelho IAC 44' sometidas a la combinación de condiciones contrastantes de luz y agua. T1= 15% de la radiación solar directa y 100% de agua disponible en el primeras horas del día.

T2 = 15% de la radiación solar directa y 35% de agua disponible en el suelo. T3 = 100% de la radiación solar directa y 100% de agua disponible en el suelo. T4= 100% de la radiación solar directa y 35% de agua disponible en el suelo. Época I = invierno. Época II = verano. Abreviaturas: Razón entre la fluorescencia variable y máxima ( $F_v/F_m$ ) y razón entre la fluorescencia variable e inicial ( $F_v/F_0$ ).

\* Letras mayúsculas representan diferencias significativas en los tratamientos lumínicos dentro de un mismo régimen hídrico. Letras minúsculas representan diferencias significativas entre los tratamientos hídricos para un mismo nivel de irradiancia. Promedios comparados por prueba de F ( $P < 0,05$ ). Los valores representan el promedio  $\pm$  desviación estándar ( $n=6$ ).