

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

Photosynthetic response of *Coffea arabica* L. 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.:14.06.2013 Acep.: 02.04.2014

Resumen

El sombrío permite una mejor aclimatación del café (*Coffea arabica* L.) 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* L. 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), nonphotochemical 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 Rodríguez, 2007). No obstante, las plantas mejoradas de café presentan buena productividad en 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 Rodríguez, 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 café 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 café 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. Catuaí 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 tratamientos 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 en 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 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 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 ($0.03 \mu\text{mol m}^2/\text{s}$) y F_m la fluorescencia máxima obtenida por la aplicación de un pulso de 0.8 s de luz actínica saturante ($3000 \mu\text{mol m}^2/\text{s}$). Las hojas fueron aclimatadas a la luz actínica ($1000 \mu\text{mol m}^2/\text{s}$) durante 40 s, con el fin de lograr 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 (ΦFSII), el coeficiente de extinción no-fotoquímica de Stern-Volmer (ΦNPQ) y la productividad cuántica basal de los procesos no fotoquímicos (ΦNO) (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 (KL) 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 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 el 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 café sobre disponibilidad hídrica adecuada en plantas cultivadas al sol, en condiciones de

Cuadro 1. Fotosíntesis (A), conductancia estomática (gs), razón entre las concentraciones externa e interna de CO₂ (Ci/Ca), 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
Época I				
A (μmol CO ₂ -m ² /s)	7.0 ± 0.4 Aa*	2.6 ± 0.3 Bb	4.5 ± 0.2 Ba	1.1 ± 0.2 Bb
gs (mmol H ₂ O -m ² /s)	77.2 ± 8.4 Aa	17.9 ± 2.5 Bb	58.4 ± 4.5 Ba	9.7 ± 1 Bb
Ci/Ca (μmol CO ₂ -mol/ar)	0.56 ± 0.02 Aa	0.36 ± 0.01 Bb	0.60 ± 0.02 Aa	0.50 ± 0.05 Bb
Época II				
A (μmol CO ₂ -m ² /s)	8.4 ± 0.27 Aa	2.3 ± 0.21 Bb	8.0 ± 0.39 Aa	0.7 ± 0.21 Bb
gs (mmol H ₂ O -m ² /s)	74.2 ± 5.01 Aa	15.7 ± 0.73 Bb	74.8 ± 5.81 Aa	8.2 ± 0.96 Bb
Ci/Ca (μmol CO ₂ -mol/ar)	0.5 ± 0.02 Aa	0.4 ± 0.03 Bb	0.5 ± 0.02 Ab	0.7 ± 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 ± 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.

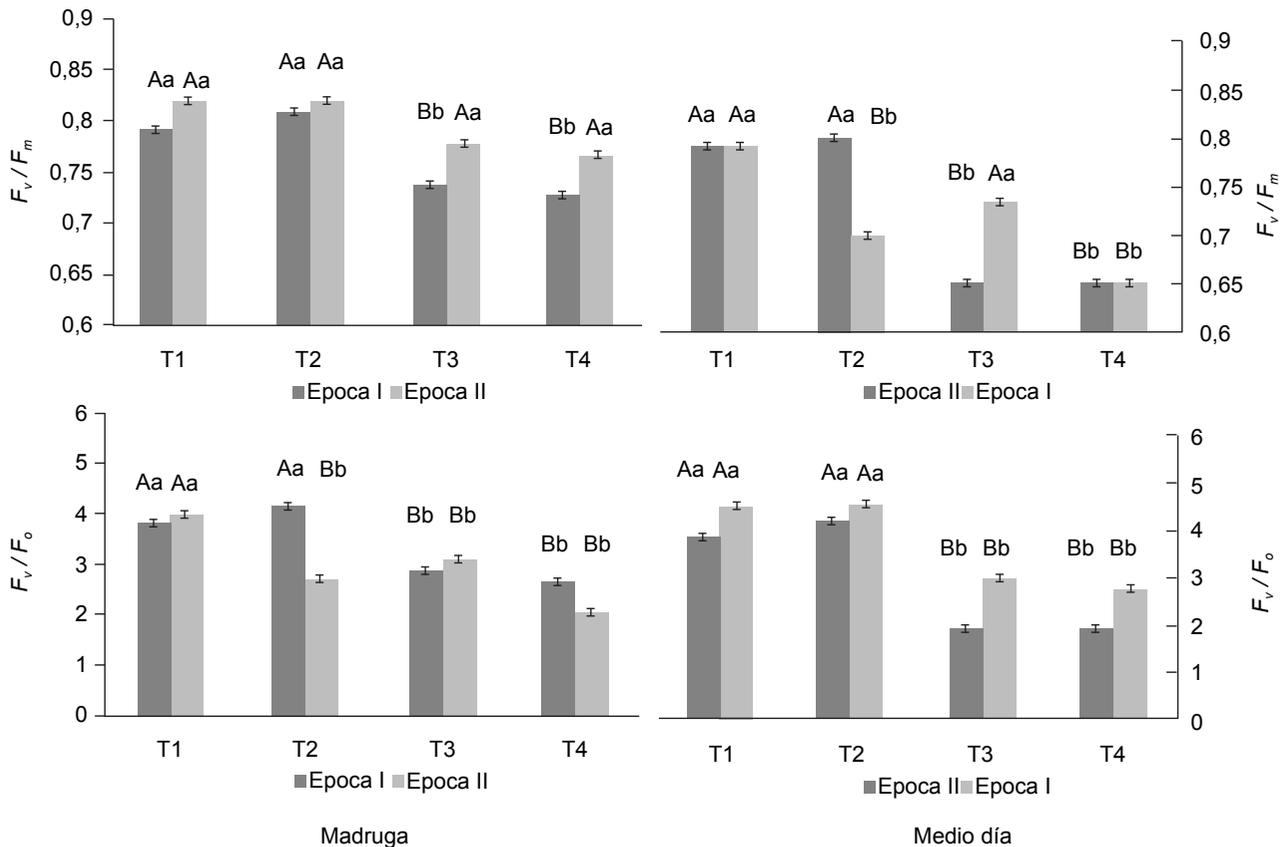


Figura 1. Parámetros de fluorescencia en la madrugada y al medio día, en plantas de *Coffea arabica* L. cv. 'Catuai Vermelho IAC 44' sometidas a la combinación de condiciones contrastantes de luz y agua. T1= 15% de la radiación solar directa y 100% de agua disponible en el primeras horas del día.

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 ± desviación estándar (n=6).

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 café.

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 Fv/Fm , 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 en óptimas condiciones de cultivo. Posiblemente las altas resistencias estomáticas y mesofilicas en la difusión del 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 las 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 al sol, en comparación con plantas en sombra.

De otro lado, los parámetros fotosintéticos Φ_{FSII} , Φ_{NPQ} y Φ_{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 Φ_{FSII} de 17% y 25% en épocas de invierno y verano, respectivamente. Estos resultados, junto con los aumentos en los valores de la relación Fv/Fm 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 Φ_{NPQ} no se presentaron diferencias

Cuadro 2. Producción cuántica efectiva del FSII (Φ_{FSII}), coeficiente de extinción no-fotoquímica (Φ_{NPQ}) y productividad cuántica basal de los procesos no fotoquímicos (Φ_{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 ^a			
	T1	T2	T3	T4
Época I				
Φ_{FSII}	0.07 ± 0.01 Aa*	0.07 ± 0.00 Aa	0.05 ± 0.00 Bb	0.04 ± 0.00 Bb
Φ_{NPQ}	0.60 ± 0.02 Aa	0.65 ± 0.01 Aa	0.64 ± 0.04 Aa	0.66 ± 0.04 Aa
Y(NO)	0.32 ± 0.01 Aa	0.28 ± 0.01 Aa	0.31 ± 0.04 Aa	0.30 ± 0.04 Aa
Época II				
Φ_{FSII}	0.04 ± 0.00 Aa	0.04 ± 0.00 Aa	0.03 ± 0.00 Bb	0.02 ± 0.00 Bb
Φ_{NPQ}	0.61 ± 0.02 Aa	0.65 ± 0.04 Aa	0.59 ± 0.03 Aa	0.51 ± 0.03 Aa
Y(NO)	0.33 ± 0.02 Aa	0.30 ± 0.04 Aa	0.37 ± 0.04 Aa	0.45 ± 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 ± 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. Concentración foliar de clorofilas (Chl) y carotenoides (Car) en plantas de *Coffea arabica* L. cv. Catuai Vermelho IAC 44 sometidas a la combinación de condiciones contrastantes de luz y agua.

Parámetros	Tratamientos ^a			
	T1	T2	T3	T4
	Época I			
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
	Época II			
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.

($P > 0.05$) 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 (Ψ_{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 Ψ_{md} en las plantas a CC, en ambos ambientes lumínicos; sin embargo en las plantas sobre DH, el Ψ_{md} fue negativo en las plantas a la sombra (Cuadro 4).

Cuadro 4. Potencial hídrico en la madrugada (Ψ_{am}), al medio día (Ψ_{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 ^a			
	T1	T2	T3	T4
	Época I			
Ψ_{am} (MPa)	-0.02 ± 0.00Bb*	-2.1 ± 0.05Aa	-0.02 ± 0.00Bb	-2.0 ± 0.04Aa
Ψ_{am} (MPa)	-0.3 ± 0.026Bb	-2.7 ± 0.04Aa	-0.4 ± 0.03Bb	-2.3 ± 0.071Ab
E (mmol H ₂ O -m ² /s)	0.3 ± 0.03Aa	0.1 ± 0.005Bb	0.4 ± 0.02Aa	0.2 ± 0.03Bb
K_L (mmol H ₂ O -Mpa/m ² /s)	1.1 ± 0.10Aa	0.2 ± 0.003Bb	1.0 ± 0.13Aa	0.4 ± 0.02Bb
	Época II			
Ψ_{am} (MPa)	-0.04 ± 0.01Bb	-2.2 ± 0.18Aa	-0.01 ± 0.00Bb	-2.1 ± 0.07Aa
Ψ_{md} (MPa)	-0.6 ± 0.051Bb	-2.6 ± 0.15Aa	-0.4 ± 0.03Bb	-2.4 ± 0.093Ab
E (mmol H ₂ O -m ² /s)	0.5 ± 0.04Ba	0.1 ± 0.01Bb	1.0 ± 0.07Aa	0.1 ± 0.02Bb
K_L (mmol H ₂ O -Mpa/m ² /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.

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 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, al reducir los extremos de la temperatura y conservar 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 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 café 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 y 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 neotropico. 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 Fv'/Fm' without measuring $F0'$. 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 longterm 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 Pearcy, 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.