



**MORFOFISIOLOGIA DE PLANTAS JOVENS
DE CAFÉ ARÁBICA SUBMETIDAS A NÍVEIS
DE SOMBREAMENTO ARTIFICIAL E DOSES
DE PACLOBUTRAZOL**

ANDRÉ FELIPE FIALHO RIBEIRO

2018

ANDRÉ FELIPE FIALHO RIBEIRO

**MORFOFISIOLOGIA DE PLANTAS JOVENS DE CAFÉ ARÁBICA
SUBMETIDAS A NÍVEIS DE SOMBREAMENTO ARTIFICIAL E
DOSES DE PACLOBUTRAZOL**

Dissertação apresentada à Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, *Campus* de Vitória da Conquista, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, área de concentração em Fitotecnia, para obtenção do título de “Mestre”.

Orientadora:

DSc. Sylvana Naomi Matsumoto

Coorientadores:

DSc. Paula Acácia Silva Ramos

DSc. Rogério Falleiros Carvalho

VITÓRIA DA CONQUISTA
BAHIA - BRASIL
2018

R367m Ribeiro, André Felipe Fialho.
Morfofisiologia de plantas jovens de café arábica submetidas a níveis de sombreamento artificial e doses de paclobutrazol. / André Felipe Fialho Ribeiro, 2018.
104f.
Orientador (a): D.Sc. Sylvana Naomi Matsumoto
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Programa de Pós-Graduação em Agronomia, área de Concentração em Fitotecnia, Vitória da Conquista - BA, 2018.
Inclui referências. 64 - 75.
1. *Coffea arabica* L - Cultivo. 2. Restrição luminosa – Desempenho fisiológico. 3. Paclobutrazol – Sombreamento em cafeeiro. I. Matsumoto, Sylvana Naomi. II. Universidade Estadual Sudoeste da Bahia, Pós-Graduação em Agronomia, área de concentração Fitotecnia, III. T.

CDD: 633.73

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO SUDOESTE DA BAHIA – UESB
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA
Área de Concentração em Fitotecnia

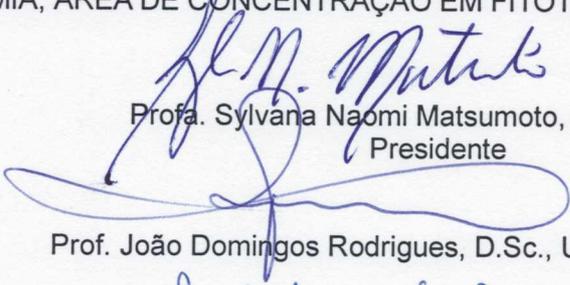
Campus de Vitória da Conquista - BA

DECLARAÇÃO DE APROVAÇÃO

Título: "MORFOFISIOLOGIA DE PLANTAS JOVENS DE CAFÉ ARÁBICA SUBMETIDAS A NÍVEIS DE SOMBREAMENTO ARTIFICIAL E DOSES DE PACLOBUTRAZOL".

Autor: André Felipe Fialho Ribeiro

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de MESTRE EM AGRONOMIA, ÁREA DE CONCENTRAÇÃO EM FITOTECNIA, pela Banca Examinadora:



Prof. Sylvana Naomi Matsumoto, D. Sc., UESB
Presidente

Prof. João Domingos Rodrigues, D.Sc., UNESP Botucatu/SP



Prof. Paulo Araújo Ramos Cairo, D.Sc., UESB.

Data de realização: 20 de fevereiro de 2018.

*A Deus,
aos meus pais, Antenor e Maria Vanda,
e aos meus padrinhos Nivaldo e Celene.*

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Ao meu Senhor Deus, pela proteção, coragem e sabedoria concedidas.

Aos meus preciosos pais, Antenor e Maria Vanda, pelo zelo e amor incondicional e por serem minha motivação e exemplo de caráter.

Aos meus padrinhos Nivaldo e Celene e às minhas irmãs Poliana, Naiana e Josiane, pelos ensinamentos e apoio fundamentais para a conclusão desta etapa.

Aos meus queridos irmãos, Anderson, Emerson, Binho, Luíza, Ruth e Erick, pela confiança, amor e carinho concedidos.

A toda a minha família e amigos, pelo apoio e incentivo de sempre.

A Mari, pelo amor, incentivo, companheirismo e por sempre acreditar em mim.

À Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia e, em especial, ao Programa de Pós-graduação em Agronomia, pela oportunidade de capacitação profissional.

À Professora Dra. Sylvana Naomi Matsumoto, pela orientação, apoio e confiança durante minha formação e realização deste trabalho e, sobretudo, pela amizade.

Aos meus coorientadores, Dra. Paula Acácia Silva Ramos e Dr. Rogério Falleiros Carvalho, pela contribuição no desenvolvimento da pesquisa e redação da dissertação.

Aos membros da banca examinadora, pela avaliação e sugestões para a melhoria da dissertação.

A todos os professores do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, pelos conhecimentos compartilhados.

Aos professores Anselmo Eloy, Roseane Mendonça, Adriana Cardoso, Carlos Henriques e Alcebíades Rebouças, pelo fornecimento de equipamentos e materiais para a realização das análises.

Aos colegas (família) do Laboratório de Fisiologia Vegetal, pelo apoio, companheirismo e auxílio durante a condução do experimento e realização das análises laboratoriais, e ainda pelo grande vínculo de amizade que se criou.

Aos funcionários da Diretoria do Campo Agropecuário (DICAP), pela colaboração durante a instalação e condução do experimento.

Aos alunos da turma de Fisiologia Vegetal 2016.2, pelo carinho, amizade, convivência e enorme contribuição em minha formação. Jamais os esquecerei.

Aos colegas e amigos do curso, pelo companheirismo e convivência.

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

Enfim, a todos que colaboraram direta ou indiretamente para a realização deste sonho. Eu, realmente, não teria conseguido sem vocês. Muito obrigado!

“Um pouco de ciência nos afasta de Deus. Muito, nos aproxima”.
(Louis Pasteur)

"Minhas irmãs, meus irmãos, oxe! Se assumam como realmente são. Não deixem que suas matrizes, que suas raízes, morram por falta de irrigação. Ser nortista e NORDESTINO, meus conterrâneos, 'num' é ser seco nem litorâneo. É ter em nossas mãos um destino nunca clandestino, para os desfechos metropolitanos."

(Norte Nordeste Me Veste – RAPadura Xique-Chico)

RESUMO

RIBEIRO, A. F. F. **Morfofisiologia de plantas jovens de café arábica submetidas a níveis de sombreamento artificial e doses de paclobutrazol.** Vitória da Conquista - BA: UESB, 2018. 104p. (Dissertação – Mestrado em Agronomia, Área de Concentração em Fitotecnia).*

Os benefícios proporcionados pelo sombreamento, associados às modulações morfológicas resultantes da utilização de paclobutrazol, podem ser uma importante estratégia para o cultivo do cafeeiro, principalmente em regiões onde são mais acentuados a restrição hídrica, os altos índices de radiação solar e a elevação da temperatura atmosférica. Objetivou-se com este trabalho avaliar o desempenho morfofisiológico de cafeeiros jovens submetidos a doses de paclobutrazol, em ambientes com restrição artificial de luz. Os ensaios foram realizados em ambientes sombreados artificialmente com malhas de polietileno de cor preta, nos níveis de 20%, 40%, 60% e 80% de restrição luminosa, e um ambiente a pleno sol, na Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, em Vitória da Conquista. Em cada um desses ambientes, foi conduzido um experimento, constituído de cinco tratamentos, definidos pela aplicação via substrato de diferentes doses de paclobutrazol (0; 10; 20; 30 e 40 mg de ingrediente ativo por planta). Utilizou-se delineamento inteiramente casualizado, com quatro repetições, e cada unidade experimental foi constituída por um vaso com uma planta de café. As trocas gasosas foliares foram analisadas em blocos, com quatro repetições, devido às variações ocorridas ao longo do período de avaliação. Aos 100 dias após a aplicação do paclobutrazol, foram avaliados altura da planta, diâmetro do caule, número de folhas e de ramos plagiotrópicos, índice de ramificação, massa seca da parte aérea, das raízes e total, área foliar total, individual e específica, razão de área foliar, índice SPAD, potencial hídrico e teor relativo de água foliar, pigmentos fotossintéticos, teor de prolina nas folhas e extravasamento de eletrólitos. As trocas gasosas foliares foram avaliadas aos 99 dias após a aplicação do paclobutrazol. Procedeu-se a análise conjunta de experimentos e análise de variância da regressão para o estudo das doses de paclobutrazol e dos níveis de sombreamento. Os modelos de regressão foram definidos com base na significância, maior valor do coeficiente de determinação, e na resposta biológica para cada característica estudada. Para realização das análises estatísticas e plotagem dos gráficos, foi utilizado o programa Sistema de Análises Estatísticas e Genéticas, versão 9.1, e o Excel 2013. O sombreamento foi favorável às plantas jovens de café arábica, promovendo maior crescimento e melhor desempenho fisiológico, em comparação aos cafeeiros conduzidos a pleno sol. A morfofisiologia de cafeeiros arábica ‘Catuaí Vermelho IAC 144’, submetidos ao sombreamento artificial durante o crescimento vegetativo inicial, é mais vigorosa quando comparada à de

*Orientadora: Sylvana Naomi Matsumoto, *D.Sc.*, UESB

*Coorientadores: Paula Acácia Silva Ramos, *D.Sc.*, UESB e Rogério Falleiros Carvalho, *D.Sc.*, UNESP

plantas conduzidas a pleno sol. A aplicação de paclobutrazol via solo, nas dosagens determinadas neste estudo, é pouco efetiva em promover alterações morfofisiológicas em plantas jovens de café. As alterações morfológicas induzidas pela restrição de luz e consideradas como desfavoráveis ao crescimento vegetativo inicial dos cafeeiros arábica não são restringidas ou atenuadas pela aplicação das dosagens de paclobutrazol via solo determinadas neste estudo. A ampla variação dos níveis de restrição de luz, associada à restrita amplitude das doses de paclobutrazol em estudo, torna incipiente a interação entre os fatores para cafeeiros arábica jovens.

Palavras-chave: *Coffea arabica* L., restrição luminosa, triazol.

ABSTRACT

RIBEIRO, A. F. F. **Morphophysiology of young Arabica coffee plants submitted to levels of artificial shading and paclobutrazol doses.** Vitória da Conquista - BA: UESB, 2018. 104p. (Dissertation – Master in Agronomy, Concentration Area in Phytotechny).*

The benefits provided by shading, associated with morphological modulations of the use of paclobutrazol, can be an important strategy for coffee cultivation, especially in regions where water restriction, high solar radiation, and atmospheric temperature rise are most pronounced. The objective of this study was to evaluate the morphophysiological performance of young coffee plants submitted to paclobutrazol doses in environments with different levels of artificial light restriction. The tests were performed in environments with artificial shading, with levels of 20%, 40%, 60% and 80% of light restriction, and a full-sun environment at the Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, in Vitória da Conquista. In each of these environments, an experiment was carried out, consisting of five treatments, defined by substrate application of different doses of paclobutrazol (0, 10, 20, 30 and 40 mg of active ingredient per plant). A completely randomized design with four replications was used, and each experimental unit consisted of a pot with a coffee plant. Leaf gas exchanges were analyzed in blocks, with four replications, due to the variations that occurred during the evaluation period. At 100 days after application of paclobutrazol, plant height, stem diameter, number of leaves and plagiotropic branches, branching index, dry mass of shoot, roots, and total mass, individual, specific, and total leaf area, leaf area ratio, SPAD index, water potential and relative leaf water content, photosynthetic pigments, leaf proline content, and electrolyte extravasation were evaluated. Leaf gas exchange was evaluated at 99 days after application of paclobutrazol. Joint analysis of experiments and regression analysis of variance for the study of doses of paclobutrazol and levels of shading were performed. Regression models were defined based on the significance, higher value of coefficient of determination, and on biological response for each studied characteristic. Statistical analysis and plotting of the graphs were performed using the software Statistical and Genetic Analysis System (SAEG), version 9.1, and Excel 2013. Shading was favorable to young arabica coffee plants, promoting greater growth and better physiological performance, in comparison to coffee plants in full sun. Morphophysiology of 'Catuaí Vermelho IAC 144' arabica coffee trees,

*Adviser: Sylvana Naomi Matsumoto, *D.Sc.*, UESB

*Coadvisers: Paula Acácia Silva Ramos, *D.Sc.*, UESB e Rogério Falleiros Carvalho, *D.Sc.*, UNESP

submitted to artificial shading during initial vegetative growth, is more vigorous when compared to plants grown in full sun. The application of paclobutrazol via soil at the dosages determined in this study is not very effective in promoting morphophysiological changes in young coffee plants. The morphological changes induced by light restriction, considered unfavorable to the initial vegetative growth of arabica coffee plants, are not restricted or attenuated by the application of paclobutrazol dosages via soil determined in this study. The wide range of light restriction levels, coupled with the limited range of paclobutrazol doses under study, makes incipient the interaction between factors for young Arabica coffee.

Keywords: *Coffea arabica* L., light restriction, triazole.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** - Dados meteorológicos registrados na estação meteorológica automática da Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, durante o período experimental (INMET)..... 45
- Figura 2** - Altura dos cafeeiros (*Coffea arabica* L. ‘Catuaí Vermelho IAC 144’) em resposta a diferentes níveis de restrição luminosa e doses de paclobutrazol, aos 100 dias após a aplicação do regulador. (A) ♦0 mg – $\hat{Y}^{**} = 25,1046 + 0,401293X - 0,00357679X^2$ ($R^2 = 0,9523$); ■10 mg – $\hat{Y}^* = 23,9107 - 0,0921131X + 0,0117634X^2 - 0,000114583X^3$ ($R^2 = 0,9827$); ▲20 mg; ●30 mg; x40 mg – $\hat{Y}^* = 26,9839 - 0,278497X + 0,0104018X^2 - 0,0000794271X^3$ ($R^2 = 0,8628$). (B) ♦0%; ■20%; ▲40% – $\hat{Y}^{**} = 33,15 - 0,20125X$ ($R^2 = 0,9198$); ●60% – $\hat{Y}^{**} = 37,225 - 0,16125X$ ($R^2 = 0,8430$); x80% – $\hat{Y}^{**} = 34,225 - 0,1125X$ ($R^2 = 0,8740$). * e **: significativo pela análise de regressão a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente..... 55
- Figura 3** - Características morfológicas de cafeeiros (*Coffea arabica* L. ‘Catuaí Vermelho IAC 144’) em resposta a diferentes níveis de restrição luminosa e doses de paclobutrazol, aos 100 dias após a aplicação do regulador. (A, B) diâmetro do caule (DC): (A) ♦ $\hat{Y}^{**} = 7,2209 + 0,299709X^{0,5} - 0,0376127X$ ($R^2 = 0,6697$); (C, D) número de ramos (NR); (E, F) número de folhas (NF): (E) ♦ $\hat{Y}^* = 32,4158 + 2,30226X^{0,5} - 0,261906X$ ($R^2 = 0,7765$). * e **: significativo pela análise de regressão a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente..... 57
- Figura 4** - Índice de ramificação dos cafeeiros (*Coffea arabica* L. ‘Catuaí Vermelho IAC 144’) em resposta a diferentes níveis de restrição luminosa e doses de paclobutrazol, aos 100 dias após a aplicação do regulador. (A) ♦0 mg – $\hat{Y}^{**} = 2,633 - 0,01825X$ ($R^2 = 0,9484$); ■10 mg; ▲20 mg; ●30 mg – $\hat{Y}^{**} = 1,9195 - 0,0136125X$ ($R^2 = 0,7392$); x40 mg. (B) ♦0% – $\hat{Y}^{**} = 2,77996 - 1,14495X^{0,5} + 0,315022X - 0,0256303X^{1,5}$ ($R^2 = 0,7012$); ■20% – $\hat{Y}^* = 2,1165 - 0,0171X$ ($R^2 = 0,8291$); ▲40% – $\hat{Y}^{**} = 1,7405 - 0,018275X$ ($R^2 = 0,6783$); ●60%; x80%. * e **: significativo pela análise de regressão a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente..... 60

Figura 5 - Massa seca de cafeeiros (*Coffea arabica* L. ‘Catuaí Vermelho IAC 144’) em resposta a diferentes níveis de restrição luminosa e doses de paclobutrazol, aos 100 dias após a aplicação do regulador. (A, B) massa seca da parte aérea (MSPA): (A) $\hat{Y}^{**} = 14,2294 + 0,316972X - 0,00297955X^2$ ($R^2 = 0,8412$); (B) $\hat{Y}^{**} = 22,2815 - 0,12621X$ ($R^2 = 0,9160$); (C, D) massa seca das raízes (MSR): (C) $\hat{Y}^{**} = 5,74371 + 0,134079X - 0,00146536X^2$ ($R^2 = 0,8779$); (E, F) massa seca total (MST): (E) $\hat{Y}^{**} = 19,9736 + 0,451036X - 0,00444482X^2$ ($R^2 = 0,8582$); (F) $\hat{Y}^{**} = 30,7504 - 0,170145X$ ($R^2 = 0,8892$). **: significativo pela análise de regressão a 1% de probabilidade..... 62

Figura 6 - Características morfológicas foliares de cafeeiros (*Coffea arabica* L. ‘Catuaí Vermelho IAC 144’) em resposta a diferentes níveis de restrição luminosa e doses de paclobutrazol, aos 100 dias após a aplicação do regulador. (A, B) área foliar total (AFT): (A) $\hat{Y}^* = 1244,72 + 29,1914X - 0,20573X^2$ ($R^2 = 0,9302$); (B) $\hat{Y}^{**} = 2168,18 - 12,4779X$ ($R^2 = 0,9287$); (C, D) área foliar individual (AFI): (C) $\hat{Y}^{**} = 39,4443 + 0,40951X$ ($R^2 = 0,9671$); (E, F) área foliar específica (AFE): (E) $\hat{Y}^* = 123,51 + 0,468404X - 0,0177329X^2 + 0,000191438X^3$ ($R^2 = 0,9827$); (G, H) razão de área foliar (RAF): (G) $\hat{Y}^* = 62,757 + 0,0226011X + 0,00269152X^2$ ($R^2 = 0,9904$). * e **: significativo pela análise de regressão a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente..... 65

Figura 7 - Teores de clorofila *a* e total em folhas de cafeeiros (*Coffea arabica* L. ‘Catuaí Vermelho IAC 144’) em resposta a diferentes níveis de restrição luminosa e doses de paclobutrazol, aos 100 dias após a aplicação do regulador. (A, B) teor de clorofila *a* (Cl *a*): (A) $\hat{Y}^* = 1,67811 - 0,0428795X + 0,00176607X^2 - 0,0000146094X^3$ ($R^2 = 0,9874$); \blacksquare 10 mg - $\hat{Y}^{**} = 1,451 + 0,0124625X$ ($R^2 = 0,7246$); \blacktriangle 20 mg - $\hat{Y}^{**} = 1,664 + 0,0095125X$ ($R^2 = 0,9839$); \bullet 30 mg - $\hat{Y}^{**} = 1,39532 - 0,0378676X + 0,00264821X^2 - 0,0000257552X^3$ ($R^2 = 0,9276$); \times 40 mg - $\hat{Y}^{**} = 1,592 + 0,0093125X$ ($R^2 = 0,7836$). (B) \blacklozenge 0%; \blacksquare 20%; \blacktriangle 40%; \bullet 60% - $\hat{Y}^{**} = 2,29157 - 0,0999643X + 0,00811786X^2 - 0,00014X^3$ ($R^2 = 0,9199$); \times 80%. (C, D) teor de clorofila total (Cl *a+b*): (C) $\hat{Y}^* = 1,99146 - 0,0472693X + 0,00204464X^2 - 0,0000171615X^3$ ($R^2 = 0,9584$); \blacksquare 10 mg - $\hat{Y}^{**} = 1,706 + 0,016225X$ ($R^2 = 0,8051$); \blacktriangle 20 mg - $\hat{Y}^{**} = 1,952 + 0,0127625X$ ($R^2 = 0,9797$); \bullet 30 mg - $\hat{Y}^{**} = 1,66129 - 0,0719911X + 0,00446161X^2 - 0,0000426562X^3$ ($R^2 = 0,9875$); \times 40 mg - $\hat{Y}^{**} = 1,8975 + 0,0122X$ ($R^2 = 0,7984$). (D) \blacklozenge 0%; \blacksquare 20%; \blacktriangle 40%; \bullet 60% - $\hat{Y}^{**} = 2,78125 - 0,171187X + 0,0146375X^2 - 0,000258125X^3$ ($R^2 = 0,8583$); \times 80%. * e **: significativo pela análise de regressão a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente..... 70

Figura 8 - Índice SPAD, teor de clorofila *b*, razão entre clorofilas *a* e *b*, e teor de carotenoides em folhas de cafeeiros (*Coffea arabica* L. ‘Catuaí Vermelho IAC 144’) em resposta a diferentes níveis de restrição luminosa e doses de paclobutrazol, aos 100 dias após a aplicação do regulador. (A, B) índice SPAD (SPAD): (A) $\hat{Y}^{**} = 59,8123 + 0,292836X - 0,00233598X^2$ ($R^2 = 0,7305$); (C, D) teor de clorofila *b* (Cl *b*): (C) $\hat{Y}^{**} = 0,2856 + 0,00307571X$ ($R^2 = 0,7583$); (E, F) razão entre clorofilas *a* e *b* (Cl *a:b*): (E) $\hat{Y}^{**} = 5,4074 - 0,01257X$ ($R^2 = 0,7853$); (G, H) teor de carotenoides (Car): (G) $\hat{Y}^* = 0,339864 + 0,00457841X - 0,0000464205X^2$ ($R^2 = 0,9959$). * e **: significativo pela análise de regressão a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente..... 73

Figura 9 - Relações hídricas de cafeeiros (*Coffea arabica* L. ‘Catuaí Vermelho IAC 144’) em resposta a diferentes níveis de restrição luminosa e doses de paclobutrazol, aos 100 dias após a aplicação do regulador. (A, B) potencial hídrico foliar (Ψ_w): (A) $\hat{Y}^* = -0,130429 + 0,00234036X - 0,0000211607X^2$ ($R^2 = 0,8555$); $\hat{Y}^* = -0,972571 + 0,00488214X - 0,0000419643X^2$ ($R^2 = 0,6966$); (B) $\hat{Y}^{**} = -1,00514 + 0,0164286X - 0,000335714X^2$ ($R^2 = 0,9806$); (C, D) teor relativo de água na folha (TRA): \hat{Y}^* ; \hat{Y}^{**} . * e **: significativo pela análise de regressão a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente..... 77

Figura 10 - Extravasamento de eletrólitos de cafeeiros (*Coffea arabica* L. ‘Catuaí Vermelho IAC 144’) em resposta a diferentes níveis de restrição luminosa e doses de paclobutrazol, aos 100 dias após a aplicação do regulador. (A) $\hat{Y}^{**} = 21,734 + 0,261363X - 0,00936188X^2 + 0,00007775X^3$ ($R^2 = 0,9634$). **: significativo pela análise de regressão a 1% de probabilidade..... 79

Figura 11 - Teor de prolina em folhas de cafeeiros (*Coffea arabica* L. ‘Catuaí Vermelho IAC 144’) em resposta a diferentes níveis de restrição luminosa e doses de paclobutrazol, aos 100 dias após a aplicação do regulador. (A) $\hat{Y}^{**} = 10,6329 - 0,616205X + 0,0160862X^2 - 0,000110312X^3$ ($R^2 = 1,0000$); $\hat{Y}^* = 10,7237 - 0,535132X + 0,0118393X^2 - 0,0000711198X^3$ ($R^2 = 0,9567$); $\hat{Y}^{**} = 11,9766 - 0,569482X + 0,0134076X^2 - 0,0000929687X^3$ ($R^2 = 0,8904$); $\hat{Y}^{**} = 9,0825 - 0,19935X + 0,0021625X^2$ ($R^2 = 0,9150$); $\hat{Y}^{**} = 9,84207 - 0,224857X + 0,00185446X^3$ ($R^2 = 0,8800$). (B) $\hat{Y}^{**} = 7,0815 - 0,100775X$ ($R^2 = 0,9026$); x80%. * e **: significativo pela análise de regressão a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente..... 81

Figura 12 - Trocas gasosas foliares de cafeeiros (*Coffea arabica* L. ‘Catuaí Vermelho IAC 144’) em resposta a diferentes níveis de restrição luminosa e doses de paclobutrazol, aos 99 dias após a aplicação do regulador. (A, B) condutância estomática (g_s): (A) $\hat{Y}^* = 0,2644 - 0,0012025X + 0,000039375X^2$ ($R^2 = 0,6289$); (C, D) taxa de assimilação líquida de CO_2 (A): (C) $\hat{Y}^{**} = 4,7421 + 0,043295X$ ($R^2 = 0,9884$); (E, F) taxa de transpiração (E): (E) $\hat{Y}^{**} = 1,9066 + 0,0103125X$ ($R^2 = 0,8940$); (G, H) concentração interna de CO_2 (C_i); (I, J) eficiência de carboxilação (A/C_i): (I) $\hat{Y}^{**} = 0,015343 + 0,000145525X$ ($R^2 = 0,9892$). * e **: significativo pela análise de regressão a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente..... 84

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** - Resumo da análise de variância e coeficientes de variação (CV) da altura da planta (ALT), diâmetro do caule (DC), número de ramos laterais (NR), número de folhas (NF), índice de ramificação (IR), massa seca da parte aérea (MSPA), massa seca das raízes (MSR), massa seca total (MST), área foliar total (AFT), área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF) e área foliar individual (AFI) de plantas de *Coffea arabica* L. ‘Catuaí Vermelho IAC 144’ submetidas a diferentes níveis de restrição luminosa (RL) e doses de paclobutrazol (D), avaliados aos 100 dias após a aplicação do regulador. Vitória da Conquista – BA, 2017..... 53
- Tabela 2** - Resumo da análise de variância e coeficientes de variação (CV) da intensidade da cor verde na folha (SPAD), teor de clorofila *a* (Cl *a*), teor de clorofila total (Cl *a+b*), razão entre clorofilas *a* e *b* (Cl *a:b*), teor de clorofila *b* (Cl *b*) e teor de carotenoides (Car) de plantas de *Coffea arabica* L. ‘Catuaí Vermelho IAC 144’ submetidas a diferentes níveis de restrição luminosa (RL) e doses de paclobutrazol (D), avaliados aos 100 dias após a aplicação do regulador. Vitória da Conquista – BA, 2017..... 69
- Tabela 3** - Resumo da análise de variância e coeficientes de variação (CV) do potencial hídrico foliar no período antemanhã (Ψ_{am}) e ao meio-dia (Ψ_{md}), teor relativo de água na folha no período antemanhã (TRA_{am}) e ao meio-dia (TRA_{md}), extravasamento de eletrólitos (EE) e teor de prolina nas folhas (PROL) de plantas de *Coffea arabica* L. ‘Catuaí Vermelho IAC 144’ submetidas a diferentes níveis de restrição luminosa (RL) e doses de paclobutrazol (D), avaliados aos 100 dias após a aplicação do regulador. Vitória da Conquista – BA, 2017..... 76
- Tabela 4** - Resumo da análise de variância e coeficientes de variação (CV) da condutância estomática (g_s), taxa de assimilação líquida de CO₂ (*A*), taxa de transpiração (*E*), concentração interna de CO₂ (*C_i*) e eficiência de carboxilação (*A/C_i*) de plantas de *Coffea arabica* L. ‘Catuaí Vermelho IAC 144’ submetidas a diferentes níveis de restrição luminosa (RL) e doses de paclobutrazol (D), avaliados aos 99 dias após a aplicação do regulador. Vitória da Conquista – BA, 2017..... 83

LISTA DE SIGLAS E ABREVIATURAS

A	Taxa de assimilação de CO ₂ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
<i>A/Ci</i>	Eficiência de carboxilação
<i>AFBI</i>	Gene codificador para um receptor de auxina
AFE	Área foliar específica ($\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$)
AFI	Área foliar individual (cm^2)
AFT	Área foliar total (cm^2)
ALT	Altura da planta (cm)
BL	Bloco
Car	Teor de carotenoides (mg g^{-1})
<i>Ci</i>	Concentração interna de CO ₂ na folha ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ ar}$)
<i>Cl a</i>	Teor de clorofila <i>a</i> (mg g^{-1})
<i>Cl a+b</i>	Teor de clorofila total (mg g^{-1})
<i>Cl a:b</i>	Razão entre clorofilas <i>a</i> e <i>b</i>
<i>Cl b</i>	Teor de clorofila <i>b</i> (mg g^{-1})
CV	Coefficiente de variação (%)
D	Dose
DC	Diâmetro do caule (mm)
DELLA	Família de proteínas nucleares que reprimem o crescimento
<i>E</i>	Taxa de transpiração ($\text{mmol vapor d'água m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
EE	Extravasamento de eletrólitos (%)
EROs	Espécies reativas de oxigênio
FV	Fonte de variação
Fv	Fitocromo inativo
Fve	Fitocromo ativo
GA	Giberelina
GL	Grau de liberdade
<i>g_s</i>	Condutância estomática ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
i.a.	Ingrediente ativo
<i>IAA/AUX</i>	Genes de sinalização da auxina
IR	Índice de ramificação
IRGA	Analisador de gases por radiação infravermelha
LHC	Proteínas do complexo de captação de luz
Mf	Massa final (Kg)
MF	Massa fresca
Mi	Massa inicial (Kg)
MS	Massa seca
MSPA	Massa seca da parte aérea (g)
MSR	Massa seca das raízes (g)
MST	Massa seca total (g)
MT	Massa túrgida
NF	Número de folhas
NR	Número de ramos laterais

PBZ	Paclobutrazol
PIF	Fator de interação com fitocromo
PROL	Teor de prolina nas folhas (mg g^{-1})
R ²	Coefficiente de determinação (%)
RAF	Razão de área foliar ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)
Res	Resíduo
RFA	Radiação fotossinteticamente ativa
RL	Restrição luminosa
SAEG	Sistema de Análises Estatísticas e Genéticas
SPAD	<i>Soil Plant Analysis Development</i>
TAA1	Aminotransferase envolvida na biossíntese de auxina
TRA	Teor relativo de água na folha (%)
TRA _{am}	Teor relativo de água na folha no período antemanhã (%)
TRA _{md}	Teor relativo de água na folha ao meio-dia (%)
UV-B	Radiação ultravioleta-B
V	Comprimento de onda vermelho
V _a	Volume de água (L)
VE	Comprimento de onda vermelho-extremo
XTH	Xiloglucano endotransglicosilase/hidrolase
<i>XTH</i>	Genes codificadores da xiloglucano endotransglicosilase/hidrolase
<i>YUC</i>	Genes que codificam enzimas envolvidas na biossíntese de auxina
Ψ_w	Potencial hídrico foliar (MPa)
Ψ_{am}	Potencial hídrico foliar no período antemanhã (MPa)
Ψ_{md}	Potencial hídrico foliar ao meio-dia (MPa)

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	19
2 REFERENCIAL TEÓRICO	22
2.1 Restrição luminosa	22
<i>2.1.1 Aspectos gerais</i>	22
<i>2.1.2 Percepção dos sinais</i>	23
2.2 Sombreamento em cafeeiros	26
<i>2.2.1 Aspectos gerais</i>	26
<i>2.2.2 Alterações morfológicas</i>	28
<i>2.2.3 Alterações fisiológicas e bioquímicas</i>	31
2.3 Inibidores da biossíntese de giberelinas	35
2.4 Paclobutrazol	37
<i>2.4.1 Aspectos gerais</i>	37
<i>2.4.2 Alterações morfofisiológicas e bioquímicas</i>	38
2.5 Interação entre paclobutrazol e sombreamento em cafeeiros	43
3 MATERIAL E MÉTODOS	45
3.1 Caracterização do local de estudo	45
3.2 Instalação e condução dos experimentos	46
3.3 Tratamentos e delineamento experimental	47
3.4 Análises morfológicas	47
3.5 Análises fisiológicas	48
3.6 Análises bioquímicas	50
3.7 Análise estatística	51
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO	52
5 CONCLUSÕES	88
REFERÊNCIAS	89

1 INTRODUÇÃO

Em diversas regiões agrícolas do Brasil, as plantas cultivadas são constantemente expostas a adversidades climáticas que limitam seu estabelecimento inicial em campo, refletindo negativamente no potencial produtivo. Dentre essas, a intensa radiação solar, baixo volume pluviométrico e a sazonalidade das precipitações são as mais limitantes.

A incidência de energia luminosa intensa pode resultar na biossíntese de espécies reativas de oxigênio, as quais atuam como agentes de dano fotoinibitório (ROACH e KRIEGER-LISZKAY, 2014). A fotoinibição também pode ser resultante de parâmetros fotofísicos, que incluem a resposta à intensidade luminosa ou ao comprimento de onda (TYYSTJÄRVI, 2013).

Durante os estádios iniciais de desenvolvimento, quando a arquitetura da planta está sendo constituída e a taxa de crescimento relativo é mais elevada, a utilização de determinadas práticas culturais pode refletir positivamente no crescimento e, conseqüentemente, na produção. Dessa forma, o sombreamento de cafezais pode ser uma alternativa de cultivo para amenizar os efeitos negativos da exposição direta ao sol, favorecer o estabelecimento inicial da cultura e, conseqüentemente, otimizar seu desenvolvimento nos estádios subsequentes.

Entretanto, vale ressaltar que o excesso de sombreamento pode afetar de modo desfavorável o desenvolvimento morfológico das plantas jovens de café (MORAIS et al., 2003). As principais restrições ao manejo do sombreamento em cafeeiros estão relacionadas à alteração das relações fonte-dreno, o que favorece o crescimento da parte aérea em relação às raízes e a redução do número de ramos plagiotrópicos. Em conjunto, essas respostas favorecem o desenvolvimento biológico da planta sob restrição

luminosa, porém podem comprometer posteriormente o potencial produtivo da cultura.

Os reguladores vegetais, sobretudo os inibidores da biossíntese de giberelinas, têm sido aplicados ao manejo tradicional de alto padrão tecnológico das culturas. Esses produtos podem alterar a morfologia das plantas, interferindo principalmente na regulação da altura, área foliar, acúmulo de biomassa e na partição de fotoassimilados para o sistema radicular em detrimento da parte aérea (RADEMACHER, 2015, 2016). Essa capacidade de modulação proporcionada às plantas tem substancial importância frente às adversidades climáticas e restrições do cultivo sombreado.

Em cafeeiros sombreados, os reguladores vegetais podem atuar positivamente devido à redução do crescimento excessivo da parte aérea, ao favorecimento do crescimento radicular e ao incremento do potencial produtivo por meio do aumento no número de ramos plagiotrópicos. Tais efeitos podem ser mais efetivos se o produto for aplicado na fase inicial de crescimento, pois, nesse estágio, a planta apresenta alta taxa de crescimento e os primeiros ramos produtivos estão sendo formados.

Vários trabalhos evidenciam a capacidade do paclobutrazol em mitigar os danos provocados por estresses abióticos, dentre os quais se pode citar o déficit hídrico (ABBADI e outros, 2015; SANKAR e outros, 2014), altas temperaturas (BANINASAB e GHOBADI, 2011; STILL e PILL, 2004), baixas temperaturas (MORADI e outros, 2016; ZHOU e outros, 2012) e alagamento (YADAV e HEMANTARAJAN, 2017; YIU e outros, 2008). Para cafeeiros, todavia, o conhecimento sobre tal tecnologia ainda é incipiente, por isso há necessidade de estudos sistemáticos e analíticos sobre o tema.

Dessa forma, a associação do sombreamento à utilização de inibidores de giberelinas apresenta-se como uma importante estratégia para minimizar fatores negativos relativos à restrição hídrica, a altos índices de

radiação solar e à elevação da temperatura atmosférica, verificados em determinadas regiões agrícolas.

Diante desse contexto, o objetivo deste trabalho foi avaliar o desempenho morfofisiológico de cafeeiros jovens submetidos a doses de paclobutrazol, em ambientes com restrição artificial de luz.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Restrição luminosa

2.1.1 Aspectos gerais

Como fonte primária de energia, a luz é um dos fatores ambientais mais importantes para o desenvolvimento da planta, pois sua intensidade e qualidade são essenciais para o crescimento, morfogênese e outras respostas fisiológicas nos vegetais. A disponibilidade luminosa pode influenciar substancialmente a morfologia, anatomia e fisiologia das folhas e, dessa forma, refletir em alterações na planta (FAN e outros, 2013; FUKUDA e outros, 2008).

O crescimento e desenvolvimento de plantas em determinada condição e sua adaptação a diferentes ambientes dependem das alterações supracitadas. A mudança na expressão fenotípica da planta em função do ambiente em que se encontra é denominada plasticidade fenotípica. O cafeeiro, por exemplo, apresenta uma alta plasticidade fenotípica e pode apresentar alterações morfológicas conforme as condições luminosas (MATOS e outros, 2009; RICCI e outros, 2011).

As modificações quantitativas e qualitativas da luz que incide sobre as plantas são, em sua maioria, detectadas por meio de sinais mediados pelos fotorreceptores (FRASER e outros, 2016). O conjunto de respostas dos vegetais ao sombreamento é frequentemente denominado de “síndrome de escape ao sombreamento” (MARTÍNEZ-GARCÍA e outros, 2010).

Essas respostas funcionam como uma estratégia da planta para interceptar uma maior quantidade de radiação luminosa e para melhor competir com plantas vizinhas pela luz e são dependentes da ação de hormônios, dentre eles as auxinas e giberelinas (BALLARÉ e PIERIK, 2017; FRANKLIN, 2008; IGLESIAS e outros, 2017).

2.1.2 Percepção dos sinais

A razão entre os comprimentos de onda vermelho (V) e vermelho-extremo (VE) é o melhor sinal indicador da proximidade entre as plantas. A mudança nessa razão depende da interceptação luminosa ocasionada por plantas circunvizinhas, pois estas são praticamente os únicos componentes capazes de absorver de modo intenso a luz vermelha e reduzindo, assim, a razão V:VE (BALLARÉ e PIERIK, 2017).

Os efeitos da razão V:VE nas respostas de escape ao sombreamento são atribuídos ao fitocromo, uma proteína fotorreversível entre os estados ativo (F_v) e inativo (F_i). A absorção do comprimento de onda vermelho converte a forma inativa para ativa, enquanto a absorção do vermelho-extremo pela forma ativa reconverte-a para seu estado inativo (LI e outros, 2011).

Quando a razão V:VE é alta, o fitocromo é ativado e migra do citosol para o núcleo celular, onde interage com os fatores de interação com fitocromo (PIFs, *phytochrome-interacting factors*), levando-os à fosforilação e à subsequente degradação (LEIVAR e QUAIL, 2011). Por outro lado, a diminuição da razão V:VE leva a uma inativação do fitocromo, o que permite o acúmulo e a ativação dos PIFs e, conseqüentemente, a expressão dos mediadores de crescimento (FRANKLIN, 2008; LORRAIN e outros, 2008).

Hornitschek e outros (2012) verificaram que PIFs influenciam o crescimento mediado por auxina, controlando diretamente a expressão de genes *YUC* que codificam enzimas envolvidas na biossíntese desse hormônio e também de genes de sinalização (*IAA/AUX*).

O incremento no teor de auxina é pré-requisito para a indução de vários genes envolvidos no crescimento e é indispensável para a implementação completa das respostas de evitação ao sombreamento. A aminotransferase TAA1 é uma enzima chave necessária para o rápido aumento dos níveis desse hormônio, em resposta ao sombreamento (TAO e outros, 2008).

Uma baixa razão V:VE promove o aumento dos níveis de giberelinas, devido, em parte, à regulação positiva da transcrição de genes que codificam enzimas envolvidas na biossíntese desse hormônio (HISAMATSU e outros, 2005, 2008).

As proteínas DELLA são uma família de proteínas nucleares que reprimem o crescimento e agem como componentes-chave da via de sinalização das giberelinas. As DELLA restringem o crescimento da planta, enquanto as giberelinas promovem o crescimento ao reduzir os níveis dessas proteínas (HARBERD e outros, 2009).

Sabe-se que DELLAs interagem fisicamente com PIFs, inibindo sua atividade transcricional. Dessa forma, quando as plantas são sombreadas e os níveis de giberelina aumentam, a desestabilização concomitante das proteínas DELLA resulta em um acúmulo de PIFs livres no núcleo celular (LI e outros, 2016; LUCAS e outros, 2008).

Além da razão V:VE, vários outros sinais também são importantes na resposta ao sombreamento; esses são gerados principalmente pelas propriedades espectrais das folhas e incluem a atenuação da intensidade luminosa, da luz azul e da radiação ultravioleta (HERSCH e outros, 2014; PEDMALE e outros, 2016; PIERIK e WIT, 2014; SELLARO e outros, 2010; TRUPKIN e outros, 2014).

Ainda não se sabe ao certo como a redução da intensidade luminosa é percebida. Alguns sinais podem ser gerados dentro da planta por meio do decréscimo da fotossíntese, resultante da baixa radiação fotossinteticamente ativa (RFA). Além disso, esse sinal pode ser percebido por fotorreceptores específicos, como fitocromos e criptocromos, que detectam a redução na intensidade da luz (MILLENAAR e outros, 2009; PIERIK e WIT, 2014).

Hersch e outros (2014) verificaram que as respostas à baixa razão V:VE são distintas sob alta e baixa intensidade luminosa. Em resposta à sombra, pode haver um aumento na sensibilidade à auxina, por exemplo. Esses mesmos autores observaram que a regulação positiva de *AFBI* (um

gene codificador para um receptor de auxina) depende de PIFs e é maior sob baixa RFA em comparação à alta radiação.

As respostas das plantas à luz azul são mediadas pelas fototropinas e criptocromos (CHORY, 2010). Em resposta à atenuação da luz azul, os níveis de auxina e xiloglucano endotransglicosilase/hidrolase (*XTH*) podem ser aumentados e, com isso, promover o crescimento (KEUSKAMP e outros, 2011). Esses autores mostraram que tanto auxinas quanto brassinosteroides induzem o aumento da expressão de genes *XTH* quando a luz azul é reduzida.

Em resposta à redução da incidência de luz azul, os criptocromos interagem fisicamente com PIFs, de modo a modular sua capacidade transcricional e, conseqüentemente, o crescimento da planta (KELLER e outros, 2011; PEDMALE e outros, 2016).

Segundo Zhao e outros (2007), em resposta à luz azul, os criptocromos podem alterar a homeostase de giberelinas nas plantas, de modo a induzir a expressão de genes relacionados ao catabolismo desse hormônio, concomitantemente à supressão de genes indutores da biossíntese. Portanto, a atenuação dessa radiação pode resultar na elevação dos níveis de giberelina.

Vale ressaltar que a redução da incidência de luz azul potencializa as respostas de evitação ao sombreamento induzidas pela baixa razão V:VE. Isso, provavelmente, ocorre porque a atenuação da luz azul suprime determinados reguladores negativos dessas respostas, os quais são induzidos em condições de baixa razão V:VE (WIT e outros, 2016).

Em resposta à radiação ultravioleta-B (UV-B), fotorreceptores específicos induzem ao acúmulo de fatores de transcrição que promovem a degradação de giberelinas. Portanto, a redução da incidência dessa radiação pode elevar os níveis de giberelina na planta, de modo a desestabilizar as proteínas DELLA e, conseqüentemente, evitar a degradação de PIFs (HAYES e outros, 2014; HEIJDE e ULM, 2012).

Dessa forma, apesar de alguns sinais promovidos pelo sombreamento por plantas não serem simulados pela restrição artificial de luz, a atenuação da radiação em diferentes comprimentos de onda é eficiente em induzir as respostas de evitação ao sombreamento.

2.2 Sombreamento em cafeeiros

2.2.1 Aspectos gerais

O café arábica (*Coffea arabica* L.) é originário das florestas tropicais da Etiópia e pode ainda ser encontrado no estado selvagem como vegetação de sub-bosque; desenvolve-se bem sob condições de sombreamento. No Brasil, predomina o cultivo a pleno sol, com cultivo de variedades selecionadas durante anos para melhor produção nessas condições (MANCUSO e outros, 2013; MORAES, 2008). De acordo com Ricci e outros (2006), a equivocada premissa de que o sombreamento estaria relacionado a drásticas reduções na produção resultou da exposição da cultura a níveis muito elevados de restrição luminosa.

Apesar das adaptações das cultivares plantadas atualmente à alta irradiância (DaMATTA, 2004b), durante seu desenvolvimento inicial, essa condição pode desfavorecer os cafeeiros devido à saturação do aparelho fotossintético e, dessa maneira, ocasionar fotoinibição e, conseqüentemente, redução da sobrevivência e crescimento da planta (KITAO e outros, 2006; MANCUSO e outros, 2013).

Diversos mecanismos estão envolvidos na proteção dos fotossistemas contra os danos induzidos pela luz quando as densidades de fluxo de fótons excedem a capacidade fotossintética. Entretanto, o excesso de energia não assimilado na fotossíntese eleva a síntese de espécies reativas de oxigênio, o que resulta em dano foto-oxidativo (ROACH e KRIEGER-LISZKAY, 2014). Além do mecanismo relacionado às espécies reativas de oxigênio, alguns parâmetros fotofísicos também contribuem para a

fotoinibição, como, por exemplo, a resposta à intensidade luminosa ou ao comprimento de onda (TYYSTJÄRVI, 2013).

Além das altas irradiâncias, ocorrentes em diversas regiões produtoras de café do Brasil, as plantas são constantemente expostas a adversidades climáticas que refletem negativamente em seu potencial produtivo. Aliado à intensa radiação solar, o baixo volume pluviométrico, a sazonalidade das precipitações e os extremos de temperatura são os fatores mais limitantes.

Segundo Hasanuzzaman e outros (2013), o estresse provocado por extremos de temperatura pode afetar negativamente o metabolismo das plantas, pois este possui limites ótimos de temperatura para um funcionamento normal.

Sob condições de restrição hídrica, o sombreamento de cafezais é de fundamental importância, pois proporciona um microclima favorável e ameniza os efeitos dos estresses provocados pela exposição direta das plantas ao sol (SOUZA, 2010).

Assim, o cultivo de café em sistemas agroflorestais pode ser uma alternativa para amenizar esses efeitos negativos, otimizando o estabelecimento inicial da cultura e seu desenvolvimento nos estádios subsequentes.

Considerando a complexidade das inúmeras interações verificadas entre os fatores que compõem um sistema agroflorestal (MANCUSO e outros, 2013), somente a partir de um condicionamento artificial de restrição luminosa é possível isolar tal efeito, de modo a alcançar inicialmente sua compreensão particular, para que, posteriormente, os estudos possam ser inter-relacionados.

A maioria dos estudos com sombreamento em cafeeiros envolve a associação dessas plantas a árvores ou trata dos efeitos da restrição luminosa promovidos pela própria copa das plantas de café. O isolamento do efeito da restrição de luz por meio de telados torna possível verificar se as vantagens do sombreamento são devido à restrição da incidência luminosa em si ou aos

efeitos indiretos dos sistemas agroflorestais sobre a disponibilidade hídrica no solo e na atmosfera, características nutricionais do solo, dentre outros (BALIZA e outros, 2012b).

Para César e outros (2010), as respostas das plantas ao sombreamento devem ser estudadas na fase inicial de desenvolvimento, pois essas estão diretamente relacionadas ao vigor da planta em estádios posteriores.

De acordo com Paiva e outros (2003), a adaptação ecológica das plantas às diferentes condições luminosas é dependente do ajuste do aparelho fotossintético, de modo que a luminosidade disponível seja utilizada da forma mais eficiente possível e reflita no crescimento da planta. Dessa forma, a eficiência do crescimento vegetal pode estar ligada à habilidade de adaptação dessas plantas às condições de luz no ambiente.

2.2.2 Alterações morfológicas

Várias características morfológicas são alteradas quando os cafeeiros são submetidos a diferentes níveis de irradiância, dentre as quais se podem citar: a altura da planta e diâmetro do caule; área, espessamento, número e arranjo espacial das folhas; número de ramos e de nós; densidade e índice estomático; e a biomassa alocada no caule, folhas e raízes. Alguns desses parâmetros são frequentemente expressos como razão parte aérea:raiz, área foliar específica, razão de área foliar e outros parâmetros derivados (BALIZA e outros, 2012b; CÉSAR e outros, 2010; DARDENGO e outros, 2013; FRIGERI, 2007; MARTINS e outros, 2014; PAIVA e outros, 2003; POMPELLI e outros, 2010b).

Segundo Tatagiba e outros (2010b), a altura da planta é uma das características mais sensíveis à restrição de luz, pois é um mecanismo importante de adaptação a tal condição. Coelho e outros (2010) e Ricci e outros (2011) verificaram maior altura em cafeeiros sob cultivo sombreado em comparação a pleno sol. Dardengo e outros (2013), trabalhando com

diferentes níveis de restrição luminosa (0, 30, 50 e 75%), observaram maior incremento em altura em níveis mais intensos de sombra, em relação à condição de pleno sol.

O diâmetro do caule também pode ser alterado pela disponibilidade de luz, devido às variações da atividade cambial e, conseqüentemente, dos carboidratos sintetizados durante a fotossíntese e hormônios translocados a partir do ápice da planta (PAIVA e outros, 2003). Sob sombreamento intenso, ocorre redução do diâmetro do caule (BALIZA e outros, 2012b), devido à restrição de carboidratos; quando o sombreamento é otimizado, o vigor das plantas eleva-se, e ocorre aumento do diâmetro do caule (CÉSAR e outros, 2013). Entretanto, em algumas situações, o sombreamento não induz ao crescimento diferenciado do caule dos cafeeiros (LEMOS, 2008; TATAGIBA e outros, 2010a).

Plantas adaptadas a condições de sombreamento, geralmente, apresentam maior área foliar como estratégia para incrementar a superfície fotossintetizante em ambientes com baixa radiação luminosa (RICCI e outros, 2011; VALLADARES e NIINEMETS, 2008). Essa alteração também é observada em cafeeiros arábica sombreados (RICCI e outros, 2011; CÉSAR e outros, 2013). César e outros (2010) verificaram maior área foliar individual em plantas de café submetidas ao sombreamento moderado. Porém, nesse mesmo trabalho, verificou-se redução do número de folhas em cafeeiros submetidos a níveis de restrição de luz mais acentuados, o que resulta em menor área foliar da copa.

Em resposta ao sombreamento, as plantas reduzem a ramificação, devido, principalmente, à redução da razão V:VE (REDDY e outros, 2014; YANG e LI, 2017). Bote e outros (2018a) observaram um aumento no número de pares de ramos em plantas de café cultivadas sob maiores níveis de radiação (70 e 100% de radiação) em comparação às mais sombreadas (30 e 50% de radiação).

A área foliar específica (AFE) é expressa pela razão entre a área e a massa seca das folhas. Maiores valores de AFE indicam uma maior área de

interceptação da luz por unidade de carbono investida na formação da folha e, geralmente, refletem em folhas mais finas devido ao menor número de células mesofílicas (BALLARÉ e PIERIK, 2017). Dessa forma, o aumento da AFE pode ser considerado como uma estratégia de tolerância das plantas ao sombreamento.

Maiores valores de AFE de cafeeiros mantidos em menores níveis de radiação foram observados por Bote e outros (2018a). Vários outros autores verificaram incremento para esse parâmetro em plantas de café sombreadas, em comparação às cultivadas a pleno sol (CAVATTE e outros, 2012; MORAES e outros, 2010; POMPELLI e outros, 2010b). Por outro lado, Kufa e Burkhardt (2015) não verificaram influência do sombreamento na AFE de mudas de café.

A razão de área foliar (RAF) é obtida por meio da razão entre a área foliar e a massa seca total da planta. Um incremento na RAF indica um maior investimento na área de captação da luz, por unidade de carbono incorporada na biomassa total da planta. Diversos trabalhos relatam maior RAF em cafeeiros conduzidos sob restrição luminosa, em comparação às plantas mantidas a pleno sol (CAVATTE e outros, 2012; MORAES e outros, 2010; RODRÍGUEZ-LÓPEZ e outros, 2014).

De modo geral, folhas de sombra apresentam menores densidade e índice estomático, em relação às folhas de sol. Pompelli e outros (2010b) realizaram a caracterização estomática de folhas de café sombreado e cultivado a pleno sol e observaram maiores densidade e índice estomático nessas últimas. Esses autores verificaram ainda correlação negativa entre esses parâmetros e a área foliar dos cafeeiros. Resultados semelhantes foram encontrados por Martins e outros (2014).

Em trabalho realizado por Coelho e outros (2010), observou-se que plantas de café conduzidas em sistemas arborizados apresentaram menor massa seca foliar em relação ao monocultivo. Por outro lado, Dardengo e outros (2009) concluíram que mudas de café mantidas sob 50% de sombreamento apresentaram maior massa seca total do que a pleno sol.

Resultados semelhantes foram obtidos por Tatagiba e outros (2010b). Entretanto, nesse último trabalho, a massa seca das raízes não sofreu alterações nos níveis de 0, 22 e 50% de sombreamento, enquanto que a restrição luminosa muito acentuada (88% de sombreamento) reduziu os valores para esse parâmetro.

César e outros (2013) verificaram maior acúmulo de massa na parte aérea de cafeeiros submetidos a níveis intermediários de restrição luminosa em comparação ao pleno sol, enquanto que o sombreamento excessivo (70% de restrição luminosa) não incrementou esse parâmetro. Nesse mesmo trabalho, níveis acentuados de restrição luminosa também reduziram o acúmulo de massa nas raízes dos cafeeiros.

O aumento do acúmulo de massa na parte aérea de cafeeiros sombreados associado à redução do crescimento do sistema radicular pode refletir em maior razão parte aérea:raiz (relação entre a massa seca da parte aérea e a massa seca das raízes).

2.2.3 Alterações fisiológicas e bioquímicas

Dentre as alterações fisiológicas e bioquímicas promovidas pelo sombreamento em cafeeiros, podem-se destacar: os teores de clorofila e carotenoides; taxa fotossintética líquida; condutância estomática; transpiração; concentração interna de carbono; potencial hídrico foliar; a atividade de enzimas; e teores de aminoácidos (CAVATTE e outros, 2012; CÉSAR e outros, 2010; LEMOS e outros, 2010; MORAES e outros, 2010; POMPELLI e outros, 2012).

Em geral, as folhas de sombra apresentam mais clorofila por centro de reação e menor razão entre clorofilas *a* e *b*, quando comparadas às folhas de sol. Em contraste, folhas mantidas sob alta radiação luminosa tendem a apresentar maiores teores de carotenoides, pois estes estão envolvidos na proteção do organismo aos danos causados pelo excesso de luz (TAIZ e ZEIGER, 2013).

Araújo e outros (2015) e Mayoli e Gitau (2012) verificaram maiores teores de clorofila em plantas de café com sombreamento mais denso, em consórcio com bananeira e cordia africana (*Cordia abyssinica*), respectivamente. Chaves e outros (2008) compararam plantas de café cultivadas sob 48% e 100% da radiação fotossinteticamente ativa e verificaram maiores teores de clorofila nos cafeeiros mantidos sob restrição luminosa. Além de um maior teor de clorofila total, Cavatte e outros (2012) observaram um maior conteúdo de carotenoides em folhas de cafeeiros sombreados (85% de restrição luminosa) em comparação ao pleno sol.

Por outro lado, Baliza (2011) não verificou alteração nos teores de clorofila total bem como na razão entre clorofilas *a* e *b*, em cafeeiros sob diferentes níveis de sombreamento. Moraes e outros (2010), avaliando mudas de café conduzidas sob 50% e 100% da radiação, não observaram diferença entre os dois tratamentos para o teor de carotenoides totais.

Vale ressaltar que o sombreamento pode ser favorável para a otimização de outros fatores ambientais em comparação ao cultivo a pleno sol (como, por exemplo, a atenuação da temperatura), de modo a beneficiar as trocas gasosas do cafeeiro (DaMATTA, 2004a).

Em trabalho realizado por Freitas e outros (2003), a temperatura foliar de cultivares de café arábica reduziu conforme se aumentou o nível de sombreamento, o qual foi menor no tratamento com 70% de restrição luminosa. Esses mesmos autores verificaram que as maiores taxas de fotossíntese, condutância estomática e transpiração ocorreram nos tratamentos com sombreamento, em relação ao pleno sol. De acordo com Pompelli e outros (2012), plantas de café sombreadas apresentaram maior taxa de assimilação de carbono quando comparadas às cultivadas sob 100% da radiação.

Esses resultados divergem dos apresentados por Gomes e outros (2008) e Nascimento e outros (2006), em que cafeeiros conduzidos a pleno sol apresentaram maiores taxas fotossintéticas em comparação às plantas

mantidas em consórcio com acácia (*Acacia mangium* Willd.) e seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.), respectivamente.

Baliza e outros (2012a) avaliaram diferentes níveis de sombreamento em cafeeiros e verificaram maiores valores de condutância estomática e transpiração em plantas sombreadas, em relação às mantidas a pleno sol. O sombreamento excessivo (90%) provocou uma drástica redução na taxa fotossintética, enquanto, para os demais níveis de restrição luminosa (0, 35, 50 e 65%), não houve diferença para esse parâmetro.

Martins e outros (2014) também observaram redução da taxa de fotossíntese líquida em plantas de café sombreadas excessivamente (90% de sombreamento). Além da maior taxa fotossintética, as plantas de café a pleno sol apresentaram maior condutância estomática, enquanto a concentração interna de carbono permaneceu inalterada entre os dois tratamentos. Resultados semelhantes foram encontrados por Cavatte e outros (2012), em que a restrição de 85% da radiação resultou em decréscimo da taxa fotossintética, da condutância estomática e da transpiração das plantas de café em comparação às mantidas sem restrição.

Níveis intermediários de restrição luminosa podem otimizar as relações hídricas das plantas, de modo a amenizar, por exemplo, os efeitos negativos da seca (HOLMGREN e outros, 2012). César e outros (2010), avaliando cafeeiros sob diferentes gradientes de luminosidade, verificaram incremento nos valores de potencial hídrico foliar e teor relativo de água conforme se aumentaram os níveis de restrição luminosa.

Vale ressaltar que algumas alterações morfológicas que resultam em tolerância a determinados níveis de sombreamento podem ser desfavoráveis à manutenção de um *status* hídrico das plantas, como, por exemplo, a maior alocação de biomassa para a parte aérea e incremento da área foliar.

A disponibilidade de luz é determinante no que se refere à redução do nitrato em plantas. De modo geral, as plantas apresentam maior taxa de assimilação de nitrato sob radiação mais elevada, pois esse processo requer a ação do poder redutor da ferredoxina (LILLO, 2008), além dos esqueletos de

carbono gerados durante a fotossíntese, para incorporação do amônio. Todavia, em cafeeiros, o sombreamento pode resultar em incremento da assimilação do nitrato e, assim, otimizar o metabolismo no nitrogênio.

Segundo Khouri (2007), cafeeiros mantidos em ambiente sombreado apresentam maior atividade da redutase do nitrato (enzima chave no metabolismo de nitrogênio das plantas). Em estudo realizado por Lemos e outros (2010), cafeeiros cultivados em sistemas sombreados apresentaram em geral maior atividade enzimática da redutase do nitrato. De acordo com esses autores, isso contribuiu para maiores teores de nitrogênio total no período de veranico, em plantas de café arborizadas.

O acúmulo de prolina (um aminoácido que pode agir como osmoprotetor, eliminador de espécies reativas de oxigênio e chaperona molecular) é uma resposta comum a diversos estresses abióticos, incluindo o estresse hídrico e por altas temperaturas (VERBRUGGEN e HERMANS, 2008). Apesar dos efeitos benéficos desse aminoácido, seu acúmulo pode se correlacionar negativamente com o crescimento da planta, sendo desejável somente sob condições estressantes (KISHOR e outros, 2005).

A biossíntese de prolina pode ser regulada positivamente pela luz, enquanto seu catabolismo é ativado no escuro (SZABADOS e SAVOURÉ, 2009). Cavatte e outros (2012) verificaram maior teor de prolina em plantas de café conduzidas a pleno sol, em relação às mantidas sob 85% de sombreamento. César e outros (2010), trabalhando com diferentes níveis de restrição luminosa, verificaram redução linear do teor de prolina em função da diminuição da luminosidade.

As espécies reativas de oxigênio (EROs) são produzidas normalmente, durante o metabolismo celular. Porém, em determinadas condições de estresse (que incluem extremos de temperatura, déficit hídrico e alta intensidade luminosa), o balanço entre a produção e eliminação das EROs é prejudicado. Isso resulta em danos a diversos componentes celulares, incluindo a membrana plasmática (KARUPPANAPANDIAN e outros, 2011).

Os danos à membrana celular provocados por EROs ou outros fatores podem ser estimados por meio da mensuração do extravasamento de eletrólitos, devido ao aumento da permeabilidade da membrana (NATALINI e outros, 2017). Espera-se que a atenuação da radiação solar resulte em redução do extravasamento de eletrólitos, pois há menor possibilidade de a luz solar exceder a capacidade da maquinaria fotossintética e produzir EROs em excesso.

Em trabalho realizado por Pompelli e outros (2010a), plantas de café conduzidas a pleno sol apresentaram maior teor de peróxido de hidrogênio (uma espécie reativa de oxigênio) em comparação às sombreadas (50%). No entanto, não houve influência desses tratamentos sobre o teor de malondialdeído (produto final da peroxidação lipídica) e extravasamento de eletrólitos.

2.3 Inibidores da biossíntese de giberelinas

Reguladores de crescimento podem ser definidos como compostos sintéticos ou de ocorrência natural, que afetam o crescimento, desenvolvimento e metabolismo de plantas superiores. Sabe-se que essas substâncias podem alterar as relações fonte-dreno nas plantas, de modo a afetar não somente o crescimento da parte aérea, como também a morfologia do sistema radicular. Tais alterações favorecem o direcionamento de fotoassimilados para as raízes e podem favorecer, portanto, o estabelecimento inicial da cultura (RADEMACHER, 2000, 2015).

Existem vários grupos de reguladores de crescimento, dentre os quais os inibidores da biossíntese de giberelinas são os mais estudados, utilizados principalmente para redução do acamamento de plantas e otimização da colheita (ARF e outros, 2012; ESPINDULA e outros, 2010); aumento da produção e qualidade de frutos (MOUCO e outros, 2011; SILVEIRA e outros, 2014); ou, ainda, como maturadores químicos em

determinadas culturas (FERNÁNDES e outros, 2013; VIANA e outros, 2008).

As giberelinas (GAs) biologicamente ativas regulam diversos aspectos do crescimento e desenvolvimento, ao longo de todo o ciclo de vida da planta, incluindo a germinação de sementes, alongamento do caule, expansão foliar e florescimento (SPONSEL, 2016).

A via biossintética desse hormônio pode ser dividida em três fases, em função dos compartimentos celulares em que ocorrem, bem como da natureza das enzimas envolvidas: na primeira fase, o diterpeno *ent*-caureno é produzido nos plastídeos por meio da ação de ciclases; posteriormente, ocorre a conversão de *ent*-caureno em uma giberelina inativa (GA_{12}), a qual é catalisada pelas mono-oxigenases dependentes de citocromo P450 associadas às membranas do retículo endoplasmático; a terceira fase ocorre no citosol, onde as dioxigenases, que requerem 2-oxoglutarato como co-substrato, formam giberelinas biologicamente ativas por meio de hidroxilações (HEDDEN, 2016).

Os inibidores da biossíntese de giberelinas podem ser classificados em três principais grupos, que agem em cada uma das três fases descritas acima. O primeiro grupo enquadra os compostos do tipo *onium*, que inibem as ciclases envolvidas no primeiro estágio da biossíntese de giberelinas e bloqueiam a formação de *ent*-caureno. O segundo grupo refere-se aos compostos heterocíclicos contendo nitrogênio, que atuam inibindo as mono-oxigenases dependentes do citocromo P450 e impedem a oxidação de *ent*-caureno ao ácido *ent*-caurenoico. Finalmente, o terceiro grupo é representado pelos mimetizadores do 2-oxoglutarato, que bloqueiam as dioxigenases envolvidas na última etapa da biossíntese de giberelinas (RADEMACHER, 2000, 2016).

Devido à redução dos níveis de giberelina, a aplicação desses produtos diminui o alongamento celular, o que resulta principalmente em redução do crescimento (TAIZ e ZEIGER, 2013). A formação de entrenós mais curtos ocorre devido aos efeitos inibitórios desses reguladores sobre a

divisão e alongamento do meristema subapical sem restringir, no entanto, a função do meristema apical (ALMEIDA e ROSOLEM, 2012).

2.4 Paclobutrazol

2.4.1 Aspectos gerais

Dentre os compostos heterocíclicos contendo nitrogênio, os de maior relevância são o ancimidol, flurprimidol e os triazois. A inibição das monooxigenases dependentes do citocromo P450 por esses reguladores de crescimento envolve um recurso estrutural comum. Tais compostos apresentam um par de elétrons solitários em uma molécula de nitrogênio do anel heterocíclico, que impede a ação dessas enzimas (RADEMACHER, 2016). O paclobutrazol (PBZ) [(2*RS*,3*RS*)-1-(4-chlorophenyl)-4,4-dimethyl-2-(1,2,4-triazol-1-yl)-pentan-3-ol] é um triazol capaz de inibir a biossíntese de giberelinas (BANINASAB e GHOBADI, 2011).

O efeito do PBZ tem variações de acordo com a dosagem, o estágio fenológico e a forma de aplicação. Quando aplicado via solo, o PBZ é absorvido passivamente pelas raízes, translocando-se por meio do xilema até folhas e brotos (BENETT e outros, 2014). De acordo com Rademacher (2015), esse produto é altamente persistente, com meia-vida de aproximadamente seis meses, tanto na planta quanto no solo.

Os triazois são utilizados principalmente em países de clima quente, com o objetivo de controlar o crescimento vegetativo de plantas frutíferas, como manga e abacate (RADEMACHER, 2015). A aplicação de paclobutrazol também é utilizada para indução floral em plantas de manga (CHATZIVAGIANNIS e outros, 2014).

Entretanto, esse e outros efeitos também podem ser verificados em outras culturas. Para cafeeiros, poucos trabalhos demonstram o efeito do PBZ no crescimento e desenvolvimento (D'ARÊDE e outros, 2017; RIBEIRO e outros, 2017).

2.4.2 Alterações morfofisiológicas e bioquímicas

Dentre as modificações promovidas pelo PBZ, podem-se mencionar: a altura da planta e diâmetro do caule; área foliar e número de folhas; número de ramos; biomassa alocada na parte aérea e raízes; teores de pigmentos fotossintéticos; trocas gasosas foliares; potencial hídrico foliar; atividade enzimática; e teores de aminoácidos (D'ARÊDE e outros, 2017; MOHAMMED e outros, 2017; MORADI e outros, 2016; RAMOS e ACEDO JR, 2016; RIBEIRO e outros, 2017; SOUMYA e outros, 2017).

Ribeiro e outros (2017) estudaram o efeito da aplicação via solo, de diferentes concentrações de PBZ (0 a 200 mg L⁻¹) e regimes hídricos, em plantas jovens de café arábica. Os autores verificaram que a aplicação de concentrações de PBZ acima de 111,26 mg L⁻¹ (correspondente a 27,82 mg de por planta) resultaram em menor altura dos cafeeiros quando em comparação à testemunha. Tal resposta foi associada a uma possível redução do comprimento dos entrenós, resultante da diminuição do alongamento e da divisão celular pelo regulador. Todavia, nesse mesmo trabalho, não foi verificado efeito das concentrações de PBZ sobre o diâmetro do caule.

A aplicação de diferentes concentrações de PBZ (0 a 1000 mg L⁻¹) via foliar em cafeeiros jovens foi avaliada por d'Arêde e outros (2017). Estes verificaram redução linear da altura das plantas, em função do aumento das concentrações do inibidor. Para o diâmetro do caule, os autores observaram médias acima da testemunha em concentrações abaixo de 600 mg L⁻¹ de PBZ, a partir da qual houve decréscimo dos valores até a maior concentração estudada.

Ribeiro e outros (2017) observaram redução da área foliar total dos cafeeiros conduzidos sob concentrações de PBZ superiores a 130,74 mg L⁻¹ quando comparados ao tratamento controle. Os autores atribuíram o decréscimo da área foliar total à redução da área foliar individual em concentrações elevadas do produto. A capacidade desse regulador de crescimento em reduzir a extensibilidade da parede (NAVARRO e outros, 2007) e o alongamento celular pode refletir em menor expansão foliar e,

consequentemente, menor área em plantas tratadas com maiores concentrações do PBZ. Quanto ao número de folhas, as plantas tratadas com PBZ apresentaram valores superiores à testemunha.

Resultados semelhantes quanto à área foliar foram encontrados em estudo realizado por d'Arêde e outros (2017), em que o aumento das concentrações de PBZ reduziu os valores para esse parâmetro. Foi verificado um leve acréscimo no número médio de folhas, que permaneceu superior à testemunha até a concentração de 482 mg L⁻¹, a partir da qual o PBZ diminuiu os valores para esse parâmetro.

Em contraste, Silva e outros (2014) verificaram que a aplicação de PBZ em algodoeiros, em dosagens de até 90,2 g i.a. ha⁻¹, proporcionou maior área foliar em relação à testemunha. Tal resposta foi associada pelos autores ao incremento do número de folhas nas plantas tratadas.

Mohammed e outros (2017) observaram incremento no número de ramos de plantas de *Lagerstroemia indica* tratadas com PBZ em relação ao tratamento controle, independentemente da forma de aplicação (via solo ou foliar). Esses associaram o aumento do número de ramos à capacidade do PBZ de inibir o crescimento apical da parte aérea, de modo a reduzir a dominância apical e, consequentemente, aumentar a ramificação lateral.

O paclobutrazol pode alterar a partição de biomassa das plantas, de forma que favoreça o acúmulo de massa radicular em relação à parte aérea (RADEMACHER, 2015) e, assim, confira maior vigor e tolerância a condições ambientais adversas. Em trabalho com *Phillyrea angustifolia*, Fernández e outros (2006) observaram que a aplicação de paclobutrazol via substrato restringiu o acúmulo de massa seca na parte aérea das plantas sem, no entanto, alterar a massa seca das raízes. Consequentemente, isso resultou em aumento na razão raiz:parte aérea das plantas tratadas com o regulador, em relação ao tratamento controle, o que pode melhorar a adaptação das plantas a determinados ambientes. Navarro e outros (2007) também verificaram aumento na razão raiz:parte aérea em mudas de *Arbutus unedo*

tratadas com 60 e 100 mg de PBZ, quando comparadas às plantas não tratadas.

D'Arêde e outros (2017) e Ribeiro e outros (2017) verificaram efeitos semelhantes das concentrações de PBZ sobre a massa seca da parte aérea de cafeeiros. Os primeiros verificaram redução linear para esse parâmetro em função do aumento das concentrações de PBZ, enquanto os últimos observaram valores inferiores à testemunha a partir da concentração de 109,04 mg L⁻¹.

A aplicação foliar de PBZ em cafeeiros nas concentrações de até 830 mg L⁻¹ promoveu maior massa seca do sistema radicular, com incremento de até 64% em relação à testemunha (D'ARÊDE e outros, 2017). A aplicação via solo desse regulador em cafeeiros reduziu a massa seca das raízes em até 27,49% em concentrações superiores a 90,97 mg L⁻¹. Nessa forma de aplicação, o PBZ permanece em contato direto com as raízes, de modo a restringir o crescimento das mesmas (RIBEIRO e outros, 2017).

Kishorekumar e outros (2007) observaram que o tratamento de *Solenostemon rotundifolius* com diferentes triazois resultou em acréscimo nos teores de clorofilas e de carotenoides quando comparado à testemunha e associaram tais resultados ao aumento nos teores de ácido abscísico e citocininas. Segundo os autores, isso pode influenciar fortemente o metabolismo fotossintético das plantas.

O índice SPAD (referente à intensidade da cor verde nas folhas) é frequentemente associado aos teores de clorofila, devido à sua alta correlação com esse parâmetro. Carvalho e outros (2015), em experimento com mudas de café arábica, observaram incremento linear no índice SPAD em função do aumento das concentrações de PBZ até a concentração de 100 mg i.a. L⁻¹. O aumento nesse índice em cafeeiros tratados com PBZ também foi relatado por outros autores (D'ARÊDE e outros, 2017; RAMOS e ACEDO JR, 2016; RIBEIRO e outros, 2017).

A coloração verde mais intensa em folhas de plantas tratadas com PBZ é frequentemente associada à maior densidade de cloroplastos, devido à

redução da área e ao aumento da espessura do limbo foliar; e/ou à elevação dos teores de clorofila. O incremento nos teores desse pigmento promovido pelo PBZ pode ser resultante do aumento da biossíntese ou redução da oxidação de citocininas, ou, ainda, da menor degradação das moléculas de clorofila (KISHOREKUMAR e outros, 2006; TEMIZ e outros, 2009).

O efeito da aplicação de PBZ sobre as trocas gasosas foliares é controverso; ocorre grande variabilidade entre as espécies, doses, estágios de desenvolvimento e forma de aplicação. Uma maior taxa de fotossíntese líquida e concentração interna de carbono e menor taxa de transpiração foram verificadas em plantas de *Cantharanthus roseus* submetidas à aplicação de PBZ via solo, quando comparadas às plantas controle, em diferentes estádios de crescimento (JALEEL e outros, 2007). Por outro lado, Li e outros (2009) verificaram redução na taxa de fotossíntese líquida de plantas de *Pachira aquatica* Aubl. tratadas com PBZ, em diferentes intensidades luminosas. A aplicação de diferentes concentrações de PBZ em mudas de diferentes clones de cedro australiano não alterou as taxas de fotossíntese, transpiração e condutância estomática (RODRIGUES e outros, 2016).

As trocas gasosas de cafeeiros em crescimento inicial, tratados com PBZ via foliar, foram avaliadas no estudo realizado por d'Arêde e outros (2017). Estes verificaram valores de fotossíntese líquida potencial e de eficiência de carboxilação superiores à testemunha em concentrações de PBZ de até 620 e 700 mg L⁻¹, respectivamente. A concentração interna de carbono permaneceu inferior ao tratamento controle até a concentração de 720 mg L⁻¹ de PBZ, enquanto a taxa de transpiração aumentou linearmente com a aplicação do regulador. O aumento da taxa transpiratória resultou em redução da eficiência do uso da água nas plantas tratadas com PBZ, enquanto a condutância estomática dos cafeeiros não foi alterada pela aplicação do inibidor.

O tratamento com inibidores da biossíntese de giberelinas pode afetar o *status* hídrico das plantas, por meio da indução do mecanismo de

ajustamento osmótico, e resultar em redução do potencial hídrico. Essa resposta foi verificada em estudos realizados com plantas de *Olea europaea* L. (KUMAR e SHARMA, 2016) e de café (D'ARÊDE e outros, 2017), tratadas com PBZ. Kumar e Sharma (2016) atribuíram a redução do potencial hídrico ao maior acúmulo de prolina e ácido abscísico nas oliveiras.

Em contraste, a aplicação de PBZ também pode resultar em elevação do potencial hídrico foliar, conforme observado por Upreti e outros (2013). Os autores sugerem que tal resposta tenha ocorrido em função do aumento da condutância hidráulica radicular ou redução da transpiração. Ribeiro e outros (2017) não verificaram modificações no potencial hídrico foliar de plantas de café tratadas com PBZ e conduzidas sob capacidade de campo.

Diversos trabalhos comprovaram a capacidade do PBZ em incrementar o potencial antioxidante, enzimático e não enzimático, em diferentes espécies (GOPI e outros, 2007; JUNGKLANG e outros, 2017; SANKAR e outros, 2007; SRIVASTAV e outros, 2010).

Srivastav e outros (2010) avaliaram o efeito da aplicação de PBZ e do estresse salino em plantas de manga. As plantas tratadas com o inibidor de crescimento apresentaram maiores atividades da superóxido dismutase, da catalase e da peroxidase, as quais são enzimas antioxidantes. Os autores verificaram ainda, menor extravasamento de eletrólitos nos tratamentos com aplicação de PBZ.

O tratamento de plantas de amendoim com PBZ induziu à melhoria do sistema antioxidante não enzimático e de enzimas antioxidantes (SANKAR e outros, 2007). Esse fato foi evidenciado pelo incremento nos teores de ácido ascórbico, α -tocoferol e redução da glutatona, além do aumento da atividade da superóxido dismutase, ascorbato peroxidase e catalase.

Jungklang e Saengnil (2012) observaram redução nos níveis de malondialdeído em folhas de plantas de *Curcuma alismatifolia* tratadas com paclobutrazol em comparação às não tratadas, que indica menor peroxidação

lipídica e, portanto, maior potencial antioxidante. A aplicação de paclobutrazol inibiu a peroxidação lipídica e o extravasamento de eletrólitos em folhas e raízes de plantas de cenoura (GOPI e outros, 2007).

2.5 Interação entre paclobutrazol e sombreamento em cafeeiros

O manejo da incidência da radiação luminosa pode alterar de modo favorável diversos aspectos do crescimento e desenvolvimento do cafeeiro. Dentre esses, pode-se citar o favorecimento da taxa fotossintética (DaMATTA, 2004a; FREITAS e outros, 2003) e do metabolismo de assimilação de nitrogênio (KHOURI, 2007; LEMOS e outros, 2010), e o maior acúmulo de biomassa total das plantas (DARDENGO e outros, 2009; TATAGIBA e outros, 2010b).

Entretanto, determinados níveis de restrição luminosa, apesar dos efeitos benéficos, podem provocar alterações morfológicas indesejáveis, como, por exemplo, o crescimento exagerado em altura, redução do diâmetro do caule e da ramificação e modificações nas relações fonte-dreno, que podem desfavorecer o crescimento do sistema radicular e o estabelecimento da cultura.

Apesar de o estiolamento constituir-se em uma estratégia da planta para elevar a interceptação da radiação luminosa e otimizar o desempenho em relações de competição, esse efeito da restrição de luz reduz a sustentação e o estabelecimento das plantas em condição de campo. A menor alocação de biomassa para o sistema radicular também pode influenciar negativamente o estabelecimento da planta no campo, enquanto o crescimento vegetativo exagerado da parte aérea pode proporcionar maior perda de água, além de desfavorecer o crescimento de outros órgãos da planta.

Conforme descrito anteriormente, a aplicação de paclobutrazol pode restringir o crescimento da parte aérea e favorecer o crescimento radicular (NAVARRO e outros, 2007; RADEMACHER, 2015), aumentar o número

de ramos (MOHAMMED e outros, 2017) e reduzir a altura e a área foliar das plantas (D'ARÊDE e outros, 2017; RIBEIRO e outros, 2017). Essas alterações morfológicas podem ser favoráveis em cafeeiros sombreados, pois minimizam os efeitos negativos supracitados.

Durante os estádios iniciais de desenvolvimento, quando o cafeeiro apresenta alto potencial de crescimento e os primeiros ramos produtivos estão sendo formados, o efeito do paclobutrazol pode ser mais efetivo e, dessa forma, refletir em melhor desempenho nas fases subsequentes.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Caracterização do local de estudo

Os ensaios foram conduzidos na Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, *Campus* de Vitória da Conquista, durante os meses de janeiro a maio de 2017. A área experimental situa-se a 14° 53' 05" S e 40° 48' 00" W, a 852 metros de altitude. O clima do município, conforme classificação climática de Köppen-Geiger, é do tipo Cwa (tropical de altitude). A temperatura média anual é de 20,2°C, e a precipitação média, de 733,9mm, com período chuvoso bem definido concentrado entre novembro e janeiro (SEI, 2013). Os dados meteorológicos obtidos durante o período do experimento podem ser observados na Figura 1.

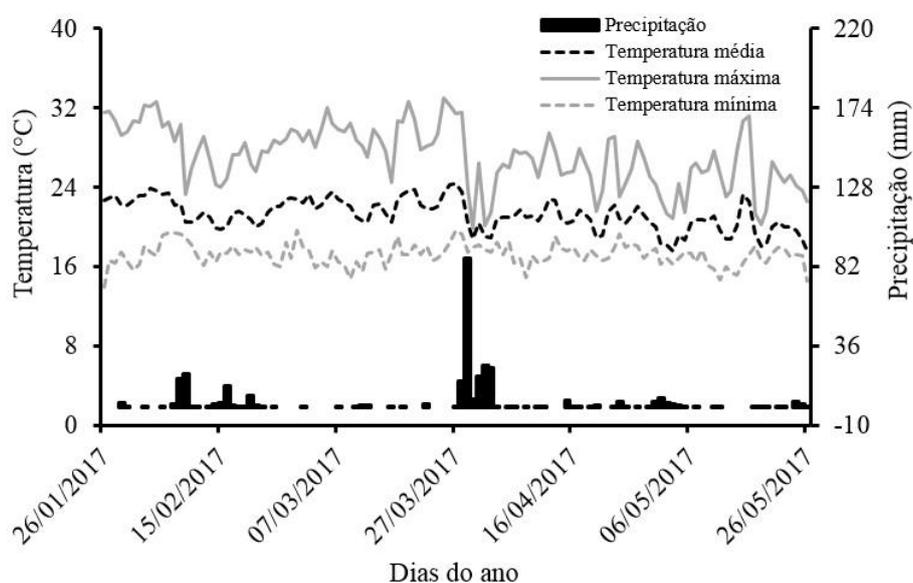


Figura 1 - Dados meteorológicos registrados na estação meteorológica automática da Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, durante o período experimental (INMET).

3.2 Instalação e condução dos experimentos

Foram utilizadas mudas de *Coffea arabica* L. da variedade Catuaí Vermelho IAC 144, adquiridas em viveiro credenciado, localizado no município de Barra do Choça – BA. Quando apresentavam quatro pares de folhas maduras (aproximadamente cinco meses de idade), essas foram transplantadas individualmente para vasos com capacidade de 20 dm³ (32,5 cm de altura x 34,5 cm de diâmetro superior e 22 cm de diâmetro inferior).

Os recipientes foram preenchidos com uma mistura de solo (LATOSSOLO AMARELO Eutrófico típico) e húmus, na proporção 9:1 e homogeneizada por meio de uma peneira de cinco milímetros. A análise química do solo utilizado na mistura apresentou os seguintes resultados: pH (H₂O): 5,4; P: 2,0 mg dm⁻³; K⁺: 0,23 cmol_c dm⁻³; Ca²⁺: 2,2 cmol_c dm⁻³; Mg²⁺: 0,8 cmol_c dm⁻³; Al³⁺: 0,1 cmol_c dm⁻³; H⁺: 2,7 cmol_c dm⁻³.

A calagem e adubação do substrato foram realizadas com base na análise química do solo e conforme recomendação técnica da Comissão de Fertilidade do Solo do Estado de Minas Gerais (RIBEIRO e outros, 1999).

Logo após o transplante, os vasos foram dispostos em diferentes ambientes: quatro ambientes de restrição artificial de luz (4 metros de largura x 8 metros de comprimento x 2 metros de altura), cobertos com malhas de polietileno de cor preta (telados), com restrição de 20%, 40%, 60% e 80% da radiação luminosa; e um ambiente a pleno sol (0% de restrição luminosa). Em cada ambiente (telados e a pleno sol), foi conduzido um experimento, em um total de cinco experimentos, os quais foram detalhados na próxima seção.

Foi realizado o controle manual de plantas daninhas e de pragas que ocorreram ao longo do experimento. A irrigação foi realizada a cada dois dias, e o volume de água a ser aplicado foi determinado pelo método gravimétrico, utilizando-se vasos controle. Inicialmente, cinco vasos controle (um para cada nível de restrição luminosa) foram saturados com água, com posterior drenagem gravimétrica, até que os vasos apresentassem peso constante. O vaso de cada nível de restrição luminosa foi pesado para

obtenção da massa inicial (Mi). A cada dois dias, os vasos controle foram pesados novamente, de modo a obter, assim, a massa final (Mf). O volume de água (Va) a ser aplicado na data de cada reposição hídrica, em litros, foi determinado pela diferença entre as duas massas pela equação: $Va = Mi - Mf$, e as massas expressas em quilograma.

3.3 Tratamentos e delineamento experimental

Cada experimento (0%; 20%; 40%; 60% e 80% de restrição luminosa) foi constituído de cinco tratamentos, definidos pela aplicação de diferentes doses de paclobutrazol via substrato (0; 10; 20; 30 e 40mg de ingrediente ativo por planta). Foi utilizado delineamento inteiramente casualizado, com quatro repetições, em um total de 20 parcelas. Cada unidade experimental foi constituída por um vaso, contendo uma planta de café. Para a análise de trocas gasosas foliares, foram realizadas leituras em blocos, com quatro repetições, devido às variações ocorridas ao longo do período de avaliação (entre 8 h e 12 h), principalmente temperatura.

A aplicação do regulador de crescimento foi realizada aos 18 dias após o transplântio das mudas, utilizando-se o produto comercial Cultar 250 SC® (250 g i.a. L⁻¹ de paclobutrazol). Foi utilizado um volume de solução de 200 mL por planta, aplicado diretamente ao substrato.

3.4 Análises morfológicas

Aos 100 dias após a aplicação do paclobutrazol, foram avaliados os seguintes parâmetros: altura da planta; diâmetro do caule; número de folhas; número de ramos plagiotrópicos; índice de ramificação; massa seca da parte aérea, das raízes e total; área foliar total; área foliar individual; área foliar específica e razão de área foliar.

A altura da planta foi medida em centímetros, considerando-se o comprimento entre o nível do solo e a gema apical do ramo ortotrópico de cada planta. O diâmetro do caule foi determinado por meio de um

paquímetro digital (DC-60, Western, China) com resolução de 0,01 mm, obtendo-se a medida em milímetros, a um centímetro acima do solo. Para avaliação do número de folhas e de ramos plagiotrópicos, realizou-se a contagem direta na planta em cada parcela. O índice de ramificação foi determinado pela razão entre o somatório do comprimento de todos os ramos, em centímetros, e a altura da planta.

Para obtenção das massas secas, as plantas foram inicialmente separadas em parte aérea (caule, ramos e folhas) e raízes. Em seguida, o material foi acondicionado em sacos de papel e seco em estufa de circulação e renovação de ar (SL 102/480, Solab, Brasil), na temperatura de 65 °C, até atingir peso constante. Posteriormente, pesaram-se separadamente essas partes em balança digital (Mark 1300, Analyser, Brasil) com precisão de 0,01 gramas. Ao final das pesagens, os valores foram somados para obtenção da massa seca total.

A área foliar total foi medida utilizando-se um integrador de área foliar (LI 3100, LI-COR, USA), com expressão final dos valores em centímetros quadrados. A área foliar individual foi calculada por meio da relação entre a área foliar total e o número de folhas. A área foliar específica foi obtida por meio da razão entre área foliar total e massa seca das folhas. A razão de área foliar foi determinada a partir da razão entre a área foliar total e a massa seca total de cada planta.

3.5 Análises fisiológicas

Aos 100 dias após a aplicação do paclobutrazol, foram avaliados o índice SPAD (*Soil Plant Analysis Development*), potencial hídrico foliar, teor relativo de água na folha e extravasamento de eletrólitos.

A intensidade da coloração verde das folhas (índice SPAD) foi determinada utilizando-se um clorofilômetro portátil (SPAD 502, MINOLTA, Japão). Realizaram-se leituras em três pontos da primeira folha totalmente expandida, a partir do ápice da planta, com posterior média.

A leitura do potencial hídrico foliar foi realizada por meio de uma bomba de pressão (PMS 1000, PMS, Inglaterra), conforme a metodologia de Scholander e outros (1964), com posterior conversão da unidade para MPa. O teor relativo de água na folha (TRA) foi determinado por meio da metodologia de Čatský (1960), utilizando-se a seguinte equação: $TRA = [(MF - MS)/(MT - MS)] \times 100$, onde MF, MT e MS são as massas fresca, túrgida e seca, respectivamente. Ambas as avaliações foram realizadas no período antemanhã (às 5 h) e ao meio-dia (12 h), na mesma folha utilizada para medição do índice SPAD.

Para determinação do extravasamento de eletrólitos, retiraram-se 10 discos foliares de seis milímetros, na primeira folha totalmente expandida de cada planta, por meio de um extrator de disco foliar manual. Os discos foram acondicionados em frascos contendo 10 mL de água deionizada, durante seis horas, em temperatura ambiente. Após esse período, foi medida a condutividade elétrica da água, por meio de um condutivímetro DM 31, Digimed, Brasil, obtendo-se a condutividade inicial. A condutividade final foi determinada após permanência dos frascos em estufa a 90 °C, por duas horas. O extravasamento de eletrólitos foi estimado como a porcentagem da condutividade inicial em relação à final (LIMA e outros, 2002).

Aos 99 dias após a aplicação do paclobutrazol, foram avaliadas as trocas gasosas foliares. Essas avaliações foram realizadas na mesma folha utilizada para as demais análises fisiológicas, nos horários entre 8 h e 12 h, com auxílio de um analisador de gases por radiação infravermelha (IRGA – *infrared gas analyzer*), LCPro, ADC, UK, acoplado a uma fonte de luz actínica, de 1000 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de radiação fotossinteticamente ativa.

Foram analisadas a taxa de assimilação de CO_2 (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), taxa de transpiração (E , $\text{mmol vapor d'água m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), condutância estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e a concentração interna de CO_2 na folha (C_i , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ ar}$). A eficiência de carboxilação (A/C_i) foi calculada por meio da razão entre taxa de assimilação de CO_2 e concentração interna de CO_2 na folha.

3.6 Análises bioquímicas

Essas análises foram realizadas ao fim dos ensaios (100 dias após a aplicação do paclobutrazol).

A extração dos pigmentos fotossintéticos foi realizada conforme metodologia modificada de Arnon (1949), pela eliminação das etapas de maceração e centrifugação dos discos, descrita por Barbieri Junior e outros (2010). Foi coletada a primeira folha totalmente expandida de cada planta, da qual foram retirados 10 discos foliares de seis milímetros de diâmetro, com auxílio de um extrator de disco foliar manual. O material foi imediatamente pesado em balança analítica (M214Ai, BEL Engineering, Itália) e acondicionado em tubos de ensaio revestidos com papel alumínio, contendo 20 mL de acetona 80% (v/v). Esse procedimento foi realizado em ambiente sem incidência direta de luz. Em seguida, os tubos foram vedados com tampa, lacrados com filme plástico e mantidos no escuro por 48 horas para extração dos pigmentos.

Após esse período, foram realizadas as leituras de absorvância dos extratos em espectrofotômetro (700 Plus, Femto, Brasil), em comprimentos de onda de 663 nm, 646 nm e 470 nm. Para calibração do espectrofotômetro, utilizou-se acetona 80% (v/v) como “branco”. As concentrações ($\mu\text{g mL}^{-1}$ do extrato) de clorofila *a*, *b* e total e de carotenoides foram calculadas utilizando-se equações específicas para cada pigmento (WELLBURN, 1994). Em função da massa de cada amostra e do volume de acetona utilizado, os valores foram convertidos, e o teor de clorofila, expresso em mg g^{-1} de matéria fresca foliar.

O teor de prolina foi estimado pelo método de Bates e outros (1973), modificado. Inicialmente, todas as folhas de cada planta foram secas e moídas em moinho de facas (SL 30, Solba, Brasil). Para a determinação do teor de prolina, foram utilizadas amostras de 50 mg, homogeneizadas em 10 mL de ácido sulfossalicílico e filtradas em papel filtro qualitativo. Para ajustar à curva padrão, o filtrado foi diluído quatro vezes.

Ao término das reações, a absorvância das amostras preparadas foi

determinada em espectrofotômetro, a 520 nm. O valor final do teor de prolina foi expresso em mg g⁻¹ de matéria seca.

3.7 Análise estatística

Os dados foram submetidos aos testes de normalidade (Lilliefors) e homogeneidade de variâncias (Cochran). Após a realização da análise de variância de cada ensaio (ou seja, cada nível de restrição luminosa), foi realizada a análise conjunta de experimentos, respeitando-se para cada variável relação entre quadrados médios de resíduo inferior ou igual a 1:7, de acordo com Banzatto e Kronka (2006). Em caso de significância na análise conjunta ($p < 0,05$), foi realizada análise de variância da regressão para o estudo das doses de paclobutrazol e dos níveis de sombreamento. Os modelos de regressão foram definidos com base na significância ($p < 0,05$), pelo maior valor do coeficiente de determinação (R^2) e na resposta biológica para cada característica estudada. Para realização das análises estatísticas, foi utilizado o programa Sistema de Análises Estatísticas e Genéticas (SAEG), versão 9.1, e o Excel 2013. Os gráficos foram plotados por meio do programa Excel 2013.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

A restrição luminosa (RL) foi o fator de maior impacto nas características morfológicas avaliadas neste estudo (Tabela 1), exceção feita ao número de ramos, para o qual não foi verificado efeito da RL. Para o fator dose (D), foi verificado efeito apenas para a altura da planta, índice de ramificação, massa seca da parte aérea e total e área foliar total. A interação entre RL e D ocorreu somente para a altura da planta e índice de ramificação, o que caracteriza independência entre tais fatores, para a maioria das características avaliadas. O experimento com 20% de RL não foi agrupado para o estudo da área foliar individual.

Tabela 1 - Resumo da análise de variância e coeficientes de variação (CV) da altura da planta (ALT), diâmetro do caule (DC), número de ramos laterais (NR), número de folhas (NF), índice de ramificação (IR), massa seca da parte aérea (MSPA), massa seca das raízes (MSR), massa seca total (MST), área foliar total (AFT), área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF) e área foliar individual (AFI) de plantas de *Coffea arabica* L. ‘Catuaí Vermelho IAC 144’ submetidas a diferentes níveis de restrição luminosa (RL) e doses de paclobutrazol (D), avaliados aos 100 dias após a aplicação do regulador. Vitória da Conquista – BA, 2017.

QUADRADOS MÉDIOS														
FV	GL	ALT	DC	NR	NF	IR	MSPA	MSR	MST	AFTx10 ⁻⁵	AFE	RAF	GL	AFI
RL	4	194,7**	3,8**	4,1 ^{ns}	150,4*	1,8**	265,1**	33,9**	470,2**	40,0**	1552,2**	1225,0**	3	4046,2**
D	4	75,4*	0,5 ^{ns}	2,0 ^{ns}	101,0 ^{ns}	1,3*	86,9*	13,4 ^{ns}	162,8*	8,4*	100,4 ^{ns}	72,1 ^{ns}	4	41,0 ^{ns}
RL*D	16	21,3*	0,4 ^{ns}	2,3 ^{ns}	47,6 ^{ns}	0,3*	26,3 ^{ns}	5,1 ^{ns}	49,3 ^{ns}	2,4 ^{ns}	118,3 ^{ns}	47,5 ^{ns}	12	113,4 ^{ns}
Res	75	10,4	0,8	1,5	55,6	0,2	24,3	4,5	42,8	2,1	69,2	67,1	60	61,7
CV (%)		10,7	12,0	19,2	21,5	28,3	24,9	28,2	23,9	24,1	6,4	11,7		13,6

^{ns}, * e **: não significativo, significativo pelo teste “F” a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

Os sinais induzidos na planta sob sombreamento podem levar ao incremento na síntese e redistribuição de hormônios nos vegetais, promovendo um conjunto de respostas relacionadas à evitação e/ou tolerância nessa condição (CASAL, 2012).

A razão entre os comprimentos de onda vermelho (V) e vermelho-extremo (VE) é o sinal mais efetivo que indica a restrição de luz promovida pela proximidade entre as plantas (BALLARÉ e PIERIK, 2017). Porém, a modificação nessa razão é exclusiva da interação entre plantas, pois estas atuam como filtros seletivos de radiação. Tal seletividade deve-se à presença dos pigmentos fotossintéticos nos tecidos foliares, que têm elevado potencial de absorção do comprimento de onda vermelho, em detrimento do vermelho-extremo. Quando são utilizados telados de cor preta, apenas a fluência de fótons é atenuada, sendo mantida a mesma proporcionalidade entre os comprimentos de onda incidentes.

Apesar disso, esse tipo de condicionamento pode gerar outros sinais, que incluem a atenuação da intensidade luminosa, da luz azul e da radiação ultravioleta. Tais sinais podem ser percebidos por fotorreceptores específicos ou pela interação entre eles (CHORY, 2010; HEIJDE e ULM, 2012; PIERIK e WIT, 2014).

Dentre as modificações induzidas pela atenuação da radiação em diferentes comprimentos de onda, pode-se citar o aumento da sensibilidade à auxina (HERSCH e outros, 2014), elevação dos níveis de auxina e de xiloglucano endotransglicosilase/hidrolase (XTH) (KEUSKAMP e outros, 2011) e redução do catabolismo e aumento da biossíntese de giberelinas (ZHAO e outros, 2007). Em conjunto, essas alterações podem promover o crescimento celular, o que explica o incremento na maioria das características morfológicas avaliadas neste estudo.

Observou-se efeito quadrático dos níveis de RL sobre a altura dos cafeeiros em que não se aplicou paclobutrazol (PBZ) e cúbico para as plantas tratadas com 10 e 40 mg de PBZ. A altura máxima dos cafeeiros sem aplicação de PBZ e tratados com 10 mg do regulador foi estimada para os

níveis de RL de 56,1% (36,36 cm) e 64,3% (36,16 cm), respectivamente. Para o tratamento com 40 mg de PBZ, o maior valor de altura foi 31,22 cm, verificado no nível de 70,8% de sombreamento. Para a relação entre a altura das plantas submetidas a 20 e 30 mg de PBZ e a RL, não foi definido modelo matemático (Figura 2A).

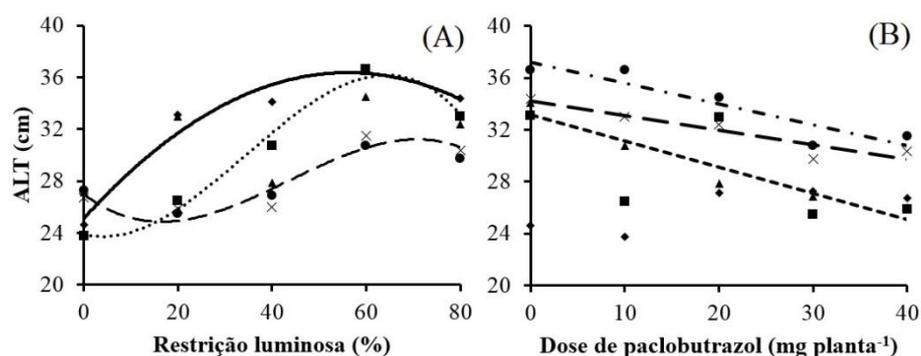


Figura 2 - Altura dos cafeeiros (*Coffea arabica* L. ‘Catuaí Vermelho IAC 144’) em resposta a diferentes níveis de restrição luminosa e doses de paclobutrazol, aos 100 dias após a aplicação do regulador. (A) \blacklozenge 0 mg – $\hat{Y}^{**} = 25,1046 + 0,401293X - 0,00357679X^2$ ($R^2 = 0,9523$); \blacksquare 10 mg – $\hat{Y}^* = 23,9107 - 0,0921131X + 0,0117634X^2 - 0,000114583X^3$ ($R^2 = 0,9827$); \blacktriangle 20 mg; \bullet 30 mg; \times 40 mg – $\hat{Y}^* = 26,9839 - 0,278497X + 0,0104018X^2 - 0,0000794271X^3$ ($R^2 = 0,8628$). (B) \blacklozenge 0%; \blacksquare 20%; \blacktriangle 40% – $\hat{Y}^{**} = 33,15 - 0,20125X$ ($R^2 = 0,9198$); \bullet 60% – $\hat{Y}^{**} = 37,225 - 0,16125X$ ($R^2 = 0,8430$); \times 80% – $\hat{Y}^{**} = 34,225 - 0,1125X$ ($R^2 = 0,8740$). * e **: significativo pela análise de regressão a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

A partir desses dados, verificou-se que a maior dose do regulador de crescimento (40 mg planta⁻¹) foi efetiva em atenuar o incremento em altura promovido pela restrição luminosa das plantas de café. Quando comparado ao tratamento a pleno sol, o incremento máximo em altura para esse tratamento foi de 15,7%. Para as plantas de café tratadas com 0 e 10 mg de PBZ, esse aumento atingiu 44,8 e 51,2%, respectivamente.

No presente trabalho, o incremento em altura dos cafeeiros submetidos à restrição luminosa pode ter ocorrido devido à elevação dos níveis de hormônios promotores do crescimento (principalmente, auxina e giberelina), da sensibilidade a esses e, conseqüentemente, do alongamento

celular.

Por outro lado, a redução dos níveis endógenos de giberelinas pelo PBZ resulta em diminuição do alongamento e divisão celulares (RADEMACHER, 2016). Isso pode levar à redução do comprimento dos internódios e resultar em menor altura das plantas. Devido a esse efeito, verificou-se restrição no crescimento dos cafeeiros submetidos à maior dose de PBZ, quando em condição de sombreamento.

Foi verificado efeito linear decrescente para a relação entre a altura e as doses de PBZ nas plantas conduzidas em ambientes de 40, 60 e 80% de RL (decréscimo de 24,3, 17,3 e 13,1% para a maior dose em comparação à testemunha, respectivamente). Entretanto, quando os cafeeiros foram submetidos a 20% de RL, o regulador de crescimento não manifestou efeito (Figura 2B).

Quando plantas são mantidas a pleno sol, diferentes fotorreceptores interagem e degradam os PIFs; com isso, levam à redução da expressão de mediadores de crescimento (LEIVAR e QUAIL, 2011). Além disso, as proteínas DELLA interagem fisicamente com PIFs, inibindo sua atividade transcricional (LI e outros, 2016).

Portanto, o crescimento de plantas não sombreadas é naturalmente reprimido, devido ao acúmulo de repressores e redução nos níveis de promotores do crescimento celular, como a giberelina. Essa resposta, associada à utilização de dosagens de PBZ relativamente baixas no presente estudo, pode explicar, em parte, a ausência do efeito do regulador sobre a altura das plantas de café mantidas a pleno sol.

Ribeiro e outros (2017) verificaram redução na altura de cafeeiros tratados com PBZ via solo, somente nas dosagens entre 27,81 e 50 mg por planta. Doses inferiores resultaram em incremento nesse parâmetro, quando comparadas ao tratamento controle.

A relação entre o diâmetro do caule dos cafeeiros e os níveis de RL foi definida pelo modelo raiz quadrada. A curva foi caracterizada pelo incremento dos valores até o nível de 15,9% de sombreamento,

permanecendo superior ao tratamento controle até o nível de 63,5% de RL (Figura 3A).

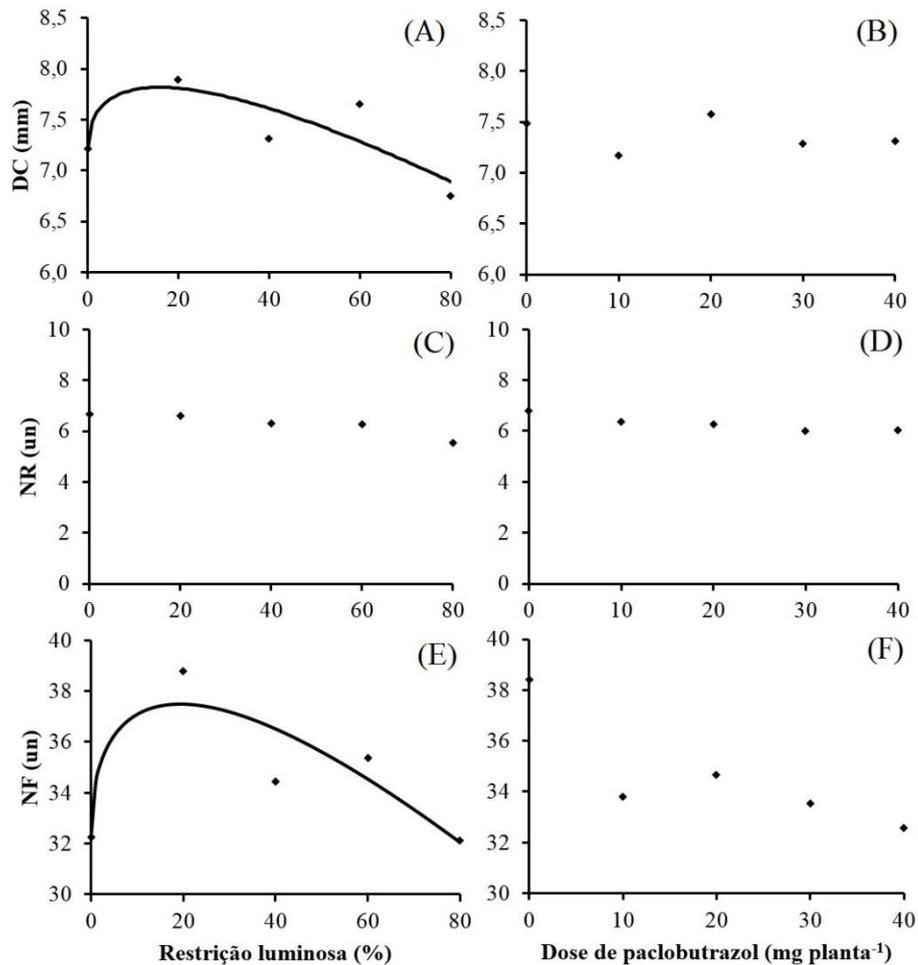


Figura 3 - Características morfológicas de cafeeiros (*Coffea arabica* L. 'Catuaí Vermelho IAC 144') em resposta a diferentes níveis de restrição luminosa e doses de paclobutrazol, aos 100 dias após a aplicação do regulador. (A, B) diâmetro do caule (DC): (A) $\hat{Y}^{**} = 7,2209 + 0,299709X^{0,5} - 0,0376127X$ ($R^2 = 0,6697$); (C, D) número de ramos (NR); (E, F) número de folhas (NF): (E) $\hat{Y}^* = 32,4158 + 2,30226X^{0,5} - 0,261906X$ ($R^2 = 0,7765$). * e **: significativo pela análise de regressão a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

O diâmetro dos vasos condutores de plantas lenhosas correlaciona-se positivamente com o diâmetro do caule (OLSON e ROSELL, 2013). O

xilema e o floema são os principais componentes das hastes lenhosas, e sua diferenciação pode ser influenciada por hormônios vegetais. A giberelina estimula a atividade cambial e leva ao aumento da taxa de xilogênese e incremento no diâmetro e comprimento das fibras do xilema (MAURIAT e MORITZ, 2009). Além disso, a taxa de crescimento cambial é positivamente correlacionada com a quantidade de auxina por unidade de área nesse tecido (KRAMER, 2001). Portanto, o aumento nos níveis desses hormônios proporcionado pela restrição luminosa pode resultar em incremento no diâmetro do caule.

César e outros (2013) observaram incremento no diâmetro do caule de diferentes cultivares de café arábica quando submetidas à restrição artificial de luz, em comparação às mudas mantidas a pleno sol.

Microtúbulos corticais são estruturas importantes na regulação da orientação do crescimento. Tais estruturas controlam a anisotropia de crescimento, por meio do direcionamento da deposição de microfibrilas de celulose na parede celular, que resulta em crescimento unidirecional (BASKIN, 2001).

O sombreamento pode modificar a organização dos microtúbulos corticais, de modo a serem orientados transversalmente (SASIDHARAN e outros, 2014), o que dificulta o crescimento lateral da célula e favorece o longitudinal. Isso pode explicar a redução no diâmetro do caule dos cafeeiros verificada em níveis mais elevados de RL (acima de 63,5%).

Baliza e outros (2012b) verificaram que o sombreamento muito denso (90% de restrição luminosa), em diferentes épocas (seca e chuvosa), restringiu o diâmetro do caule, em relação aos cafeeiros conduzidos sob menores níveis de restrição de luz e a pleno sol. Entretanto, sob níveis intermediários de restrição luminosa, houve incremento nos valores desse parâmetro.

A redução no alongamento celular dos cafeeiros em resposta ao PBZ poderia favorecer o crescimento lateral e resultar em incremento no diâmetro do caule. Porém, no presente estudo, o diâmetro do caule não foi

influenciado pela aplicação de PBZ (Figura 3B). Ribeiro e outros (2017) também verificaram homogeneidade do diâmetro de caule em relação à aplicação de PBZ.

O número de ramos dos cafeeiros em estudo não foi afetado por nenhum dos fatores independentes (Figuras 3C e 3D).

Normalmente, um menor número de ramos é observado sob condição de restrição luminosa, para otimização da captação de luz e redução do autossombreamento. Essa resposta ocorre principalmente devido à redução da razão V:VE (REDDY e outros, 2014; YANG e LI, 2017), a qual não é induzida pelo sombreamento artificial. Isso pode ser parcialmente associado à manutenção de valores similares para essa variável, em função do sombreamento por telados.

Na maioria das vezes, a aplicação de PBZ resulta em aumento no número de ramos, devido ao fato de esse inibidor de crescimento restringir o crescimento apical da parte aérea, de modo a reduzir a dominância apical e, conseqüentemente, aumentar a ramificação lateral (MOHAMMED e outros, 2017).

O número de folhas das plantas de café foi elevado em resposta ao sombreamento, com valor máximo estimado para o nível de 19,3% de RL (37,48 folhas) (Figura 3E). A partir desse nível, houve decréscimo dos valores até o tratamento mais sombreado (80%), igualando-se ao tratamento a pleno sol sob o nível de 77,3% de RL.

De acordo com Ricci e outros (2006), a atenuação da elevação térmica do ar e da evaporação nas relações de troca entre solo e atmosfera resulta na menor abscisão foliar dos cafeeiros. Para o presente estudo, o maior número de folhas na copa das plantas de café foi associado à maior longevidade dessas em condição de sombreamento.

O número de folhas dos cafeeiros não foi afetado pelas diferentes doses de PBZ (Figura 3F). Normalmente, o número de folhas em plantas tratadas com PBZ pode aumentar devido ao incremento no número de ramos. Todavia, para o presente trabalho, o número de ramos não foi

alterado pela aplicação do inibidor de crescimento, o que justifica o efeito verificado para o número de folhas.

Não foi possível delinear nenhum modelo para a relação entre o índice de ramificação (IR) e o gradiente de luminosidade, para os cafeeiros tratados com 10, 20 e 40 mg de PBZ. Para as plantas controle e tratadas com 30 mg de PBZ, observou-se efeito linear decrescente para a relação entre o IR e os gradientes de luminosidade (Figura 4A).

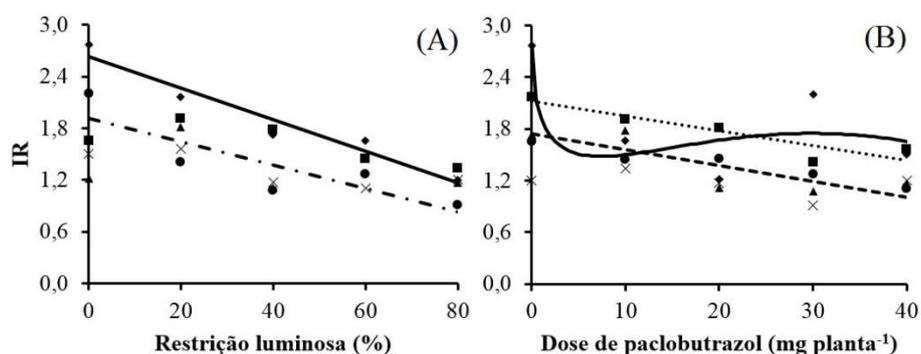


Figura 4 - Índice de ramificação dos cafeeiros (*Coffea arabica* L. 'Catuai Vermelho IAC 144') em resposta a diferentes níveis de restrição luminosa e doses de paclobutrazol, aos 100 dias após a aplicação do regulador. (A) \blacklozenge 0 mg - $\hat{Y}^{**} = 2,633 - 0,01825X$ ($R^2 = 0,9484$); \blacksquare 10 mg; \blacktriangle 20 mg; \bullet 30 mg - $\hat{Y}^{**} = 1,9195 - 0,0136125X$ ($R^2 = 0,7392$); \times 40 mg. (B) \blacklozenge 0% - $\hat{Y}^{**} = 2,77996 - 1,14495X^{0,5} + 0,315022X - 0,0256303X^{1,5}$ ($R^2 = 0,7012$); \blacksquare 20% - $\hat{Y}^* = 2,1165 - 0,0171X$ ($R^2 = 0,8291$); \blacktriangle 40% - $\hat{Y}^{**} = 1,7405 - 0,018275X$ ($R^2 = 0,6783$); \bullet 60%; \times 80%. * e **: significativo pela análise de regressão a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

O IR é obtido por meio da relação entre o comprimento total dos ramos laterais e a altura da planta. Em resposta ao sombreamento, tanto o comprimento dos ramos quanto a altura podem ser elevados. No presente trabalho, a redução do IR em cafeeiros sombreados pode ter ocorrido devido ao aumento mais expressivo do crescimento em altura, em relação ao alongamento dos ramos.

O crescimento mais acentuado dos entrenós em plantas sob restrição luminosa resulta em uma copa menos compacta longitudinalmente e, portanto, mais adaptada a ambientes sombreados, fato indicado pelo menor

índice de ramificação (Figura 4A).

O tratamento com PBZ reduziu linearmente o índice de ramificação das plantas de café conduzidas sob 20 e 40% de RL. Para os cafeeiros mantidos a pleno sol, delineou-se um modelo cúbico-raiz para definir a relação entre o IR e as doses de PBZ (Figura 4B). Vale ressaltar que, apesar do leve acréscimo a partir da dose de 7,4 mg de PBZ nas plantas a pleno sol, o IR das plantas tratadas com o regulador manteve-se inferior ao tratamento controle (0 mg planta^{-1}). Não foram delineados modelos matemáticos para a relação entre o IR das plantas conduzidas sob 60 e 80% de sombreamento e as doses de PBZ.

A restrição do crescimento em altura verificada em plantas de café tratadas com PBZ (Figura 1B) não resultou em aumento no IR. A redução nesse parâmetro em função do aumento das doses do regulador (Figura 4B) ocorreu devido à inibição mais acentuada no alongamento dos ramos, quando comparada à redução em altura.

Portanto, contrariamente ao verificado para o efeito do sombreamento, o menor IR verificado nas plantas tratadas com PBZ indicou cafeeiros com copa mais compacta, no que se refere ao crescimento dessa em diâmetro.

Foi verificado efeito quadrático dos níveis de sombreamento sobre a massa seca da parte aérea (MSPA), massa seca das raízes (MSR) e massa seca total (MST). Para MSPA e MST, observou-se incremento nos valores até os níveis de 53,2 (22,66 g) e 50,7% de RL (31,42 g), os quais foram 59,24 e 57,29% superiores à testemunha, respectivamente. Apesar das tendências de decréscimo verificadas para esses parâmetros, nos cafeeiros conduzidos acima desses níveis de sombreamento (53,2 e 50,7%), os valores permaneceram superiores às plantas mantidas a pleno sol (Figuras 5A e 5E).

Para a variável MSR, a curva caracteriza-se pelo incremento dos valores até nível de 45,8% de RL (8,81 g), a partir do qual se observa redução do acúmulo de massa até o maior nível de sombreamento (80%). Todavia, para todos os níveis de RL avaliados, foi verificado maior

crescimento do sistema radicular, quando comparados à testemunha (pleno sol) (Figura 5C).

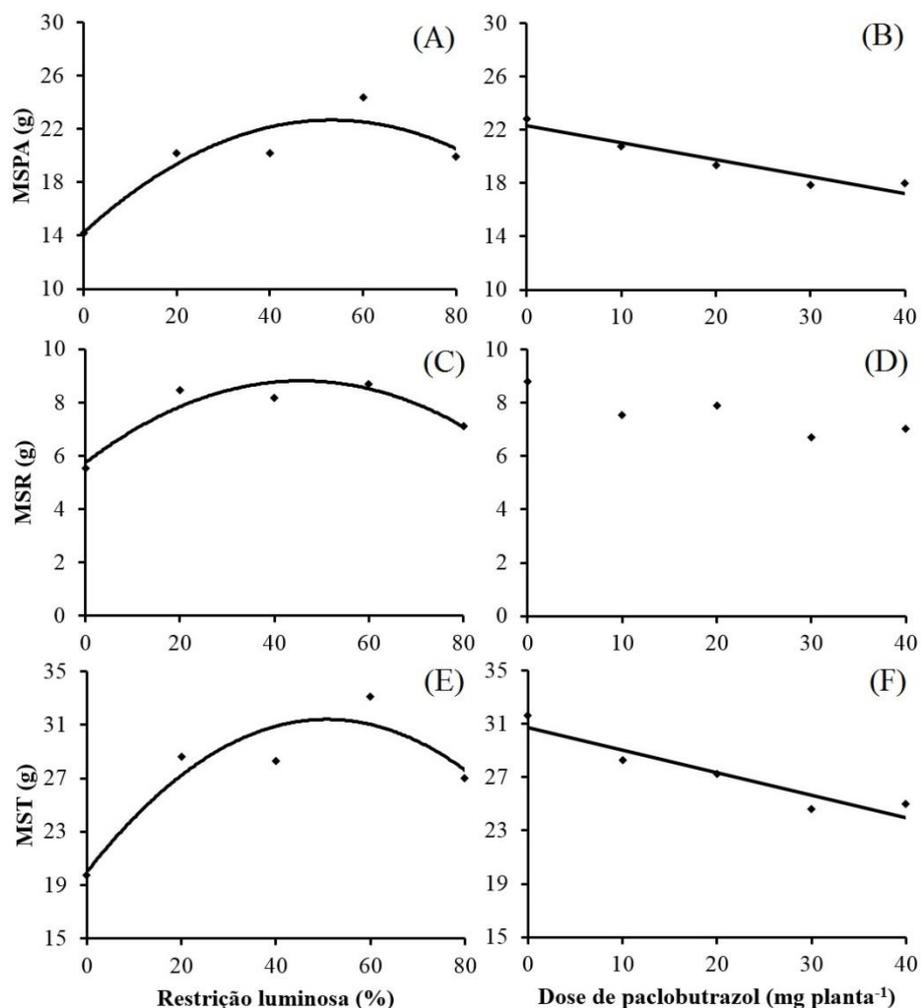


Figura 5 - Massa seca de cafeeiros (*Coffea arabica* L. 'Catuai Vermelho IAC 144') em resposta a diferentes níveis de restrição luminosa e doses de paclobutrazol, aos 100 dias após a aplicação do regulador. (A, B) massa seca da parte aérea (MSPA): (A) $\hat{Y}^{**} = 14,2294 + 0,316972X - 0,00297955X^2$ ($R^2 = 0,8412$); (B) $\hat{Y}^{**} = 22,2815 - 0,12621X$ ($R^2 = 0,9160$); (C, D) massa seca das raízes (MSR): (C) $\hat{Y}^{**} = 5,74371 + 0,134079X - 0,00146536X^2$ ($R^2 = 0,8779$); (E, F) massa seca total (MST): (E) $\hat{Y}^{**} = 19,9736 + 0,451036X - 0,00444482X^2$ ($R^2 = 0,8582$); (F) $\hat{Y}^{**} = 30,7504 - 0,170145X$ ($R^2 = 0,8892$). **: significativo pela análise de regressão a 1% de probabilidade.

Conforme descrito anteriormente, o sombreamento em plantas induz ao acúmulo e ativação de PIFs; dessa forma, eleva-se a expressão de mediadores de crescimento. Assim, desde que a restrição luminosa não seja demasiadamente elevada para reduzir as taxas fotossintéticas, o sombreamento pode condicionar o incremento do acúmulo de biomassa na planta, sobretudo na parte aérea.

César e outros (2013), avaliando o efeito do sombreamento artificial em diferentes variedades de café arábica, verificaram maior acúmulo de massa da parte aérea das mudas em ambientes com níveis intermediários de restrição de luz, quando comparados à condição de pleno sol.

De modo geral, quando submetidas ao sombreamento, as plantas investem mais fotoassimilados no crescimento da parte aérea, em detrimento do sistema radicular, para otimizar a captação luminosa (VAN HEES e CLERKX, 2003).

Para o presente estudo, todavia, o crescimento radicular também foi favorecido pela restrição luminosa. Esse fato foi associado às modulações dos cafeeiros em ambientes sombreados, que foram suficientes para sustentar o crescimento global desses, o que tornou desnecessária a alteração nas relações fonte-dreno.

O aumento no acúmulo de MST proporcionado pela restrição luminosa foi relacionado às maiores MSPA e MSR, resultantes do incremento da fotossíntese líquida e das adaptações morfofisiológicas otimizadas nessa condição ambiental. A elevação da massa seca de mudas de cafeeiros mantidas a 50% de sombreamento foi anteriormente relatada por Dardengo e outros (2009) e Tatagiba e outros (2010b).

A MSPA e MST foram reduzidas linearmente com o incremento das doses de PBZ e atingiram restrições de 22,66 e 22,13%, respectivamente (Figuras 5B e 5F). Entretanto, a MSR dos cafeeiros não foi alterada pelas doses de PBZ (Figura 5D).

A restrição no acúmulo de massa na parte aérea dos cafeeiros pelas doses de PBZ ocorreu devido à inibição da síntese de giberelinas e,

consequentemente, à redução da divisão e alongamento celulares.

D'Arêde e outros (2017) avaliaram o efeito da aplicação foliar de PBZ em plantas jovens de café arábica e verificaram redução linear da massa seca da parte aérea das plantas, em função do aumento das concentrações do regulador de crescimento. Resultados similares para esse parâmetro foram observados por Ribeiro e outros (2017), que estudaram o efeito da aplicação via solo de diferentes concentrações de PBZ e regimes hídricos, em cafeeiros jovens. Ribeiros e outros (2017), porém, observaram valores inferiores à testemunha a partir da concentração de 109,04 mg L⁻¹.

O PBZ pode alterar a partição de biomassa entre os órgãos das plantas, intensificando o fluxo de fotoassimilados para o sistema radicular em detrimento da parte aérea (RADEMACHER, 2015), e, assim, conferir maior vigor e tolerância a condições ambientais adversas. Em estudo realizado por d'Arêde e outros (2017), a aplicação de PBZ via foliar em concentrações inferiores a 830 mg L⁻¹ promoveu maior massa seca do sistema radicular de cafeeiros, com incremento de até 64% em relação à testemunha.

Entretanto, no presente estudo, o crescimento da raiz não foi alterado pelo inibidor de crescimento. A expressão do regulador no crescimento desse órgão pode ter sido restringida pelo contato direto do regulador com o sistema radicular, devido à aplicação ter sido via solo, conforme relatado anteriormente por Ribeiro e outros (2017).

Foram delineados os modelos quadrático e linear para a relação entre área foliar total (AFT) e área foliar individual (AFI) em função dos níveis de RL, respectivamente. Ambas as variáveis apresentaram tendência de incremento dos valores em função do aumento do nível de sombreamento, atingindo 83,19% para a AFT e 83,06% para AFI (Figuras 6A e 6C). Diversos trabalhos corroboram com o presente estudo no que se refere à área foliar total das plantas de café sombreadas (CÉSAR e outros, 2010; CÉSAR e outros, 2013; RICCI e outros, 2006).

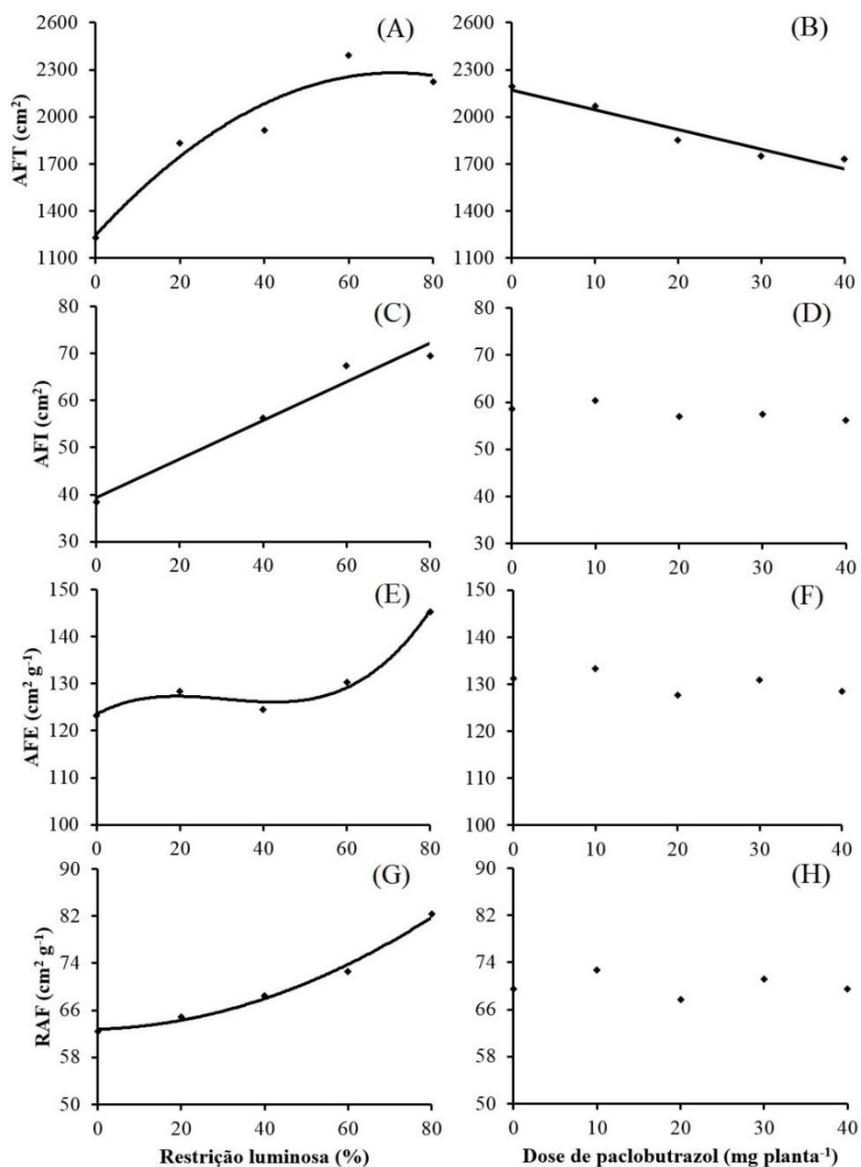


Figura 6 - Características morfológicas foliares de cafeeiros (*Coffea arabica* L. 'Catuaí Vermelho IAC 144') em resposta a diferentes níveis de restrição luminosa e doses de paclobutrazol, aos 100 dias após a aplicação do regulador. (A, B) área foliar total (AFT): (A) $\hat{Y}^* = 1244,72 + 29,1914X - 0,20573X^2$ ($R^2 = 0,9302$); (B) $\hat{Y}^{**} = 2168,18 - 12,4779X$ ($R^2 = 0,9287$); (C, D) área foliar individual (AFI): (C) $\hat{Y}^{**} = 39,4443 + 0,40951X$ ($R^2 = 0,9671$); (E, F) área foliar específica (AFE): (E) $\hat{Y}^* = 123,51 + 0,468404X - 0,0177329X^2 + 0,000191438X^3$ ($R^2 = 0,9827$); (G, H) razão de área foliar (RAF): (G) $\hat{Y}^* = 62,757 + 0,0226011X + 0,00269152X^2$ ($R^2 = 0,9904$). * e **: significativo pela análise de regressão a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

De modo geral, uma maior área foliar ocorre em plantas adaptadas a condições de sombreamento, como estratégia estrutural para incrementar a superfície de interceptação de luz em ambientes com baixa radiação luminosa (RICCI e outros, 2011; VALLADARES e NIINEMETS, 2008).

A efetividade do sombreamento em condicionar maior extensibilidade da parede (KEUSKAMP e outros, 2011) e o alongamento celular (HISAMATSU e outros, 2005, 2008), devido à regulação positiva de mediadores de crescimento, pode induzir a uma maior expansão foliar e, assim, resultar em incremento da AFI.

Para definir a relação entre a área foliar específica (AFE) dos cafeeiros e os níveis de RL, foi delineado um modelo polinomial de terceira ordem. Os valores desse parâmetro mantiveram-se próximos à testemunha (pleno sol) até o nível de, aproximadamente, 50% de sombreamento. A partir desse nível, observou-se um aumento expressivo da AFE até o tratamento com 80% de RL ($145,51 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$), o qual foi 17,81% superior ao tratamento a pleno sol ($123,51 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$) (Figura 6E). O aumento desse parâmetro em maiores níveis de sombreamento foi associado à elevação da área foliar total dos cafeeiros.

A AFE é calculada pela relação entre a área e a massa seca das folhas. Maiores valores de AFE indicam uma maior área de captação luminosa por unidade de carbono investida na formação da folha e, geralmente, representam menor espessura foliar devido ao menor número de células mesofílicas (BALLARÉ e PIERIK, 2017). Sendo assim, o aumento da AFE pode ser considerado como uma estratégia de tolerância das plantas ao sombreamento (GOMMERS e outros, 2013; McINTYRE e STRAUSS, 2014).

O incremento na AFE de plantas de café arábica sombreadas, em comparação às mantidas sem restrição luminosa, é uma alteração morfológica anteriormente verificada em vários estudos (BOTE e outros, 2018; CAVATTE e outros, 2012; MORAES e outros, 2010; POMPELLI e outros, 2010b).

O modelo quadrático foi definido para a relação da razão de área foliar (RAF) dos cafeeiros em função dos níveis de sombreamento. A curva caracteriza-se pelo incremento contínuo dos valores até o maior nível de RL (80%), o qual foi 30,33% superior ao experimento a pleno sol (Figura 6G).

A RAF é obtida por meio da razão entre a área foliar e a massa seca total da planta. Um incremento nesse parâmetro indica um maior investimento na área de interceptação da luz, por unidade de carbono incorporada na biomassa total da planta. Em diversos trabalhos, os maiores valores de RAF ocorrem em cafeeiros sombreados, em comparação às plantas mantidas a pleno sol (CAVATTE e outros, 2012; MORAES e outros, 2010; RODRÍGUEZ-LÓPEZ e outros, 2014).

No presente estudo, apesar do incremento na massa total dos cafeeiros arábica sombreados, o aumento expressivo da área foliar total foi preponderante, o que resultou em maior RAF. Portanto, plantas de café sombreadas exigem maior área foliar total, para acúmulo de biomassa na mesma proporção que as mantidas a pleno sol.

Houve decréscimo linear da AFT das plantas de café, em função do incremento das doses de PBZ aplicado via solo. A menor AFT foi estimada para as plantas tratadas com 40 mg do inibidor de giberelinas, com valor 23,02% inferior ao das plantas não tratadas (Figura 6B).

A AFT de cafeeiros submetidos ao tratamento com PBZ pode ser alterada tanto por modificações na AFI (RIBEIRO e outros, 2017) quanto por variações no número de folhas (SILVA e outros, 2014). A redução da extensibilidade da parede (NAVARRO e outros, 2007) e do alongamento celular por esse inibidor de crescimento pode resultar em menor expansão foliar e, conseqüentemente, menor área foliar individual das plantas. Entretanto, um maior número de folhas pode resultar em maior AFT.

Neste estudo, nenhum dos parâmetros que se relacionam diretamente com as modificações na AFT (AFI e número de folhas) foi alterado pela aplicação de PBZ. Apesar disso, observou-se uma tendência de redução no número de folhas das plantas tratadas com o regulador (Figura 3F); essa

pode ter sido o principal fator responsável pelo decréscimo na AFT.

Não houve efeito da aplicação de PBZ sobre as variáveis AFI, AFE e RAF (Figuras 6D, 6F e 6H). Provavelmente, as doses de PBZ em estudo não foram adequadas para restringir a AFI, pelo menos no período inicial do crescimento dos cafeeiros. A redução na AFT dos cafeeiros pela aplicação de PBZ via solo foi proporcional à restrição da massa seca foliar e total, e, portanto, a AFE e RAF permaneceram inalteradas.

Para as avaliações referentes aos pigmentos fotossintéticos e intensidade da cor verde na folha, foi verificado efeito dos níveis de restrição luminosa para todos os parâmetros (índice SPAD, teor de clorofilas *a*, *b* e total, teor de carotenoides e razão clorofila *a:b*). A interação entre os fatores sombreamento e dose de paclobutrazol ocorreu somente para o teor de clorofila *a* e de clorofila total (Tabela 2). Devido ao desvio da proporcionalidade de quadrados médios do resíduo, o ambiente com 60% de restrição luminosa não pôde ser agrupado para a análise dos parâmetros teor de clorofila *b* e teor de carotenoides.

Para o desdobramento da interação entre restrição luminosa e doses de paclobutrazol, verificou-se efeito cúbico para a relação entre o teor de clorofila *a* e os níveis de RL, para os cafeeiros tratados com 0 e 30 mg de PBZ. Para as plantas de café submetidas a 10, 20 e 40 mg do regulador, foi estabelecido modelo linear crescente para a relação entre o teor de clorofila *a* e os níveis de sombreamento (Figura 7A).

O teor de clorofila *a* das plantas que não receberam tratamento com PBZ (0 mg) decresceu até o nível de 14,9% de sombreamento, permanecendo inferior ao tratamento a pleno sol até 33,6% de restrição luminosa. A partir desse nível, os valores foram superiores à testemunha, com teor máximo estimado em 2,34 mg g⁻¹ de clorofila *a* (65,7% de RL). Os teores máximos de clorofila *a* estimados para os tratamentos com 10, 20 e 40 mg de PBZ (2,45, 2,43 e 2,34 mg g⁻¹) mantiveram-se próximos ao valor máximo estimado para os cafeeiros sem aplicação do regulador.

Tabela 2 - Resumo da análise de variância e coeficientes de variação (CV) da intensidade da cor verde na folha (SPAD), teor de clorofila *a* (Cl *a*), teor de clorofila total (Cl *a+b*), razão entre clorofilas *a* e *b* (Cl *a:b*), teor de clorofila *b* (Cl *b*) e teor de carotenoides (Car) de plantas de *Coffea arabica* L. ‘Catuaí Vermelho IAC 144’ submetidas a diferentes níveis de restrição luminosa (RL) e doses de paclobutrazol (D), avaliados aos 100 dias após a aplicação do regulador. Vitória da Conquista – BA, 2017.

FV	GL	QUADRADOS MÉDIOS						
		SPAD	Cl <i>a</i>	Cl <i>a+b</i>	Cl <i>a:b</i>	GL	Cl <i>b</i>	Car
RL	4	391,1**	3,2**	5,9**	4,0*	3	0,2915**	0,042*
D	4	97,5 ^{ns}	0,2 ^{ns}	0,5 ^{ns}	0,3 ^{ns}	4	0,0008 ^{ns}	0,003 ^{ns}
RL*D	16	63,7 ^{ns}	0,3*	0,6**	1,0 ^{ns}	12	0,0137 ^{ns}	0,011 ^{ns}
Res	75	66,1	0,1	0,3	0,7	60	0,0085	0,011
CV (%)		12,3	18,5	20,5	17,6		23,5	25,5

^{ns}, * e **: não significativo, significativo pelo teste “F” a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

Por outro lado, em plantas de café tratadas com 30mg de PBZ, o efeito do sombreamento no incremento do teor de clorofila *a* foi potencializado. A curva caracterizou-se por um leve decréscimo dos valores até o nível de 8,1% de sombreamento (10,51% inferior à testemunha), sendo mais expressiva a elevação do teor desse pigmento promovida pela RL, com valor máximo estimado em 3,09 mg g⁻¹ de clorofila *a* (121,75% superior ao tratamento a pleno sol), no nível de 60,4% de sombreamento.

Foi delineado modelo polinomial de terceira ordem para expressar o efeito das doses de PBZ, sobre os teores de clorofila *a* dos cafeeiros mantidos sob 60% de restrição luminosa. Os valores foram superiores à testemunha (sem aplicação de PBZ) em doses superiores a 17,7 mg do regulador por planta, com valor máximo estimado para a dose de 31,0 mg de PBZ (2,82 mg g⁻¹). Não foi possível delinear modelo matemático para expressar a relação entre o teor de clorofila *a* e as doses de PBZ dos cafeeiros conduzidos sob os níveis de 0, 20, 40 e 80% de RL (Figura 7B).

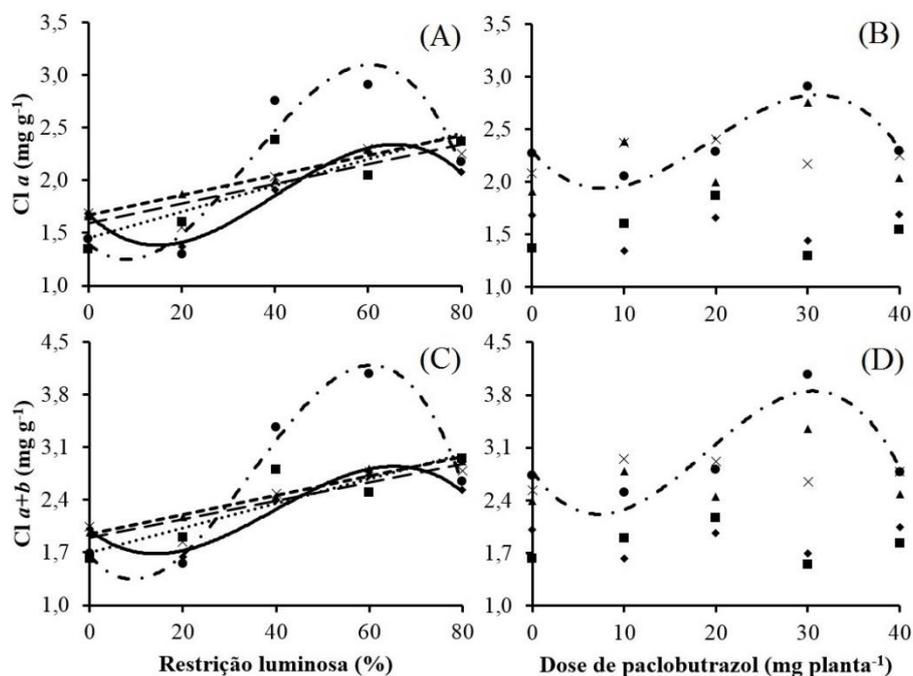


Figura 7 - Teores de clorofila *a* e total em folhas de cafeeiros (*Coffea arabica* L. ‘Catuaí Vermelho IAC 144’) em resposta a diferentes níveis de restrição luminosa e doses de paclobutrazol, aos 100 dias após a aplicação do regulador. (A, B) teor de clorofila *a* (Cl *a*): (A) ♦0 mg – $\hat{Y}^* = 1,67811 - 0,0428795X + 0,00176607X^2 - 0,0000146094X^3$ ($R^2 = 0,9874$); ■10 mg – $\hat{Y}^{**} = 1,451 + 0,0124625X$ ($R^2 = 0,7246$); ▲20 mg – $\hat{Y}^{**} = 1,664 + 0,0095125X$ ($R^2 = 0,9839$); ●30 mg – $\hat{Y}^{**} = 1,39532 - 0,0378676X + 0,00264821X^2 - 0,0000257552X^3$ ($R^2 = 0,9276$); x40 mg – $\hat{Y}^{**} = 1,592 + 0,0093125X$ ($R^2 = 0,7836$). (B) ♦0%; ■20%; ▲40%; ●60% – $\hat{Y}^{**} = 2,29157 - 0,0999643X + 0,00811786X^2 - 0,00014X^3$ ($R^2 = 0,9199$); x80%. (C, D) teor de clorofila total (Cl *a+b*): (C) ♦0 mg – $\hat{Y}^* = 1,99146 - 0,0472693X + 0,00204464X^2 - 0,0000171615X^3$ ($R^2 = 0,9584$); ■10 mg – $\hat{Y}^{**} = 1,706 + 0,016225X$ ($R^2 = 0,8051$); ▲20 mg – $\hat{Y}^{**} = 1,952 + 0,0127625X$ ($R^2 = 0,9797$); ●30 mg – $\hat{Y}^{**} = 1,66129 - 0,0719911X + 0,00446161X^2 - 0,0000426562X^3$ ($R^2 = 0,9875$); x40 mg – $\hat{Y}^{**} = 1,8975 + 0,0122X$ ($R^2 = 0,7984$). (D) ♦0%; ■20%; ▲40%; ●60% – $\hat{Y}^{**} = 2,78125 - 0,171187X + 0,0146375X^2 - 0,000258125X^3$ ($R^2 = 0,8583$); x80%. * e **: significativo pela análise de regressão a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

Quando o teor de clorofila total foi avaliado, tendências semelhantes à clorofila *a* foram verificadas para o desdobramento da interação entre a restrição luminosa e as doses de paclobutrazol (Figura 7C e 7D); fato que indica que a clorofila *a* representa o principal componente do teor total de

clorofila.

Os teores máximos de clorofila total em função dos níveis de RL foram estimados em 2,85, 3,00, 2,97, 4,19 e 2,87 mg g⁻¹ de matéria fresca, para as plantas tratadas com 0, 10, 20, 30 e 40 mg de PBZ, respectivamente. Assim como para o teor de clorofila *a*, os cafeeiros tratados com 30 mg de PBZ via solo apresentaram incremento mais expressivo no teor de clorofila total em função dos níveis de sombreamento, quando se estabeleceu uma comparação com as outras doses (Figura 7C). Para esse tratamento, o teor máximo de clorofila total (4,19 mg g⁻¹), estimado para o nível de 60,4% de RL, foi aproximadamente 2,5 vezes superior ao tratamento a pleno sol.

Para absorver a maior quantidade possível de luz, plantas cultivadas sob menores níveis de radiação tendem a apresentar maior densidade de complexos de captação de luz, quando comparadas a plantas mantidas a pleno sol, pois estas últimas são expostas à radiação excessiva (GRIFFIN e outros, 2004). Além disso, o incremento no teor de clorofila sob condições de baixa luminosidade pode ser associado, em parte, à maior alocação de nitrogênio para os fotossistemas (GONG e outros, 2015).

O teor de clorofila total dos cafeeiros conduzidos sob 60% de RL, em função das doses de PBZ aplicadas, foi superior à testemunha em dosagens acima de 16,5 mg do inibidor, com ponto máximo estimado para 30,6 mg de PBZ. Nenhum modelo matemático dentre os estudados expressou o efeito do tratamento com PBZ sobre o teor de clorofila total das plantas de café mantidas sob 0, 20, 40 e 80% de sombreamento (Figura 7D).

O tratamento com PBZ pode resultar em aumento nos teores de citocinina (BURONDKAR e outros, 2016). Sabe-se que a elevação nos níveis de citocinina pode acelerar a diferenciação dos cloroplastos e a biossíntese de clorofila, além de manter a integridade dessa molécula (FLETCHER e outros, 2000). Em trabalho com *Solenostemon rotundifolius*, Kishorekumar e outros (2006) observaram que o tratamento com PBZ resultou em maior número de cloroplastos por unidade celular nas folhas, quando comparado ao tratamento testemunha.

Existe uma forte correlação positiva entre o índice SPAD e o teor de clorofila em folhas de diferentes espécies vegetais (AMARANTE e outros, 2008; MARENCO e outros, 2009; MIELKE e outros, 2010; REIS e outros, 2009; TORRES NETTO e outros, 2005).

Observou-se incremento do índice SPAD das plantas de café arábica, em função do aumento dos níveis de sombreamento, com valor máximo (68,99) estimado para o nível de 62,7% de RL (Figura 8A). Esse incremento no índice SPAD foi associado ao maior teor de clorofila nas folhas dos cafeeiros sombreados (Figura 7C).

Geralmente, o tratamento com PBZ proporciona maior índice SPAD em plantas. Esse fato é comumente associado à elevação dos teores de clorofila ou à maior quantidade de cloroplastos por unidade de área foliar, em resposta ao aumento da espessura e diminuição da área foliar (KISHOREKUMAR e outros, 2006; TEMIZ e outros, 2009). Todavia, para o presente trabalho, não houve efeito das doses de PBZ aplicadas via solo sobre o índice SPAD dos cafeeiros (Figura 8B).

Deve ser salientado que o índice SPAD tem como base uma unidade de área de reflectância da luz verde, enquanto os teores de clorofila determinados no presente trabalho foram definidos com base na massa do limbo foliar amostrado. Devido à existência de um diferencial de intensidade de impacto do PBZ sobre a morfologia (redução da área e aumento da espessura foliar) e no metabolismo dos cloroplastos (síntese de clorofila, movimentação, distribuição e anatomia desses plastídeos), diferentes associações entre esses efeitos podem interferir na intensidade da cor verde do limbo foliar.

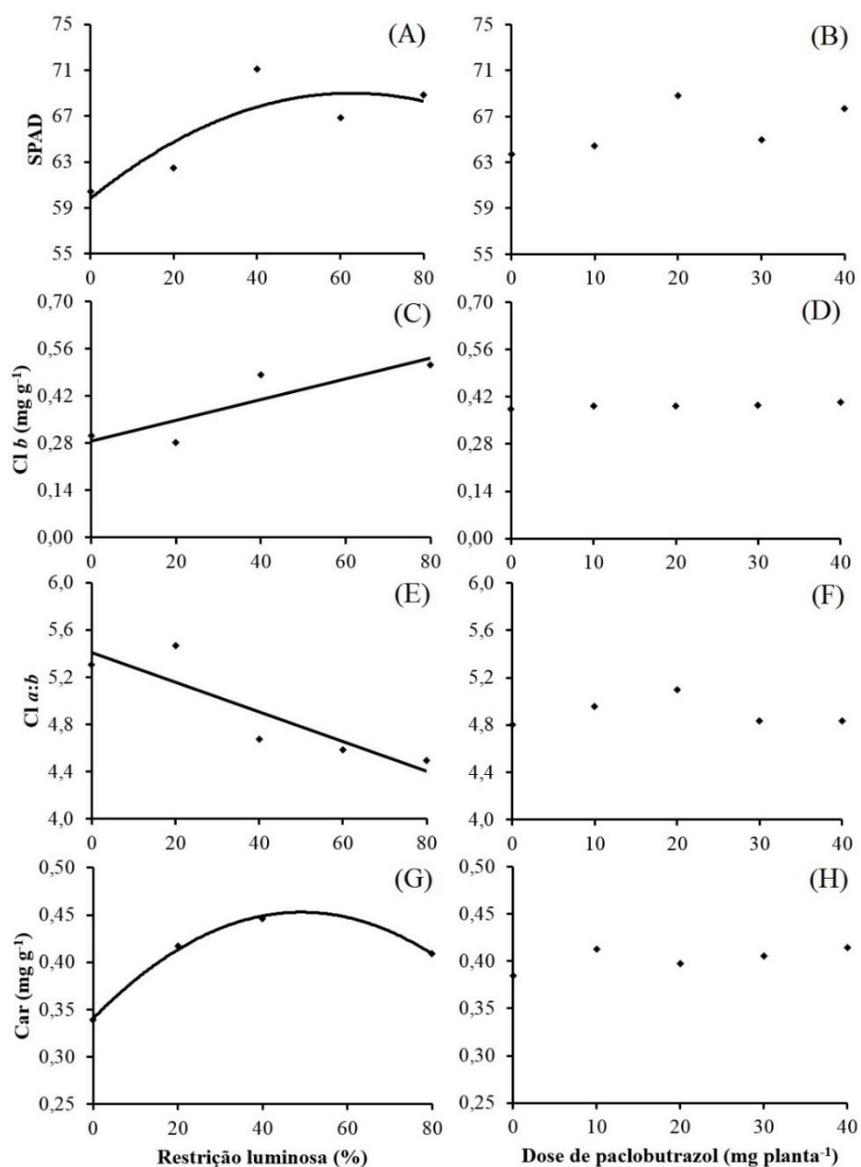


Figura 8 - Índice SPAD, teor de clorofila *b*, razão entre clorofilas *a* e *b*, e teor de carotenoides em folhas de cafeeiros (*Coffea arabica* L. ‘Catuaí Vermelho IAC 144’) em resposta a diferentes níveis de restrição luminosa e doses de paclobutrazol, aos 100 dias após a aplicação do regulador. (A, B) índice SPAD (SPAD): (A) $\hat{Y}^{**} = 59,8123 + 0,292836X - 0,00233598X^2$ ($R^2 = 0,7305$); (C, D) teor de clorofila *b* (Cl *b*): (C) $\hat{Y}^{**} = 0,2856 + 0,00307571X$ ($R^2 = 0,7583$); (E, F) razão entre clorofilas *a* e *b* (Cl *a:b*): (E) $\hat{Y}^{**} = 5,4074 - 0,01257X$ ($R^2 = 0,7853$); (G, H) teor de carotenoides (Car): (G) $\hat{Y}^* = 0,339864 + 0,00457841X - 0,0000464205X^2$ ($R^2 = 0,9959$). * e **: significativo pela análise de regressão a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

Houve tendência de acréscimo linear do teor de clorofila *b* em função do aumento nos níveis de RL (Figura 8C). Griffin e outros (2004) associaram a diminuição do teor de clorofila *b* em plantas de *Illicium floridanum* cultivadas a pleno sol à degradação desse pigmento pelo excesso de irradiação. Além disso, o maior desenvolvimento dos complexos antena LHCI e LHCII em plantas sombreadas (ROCHAIX, 2014) pode estar associado a essa resposta.

Observou-se efeito linear decrescente para a relação entre a razão entre clorofilas *a* e *b* (Cl *a:b*) e os níveis de RL (Figura 8E).

Em geral, o tamanho dos complexos antena (LHCI e LHCII) de plantas aumenta sob baixa irradiação, enquanto, sob alta irradiação, ele é reduzido para evitar o excesso de excitação dos fotossistemas (ROCHAIX, 2014). Sabe-se que os fotossistemas contêm somente clorofila *a*, enquanto os complexos antena apresentam ambas as clorofilas *a* e *b* (TAIZ e outros, 2017). Com isso, o incremento nos complexos LHCI e II em plantas sombreadas pode resultar em menor razão clorofila *a:b*, quando comparadas às folhas de sol.

Em condições de sombreamento, o ambiente sob o dossel das plantas sombreamentes é enriquecido com luz verde, pois esse é o comprimento de onda predominante na luz transmitida e refletida pelas folhas. A clorofila *b* apresenta pico máximo de absorção mais próximo do comprimento de onda verde, em comparação à clorofila *a*. Com isso, a redução da razão clorofila *a:b* constitui uma importante estratégia para aumentar o aproveitamento da luz verde predominante, que incide sobre as folhas das plantas sombreadas (WHATLEY e WHATLEY, 1982).

Foi delineado modelo quadrático para a relação entre o teor de carotenoides dos cafeeiros e os níveis de sombreamento. A condução das plantas de café em ambientes sombreados resultou em maiores teores de carotenoides, com valor máximo estimado para o nível de 49,3% de RL (Figura 8G). Geralmente, a radiação solar muito intensa induz à elevação dos teores de carotenoides, devido ao fato de esse pigmento estar envolvido na

proteção aos danos causados pelo excesso de luz (TAIZ e ZEIGER, 2013), fato não verificado no presente estudo.

Entretanto, o efeito verificado no presente estudo corrobora Cavatte e outros (2012), que observaram um maior teor de carotenoides em folhas de café arábica conduzidos sob 85% de restrição luminosa, em comparação às cultivadas a pleno sol.

O maior conteúdo de carotenoides nos cafeeiros sombreados, verificado neste trabalho, pode ter ocorrido devido à maior quantidade de complexos de absorção de luz por unidade de área foliar nessas plantas (GRIFFIN e outros, 2004), que têm os carotenoides como componentes do complexo antena.

O teor de clorofila *b*, razão clorofila *a:b* e teor de carotenoides dos cafeeiros não foram alterados pela aplicação de paclobutrazol (Figura 8D, 8F e 8H). De acordo com Kishorekumar e outros (2007), o tratamento com triazóis pode aumentar os teores de ácido abscísico e citocininas e resultar em acréscimo nos teores de clorofilas e de carotenoides nas folhas. Contudo, para o presente trabalho, as dosagens de PBZ utilizadas não foram efetivas em induzir tais alterações.

Deve ser salientado, novamente, que o efeito anatômico induzido pelo PBZ em elevar a espessura e reduzir a área do limbo foliar pode interferir nos teores de pigmentos, quando se considera a quantificação com base na massa do limbo foliar.

Foi verificado efeito dos diferentes níveis de sombreamento sobre o potencial hídrico foliar avaliado nos períodos antemanhã e ao meio-dia e extravasamento de eletrólitos. Somente o potencial hídrico determinado ao meio-dia foi afetado pelas doses de PBZ. Houve interação entre os fatores RL e doses de paclobutrazol para o teor foliar de prolina (Tabela 3).

Tabela 3 - Resumo da análise de variância e coeficientes de variação (CV) do potencial hídrico foliar no período antemanhã (Ψ_{am}) e ao meio-dia (Ψ_{md}), teor relativo de água na folha no período antemanhã (TRA_{am}) e ao meio-dia (TRA_{md}), extravasamento de eletrólitos (EE) e teor de prolina nas folhas (PROL) de plantas de *Coffea arabica* L. ‘Catuaí Vermelho IAC 144’ submetidas a diferentes níveis de restrição luminosa (RL) e doses de paclobutrazol (D), avaliados aos 100 dias após a aplicação do regulador. Vitória da Conquista – BA, 2017.

FV	GL	QUADRADOS MÉDIOS					
		Ψ_{am}	Ψ_{md}	TRA_{am}	TRA_{md}	EE	PROL
RL	4	0,0156**	0,1263*	137,9 ^{ns}	65,9 ^{ns}	30,5*	125,0**
D	4	0,0027 ^{ns}	0,0951*	103,4 ^{ns}	40,6 ^{ns}	14,5 ^{ns}	7,3 ^{ns}
RL*D	16	0,0029 ^{ns}	0,0303 ^{ns}	59,4 ^{ns}	37,7 ^{ns}	8,5 ^{ns}	7,8*
Res	75	0,0019	0,0231	55,5	45,2	5,1	3,9
CV (%)		49,48	17,30	8,79	8,37	10,20	31,46

^{ns}, * e **: não significativo, significativo pelo teste “F” a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

A relação entre o potencial hídrico foliar (Ψ_w) no período antemanhã (Ψ_{am}) e ao meio-dia (Ψ_{md}) e os níveis de RL foram definidos pelo modelo quadrático. Observaram-se valores de potencial hídrico foliar superiores à testemunha em todos os níveis de sombreamento estudados, em ambos os períodos avaliados. O potencial hídrico máximo foi verificado nos níveis de sombreamento de 55,3% para Ψ_{am} e 58,2% para Ψ_{md} (Figura 9A).

De acordo com Holmgren e outros (2012), níveis intermediários de restrição luminosa podem otimizar as relações hídricas das plantas, de modo a amenizar, por exemplo, os efeitos negativos da seca.

O potencial hídrico foliar é influenciado principalmente pela concentração de solutos na célula e pela pressão positiva exercida pela parede celular. Quando se trata do potencial hídrico antemanhã (período em que o processo de transpiração é minimizado), variações ocasionais em plantas bem hidratadas podem ocorrer, predominantemente, por alterações do potencial osmótico em relação ao potencial pressão, pois, nesse período, as células ainda apresentam alto teor de água.

A elevação do Ψ_w pela restrição luminosa foi associada ao potencial osmótico menos negativo (menor concentração de solutos na célula). A avaliação dos teores de prolina no tecido foliar (um osmólito compatível) pode sustentar parcialmente essa hipótese. Observa-se que as tendências verificadas para o Ψ_w (Figura 9A) em função do sombreamento foram inversas às verificadas para o teor de prolina foliar (Figura 11A), ou seja, menores teores de prolina resultaram em maiores valores de Ψ_w .

O efeito de diferentes gradientes de luminosidade em cafeeiros arábica foi avaliado por César e outros (2010). Estes autores verificaram incremento nos valores de potencial hídrico foliar e teor relativo de água à medida que se aumentaram os níveis de restrição luminosa.

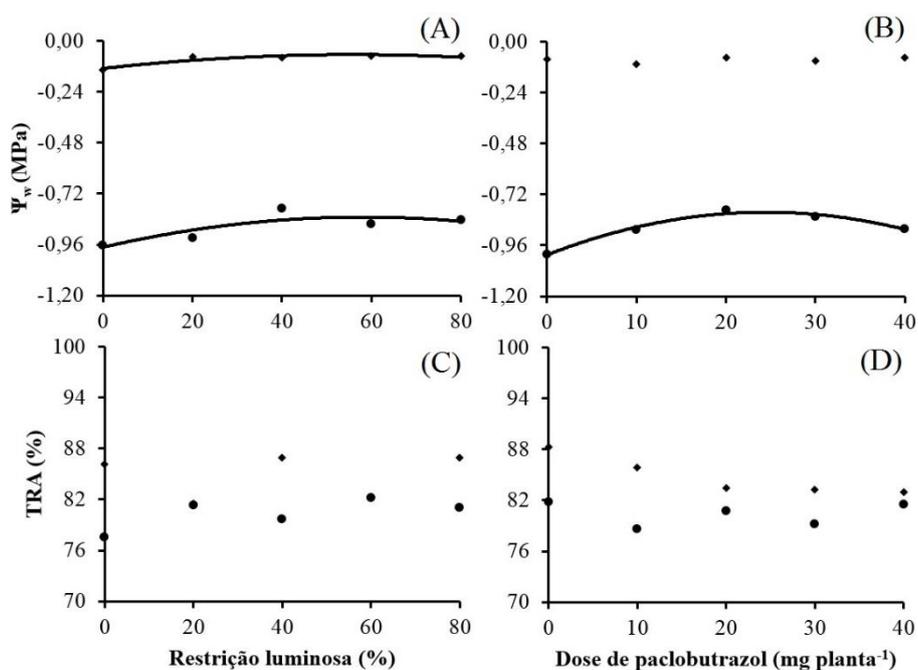


Figura 9 - Relações hídricas de cafeeiros (*Coffea arabica* L. 'Catuaí Vermelho IAC 144') em resposta a diferentes níveis de restrição luminosa e doses de paclobutrazol, aos 100 dias após a aplicação do regulador. (A, B) potencial hídrico foliar (Ψ_w): (A) $\Psi_{am} - \hat{Y}^* = -0,130429 + 0,00234036X - 0,0000211607X^2$ ($R^2 = 0,8555$); $\Psi_{md} - \hat{Y}^* = -0,972571 + 0,00488214X - 0,0000419643X^2$ ($R^2 = 0,6966$); (B) Ψ_{am} ; $\Psi_{md} - \hat{Y}^{**} = -1,00514 + 0,0164286X - 0,000335714X^2$ ($R^2 = 0,9806$); (C, D) teor relativo de água na folha (TRA): Ψ_{am} ; Ψ_{md} . * e **: significativo pela análise de regressão a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

Para o presente trabalho, o teor relativo de água foliar (TRA), avaliado no período antemanhã (TRA_{am}) e ao meio-dia (TRA_{md}), não foi alterado pelos níveis de RL (Figura 10C). Todavia, em média, o TRA_{md} apresentou uma leve tendência de aumento nos cafeeiros sombreados, o que indica uma possível melhoria do *status* hídrico dessas plantas.

Vale ressaltar que determinadas alterações morfológicas promovidas pelo sombreamento, como a maior alocação de biomassa para a parte aérea e incremento da área foliar dos cafeeiros (as quais foram verificadas neste trabalho), podem ser desfavoráveis à manutenção de um *status* hídrico ideal às plantas, principalmente em situações de estresse.

O Ψ_{am} das plantas de café não sofreu influência das doses de PBZ avaliadas. Por outro lado, o tratamento com o regulador influenciou o Ψ_{md} , observando-se efeito quadrático para a relação entre essa característica e as doses de PBZ. A aplicação do produto via solo resultou em elevação do potencial hídrico foliar, com ponto máximo estimado para a dose de 24,5 mg por planta (Figura 9B).

O aumento do Ψ_w das plantas pela aplicação de PBZ pode ocorrer devido ao aumento da condutância hidráulica radicular ou redução da transpiração (UPRETI e outros, 2013). Além disso, a aplicação de PBZ pode contribuir para a manutenção da turgidez celular por meio de alterações nas características da parede (NAVARRO e outros, 2007).

No presente estudo, a elevação do Ψ_w pela aplicação de PBZ foi associada a uma possível redução da elasticidade da parede celular, a qual pode resultar em maior potencial pressão e, conseqüentemente, Ψ_w menos negativo.

O tratamento das plantas de café com o regulador não alterou o TRA em nenhum dos períodos avaliados (antemanhã e ao meio-dia) (Figura 9D). Neste trabalho, foi mantida a capacidade de campo para todos os tratamentos, justificando a ausência de efeito do sombreamento e das doses de PBZ sobre o TRA.

O modelo cúbico foi definido para a relação entre o extravasamento

de eletrólitos (EE) das folhas de café e os níveis de restrição luminosa. Os valores foram superiores ao tratamento a pleno sol em níveis de sombreamento inferiores a 44% e acima de 76,4%. No entanto, o incremento verificado nos níveis mais acentuados de RL não foi tão expressivo quanto o observado em níveis abaixo de 44% de sombreamento. Os valores de EE máximo e mínimo foram verificados sob 18 e 62,3% de sombreamento, respectivamente (Figura 10A).

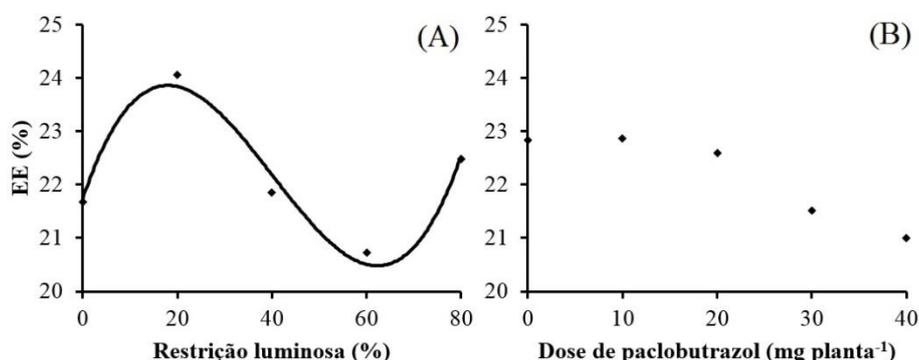


Figura 10 - Extravasamento de eletrólitos de cafeeiros (*Coffea arabica* L. ‘Catuaí Vermelho IAC 144’) em resposta a diferentes níveis de restrição luminosa e doses de paclobutrazol, aos 100 dias após a aplicação do regulador. (A) $\hat{Y}^{**} = 21,734 + 0,261363X - 0,00936188X^2 + 0,00007775X^3$ ($R^2 = 0,9634$). **: significativo pela análise de regressão a 1% de probabilidade.

Espécies reativas de oxigênio (EROs) são moléculas sintetizadas e catabolizadas, normalmente, durante o metabolismo celular. Todavia, sob determinadas condições de estresse (que incluem extremos de temperatura, déficit hídrico e alta intensidade luminosa), o balanço entre a produção e eliminação das EROs é prejudicado. Esse desequilíbrio leva à danificação de diversos componentes celulares, incluindo a membrana plasmática (KARUPPANAPANDIAN e outros, 2011).

Segundo Natalini e outros (2017), a mensuração do extravasamento de eletrólitos pode ser utilizada para estimar danos à membrana celular provocados por EROs ou outros fatores, devido ao aumento da

permeabilidade da membrana.

A redução do extravasamento de eletrólitos resultante da atenuação da radiação solar (conforme verificado em níveis de sombreamento acima de 44%) era esperada, devido à menor possibilidade de a radiação solar exceder a capacidade da maquinaria fotossintética e, conseqüentemente, ocasionar produção excessiva de EROs.

O menor extravasamento de eletrólitos em cafeeiros cultivados a pleno sol quando comparados a níveis mais brandos de restrição luminosa (inferiores a 44% de sombreamento) pode expressar a maior capacidade antioxidante dessa espécie sob condições de alta radiação solar.

Tal resposta foi associada parcialmente aos maiores níveis de prolina verificados em cafeeiros conduzidos a pleno sol (Figura 11A). Esse composto pode atuar como um elemento de dissipação de EROs e condicionador do estado redox da célula (VERBRUGGEN e HERMANS, 2008) e, dessa forma, elevar a integridade da membrana celular.

O EE não foi alterado pela aplicação do regulador de crescimento (Figura 10B). Apesar de não haver diferença estatística, pode-se observar uma tendência de redução gradativa nessa variável para os cafeeiros em que se aplicou PBZ, em comparação ao tratamento testemunha.

Diversos trabalhos têm demonstrado a capacidade do PBZ em incrementar o potencial antioxidante, enzimático e não enzimático, em diferentes espécies vegetais (GOPI e outros, 2007; JUNGKLANG e outros, 2017; SANKAR e outros, 2007; SRIVASTAV e outros, 2010), o que resulta no aumento da integridade da membrana e, conseqüentemente, menor extravasamento de eletrólitos.

Para o desdobramento da interação entre os fatores em estudo, verificou-se influência dos níveis de sombreamento sobre o teor de prolina nas folhas dos cafeeiros tratados com todas as doses de PBZ. Para os cafeeiros conduzidos sem aplicação de PBZ e tratados com 10 e 20 mg do regulador, foi delineado modelo cúbico para a variação do teor de prolina ao longo dos níveis de RL, enquanto, para as doses de 30 e 40 mg de PBZ, foi

ajustado o modelo quadrático (Figura 11A).

Todos os modelos foram caracterizados por um decréscimo inicial dos valores, seguido de acréscimo para níveis mais acentuados de sombreamento. Todavia, independente da dose de PBZ aplicada, a restrição luminosa resultou em decréscimo do teor de prolina foliar quando comparada às plantas mantidas a pleno sol. A tendência de acréscimo no teor de prolina nos níveis mais acentuados de RL em relação ao ponto mínimo foi atenuada pela aplicação de PBZ.

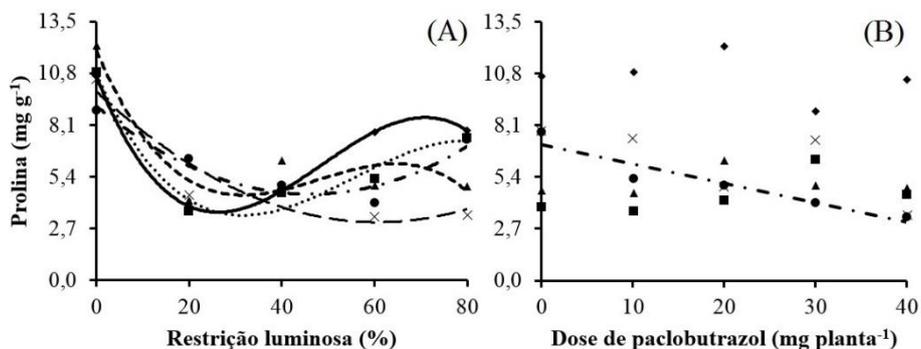


Figura 11 - Teor de prolina em folhas de cafeeiros (*Coffea arabica* L. ‘Catuaí Vermelho IAC 144’) em resposta a diferentes níveis de restrição luminosa e doses de paclobutrazol, aos 100 dias após a aplicação do regulador. (A) ♦0 mg – $\hat{Y}^{**} = 10,6329 - 0,616205X + 0,0160862X^2 - 0,000110312X^3$ ($R^2 = 1,0000$); ■10 mg – $\hat{Y}^* = 10,7237 - 0,535132X + 0,0118393X^2 - 0,0000711198X^3$ ($R^2 = 0,9567$); ▲20 mg – $\hat{Y}^{**} = 11,9766 - 0,569482X + 0,0134076X^2 - 0,0000929687X^3$ ($R^2 = 0,8904$); ●30 mg – $\hat{Y}^{**} = 9,0825 - 0,19935X + 0,0021625X^2$ ($R^2 = 0,9150$); x40 mg – $\hat{Y}^{**} = 9,84207 - 0,224857X + 0,00185446X^3$ ($R^2 = 0,8800$). (B) ♦0%; ■20%; ▲40%; ●60% – $\hat{Y}^{**} = 7,0815 - 0,100775X$ ($R^2 = 0,9026$); x80%. * e **: significativo pela análise de regressão a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

De acordo com Szabados e Savouré (2010), a biossíntese de prolina pode ser elevada pela luz, enquanto seu catabolismo é ativado no escuro. Além disso, diversos estresses abióticos, incluindo os causados por altas temperaturas e radiação UV, podem resultar em acúmulo desse aminoácido (VERBRUGGEN e HERMANS, 2008). Os maiores teores de prolina foliar em cafeeiros conduzidos a pleno sol, em relação às plantas sombreadas,

verificados no presente estudo foram associados a esse fato.

A redução linear no teor de prolina de cafeeiros, em função da diminuição da luminosidade, foi verificada por César e outros (2010). Cavatte e outros (2012) observaram maior teor desse aminoácido em plantas de café conduzidas a pleno sol, em relação às mantidas sob 85% de sombreamento.

Em função do aumento das doses de paclobutrazol, o teor de prolina dos cafeeiros conduzidos no experimento com 60% de sombreamento foi reduzido linearmente. O teor desse aminoácido nas folhas dos cafeeiros conduzidos nos demais experimentos (0, 20, 40 e 80%) não foi alterado pelas doses de PBZ aplicadas (Figura 11B).

Geralmente, o tratamento com PBZ resulta em acréscimo no teor de prolina foliar (BANINASAB e GHOBADI, 2011; JUNGKLANG e SAENGNIL, 2012). De acordo com GOPI e outros (2007), esse incremento ocorre devido à elevação dos níveis de ácido abscísico promovida pelo regulador.

Embora seja observada uma relação entre a aplicação de PBZ e a elevação dos teores de prolina, para algumas espécies de plantas, o condicionamento a situações de estresse é um fator determinante para a biossíntese desse aminoácido. Srivastav e outros (2010) verificaram que a aplicação de PBZ elevou o teor de prolina foliar em plantas de manga somente quando estas foram submetidas ao estresse salino, sem alterar o conteúdo desse aminoácido em ambiente sem estresse.

A restrição luminosa influenciou todas as características relacionadas às trocas gasosas foliares, com exceção da concentração interna de CO₂ na câmara subestomática. Entretanto, nenhuma característica foi afetada pelas doses de PBZ ou pela interação entre RL e PBZ (Tabela 4).

Tabela 4 - Resumo da análise de variância e coeficientes de variação (CV) da condutância estomática (g_s), taxa de assimilação líquida de CO_2 (A), taxa de transpiração (E), concentração interna de CO_2 (C_i) e eficiência de carboxilação (A/C_i) de plantas de *Coffea arabica* L. ‘Catuaí Vermelho IAC 144’ submetidas a diferentes níveis de restrição luminosa (RL) e doses de paclobutrazol (D), avaliados aos 99 dias após a aplicação do regulador. Vitória da Conquista – BA, 2017.

FV	GL	QUADRADOS MÉDIOS				
		g_s	A	E	C_i	A/C_i
RL	4	0,1488**	37,93**	2,38**	622,66 ^{ns}	0,000428**
D	4	0,0431 ^{ns}	5,07 ^{ns}	0,11 ^{ns}	254,59 ^{ns}	0,000061 ^{ns}
RL*D	16	0,0229 ^{ns}	3,89 ^{ns}	0,30 ^{ns}	399,76 ^{ns}	0,000049 ^{ns}
BL	3	0,5144**	11,86*	0,99*	3100,54**	0,000076 ^{ns}
Res	72	0,0357	3,25	0,32	266,98	0,000036
CV (%)		60,76	27,84	24,49	5,31	28,34

^{ns}, * e **: não significativo, significativo pelo teste “F” a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

Muitas vezes, as limitações das trocas gasosas foliares em cafeeiros são estritamente associadas à sensibilidade dos estômatos ao aumento do déficit de pressão de vapor entre a folha e a atmosfera (CHAVES e outros, 2008; RONQUIM e outros, 2006). A atenuação da temperatura do ar é uma importante alteração ambiental promovida pelo cultivo sombreado de cafeeiros (DaMATTA, 2004a) e pode reduzir as limitações supracitadas (FRANCK e VAAST, 2009).

Foi delineado modelo quadrático para expressar a resposta da condutância estomática (g_s) dos cafeeiros, em função dos níveis de restrição luminosa. Observa-se inicialmente um leve decréscimo dos valores até o nível de 15,3% de sombreamento (3,5% inferior à testemunha). Entretanto, foi mais expressivo o incremento verificado a partir do nível de 30,5% de RL, com g_s máxima em 80% de sombreamento, 58,93% superior ao tratamento a pleno sol (Figura 12A).

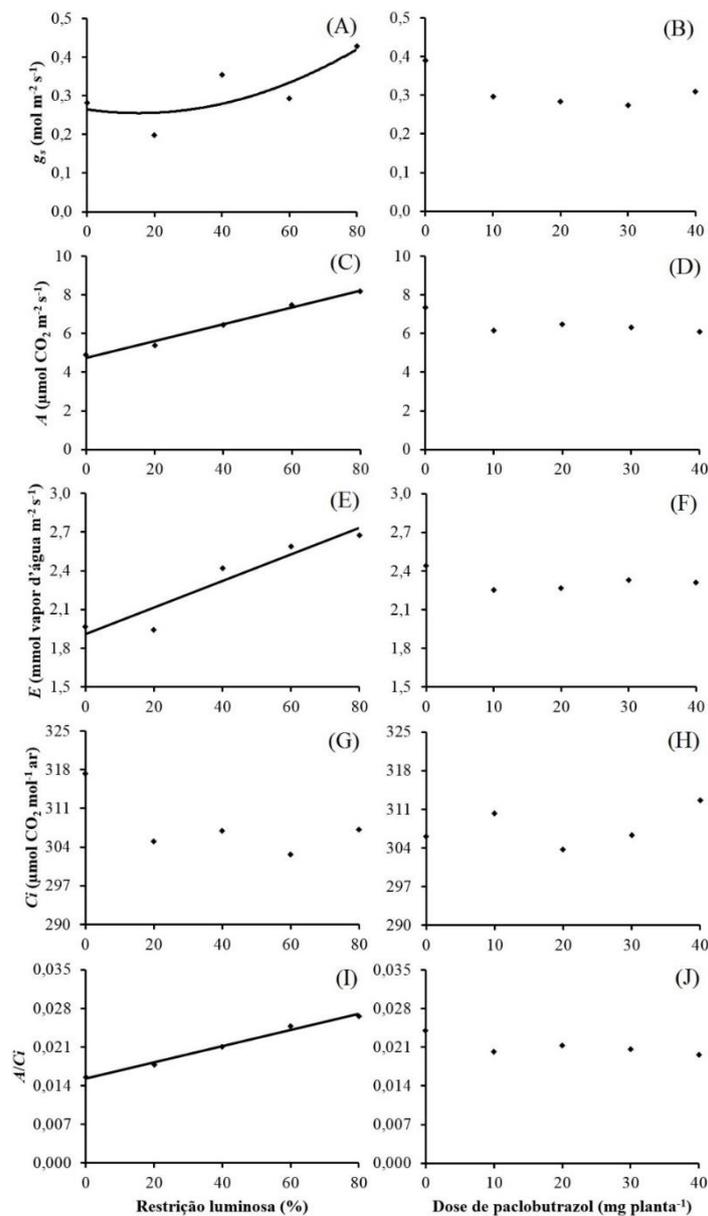


Figura 12 - Trocas gasosas foliares de cafeeiros (*Coffea arabica* L. ‘Catuaí Vermelho IAC 144’) em resposta a diferentes níveis de restrição luminosa e doses de paclobutrazol, aos 99 dias após a aplicação do regulador. (A, B) condutância estomática (g_s): (A) $\hat{Y}^* = 0,2644 - 0,0012025X + 0,000039375X^2$ ($R^2 = 0,6289$); (C, D) taxa de assimilação líquida de CO_2 (A): (C) $\hat{Y}^{**} = 4,7421 + 0,043295X$ ($R^2 = 0,9884$); (E, F) taxa de transpiração (E): (E) $\hat{Y}^{**} = 1,9066 + 0,0103125X$ ($R^2 = 0,8940$); (G, H) concentração interna de CO_2 (C_i); (I, J) eficiência de carboxilação (A/C_i): (I) $\hat{Y}^{**} = 0,015343 + 0,000145525X$ ($R^2 = 0,9892$). * e **: significativo pela análise de regressão a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

O sombreamento proporciona uma modificação no microclima do ambiente de cultivo, de modo a diminuir a velocidade do vento e a temperatura foliar e aumentar a umidade relativa do ar. Isso resulta em redução no déficit de pressão de vapor e, portanto, diminui as limitações estomáticas dos cafeeiros (FRANCK e VAAST, 2009). Os maiores valores de g_s em cafeeiros conduzidos sob maiores níveis de restrição luminosa neste estudo foram associados a esse fato.

Foi verificada uma relação direta entre os incrementos dos níveis de restrição luminosa e a taxa de assimilação líquida potencial de CO_2 (A) e taxa de transpiração (E) dos cafeeiros. A elevação dos valores de A e E em 73,04 e 43,27%, respectivamente, foi observada para os maiores níveis de sombreamento (Figuras 12C e 12E).

A condutância estomática é o principal fator limitante da taxa fotossintética em plantas cultivadas a pleno sol (FRANCK e VAAST, 2009), fato que pode estar associado ao incremento nos valores de A das plantas de café sombreadas, pois a g_s também foi elevada nessas condições.

Vale ressaltar que a elevação da A sob restrição luminosa foi semelhante ao incremento nos teores de pigmentos fotossintéticos nessas condições. Assim, o maior teor de clorofilas e carotenoides (Figuras 7A, 7C, 8C e 8G) também pode ter contribuído para o incremento nas taxas fotossintéticas.

O aumento da E observado nas plantas de café sombreadas foi relacionado aos maiores valores de g_s (menor resistência estomática foliar), visto que esse processo resulta principalmente da difusão de vapor d'água através da abertura estomática.

Maiores valores de g_s e E foram verificados em plantas de café conduzidas sob restrição luminosa artificial, comparadas aos cafeeiros cultivados a pleno sol (BALIZA e outros, 2012a; FREITAS e outros, 2003). Maiores taxas fotossintéticas em cafeeiros sombreados foram verificadas por Freitas e outros (2003) e por Pompelli e outros (2012), em comparação às plantas conduzidas sem restrição luminosa.

No presente trabalho, apesar de os cafeeiros sombreados apresentarem menor resistência à difusão gasosa, a concentração interna de CO₂ (*C_i*) não foi alterada pelos níveis de restrição luminosa (Figura 12G). Martins e outros (2014) também não observaram diferença entre a *C_i* de cafeeiros sombreados e a pleno sol.

Por outro lado, a eficiência de carboxilação (*A/C_i*) apresentou tendência de acréscimo linear em função do aumento dos níveis de sombreamento (Figura 12I). Esse parâmetro foi elevado em até 75,88% no nível de 80% de sombreamento, em comparação ao tratamento controle (pleno sol). Esse resultado foi relacionado, em parte, à atenuação da temperatura nos ambientes sombreados.

Sabe-se que a enzima ribulose-1,5-bifosfato-carboxilase/oxigenase (rubisco) presente no cloroplasto pode catalisar tanto a fotossíntese quanto a fotorrespiração. As taxas de cada um desses processos dependem da atividade da rubisco, como carboxilase ou oxigenase, e são modificadas pelas condições ambientais (TAIZ e outros, 2017).

Apesar da atividade da enzima como carboxilase aumentar com a temperatura, a afinidade da rubisco pelo CO₂, bem como a solubilidade do CO₂ diminuem. Isso resulta em um incremento na atividade fotorrespiratória em temperaturas mais elevadas e, conseqüentemente, menor eficiência carboxilativa (MATHUR e outros, 2014; PARRY e outros, 2007).

Dessa forma, o aumento na taxa de assimilação de carbono pela restrição luminosa, associado a uma *C_i* constante entre os tratamentos, resultou em maior eficiência de carboxilação nos cafeeiros sombreados.

O tratamento com PBZ pode alterar diversos aspectos das trocas gasosas foliares, em muitas espécies (JALEEL e outros, 2007; LI e outros, 2009; MOHAN e outros, 2015). No presente trabalho, todavia, a aplicação de PBZ via solo não influenciou nenhum dos parâmetros relacionados às trocas gasosas das plantas de café (Figuras 12B, 12D, 12F, 12H e 12J).

De acordo com Jaleel e outros (2007), o incremento nos teores de ácido abscísico resultante da aplicação de triazois pode resultar em

fechamento estomático parcial e redução na taxa de transpiração das plantas tratadas. Por outro lado, a aplicação de PBZ não alterou a condutância estomática em plantas de café (D'ARÊDE e outros, 2017).

O efeito do PBZ em aumentar (MOHAN e outros, 2015) ou reduzir (HARMATH et al., 2014) a taxa de assimilação de CO₂, é modulada pela dosagem e forma de aplicação. Em cafeeiros, d'Arêde e outros (2017) verificaram que a aplicação de menores concentrações de PBZ via foliar proporcionaram maiores taxas fotossintéticas e eficiência de carboxilação, enquanto concentrações mais elevadas restringiram ambos os processos.

A ausência do efeito do PBZ sobre as trocas gasosas foliares das plantas de café, neste trabalho, foi relacionada ao fato de as dosagens estudadas serem demasiadamente baixas para alterar tais parâmetros.

5 CONCLUSÕES

A morfofisiologia de cafeeiros arábica ‘Catuaí Vermelho IAC 144’, submetidos ao sombreamento artificial durante o crescimento vegetativo inicial, é mais vigorosa quando comparada à de plantas conduzidas a pleno sol. A aplicação de paclobutrazol via solo, nas dosagens determinadas neste estudo, é pouco efetiva em promover alterações morfofisiológicas em cafeeiros arábica ‘Catuaí Vermelho IAC 144’ durante o crescimento vegetativo inicial.

As alterações morfológicas induzidas pela restrição de luz, e consideradas como desfavoráveis ao crescimento vegetativo inicial dos cafeeiros arábica ‘Catuaí Vermelho IAC 144’, não são restringidas ou atenuadas pela aplicação das dosagens de paclobutrazol via solo determinadas neste estudo.

A ampla variação dos níveis de restrição de luz, associada à restrita amplitude das doses de paclobutrazol em estudo, torna incipiente a interação entre os fatores para cafeeiros arábica ‘Catuaí Vermelho IAC 144’, em crescimento vegetativo inicial.

REFERÊNCIAS

- ABBADI, A.; SHEKARI, F.; MUSTAFAVI, S. H. Effect of paclobutrazol and salicylic acid on antioxidants enzyme activity in drought stress in wheat. **Idesia**, Arica, v. 33, n. 4, p. 5-13, 2015.
- ALMEIDA, A. Q. de; ROSOLEM, C. A. Cotton root and shoot growth as affected by application of mepiquat chloride to cotton seeds. **Acta Scientiarum Agronomy**, Maringá, v. 34, n. 1, p. 61-65, 2012.
- AMARANTE, C. V. T. do; STEFFENS, C. A.; ZANARDI, O. Z.; ALVES, E. de O. Quantificação de clorofilas em folhas de macieiras 'Royal Gala' e 'Fuji' com métodos ópticos não-destrutivos. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v. 30, n. 3, p. 590-595, 2008.
- ARAÚJO, A. V.; PARTELLI, F. L.; OLIVEIRA, M. G.; PEZZOPANE, J. R. M.; FALQUETO, A. R.; CAVATTE, P. C. Microclima e crescimento vegetativo do café conilon consorciado com bananeiras. **Coffee Science**, Lavras, v. 10, n. 2, p. 214-222, 2015.
- ARF, O.; NASCIMENTO, V. do; RODRIGUES, R. A. F.; ALVAREZ, R. de C. F.; GITTI, D. de C.; SÁ, M. E. de. Uso de etil-trinexapac em cultivares de arroz de terras altas. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, Goiânia, v. 42, n. 2, p. 150-158, 2012.
- ARNON, D. I. Copper enzymes in isolated chloroplast: polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. **Plant Physiology**, Rockville, v. 24, n. 1, p. 1-15, 1949.
- BALLARÉ, C. L.; PIERIK, R. The shade-avoidance syndrome: multiple signals and ecological consequences. **Plant, Cell & Environment**, Hoboken, v. 40, p. 2530-2543, 2017.
- BALIZA, D. P. **Cafeeiros em formação e produção em diferentes níveis de radiação: características morfofisiológicas**. 2011. 97f. Tese (Doutorado em Produção Vegetal) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2011.
- BALIZA, D. P.; CUNHA, R. L.; CASTRO, E. M.; BARBOSA, J. P. R. A. D.; PIRES, M. F.; GOMES, R. A. Trocas gasosas e características estruturais adaptativas de cafeeiros cultivados em diferentes níveis de radiação. **Coffee Science**, Lavras, v. 7, n. 3, p. 250-258, 2012a.
- BALIZA, D. P.; CUNHA, R. L.; GUIMARÃES, R. J.; BARBOSA, J. P. R. A. D.; ÁVILA, F. W.; PASSOS, A. M. A. Physiological characteristics and development of coffee plants under different shading levels. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, Recife, v. 7, n. 1, p. 37-43, 2012b.
- BANINASAB, B.; GHOBADI, C. Influence of paclobutrazol and application methods on high-temperature stress injury in cucumber seedlings. **Journal of Plant Growth Regulation**, Gewerbestrasse, v. 30, n. 2, p. 213-219, 2011.
- BANZATTO, D. A.; KRONKA, S. do N. **Experimentação agrícola**.

Jaboticabal: FUNEP, 2006. 237p.

BARBIERI JUNIOR, É.; ROSSIELLO, R. O. P.; MORENZ, M. J. F.; RIBEIRO, R. C. Comparação de métodos diretos de extração e quantificação dos teores de clorofilas em folhas do capim-Tifton 85. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 40, n. 3, 2010.

BASKIN, T. I. On the alignment of cellulose microfibrils by cortical microtubules: a review and a model. **Protoplasma**, Gewerbestrasse, v. 215, n. 1-4, p. 150-171, 2001.

BATES, L. S.; WALDERN, R. P.; TEARE, I. D. Rapid assay for determination of free proline for water stress studies. **Plant and Soil**, Gewerbestrasse, v. 39, p. 205-207, 1973.

BENETT, K. S. S.; FARIA JUNIOR, M. J. de A.; BENETT, C. G. S.; SELEGUINI, A.; LEMOS, O. L. Utilização de paclobutrazol na produção de mudas de tomateiro. **Comunicata Scientiae**, Bom Jesus, v. 5, n. 2, p. 164-169, 2014.

BOLE, A. D.; AYALEW, B.; OCHO, F. L.; ANTEN, N. P. R.; VOS, J. Analysis of coffee (*Coffea arabica* L.) performance in relation to radiation levels and rates of nitrogen supply I. Vegetative growth, production and distribution of biomass and radiation use efficiency. **European Journal of Agronomy**, Amsterdam, v. 92, p. 115-122, 2018.

BURONDKAR, M. M.; UPRETI, K. K.; AMBAVANE, A. R.; RAJAN, S.; MAHADIK, S. G.; BHAVE, S. G. Hormonal changes during flowering in response to paclobutrazol application in mango cv. Alphonso under Konkan conditions. **Indian Journal of Plant Physiology**, Gewerbestrasse, v. 21, n. 3, p. 306-311, 2016.

CARVALHO, E.; MATSUMOTO, S. N.; VIANA, A. E. S. Crescimento de mudas de cafeeiros cv. Topázio após aplicação via solo de baixas doses de paclobutrazol. In: SIMPÓSIO DE PESQUISA DOS CAFÉS DO BRASIL, 9., 2015, Curitiba. **Anais...** Curitiba: SBICafé, 2015.

CASAL, J. J. Shade avoidance. **The Arabidopsis Book**, Rockville, e0157, 2012.

ČATSKÝ, J. Determination of water deficit in disks cut out from leaf blades. **Biologia Plantarum**, Praga, v. 2, n. 1, p. 76-78, 1960.

CAVATTE, P. C.; OLIVEIRA, Á. A. G.; MORAIS, L. E.; MARTINS, S. C. V.; SANGLARD, L. M. V. P.; DaMATTa, F. M. Could shading reduce the negative impacts of drought on coffee? A morphophysiological analysis. **Physiologia Plantarum**, Hoboken, v. 144, n. 2, p. 111-122, 2012.

CÉSAR, F. R. C. F.; MATSUMOTO, S. N.; VIANA, A. E. S.; BONFIM, J. A. Morphological plasticity of three coffee cultivars under light gradient. **Coffee Science**, Lavras, v. 8, n. 2, p. 121-131, 2013.

- CÉSAR, F. R. C. F.; MATSUMOTO, S. N.; VIANA, A. E. S.; SANTOS, M. A. F.; BONFIM, J. A. Morfofisiologia foliar de cafeeiro sob diferentes níveis de restrição luminosa. **Coffee Science**, Lavras, v. 5, n. 3, p. 262-271, 2010.
- CHATZIVAGIANNIS, M. A.; SÃO JOSÉ, A. R.; BOMFIM, M. P.; OLIVEIRA JÚNIOR, M. X. de; REBOUÇAS, T. N. H. Florescimento e produtividade de mangueira ‘Boubon’, ‘Palmer’ e ‘Rosa’ com uso de paclobutrazol. **Revista Iberoamericana de Tecnología Postcosecha**, Hermosillo, v. 15, n. 1, p. 41-47, 2014.
- CHAVES, A. R. M.; TEN-CATEN, A.; PINHEIRO, H. A.; RIBEIRO, A.; DaMATTA, F. M. Seasonal changes in photoprotective mechanisms of leaves from shaded and unshaded field-grown coffee (*Coffea arabica* L.) trees. **Trees**, Gewerbestrasse, v. 22, n. 3, p. 351-361, 2008.
- CHORY, J. Light signal transduction: an infinite spectrum of possibilities. **The Plant Journal**, Hoboken, v. 61, n. 6, p. 982-991, 2010.
- COELHO, R. A.; MATSUMOTO, S. N.; LEMOS, C. L.; SOUZA, F. A. de. Nível de sombreamento, umidade do solo e morfologia do cafeeiro em sistemas agroflorestais. **Revista Ceres**, Viçosa, v. 57, n. 1, p. 95-102, 2010.
- DaMATTA, F. M. Ecophysiological constraints on the production of shaded and unshaded coffee: a review. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 86, n. 2, p. 99-114, 2004a.
- DaMATTA, F. M. Fisiologia do cafeeiro em sistemas arborizados. In: MATSUMOTO, S.N. (Ed.). **Arborização de Cafezais no Brasil**. Vitória da Conquista: Edições Uesb, 2004b. p. 85-118.
- DARDENGO, M. C. J. D.; AZEVEDO, J. M. G. de; REIS, E. F. dos; SIMÃO, J. B. P.; NERY, D. D.; BARBOZA, R. B.; MONTEIRO, V. de C. Avaliação de substratos e níveis de sombreamento na formação de mudas do cafeeiro arábica em sacolas e tubetes. In: SIMPÓSIO DE PESQUISA DOS CAFÉS DO BRASIL, 6., 2009, Vitória. **Resumos...** Viçosa: SBICafé, 2009.
- DARDENGO, M. C. J. D.; SOUSA, E. F. de; REIS, E. F. dos; GRAVINA, G. de A. Crescimento e qualidade de mudas de café conilon produzidas em diferentes recipientes e níveis de sombreamento. **Coffee Science**, Lavras, v. 8, n. 4, p. 500-509, 2013.
- D’ARÊDE, L. O.; MATSUMOTO, S. N.; SANTOS, J. L.; VIANA, A. E. S.; RAMOS, P. A. S. Morfofisiologia do crescimento vegetativo inicial de cafeeiros arábica submetidos a aplicação via foliar de paclobutrazol. **Coffee Science**, Lavras, v. 12, n. 4, p. 451-462, 2017.
- ESPINDULA, M. C.; ROCHA, V. S.; SOUZA, L. T. de; SOUZA, M. A. de; GROSSI, J. A. S. Efeitos de reguladores de crescimento na elongação do colmo de trigo. **Acta Scientiarum Agronomy**, Maringá, v. 32, n. 1, p. 109-116, 2010.

- FAN, X.; XU, Z.; LIU, X.; TANG, C.; WANG, L.; HAN, X. Effects of light intensity on the growth and leaf development of young tomato plants grown under a combination of red and blue light. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 153, p. 50-55, 2013.
- FERNÁNDES, M. da S.; SEGATO, S. V.; ROCHA, D. R. da. Produtividade, açúcar e brotação de cana-de-açúcar submetida a fungicidas e maturadores. **Nucleus**, Ituverava, v. 10, n. 2, p. 323-338, 2013.
- FERNÁNDEZ, J. A.; BALENZATEGUI, L.; BANON, S.; FRANCO, J. A. Induction of drought tolerance by paclobutrazol and irrigation deficit in *Phillyrea angustifolia* during the nursery period. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 107, n. 3, p. 277-283, 2006.
- FLETCHER, R. A.; GILLEY, A.; SANKHLA, N.; DAVIS, T. D. Triazoles as plant growth regulators and stress protectants. In: JANICK, J. (Ed.). **Horticultural Reviews**: Volume 24. Oxford: John Wiley & Sons, 2000. p. 55-138.
- FRANCK, N.; VAAST, P. Limitation of coffee leaf photosynthesis by stomatal conductance and light availability under different shade levels. **Trees**, Gewerbestrasse, v. 23, n. 4, p. 761-769, 2009.
- FRANKLIN, K. A. Shade avoidance. **New Phytologist**, Hoboken, v. 179, n. 4, p. 930-944, 2008.
- FRASER, D. P.; HAYES, S.; FRANKLIN, K. A. Photoreceptor crosstalk in shade avoidance. **Current Opinion in Plant Biology**, Amsterdam, v. 33, p. 1-7, 2016.
- FREITAS, R. B.; OLIVIERA, L. E. M. de; DELÚ FILHO, N.; SOARES, A. M. Influência de diferentes níveis de sombreamento no comportamento fisiológico de cultivares de café (*Coffea arabica* L.). **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 27, n. 4, p. 804-810, 2003.
- FRIGERI, R. B. C. **Relação entre raiz e parte aérea de plântulas de espécies arbóreas tropicais sob diferentes níveis de radiação solar**. 2007. 152f. Tese (Doutorado em Agronomia) – Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2007.
- FUKUDA, N.; FUJITA, M.; OHTA, Y.; SASE, S.; NISHIMURA, S.; EZURA, H. Directional blue light irradiation triggers epidermal cell elongation of abaxial side resulting in inhibition of leaf epinasty in geranium under red light condition. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 115, n. 2, p. 176-182, 2008.
- GOMMERS, C. M. M.; VISSER, E. J. W.; ONGE, K. R. St; VOESENEK, L. A. C. J.; PIERIK, R. Shade tolerance: when growing tall is not an option. **Trends in Plant Science**, Amsterdam, v. 18, n. 2, p. 65-71, 2013.
- GOMES, I. A. C.; CASTRO, E. M. de; SOARES, A. M.; ALVES, J. D.; ALVARENGA, M. I. N.; ALVES, E.; BARBOSA, J. P. R. A. D.; FRIES, D.

- D. Morphophysiological alterations in leaves of *Coffea arabica* L. cv. 'Oeiras' shaded by *Acacia mangium* Willd. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 38, n. 1, p. 109-115, 2008.
- GONG, W. Z.; JIANG, C. D.; WU, Y. S.; CHEN, H. H.; LIU, W. Y.; YANG, W. Y. Tolerance vs. avoidance: two strategies of soybean (*Glycine max*) seedlings in response to shade in intercropping. **Photosynthetica**, Gewerbestrasse, v. 53, n. 2, p. 259-268, 2015.
- GOPI, R.; JALEEL, C. A.; SAIRAM, R.; LAKSHMANAN, G. M. A.; GOMATHINAYAGAM, M.; PANNEERSELVAM, R. Differential effects of hexaconazole and paclobutrazol on biomass, electrolyte leakage, lipid peroxidation and antioxidant potential of *Daucus carota* L. **Colloids and Surfaces B: Biointerfaces**, Amsterdam, v. 60, n. 2, p. 180-186, 2007.
- GRIFFIN, J. J.; RANNEY, T. G.; PHARR, D. M. Photosynthesis, chlorophyll fluorescence, and carbohydrate content of *Illicium* taxa grown under varied irradiance. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v. 129, n. 1, p. 46-53, 2004.
- HARBERD, N. P.; BELFIELD, E.; YASUMURA, Y. The angiosperm gibberellin-GID1-DELLA growth regulatory mechanism: how an “inhibitor of an inhibitor” enables flexible response to fluctuating environments. **The Plant Cell**, Rockville, v. 21, p. 1328-1339, 2009.
- HARMATH, J.; SCHMIDT, G.; FORRAI, M.; SZABÓ, V. Influence of some growth retardants on growth, transpiration rate and CO₂ fixation of *Caryopteris incana* 'Heavenly Blue'. **Folia Oecologica**, Zvolen, v. 41, n. 1, p. 24-33, 2014.
- HASANUZZAMAN, M.; NAHAR, K.; FUJITA, M. Extreme temperature responses, oxidative stress and antioxidant defense in plants. In: VAHDATI, K.; LESLIE, C. (Ed.). **Abiotic stress: plant responses and applications in agriculture**. Rijeka: InTech, 2013. p. 169-205.
- HAYES, S.; VELANIS, C. N.; JENKINS, G. I.; FRANKLIN, K. A. UV-B detected by the UVR8 photoreceptor antagonizes auxin signaling and plant shade avoidance. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Gewerbestrasse, v. 111, n. 32, p. 11894-11899, 2014.
- HEDDEN, P. Gibberellin biosynthesis in higher plants. In: HEDDEN, P.; THOMAS, S. G. (Eds.). **The gibberellins**. Chichester: John Wiley & Sons, 2016. p. 37-71.
- HEIJDE, M.; ULM, R. UV-B photoreceptor-mediated signalling in plants. **Trends in Plant Science**, Amsterdam, v. 17, n. 4, p. 230-237, 2012.
- HERSCH, M.; LORRAIN, S.; WIT, M. de; TREVISAN, M.; LJUNG, K.; BERGMANN, S.; FANKHAUSER, C. Light intensity modulates the regulatory network of the shade avoidance response in *Arabidopsis*. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Gewerbestrasse, v. 111,

n. 17, p. 6515-6520, 2014.

HISAMATSU, T.; KING, R. W.; HELLIWELL, C. A.; KOSHIOKA, M. The involvement of gibberellin 20-oxidase genes in phytochrome-regulated petiole elongation of arabidopsis. **Plant Physiology**, Rockville, v. 138, n. 2, p. 1106-1116, 2005.

HISAMATSU, T.; SUMITOMO, K.; SHIMIZU, H. End-of-day far-red treatment enhances responsiveness to gibberellins and promotes stem extension in chrysanthemum. **The Journal of Horticultural Science & Biotechnology**, Ashford, v. 83, n. 6, p. 695-700, 2008.

HOLMGREN, M.; GÓMEZ-APARICIO, L.; QUERO, J. L.; VALLADARES, F. Non-linear effects of drought under shade: reconciling physiological and ecological models in plant communities. **Oecologia**, Gewerbestrasse, v. 169, n. 2, p. 293-305, 2012.

HORNITSCHKE, P., KOHNEN, M. V., LORRAIN, S., ROUGEMONT, J., LJUNG, K., LÓPEZ-VIDRIERO, I., FRANCO-ZORRILLA, J. M.; SOLANO, R.; TREVISAN, M.; PRADERVAND, S.; XENARIOS, I.; FANKHAUSER, C. Phytochrome interacting factors 4 and 5 control seedling growth in changing light conditions by directly controlling auxin signaling. **The Plant Journal**, Hoboken, v. 71, n. 5, p. 699-711, 2012.

IGLESIAS, M. J.; SELLARO, R., ZURBRIGGEN, M. D., & CASAL, J. J. Multiple links between shade avoidance and auxin networks. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, erx295, 2017.

JALEEL, C. A.; MANIVANNAN, P.; SANKAR, B.; KISHOREKUMAR, A.; SANKARI, S.; PANNEERSELVAM, R. Paclobutrazol enhances photosynthesis and ajmalicine production in *Catharanthus roseus*. **Process Biochemistry**, Barking, v. 42, n. 11, p. 1566-1570, 2007.

JUNGKLANG, J.; SAENGNIL, K. Effect of paclobutrazol on patumma cv. Chiang Mai Pink under water stress. **Songklanakarin Journal of Science & Technology**, Hāt Yai, v. 34, n. 4, p. 361-366, 2012.

JUNGKLANG, J.; SAENGNIL, K.; UTHAIBUTRA, J. Effects of water-deficit stress and paclobutrazol on growth, relative water content, electrolyte leakage, proline content and some antioxidant changes in *Curcuma alismatifolia* Gagnep. cv. Chiang Mai Pink. **Saudi Journal of Biological Sciences**, Amsterdam, v. 24, n. 7, p. 1505-1512, 2017.

KARUPPANAPANDIAN, T.; MOON, J.; KIM, C.; MANOHARAN, K.; KIM, W. Reactive oxygen species in plants: their generation, signal transduction, and scavenging mechanisms. **Australian Journal of Crop Science**, Lismore, v. 5, n. 6, p. 709-725, 2011.

KELLER, M. M.; JAILLAIS, Y.; PEDMALE, U. V.; MORENO, J. E.; CHORY, J.; BALLARÉ, C. L. Cryptochrome 1 and phytochrome B control shade-avoidance responses in Arabidopsis via partially independent

- hormonal cascades. **The Plant Journal**, Hoboken, v. 67, n. 2, p. 195-207, 2011.
- KEUSKAMP, D. H.; SASIDHARAN, R.; VOS, I.; PEETERS, A. J. M.; VOESENEK, L. A. C. J.; PIERIK, R. Blue-light-mediated shade avoidance requires combined auxin and brassinosteroid action in Arabidopsis seedlings. **The Plant Journal**, Hoboken, v. 67, n. 2, p. 208-217, 2011.
- KHOURI, C. R. **Atividade da redutase do nitrato, teores de nitrogênio e de carboidratos em cafeeiro influenciados pelo sombreamento e estágio fenológico**. 2007. 63f. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2007.
- KISHOR, P. B. K.; SANGAM, S.; AMRUTHA, R. N.; LAXMI, P. S.; NAIDU, K. R.; RAO, K. R. S. S.; RAO, S.; REDDY, K. J.; THERIAPPAN, P.; SREENIVASULU, N. Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. **Current Science**, Bengaluru, v. 88, n. 3, p. 424-438, 2005.
- KISHOREKUMAR, A.; JALEEL, C. A.; MANIVANNAN, P.; SANKAR, B.; SRIDHARAN, R.; PANNEERSELVAM, R. Comparative effects of different triazole compounds on growth, photosynthetic pigments and carbohydrate metabolism of *Solenostemon rotundifolius*. **Colloids and surfaces B: Biointerfaces**, Amsterdam, v. 60, n. 2, p. 207-212, 2007.
- KISHOREKUMAR, A.; JALEEL, C. A.; MANIVANNAN, P.; SANKAR, B.; SRIDHARAN, R.; SOMASUNDARAM, R.; PANNEERSELVAM, R. Differential effects of hexaconazole and paclobutrazol on the foliage characteristics of Chinese potato (*Solenostemon rotundifolius* Poir., JK Morton). **Acta Biologica Szegediensis**, Szeged, v. 50, n. 3-4, p. 127-129, 2006.
- KITAO, M.; YONEDA, R.; TOBITA, H.; MATSUMOTO, Y.; MARUYAMA, Y.; ARIFIN, A.; AZANI, A. M.; MUHAMAD, M. N. Susceptibility to photoinhibition in seedlings of six tropical fruit tree species native to Malaysia following transplantation to a degraded land. **Trees**, Gewerbestrasse, v. 20, n. 5, p. 601-610, 2006.
- KRAMER, E. M. A mathematical model of auxin-mediated radial growth in trees. **Journal of Theoretical Biology**, Amsterdam, v. 208, n. 4, p. 387-397, 2001.
- KUFA, T.; BURKHARDT, J. Physiological growth response in seedlings of arabica coffee genotypes under contrasting nursery microenvironments. **Plant**, New York, v. 3, n. 5, p. 47-56, 2015.
- KUMAR, A.; SHARMA, N. Effect of growth retardants on growth, flowering and physiological characteristics of olive cultivar Leccino under rain-fed conditions of Himachal Pradesh, India. **Indian Journal of Agricultural Research**, Karnal, v. 50, n. 5, p. 487-490, 2016.

- LEMOS, C. L. **Características morfo-fisiológicas e assimilação de nitrogênio em cafeeiros em sistema a pleno sol e associados com abacateiro (*Persea americana*) e ingazeiro (*Inga edulis*) em Barra do Choça, Bahia.** 2008. 94f. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) – Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Vitória da Conquista, 2008.
- LEMOS, C. L.; MATSUMOTO, S. N.; VIANA, A. E. S.; COELHO, R. A.; CÉSAR, F. R. C. F. Metabolismo de nitrogênio em dois sistemas de cultivo de café sob veranico da estação úmida. **Revista Ceres**, Viçosa, v. 57, n. 1, p. 34-41, 2010.
- LEIVAR, P.; QUAIL, P.H. PIFs: pivotal components in a cellular signaling hub. **Trends in Plant Science**, Amsterdam, v. 16, n. 1, p. 19-28, 2011.
- LI, J.; LI, G.; WANG, H.; DENG, X. W. Phytochrome signaling mechanisms. **The Arabidopsis Book**, Rockville, e0148, 2011.
- LI, K.; YU, R.; FAN, L.; WEI, N.; CHEN, H.; DENG, X. W. DELLA-mediated PIF degradation contributes to coordination of light and gibberellin signalling in *Arabidopsis*. **Nature communications**, London, v. 7, 11868, 2016.
- LI, Q.; DENG, M.; CHEN, J.; HENNY, R. J. Effects of light intensity and paclobutrazol on growth and interior performance of *Pachira aquatica* Aubl. **HortScience**, Alexandria, v. 44, n. 5, p. 1291-1295, 2009.
- LILLO, C. Signalling cascades integrating light-enhanced nitrate metabolism. **Biochemical Journal**, London, v. 415, n. 1, p. 11-19, 2008.
- LIMA, A. L. S.; DaMATTA, F. M.; PINHEIRO, H. A.; TOTOLA, M. R.; LOUREIRO, M. E. Photochemical responses and oxidative stress in two clones of *Coffea canephora* under water deficit conditions. **Environmental and Experimental Botany**, Amsterdam, v. 47, n. 3, p. 239-247, 2002.
- LORRAIN, S.; ALLEN, T.; DUEK, P.D.; WHITELAM, G. C.; FANKHAUSER, C. Phytochrome-mediated inhibition of shade avoidance involves degradation of growth-promoting bHLH transcription factors. **The Plant Journal**, Hoboken, v. 53, p. 312-323, 2008.
- LUCAS, M. de; DAVIÈRE, J.; RODRÍGUEZ-FALCÓN, M.; PONTIN, M.; IGLESIAS-PEDRAZ, J. M.; LORRAIN, S.; FANKHAUSER, C.; BLÁZQUEZ, M. A.; TITARENKO, E.; PRAT, S. A molecular framework for light and gibberellin control of cell elongation. **Nature**, London, v. 451, 480-484, 2008.
- MANCUSO, M. A. C.; SORATTO, R. P.; PERDONÁ, M. J. Produção de café sombreado. **Colloquium Agrariae**, Presidente Prudente, v. 9, n. 1, p. 31-44, 2013.
- MARENCO, R. A.; ANTEZANA-VERA, S. A.; NASCIMENTO, H. C. S. Relationship between specific leaf area, leaf thickness, leaf water content and SPAD-502 readings in six Amazonian tree species. **Photosynthetica**,

Gewerbestrasse, v. 47, n. 2, p. 184-190, 2009.

MARTÍNEZ-GARCÍA, J. F.; GALSTYAN, A.; SALLA-MARTRET, M.; CIFUENTES-ESQUIVEL, N.; GALLEMÍ, M.; BOU-TORRENT, J. Regulatory components of shade avoidance syndrome. **Advances in Botanical Research**, New York, v. 53, p. 65-116, 2010.

MARTINS, S. C. V.; GALMÉS, J.; CAVATTE, P. C.; PEREIRA, L. F.; VENTRELLA, M. C.; DaMATTa, F. M. Understanding the low photosynthetic rates of sun and shade coffee leaves: bridging the gap on the relative roles of hydraulic, diffusive and biochemical constraints to photosynthesis. **PLoS One**, Cambridge, v. 9, n. 4, e95571, 2014.

MATHUR, S.; AGRAWAL, D.; JAJOO, A. Photosynthesis: response to high temperature stress. **Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology**, Amsterdam, v. 137, p. 116-126, 2014.

MATOS, F. S.; WOLFGRAMM, R.; GONÇALVES, F. V.; CAVATTE, P. C.; VENTRELLA, M. C.; DaMATTa, F. M. Phenotypic plasticity in response to light in the coffee tree. **Environmental and Experimental Botany**, Elmsford, v. 67, n. 2, p. 421-427, 2009.

MAURIAT, M.; MORITZ, T. Analyses of *GA20ox*- and *GIDI*-over-expressing aspen suggest that gibberellins play two distinct roles in wood formation. **The Plant Journal**, Hoboken, v. 58, n. 6, p. 989-1003, 2009.

MAYOLI, R. N.; GITAU, K. M. The effects of shade trees on physiology of arabica coffee. **African Journal of Horticultural Science**, Ashford, v. 6, p. 35-42, 2012.

McINTYRE, P. J.; STRAUSS, S. Y. Phenotypic and transgenerational plasticity promote local adaptation to sun and shade environments. **Evolutionary ecology**, Gewerbestrasse, v. 28, n. 2, p. 229-246, 2014.

MIELKE, M. S.; SCHAFFER, B.; LI, C. Use of a SPAD meter to estimate chlorophyll content in *Eugenia uniflora* L. leaves as affected by contrasting light environments and soil flooding. **Photosynthetica**, Gewerbestrasse, v. 48, n. 3, p. 332-338, 2010.

MILLENAAR, F. F.; ZANTEN, M. van; COX, M. C. H.; PIERIK, R.; VOESENEK, L. A. C. J.; PEETERS, A. J. M. Differential petiole growth in *Arabidopsis thaliana*: photocontrol and hormonal regulation. **New Phytologist**, Hoboken, v. 184, p. 141-152, 2009.

MOHAMMED, N. T.; AWANG, Y.; AHMAD, I.; NOORI, R. S. Gas exchange, growth and flowering of *Lagerstroemia indica* treated with different concentration and application techniques of paclobutrazol. **Asian Journal of Plant Science**, Bholakpur, v. 16, n. 1, p. 37-44, 2017.

MOHAN, R.; VYAS, D.; BHAT, H. A.; KAUR, T. D.; DHAR, A. Exploring possibilities of induction of water stress tolerance in mulberry in rainfed condition by application of paclobutrazol. **Journal of Global Biosciences**,

Washim, v. 4, n. 9, p. 3301-3310, 2015.

MORADI, S.; BANINASAB, B.; GHOLAMI, M.; GHOBADI, C. Paclobutrazol application enhances antioxidant enzyme activities in pomegranate plants affected by cold stress. **The Journal of Horticultural Science and Biotechnology**, Ashford, v. 92, n. 1, p. 65-71, 2016.

MORAES, G. A. B. K.; CHAVES, A. R. M.; MARTINS, S. C. V.; BARROS, R. S.; DaMATTA, F. M. Why is it better to produce coffee seedlings in full sunlight than in the shade? A morphophysiological approach. **Photosynthetica**, Gewerbestrasse, v. 48, n. 2, p. 199-207, 2010.

MORAES, G. A. B. K. de. **Crescimento, fotossíntese e mecanismos de fotoproteção em mudas de café (*Coffea arabica* L.) formadas a pleno sol e à sombra**. 2008. 38f. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2008.

MORAIS, H.; MARUR, C. J.; CARAMORI, P. H.; RIBEIRO, A. M. de A.; GOMES, J. C. Características fisiológicas e de crescimento de cafeeiro sombreado com guandu e cultivado a pleno sol. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 38, n. 10, p. 1131-1137, 2003.

MOUCO, M. A. C.; ONO, E. O.; RODRIGUES, J. D. Controle do crescimento vegetativo e floração de mangueiras cv. Kent com reguladores de crescimento vegetal. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v. 33, n. 4, p. 1043-1047, 2011.

NASCIMENTO, E. A. do; OLIVEIRA, L. E. M. de; CASTRO, E. M. de; DELÚ FILHO, N.; MESQUITA, A. C.; VIEIRA, C. V. Morphophysiological alternations in leaves of *Coffea arabica* L. plants in consort with *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 36, n. 3, p. 852-857, 2006.

NATALINI, A.; MARTINEZ-DIAZ, V.; FERRANTE, A.; PARDOSSI, A. Ethylene sensitivity regulates the wounding response in wild type and never ripe tomatoes. **The Journal of Horticultural Science and Biotechnology**, Ashford, v. 92, n. 6, p. 591-597, 2017.

NAVARRO, A.; SÁNCHEZ-BLANCO, M. J.; BAÑÓN, S. Influence of paclobutrazol on water consumption and plant performance of *Arbutus unedo* seedlings. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 111, n. 2, p. 133-139, 2007.

OLSON, M. E.; ROSELL, J. A. Vessel diameter–stem diameter scaling across woody angiosperms and the ecological causes of xylem vessel diameter variation. **New Phytologist**, Hoboken, v. 197, n. 4, p. 1204-1213, 2013.

PAIVA, L. C.; GUIMARÃES, R. J.; SOUZA, C. A. S. Influência de diferentes níveis de sombreamento sobre o crescimento de mudas de cafeeiro (*Coffea arabica* L.). **Ciências e Agrotecnologia**, Lavras, v. 27, n.1, p.134-

140, 2003.

PARRY, M. A. J.; MADGWICK, P. J.; CARVALHO, J. F. C.; ANDRALOJC, P. J. Prospects for increasing photosynthesis by overcoming the limitations of Rubisco. **The Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 145, n. 1, p. 31-43, 2007.

PEDMALE, U. V.; HUANG, S. C.; ZANDER, M.; COLE, B. J.; HETZEL, J.; LJUNG, K.; REIS, P. A. B.; SRIDEVI, P.; NITO, K.; NERY, J. R.; ECKER, J. R.; CHORY, J. Cryptochromes interact directly with PIFs to control plant growth in limiting blue light. **Cell**, Amsterdam, v. 164, n. 1, p. 233-245, 2016.

PIERIK, R.; WIT, M. de. Shade avoidance: phytochrome signalling and other aboveground neighbour detection cues. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 65, n. 11, p. 2815-2824, 2014.

POMPELLI, M. F.; MARTINS, S. C. V.; ANTUNES, W. C.; CHAVES, A. R. M.; DaMATTa, F. M. Photosynthesis and photoprotection in coffee leaves is affected by nitrogen and light availabilities in winter conditions. **Journal of Plant Physiology**, Amsterdam, v. 167, n. 13, p. 1052-1060, 2010a.

POMPELLI, M. F.; MARTINS, S. C. V.; CELIN, E. F.; VENTRELLA, M. C.; DaMATTa, F. M. What is the influence of ordinary epidermal cells and stomata on the leaf plasticity of coffee plants grown under full-sun and shady conditions?. **Brazilian Journal of Biology**, São Paulo, v. 70, n. 4, p. 1083-1088, 2010b.

POMPELLI, M. F.; POMPELLI, G. M.; CABRINI, E. C.; ARRUDA, E. C.; VENTRELLA, M. C.; DaMATTa, F. M. Leaf anatomy, ultrastructure and plasticity of *Coffea arabica* L. in response to light and nitrogen availability. **Biotemas**, Florianópolis, v. 25 n. 4, p. 13-28, 2012.

RADEMACHER, W. Chemical regulators of gibberellin status and their application in plant production. In: HEDDEN, P.; THOMAS, S. G. (Eds.). **The gibberellins**. Chichester: John Wiley & Sons, 2016. p. 359-404.

RADEMACHER, W. Growth Retardants: effects on gibberellin biosynthesis and other metabolic pathways. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 51, n. 1, p. 501-531, 2000.

RADEMACHER, W. Plant growth regulators: backgrounds and uses in plant production. **Journal of Plant Growth Regulation**, Gewerbestrasse, v. 34, p. 845-872, 2015.

RAMOS, A. D.; ACEDO JR, A. L. Effect of paclobutrazol treatment on some leaf physiological and biochemical characteristics of rejuvenated coffee (*Coffea arabica* L.) trees. **Annals of Tropical Research**, Baybay, v. 38, n. 2, p. 74-82, 2016.

REDDY, S. K.; HOLALU, S. V.; CASAL, J. J.; FINLAYSON, S. A. The

timing of low R: FR exposure profoundly affects *Arabidopsis* branching responses. **Plant Signaling & Behavior**, Philadelphia, v. 9, n. 5, e28668, 2014.

REIS, A. R.; FAVARIN, J. L.; MALAVOLTA, E.; LAVRES JÚNIOR, J.; MORAES, M. F. Photosynthesis, chlorophylls, and SPAD readings in coffee leaves in relation to nitrogen supply. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, Philadelphia, v. 40, n. 9-10, p. 1512-1528, 2009.

RIBEIRO, A. C.; GUIMARÃES, P. T. G.; ALVAREZ, V. V. H. (Ed.). **Recomendação para o uso de corretivos e fertilizantes em Minas Gerais: 5. Aproximação**. Viçosa: Comissão de Fertilidade do Solo do Estado de Minas Gerais, 1999. 359p.

RIBEIRO, A. F. F.; MATSUMOTO, S. N.; RAMOS, P. A. S.; SANTOS, J. L. D. dos; TEIXEIRA, E. C.; D'ARÊDE, L. O.; VIANA, A. E. S. Paclobutrazol e restrição hídrica no crescimento e desenvolvimento de plantas de café. **Coffee Science**, Lavras, v. 12, n. 4, p. 534-543, 2017.

RICCI, M. dos S. F.; COSTA, J. R.; OLIVEIRA, N. G. de. Utilização de componentes principais para analisar o comportamento do cafeeiro a pleno sol e sombreado. **Coffee Science**, Lavras, v. 6, n. 1, p. 44-54, 2011.

RICCI, M. dos S. F.; COSTA, J. R.; PINTO, A. N.; SANTOS, V. L. da S. Cultivo orgânico de cultivares de café a pleno sol e sombreado. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 41, n. 4, p. 569-575, 2006.

ROACH, T.; KRIEGER-LISZKAY, A. Regulation of photosynthetic electron transport and photoinhibition. **Current Protein and Peptide Science**, Hilversum, v. 15, n. 4, p. 351-362, 2014.

ROCHAIX, J. Regulation and dynamics of the light-harvesting system. **Annual Review of Plant Biology**, New York, v. 65, p. 287-309, 2014.

RODRIGUES, L. C. de A.; CASTRO, E. M.; PEREIRA, F. J.; MALULEQUE, I. F.; BARBOSA, J. P. R. A. D.; ROSADO, S. C. da S. Effects of paclobutrazol on leaf anatomy and gas exchange of *Toona ciliata* clones. **Australian Forestry**, Oxford, v. 79, n. 4, p. 241-247, 2016.

RODRÍGUEZ-LÓPEZ, N. F.; MARTINS, S. C. V.; CAVATTE, P. C.; SILVA, P. E. M.; MORAIS, L. E.; PEREIRA, L. F.; REIS, J. V.; ÁVILA, R. T.; GODOY, A. G.; LAVINSKI, A. O.; DaMATTa, F. M. Morphological and physiological acclimations of coffee seedlings to growth over a range of fixed or changing light supplies. **Environmental and Experimental Botany**, Amsterdam, v. 102, p. 1-10, 2014.

RONQUIM, J. C.; PRADO, C. H. B. A.; NOVAES, P.; FAHL, J. I.; RONQUIM, C. C. Carbon gain in *Coffea arabica* during clear and cloudy days in the wet season. **Experimental Agriculture**, Cambridge, v. 42, n. 2, p. 147-164, 2006.

SANKAR, B.; GOPINATHAN, P.; KARTHISHWARAN, K.;

- SOMASUNDARAM, R. Biochemical content variation in *Arachis hypogaea* under drought stress with or without paclobutrazol and ABA. **Journal of Ecobiotechnology**, Humnabad, v. 6, p. 9-14, 2014.
- SANKAR, B.; JALEEL, C. A.; MANIVANNAN, P.; KISHOREKUMAR, A.; SOMASUNDARAM, R.; PANNEERSELVAM, R. Effect of paclobutrazol on water stress amelioration through antioxidants and free radical scavenging enzymes in *Arachis hypogaea* L. **Colloids and Surfaces B: Biointerfaces**, Amsterdam, v. 60, n. 2, p. 229-235, 2007.
- SASIDHARAN, R.; KEUSKAMP, D. H.; KOOKE, R.; VOESENEK, L. A.; PIERIK, R. Interactions between auxin, microtubules and XTHs mediate green shade-induced petiole elongation in arabidopsis. **PLoS One**, Cambridge, v. 9, n. 3, e90587. 2014.
- SCHOLANDER, P. F.; HAMMEL, H. T.; HEMMINGSEN, E. A.; BRADSTREET, E. D. Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Gewerbestrasse, v. 52, n. 1, p. 119-125, 1964.
- SEI – Superintendência de Estudos Econômicos e sociais da Bahia. **Estatísticas dos municípios baianos**. Salvador: SEI, 2013. 452p.
- SELLARO, R.; CREPY, M.; TRUPKIN, S. A.; KARAYEKOV, E.; BUCHOVSKY, A. S.; ROSSI, C.; CASAL, J. J. Cryptochrome as a sensor of the blue/green ratio of natural radiation in arabidopsis. **Plant Physiology**, Rockville, v. 154, n. 1, p. 401-409, 2010.
- SILVA, R. A.; OLIVEIRA, L. S. de; FOGAÇA, J. J. N. L.; FARIA, M. P. R.; MATSUMOTO, S. N. Alterações morfológicas na cultura do algodão em função da aplicação de paclobutrazol. **Scientia Plena**, Aracaju, v. 10, n. 9, 2014.
- SILVEIRA, J. P. G.; AMARANTE, C. V. T. do; STEFFENS, C. A.; CORREA, T. R.; PAES, F. N. Potencial produtivo e qualidade de frutos de macieiras tratadas com giberelinas e inibidor da biossíntese de giberelinas. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v. 36, n. 4, p. 771-779, 2014.
- SOUMYA, P. R.; KUMAR, P.; PAL, M. Paclobutrazol: a novel plant growth regulator and multi-stress ameliorant. **Indian Journal of Plant Physiology**, New Delhi, v. 22, n. 3, p. 267-278, 2017.
- SOUZA, A. J. de J. **Qualidade do café arborizado e a pleno sol submetido a diferentes manejos pós-colheita em Barra do Choça, BA**. 2010. 73 f. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) – Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Vitória da Conquista, 2010.
- SPONSEL, V. M. Signal achievements in gibberellin research: the second half-century. In: HEDDEN, P.; THOMAS, S. G. (Eds.). **The gibberellins**. Chichester: John Wiley & Sons, 2016. p. 1-36.

- SRIVASTAV, M.; KISHOR, A.; DAHUJA, A.; SHARMA, R. R. Effect of paclobutrazol and salinity on ion leakage, proline content and activities of antioxidant enzymes in mango (*Mangifera indica* L.). **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 125, n. 4, p. 785-788, 2010.
- STILL, J. R.; PILL, W. G. Growth and stress tolerance of tomato seedlings (*Lycopersicon esculentum* Mill.) in response to seed treatment with paclobutrazol. **The Journal of Horticultural Science and Biotechnology**, Ashford, v. 79, n. 2, p. 197-203, 2004.
- SZABADOS, L.; SAVOURÉ, A. Proline: a multifunctional amino acid. **Trends in Plant Science**, Amsterdam, v. 15, n. 2, p. 89-97, 2010.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 5. ed. Porto Alegre: Artmed, 2013. 918p.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MØLLER, I. M.; MURPHY, A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017. 858 p.
- TAO, Y.; FERRER, J.; LJUNG, K.; POJER, F.; HONG, F.; LONG, J. A.; LI, L.; MORENO, J. E.; BOWMAN, M. E.; IVANS, L. J.; CHENG, Y.; LIM, J.; ZHAO, Y.; BALLARÉ, C. L.; SANDBERG, G.; NOEL, J. P.; CHORY, J. Rapid synthesis of auxin via a new tryptophan-dependent pathway is required for shade avoidance in plants. **Cell**, Amsterdam, v. 133, n. 1, p. 164-176, 2008.
- TATAGIBA, S. D.; SANTOS, E. A.; PEZZOPANE, J. E. M.; REIS, E. F. Mudras de *Coffea canephora* cultivadas sombreadas e a pleno sol. **Engenharia na Agricultura**, Viçosa, v. 18, n. 3, p. 219-226, 2010a.
- TATAGIBA, S. D.; PEZZOPANE, J. E. M.; REIS, E. F. dos. Crescimento vegetativo de mudras de café arábica (*Coffea arabica* L.) submetidas a diferentes níveis de sombreamento. **Coffee Science**, Lavras, v. 5, n. 3, p. 251-261, 2010b.
- TEMIZ, M.; CIMEN, I.; KARAHAN, E. Effect of paclobutrazol on fiber quality of cotton (*Gossypium hirsutum* L.). **Asian Journal of Chemistry**, Ghaziabad, v. 21, n. 3, p. 1990-1994, 2009.
- TORRES NETTO, A.; CAMPOSTRINI, E.; OLIVEIRA, J. G. de; BRESSAN-SMITH, R. E. Photosynthetic pigments, nitrogen, chlorophyll *a* fluorescence and SPAD-502 readings in coffee leaves. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 104, n. 2, p. 199-209, 2005.
- TRUPKIN, S. A.; LEGRIS, M.; BUCHOVSKY, A. S.; RIVERO, M. B. T.; CASAL, J. J. Phytochrome B nuclear bodies respond to the low red to far-red ratio and to the reduced irradiance of canopy shade in arabidopsis. **Plant physiology**, Rockville, v. 165, n. 4, p. 1698-1708, 2014.
- TYYSTJÄRVI, E. Photoinhibition of photosystem II. **International Review of Cell and Molecular Biology**, Amsterdam, v. 300, p. 243-303, 2013.

- UPRETI, K. K.; REDDY, Y. T. N.; PRASAD, S. R. S.; BINDU, G. V.; JAYARAM, H. L.; RAJAN, S. Hormonal changes in response to paclobutrazol induced early flowering in mango cv. Totapuri. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 150, p. 414-418, 2013.
- VALLADARES, F.; NIINEMETS, Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, Palo Alto, v. 39, p. 237-257, 2008.
- VAN HEES, A. F. M.; CLERKX, A. P. P. M. Shading and root–shoot relations in saplings of silver birch, pedunculate oak and beech. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 176, n. 1, p. 439-448, 2003.
- VERBRUGGEN, N.; HERMANS, C. Proline accumulation in plants: a review. **Amino Acids**, New York, v. 35, n. 4, p. 753-759, 2008.
- VIANA, R. da S.; SILVA, P. H.; MUTTON, M. A.; MUTTON, M. J. R.; GUIMARÃES, E. R.; BENTO, M. Efeito da aplicação de maturadores químicos na cultura da cana-de-açúcar (*Saccharum* spp.) variedade SP81-3250. **Acta Scientiarum Agronomy**, Maringá, v. 30, n. 1, p. 65-71, 2008.
- WHATLEY, J. M.; WHATLEY, F. R. **A luz e a vida das plantas**. São Paulo: EPU-EDUSP, 1982. 101 p.
- WELLBURN, A. R. The spectral determination of chlorophyll a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. **Journal of Plant Physiology**, Amsterdam, v. 144, n. 3, p. 307-313, 1994.
- WIT, M. de; KEUSKAMP, D. H.; BONGERS, F. J.; HORNITSCHKE, P.; GOMMERS, C. M. M.; REINEN, E.; MARTÍNEZ-CERÓN, C.; FANKHAUSER, C.; PIERIK, R. Integration of phytochrome and cryptochrome signals determines plant growth during competition for light. **Current Biology**, Amsterdam, v. 26, n. 24, p. 3320-3326, 2016.
- YADAV, D. K.; HEMANTARANJAN, A. Mitigating effects of paclobutrazol on flooding stress damage by shifting biochemical and antioxidante defense mechanisms in mungbean (*Vigna radiata* L.) at pre-flowering stage. **Legume Research**, New Delhi, v. 40, n. 3, p. 453-461, 2017.
- YANG, C.; LI, L. Hormonal regulation in shade avoidance. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 8, 1527, 2017.
- YIU, J.; LIU, C.; KUO, C.; TSENG, M.; LAI, Y.; LAI, W. Changes in antioxidante properties and their relationship to paclobutrazol-induced flooding tolerance in Welsh onion. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, Hoboken, v. 88, n. 7, p. 1222-1230, 2008.
- ZHAO, X.; YU, X.; FOO, E.; SYMONS, G. M.; LOPEZ, J.; BENDEHAKKALU, K. T.; XIANG, J.; WELLER, J. L.; LIU, X.; REID, J. B.; LIN, C. A study of gibberellin homeostasis and cryptochrome-mediated

blue light inhibition of hypocotyl elongation. **Plant Physiology**, Rockville, v. 145, n. 1, p. 106-118, 2007.

ZHOU, Z.; MA, H.; LIANG, K.; HUANG, G.; PINYOPUSARERK, K. Improved tolerance of teak (*Tectona grandis* L.f.) seedlings to low-temperature stress by the combined effect of arbuscular mycorrhiza and paclobutrazol. **Journal of Plant Growth Regulation**, Gewerbestrasse, v. 31, n. 3, p. 427-435, 2012.