

FABIO MURILO DA MATTA

ALGUNS ASPECTOS DAS RELAÇÕES HÍDRICAS EM CULTIVARES DE
Coffea arabica E *Coffea canephora*.

Tese Apresentada à Universidade
Federal de Viçosa, como Parte das
Exigências do Curso de Fisiologia
Vegetal. para Obtenção do Título de
Magister Scientiae

VIÇOSA
MINAS GERAIS - BRASIL
JULHO, 1991

Aos meus pais.

As minhas irmãs.

Aos meus amigos.

AGRADECIMENTOS

A Universidade Federal de Viçosa. pela oportunidade de realização deste curso.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, pela concessão da bolsa de estudos.

Ao Professor Moacyr Maestri. pela orientação segura, amizade e consideração pessoal.

Aos Professores Raimundo S. Barros, Adair J. Regazzi, Nel F. Lopes e Alemar B. Rena, pelas críticas e sugestões.

Ao Técnico de Laboratório Oswaldo Santos Filho. pela amizade e inestimável colaboração.

Aos colegas Antônio T. Cordeiro. Glóverson L. Moro e Murilo A. F. Teixeira, pela valiosa colaboração.

A todos aqueles que. na grandeza do anonimato, contribuíram para a realização deste trabalho.

BIOGRAFIA

FABIO MURILO DA MATTA, filho de Benedicto Gilson Da Matta e Dejanira Nunes Da Matta, nasceu em Vitória, Estado do Espírito Santo. em **14** de outubro de **1966**.

Em janeiro de **1987**. graduou-se em Agronomia. pela Universidade Federal do Espírito Santo. Em fevereiro do ano seguinte, iniciou o Curso de ~~Mestrado~~ em Fisiologia Vegetal. **na** Universidade Federal de Viçosa. em Viçosa. Minas Gerais.

CONTEUDO

	Pagina
EXTRATO	vi i
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	4
3. MATERIAL E MÉTODOS	11
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	14
5. RESUMO E CONCLUSÕES	37
BIBLIOGRAFIA	40

EXTRATO

Da Matta, Fábio Murilo, M.S., Universidade Federal de Viçosa, julho de 1991. Alguns Aspectos das Relações Hídricas em Cultivares de Coffea arabica e Coffea canephora. Professor Orientador: Moacyr Maestri. Professores Conselheiros: Adair José Regazzi e Raimundo Santos Barros.

Avaliaram-se, em casa-de-vegetação, alguns aspectos das relações hídricas em cinco cultivares de café do grupo Arábica e em um do grupo Robusta. Todos os cultivares apresentaram queda significativa na condutância estomática máxima em resposta à seca, o mesmo ocorrendo com a Área foliar específica. Em todos os cultivares, o módulo global de elasticidade mostrou-se independente de variações na pressão de turgescência até cerca de 0.2 MPa. Não houve redução no módulo de elasticidade em resposta ao *deficit* hídrico. Observaram-se incrementos na pressão osmótica em saturação plena e na pressão osmótica em turgescência nula incipiente nas plantas submetidas à tensão hídrica, os quais foram interpretados como verdadeiros ajustamentos osmóticos. **Esses**

ajustes correlacionaram-se positivamente com o acúmulo de prolina e ambos foram dependentes do potencial hídrico de antemanhã. Não se detectou nenhuma relação entre o acúmulo de compostos de amônio quaternário e a amplitude dos ajustes osmóticos.

1. INTRODUÇÃO

O estado hídrico de uma planta afeta sensivelmente a expansão celular, a abertura estomática e a fotossíntese (KAISER, 1987; JONES e TURNER, 1978; TURNER e BEGG, 1981). No controle desses processos fisiológicos, a conservação da turgescência, à medida que o potencial hídrico (ψ^w) decresce, tem um papel de destaque e representa um mecanismo efetivo de resistência à seca (JONES e TURNER, 1978).

A conservação da turgescência foliar tem sido frequentemente atribuída a um ajustamento osmótico (JONES e TURNER, 1972; PAVLIK, 1984; RITCHIE e SHULA, 1984; TURNER, 1986), definido por HSIAO (1973) como sendo um aumento diário ou sazonal da pressão osmótica (π) no simplasma, em consequência de acúmulo líquido de solutos. Dois outros mecanismos são também comumente citados nesse contexto: o aumento da elasticidade do tecido, traduzindo-se em maiores

pressões osmóticas a dada ϱ_v foliar, sem, contudo, haver acúmulo líquido de solutos. e o decréscimo do volume de Água osmoticamente ativa, via redistribuição de Água do simplasma para o apoplasto (PAVLIK, 19843).

No cafeeiro. a turgescência conserva-se em níveis elevados, mesmo a ψ_v consideravelmente baixo (JOSIS *et al.* 1983), de sorte que as folhas mantêm um alto teor relativo de água CRI (AKUNDA e KUMAR, 1981; BIERHUIZEN *et al.*, 1969; GROSS e PHAM-NGUYEN, 1987; NUNES, 1974, 1976; NUNES e DUARTE, 19893, o que se explica. segundo BIERHUIZEN *et al.* (19691, pelo eficiente fechamento dos estômatos. Todavia, pouca informação associa a economia hídrica dessa espécie a quaisquer daqueles mecanismos contribuintes para a manutenção da turgescência foliar.

Alguns aspectos das relações hídricas em cafeeiros têm sido estudados. mas ainda se apresentam fragmentários e incompletos. O conhecimento de parâmetros. como pressão osmótica em turgescência plena (Π_0), pressão osmótica em turgescência nula incipiente (Π_p), teor relativo de Água no ponto de perda de turgescência (R_p) e módulo global de elasticidade (ϵ). pode esclarecer pontos de capital importancia no que diz respeito às relações hídricas e à resistencia A seca, com indicação de mecanismos fisiológicos envolvidos. Adicionalmente. as relações entre condutância estomática (g_s) e ψ_v foliar podem assumir papel de destaque na economia hídrica da planta. Pretendeu-se. pois, estudar esses aspectos das relações

hídricas, utilizando-se seis cultivares de café.

2. REVISO DE LITERATURA

As relações hídricas e a resistência à seca nas plantas podem ser deduzidas a partir das curvas de pressão-volume (PV), cujos fundamentos teóricos são apresentados em detalhe por TYREE e HAMMEL (1972) e complementados por TYREE *et al.* (1973) e CHEUNG *et al.* (1975).

Sensu stricto, a curva PV representa graficamente a relação quantitativa entre o potencial hídrico (ψ_w) de um órgão, tecido ou célula e o seu respectivo conteúdo de Água. O seu fundamento está na relação de Boyle-Van't Hoff, em que $\psi_w \cdot V = \text{constante}$. Essa equação postula que o produto do potencial osmótico (C_y) pelo volume de solução (V) deve ser constante para quaisquer quantidades de solutos osmoticamente ativos, em um sistema osmoticamente ideal (CHINCKLEY *et al.*,

19803. Como os métodos de medição de pressão e volume variam. a apresentação gráfica dessa relação é também variável.

HA dois métodos para obtenção de curvas PV. No primeiro, a parte da planta em estudo é encerrada na bomba de pressão tipo Scholander (SCHOLANDER *et al.*, 1965) ao longo de todas as determinações, removendo-se a Água por uma série de incrementos na pressão aplicada (método de HAMMEL, conforme CHEUNG *et al.*, 1975; TYREE *et al.*, 19783. No segundo método, o material vegetal é desidratado fora da bomba de pressão, determinando-se periodicamente ψ_v , à medida que a Água é perdida (método de HICHTER, conforme HINCKLEY *et al.*, 1980). Esse último método vem sendo **mais** largamente utilizado, uma vez que permite a análise de várias amostras simultaneamente, às expensas de apenas um operador e de uma bomba de pressão. CRITCHIE e RODEN, 18853.

Em quaisquer dos métodos, contudo, a curva PV é obtida tomando-se **um** dos parâmetros, ψ_v ou V, em seu recíproco. Partindo-se do estado saturado (Figura 1), a linha é curva a princípio, assumindo, em seguida, quando a turgescência se torna nula, **uma** forma reta - a chamada "linha osmótica", que obedece à **lei** de Boyle-Van't Hoff, característica do comportamento osmométrico do protoplasto (TYREE e HAMMEL, 1972). Na inflexão, o ponto de perda de turgescência é atingido. A extrapolação da "linha osmótica" para o eixo das ordenadas permite estimar a pressão osmótica em saturação plena (Π_0), assim como o valor da ordenada no ponto de inflexão representa a pressão osmótica em turgescência nula

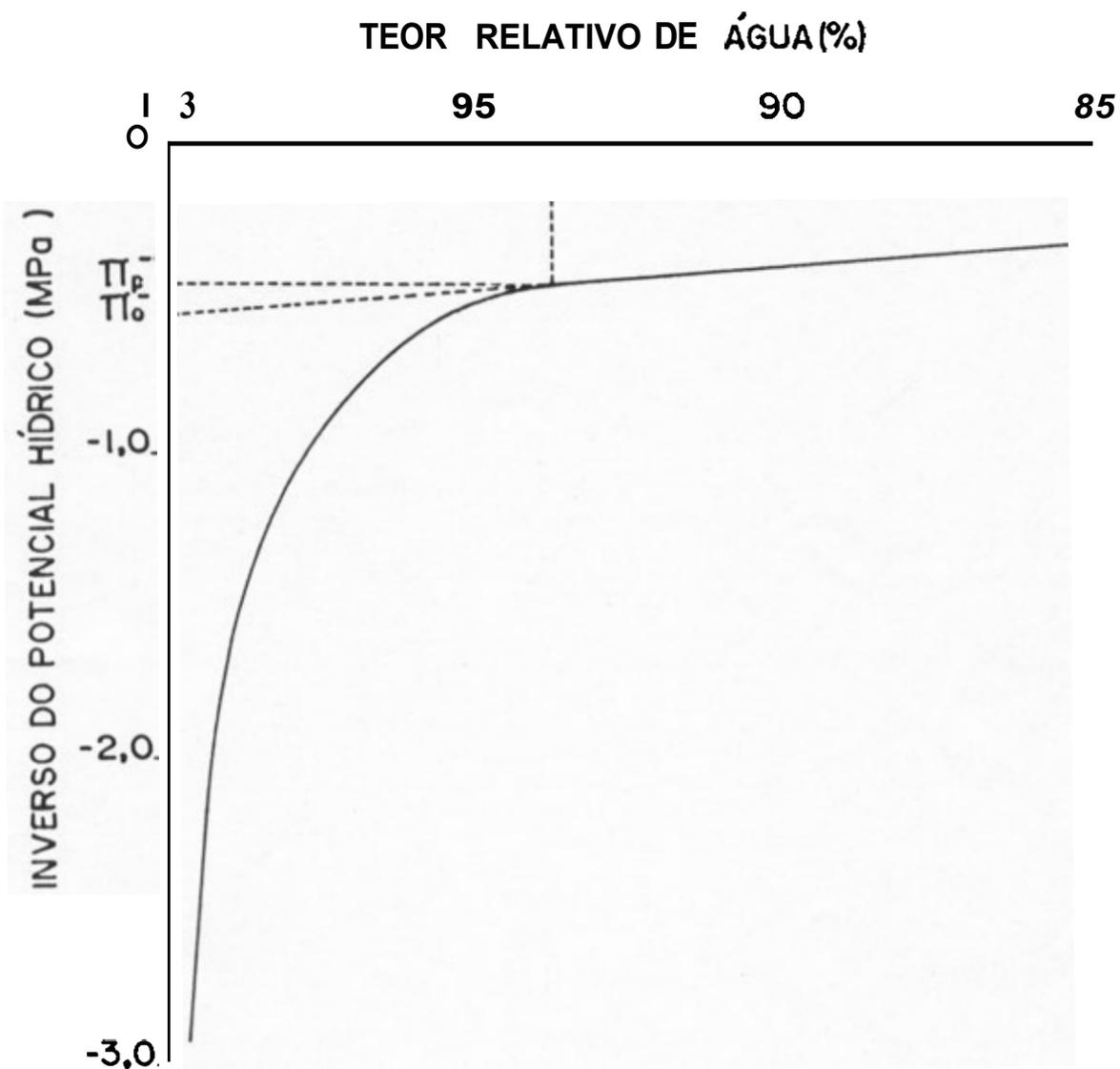


FIGURA 1 - Curva de Presso-Volume para uma Folha Isolada do Cultivar Conilon UFV-513, sob Condições de Seca, Sendo Π_0^{-1} e Π_p^{-1} os Recíprocos das Pressões Osmóticas a Turgescência Plena e a Turgescência Incipiente, Respectivamente, e R_p o Teor Relativo de Água no Ponto de Perda de Turgescência

incipiente (Π_p). Complementarmente, pode-se estimar a pressão de turgescência (P) na parte curvilínea, a partir dos valores de pressão osmótica (Π) e de y .

Conceitualmente, a taxa de variação de P em relação à variação do teor hídrico é governada pelo módulo global de elasticidade (ϵ) (MELKONIAN *et al.*, 1982; ROBERTS *et al.*, 1981). Portanto, esse parametro pode ser tomado como uma medida da elasticidade do tecido; quanto maior seu valor, menor a elasticidade do tecido. Tecidos elásticos são caracterizados por uma variação mais gradual em P para determinado decréscimo no teor relativo de Água (R) (PARKER e PALLARDY, 19883. Desse modo, variações na elasticidade em resposta à tensão hídrica podem exercer papel de destaque na manutenção da turgescência, à medida que y , decresce. Em adição, a manutenção da turgescência nessa condição pode também, e mais comumente, ser consequência de um ajustamento osmótico (HINCKLEY *et al.*, 1980; MUNNS, 1988) que, por seu turno, pode ser facilmente avaliado a partir de incrementos em Π_o ou Π_p em plantas submetidas à deficiência hídrica (JONES e TURNER, 1980).

Ajustamentos osmóticos resultam de acúmulo líquido de solutos no vacúolo (ACEVEDO *et al.*, 1979; CUTLER *et al.*, 1979; HSIAO, 1973; MORGAN 1984; TURNER 1986; TURNER *et al.*, 1978), incluindo cations, ácidos orgânicos e açúcares (DAVIES e LAKSO, 1979). Não obstante, a maioria dos trabalhos nessa Area concentrou-se na prolina (HANDA *et al.*, 1986; HANSON *et al.*, 1979; ITAI e PALEG, 1982; MAZZAFERA e TEIXEIRA, 1989;

VASUDEVA *et al.*, 1981 e, em menor extensão, na betaina (ITAI e PALEG, 1982; PALEG *et al.*, 1984), dois compostos que se acumulam notoriamente em grande número de espécies sob deficiência hídrica (ASPINALL e PALEG, 1981; WYN JONES e STOREY, 1981). Alguns fenômenos são normalmente associados a esse acúmulo, como estabilização de proteínas, manutenção da atividade enzimática, conservação de compostos nitrogenados ou substratos respiratórios (ITAI e PALEG, 1982). Diante desses aspectos, vários trabalhos tentaram correlacionar resistência à seca com o incremento nos teores de prolina ou betaina, mas os resultados quase sempre foram controversos e duvidosos (HANDA *et al.*, 1986 ; HANSON *et al.*, 1979). Portanto, ainda resta mostrar se o acúmulo desses solutos tem, de fato, valor de sobrevivência ou se esse fenômeno é meramente um sintoma da injúria provocada pelo *deficit* hídrico ou uma resposta adaptativa a ele (HANSON *et al.*, 1979).

Vários processos fisiológicos sensíveis à deficiência hídrica, como a expansão celular, a fotossíntese e a abertura estomática, são, algumas vezes, associados a ajustes osmóticos ou a variações na elasticidade da parede celular (KAISER, 1987; MORGAN, 1984; TURNER, 1986). Parece, no entanto, que esses fenômenos estão *mais* relacionados com a adaptação à sobrevivência durante períodos prolongados de seca, na medida em que confere à planta alta turgescência. Alternativamente, turgescências elevadas podem ser mantidas às expensas de um eficiente fechamento estomático, sem

decrescimos substanciais em ψ_y (HENSON *et al.*, 1983).

A análise dos fatores que atuam no controle da condutância estomática (g_s) indica que esse parâmetro depende tanto da umidade do ar como do ψ_v da planta (TURNER e BEGG, 1981) e este, por sua vez, pode estar intimamente associado à água do solo, muito embora venham surgindo evidências crescentes de que as raízes têm papel de destaque no controle de g_s e, conseqüentemente, no estado hídrico da planta (JONES, 1990). De qualquer modo, há inúmeros trabalhos sobre as relações de dependência entre g_s e ψ_y , mas, muitas vezes, não se encontram correlações diretas entre eles (BENNETT *et al.*, 1987). Outros estudos mostram que g_s somente decresce após ter sido atingido um ψ_v ou P crítico (BALDOCCHI *et al.*, 1985; BROW e JORDAN, 1976; HSIAO, 1973; MARKHAT, 1985; RADIN e ACKERSON, 1981; TEARE *et al.*, 1982), mas esse tipo de resposta parece não ser geral, porquanto BLACK *et al.* (1985), COCK *et al.* (1985) e JONES e RAWSON (1979) verificaram decrescimos substanciais em g_s , independentemente do ψ_v foliar. Esses decrescimos foram atribuídos por COOK *et al.* (1985) A variação da umidade do ar, enfatizando-se, no entanto, que as condições ambientes preponderantes durante o crescimento da planta podem influenciar o grau de sensibilidade estomática à umidade do ar (CEL-SHARKAWY e COCK, 1984). Diante dessas considerações, é provável que g_s seja o resultado de uma modulação integrada por estímulos ou fatores ambientes prevalecentes antes e durante a sua determinação. Em qualquer caso, a avaliação de g_s em resposta Aqueles

fatores assume **uma** importancia *sui generis*, na medida em que go controla. em boa **extensão**, a eficiencia na utilização da Agua. **com** reflexos diretos no crescimento e na produção de **uma** planta.

3. MATERIAL E MÉTODOS

Os experimentos foram conduzidos em abril de 1990 com cafeeiros cultivados em casa-de-vegetação, com 18 meses de idade, obtidos por semeio direto em vasos com 20 litros de solo. Utilizaram-se seis diferentes cultivares: Catuaí Amarelo UFV-2154 (LCH 2077-2-5-86), Catuaí Vermelho UFV-2144 (LCH 2077-2-5-44), Mundo Novo UFV-2190 (LCNP464-18), Catimor UFV-1359 (386-45), Catimor UFV-3880 (1603-232T15PN), todos pertencentes ao grupo Arábica (*C. arabica*), e Conilon UFV-513 (*Coffea canephora* cv. conilon), do grupo Robusta. Havia, para cada cultivar, oito plantas, das quais quatro eram constantemente irrigadas (controle) e quatro submetidas a dessecação progressivo. As plantas foram consideradas desidratadas, quando os ramos terminais apresentaram nítidos sintomas de murchamento já nas primeiras horas da manhã,

sendo necessários quatro a cinco dias sem irrigação para que essa condição fosse observada.

Utilizou-se o delineamento inteiramente casualizado, com doze tratamentos e quatro repetições, onde os tratamentos constituíram um fatorial 6×2 , sendo seis cultivares e dois níveis de irrigação (com e sem irrigação). Cada observação submetida à análise foi média de três determinações.

As médias dos cultivares foram comparadas pelo teste de Newman-Keuls, a 5% de probabilidade. Para avaliar níveis de irrigação dentro de cada cultivar, utilizou-se o teste F, também a 5% de probabilidade. Adicionalmente, foram feitos estudos de correlações fenotípicas entre os parâmetros avaliados.

Os parâmetros hídricos foram estimados a partir de curvas PV (isotermas de potencial hídrico), determinadas pela técnica de H. Richter (CHINCKLEY *et al.*, 1980), utilizando-se o recíproco de ψ_v em função de R, conforme proposto por TYREE e RICHTER (1981). Para tanto, utilizaram-se folhas coletadas no 3^o ou 4^o par a partir do ápice, em ramos medianos da copa. As folhas foram saturadas numa câmara com o pecíolo imerso em água, considerando-se saturadas aquelas com $\psi_v \geq -0.03$ MPa. Foram necessárias cerca de quatro horas, para que as folhas dos controles atingissem a saturação, e cerca de oito horas, para as folhas das plantas submetidas à seca.

Determinaram-se, a partir de curvas PV, os seguintes parâmetros: Π_0 , Π_p , R_p e E , sendo este último determinado conforme MELKONIAN *et al.* (1982). Complementarmente,

avaliaram-se, em folhas do 3^o ou 4^o par, o potencial hídrico de antemanhã (ψ_{AY}), medido com a bomba de pressão tipo Scholander; a condutância estomática máxima (g_{MAX}), medida com o porômetro de difusão Delta-T MK-3; a área foliar específica (SA), além dos teores de prolina e compostos de amônio quaternário (CAQ), estes segundo as técnicas descritas por BATES *et al.* (1973) e GRIEVE e GRATTAN (1983), respectivamente. Nessa última técnica, introduziu-se uma pequena modificação, que consistiu na centrifugação do material vegetal a 4°C, em vez de 0°C, sem reflexos aparentes nos resultados obtidos.

Em virtude de limitações operacionais, avaliou-se o comportamento dos referidos cultivares em resposta à tensão hídrica em dias diferentes e, portanto, sob condições potencialmente distintas, impedindo, desse modo, a determinação de eventuais diferenças genotípicas em g_{MAX} e ψ_{AM} .

A condutância estomática máxima (g_{MAX}) foi medida nos diferentes dias por volta das 09 horas. Nessa condição, a radiação fotossinteticamente ativa (Q) variou entre 400-700 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, a temperatura do ar (T_a) de 26 a 30°C, enquanto a umidade relativa do ar CUR3 conservou-se em torno de 60%. Mediu-se Q com um fotômetro LI-COR LI-1000 acoplado a um sensor quântico LI-COR, enquanto T_a e UR foram medidas com o porômetro de difusão já mencionado.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Todos os cultivares exibiram respostas A seca via incrementos em Π_0 e Π_p (Quadros 1 e 23). Esses aumentos devem ser interpretados como evidencia do ajustamento osmótico, uma vez que não houve decréscimos em c . na medida em que os cafeeiros foram submetidos A tensão hídrica (Quadro 3). Esses ajustes foram resultantes de um acúmulo líquido de solutos. e não de uma maior concentração de sais oriunda de reduções no volume de Água. uma vez que não houve decréscimos em R_p quando as plantas foram desidratadas (Quadro 43). A magnitude dos ajustamentos osmóticos, avaliada por incrementos em Π_p , foi a mesma dentro do grupo Arábica, sendo significativamente maior no grupo Robusta. conforme mostra o Quadro 2. Apesar de os dados aí apresentados evidenciarem diferenças significativas de ajustamento osmótico entre cultivares. é possível que essas diferenças tenham sido apenas

QUADRO 1 - Pressão Osmótica em Saturação Plena (Π_0) em Seis Cultivares de Cafe. Irrigados (Controle) e Submetidos à Seca. e Incremento de Π_0 ($\Delta\Pi_0$) em Plantas sob Deficit Hídrico. (Os Dados Referem-se a Cafeeiros com 18 Meses de Idade. Cultivados em Casa-de-Vegetação)

Cultivar	Π_0 (MPa)		$\Delta\Pi_0$ (MPa)
	Controle	Seca	
C. Amar. UFV-2154	1.13 Cb	1.42 Ca	0.29 B
C. Verm. UFV-2144	1.22 Bb	1.51 Ba	0.28 a
Catimor UFV-1359	1.26 ABb	1.67 Aa	0.41 A
Catimor UFV-3880	1.34 Ab	1.75 Aa	0.40 A
M. Novo UFV-2190	1.26 ABb	1.52 Ba	0,27 a
Conilon UFV-513	1.28 ABb	1.70 Aa	0.45 A

Y As medias seguidas de **pelo** menos uma mesma letra **maiúscula** nas colunas não diferem estatisticamente, a 5% de probabilidade, pelo teste de Newman-Keuls

** As médias seguidas pelas **mesmas** letras minúsculas nas linhas não diferem estatisticamente, a 5% de probabilidade, pelo teste F

QUADRO 2 - Pressão Osmótica em Plasmólise Nula Incipiente (Π_p) em Seis Cultivares de Cafe. Irrigados (Controle) e Submetidos à Seca. e Incremento de Π_p ($\Delta\Pi_p$) em Plantas sob Deficit Hídrico. (Os Dados Referem-se a Cafeeiros com 18 Meses de Idade. Cultivados em Casa-de-Vegetação)

Cultivar	Π_p (MPa)		$\Delta\Pi_p$ (MPa)
	Controle	Seca	
C. Amar. UFV-2154	1.48 Db	1.81 Ca	0.33 B
C. Verm. UFV-2144	1,57 Cb	1.88 BCa	0.33 B
Catimor UFV-1359	1.77 Ab	2.08 Aa	0,32 B
Catimor UFV-3880	1,77 Ab	2.14 Aa	0.37 B
U. Novo UFV-2190	1,57 Cb	1.91 Ba	0.34 B
Conilon UFV-513	1,68 Bb	2.16 Aa	0.47 A

* As médias seguidas de **pelo** menos uma mesma letra **maiúscula** nas colunas não diferem estatisticamente. a 5% de probabilidade. pelo teste de Newman-Keuls

** As medias seguidas pelas ~~mesmas~~ letras minúsculas nas linhas não diferem estatisticamente. a 5%de probabilidade, pelo teste F

QUADRO 3 - Módulo Global de Elasticidade (C_e) em Seis Cultivares de Café, Irrigados (Controle) e Submetidos à Seca. em Casa-de-Vegetação

Cultivar	c (MPa)	
	Controle	Seca
Catuaí Amarelo UFV-2154	18,9 Aa	20.3 Ba
Catuaí Vermelho UFV-2144	18.8 Aa	20.5 Ba
Catimor UFV-1359	20.1 Aa	21.7 Ba
Catimor UFV-3880	20.6 Aa	21,9 Ba
Mundo Novo UFV-2190	20.4 Aa	20.4 Ea
Conilon UFV-513	20.3 Ab	24.5 Aa

* As médias seguidas de pelo menos uma mesma letra maiúscula nas colunas não diferem estatisticamente, a 5% de probabilidade. pelo teste de Newman-Keuls

** As médias seguidas pelas mesmas letras minúsculas nas linhas não diferem estatisticamente. a 5% de probabilidade. pelo teste F

QUADRO 4 - Teor Relativo de Água no Ponto de Perda de Turgescência (Rp) em Seis Cultivares de Café, Irrigados (Controle) e Submetidos à Seca. em Casa-de-Vegetação

Cultivar	Rp (%)	
	Controle	Seca
Catuaí Amarelo UFV-2154	93.6 Aa	93.6 Aa
Catuaí Vermelho UFV-2144	93.8 Aa	93.5 ABa
Catimor UFV-1359	93.1 ABa	93.0 ABa
Catimor UFV-3880	93.1 ABa	92.9 Ea
Mundo Novo UFV-2190	93,4 ABa	93.2 ABa
Conilon UFV-513	92.8 Bb	93.7 Aa

* As médias seguidas de pelo menos uma ~~mesma~~ letra maiúscula nas colunas não diferem estatisticamente, a 5% de probabilidade. pelo teste de Newman-Keuls

** As médias seguidas pelas ~~mesmas~~ letras minúsculas nas linhas não diferem estatisticamente. a 5% de probabilidade. pelo teste F

circunstanciais. É mais concebível admitir que a extensão desses ajustes seja o reflexo de uma dependência do estado de desidratação das plantas, uma vez que as maiores amplitudes de ajustamento osmótico associaram-se negativamente com ψ_{AM} substancialmente mais baixos, como mostra a Figura 2. Resultados semelhantes foram obtidos em *Cajanus cajan* por FLOWER e LUDLOW (1986) e parecem reforçar essa sugestão. Em qualquer caso, contudo, os ajustes osmóticos observados em todos os cultivares testados contradizem as observações de GOLBERG *et al.* (1984), na medida em que esses autores não verificaram ajustamento osmótico em plantas de *C. canephora* e *C. arabusta* submetidas a *deficit* hídrico.

Todos os cultivares estudados responderam à seca com aumentos substanciais nos níveis de prolina e CAQ [Quadros 5 e 6, respectivamente]. Os teores de prolina e CAQ correlacionaram-se com Π_o ($r = 0,86$ e $0,90$, respectivamente) e Π_p ($r = 0,85$ e $0,93$, respectivamente) (Figuras 3 e 4). No que diz respeito à prolina, o seu acúmulo pareceu correlacionar-se com a amplitude dos ajustes verificados por incrementos em Π_o ($r = 0,75$) e Π_p ($r = 0,87$) nos cafeeiros sob tensão hídrica (Figura 5). Contudo, essa relação, observada neste estudo entre cultivares de café sem comprovada diferença de resistência à seca, foi improfícua como critério de identificação de cultivares com maior potencial de ajustamento osmótico e, portanto, de maior resistência à seca, uma vez que tanto os níveis absolutos

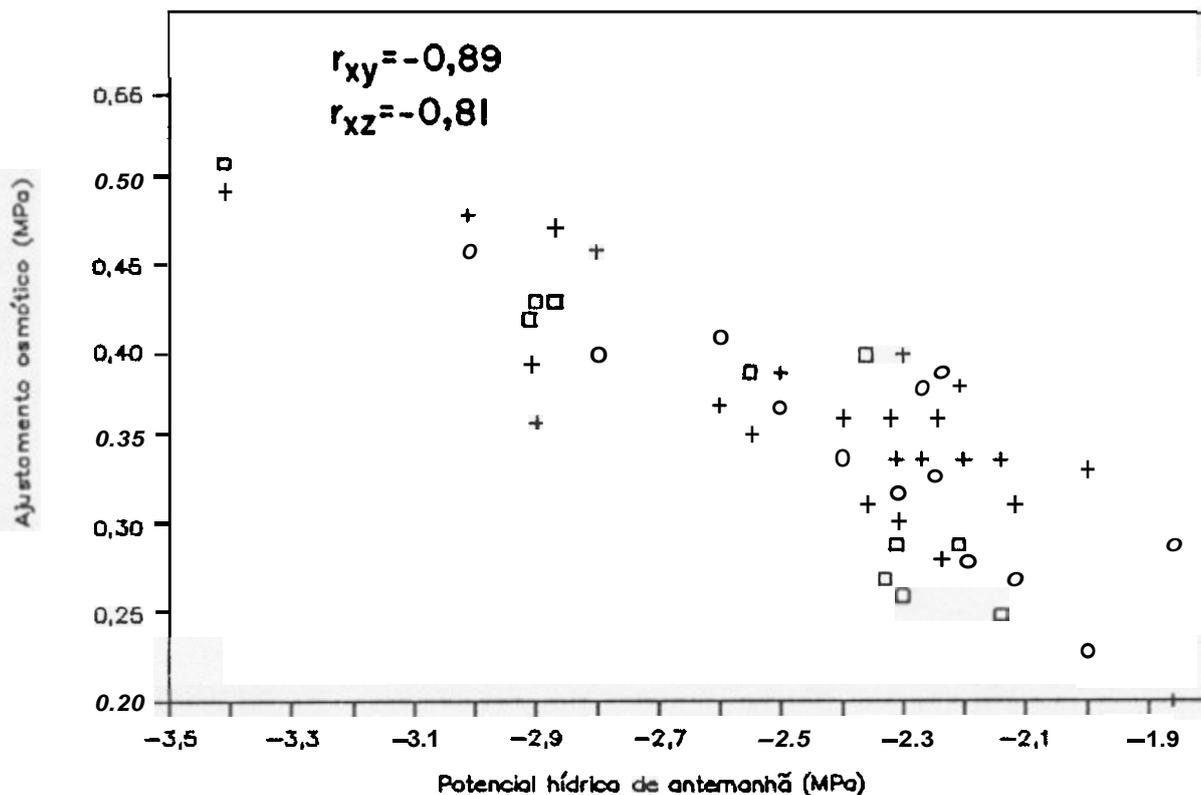


FIGURA 2 - Diagrama de Dispersão entre Potencial Hídrico de Antemanhã ($\psi_{AM} = x$) e Ajustamento Osmótico, Avaliado por Incrementos na Pressão Osmótica em Saturação Plena ($\square = y$) e na Pressão Osmótica em Turgescência Nula Incipiente ($+ = z$), em Cafeeiros sob Deficit Hídrico, Cultivados em Casa-de-Vegetação

QUADRO 5 -Teores de Prolina (Pro) em Seis Cultivares de Cafe. Irrigados (Controle) e Submetidos à Seca, e Incrementos Porcentuais em Pro, em Plantas sob Deficit Hidrico. (Os Dados Referem-se a Cafeeiros com 18 Meses de Idade, Cultivados em Casa-de-Vegetação)

Cultivar	Pro [$\mu\text{mol. g(MS)}^{-1}$]		% de Incremento de Pro
	Controle	Seca	
C. Amar. UFV-2154	1,024 ABb	2.485 Ca	145
C. Verm. UFV-2144	0.822 Bb	2.623 Ca	224
Catimor UFV-1359	1,351 ABb	3,244 Ba	140
Catimor UFV-3880	1,620 Ah	3.328 Ba	105
M. Novo UFV-2190	0,995 Bb	2.517 Ca	153
Conilon UFV-513	1,383 ABb	3.939 Aa	186

* As médias seguidas de pelo menos uma mesma letra maiúscula nas colunas não diferem estatisticamente. a 5% de probabilidade. pelo teste de Newman-Keuls

** As médias seguidas pelas mesmas letras minúsculas nas linhas não diferem estatisticamente. a 5% de probabilidade. pelo teste F

QUADRO 6 -Teores de Compostos de Amônio Quaternário (CAQ) em Seis Cultivares de Cafe, Irrigados (Controle) e Submetidos à Seca, e Incrementos Porcentuais em CAQ. (Os Dados Referem-se a Cafeeiros com 18 Meses de Idade, Cultivados em Casa-de-Vegetação)

Cultivar	CAQ $(\mu\text{g.gCMS})^{-1}$		% de Incremento de CAQ
	Controle	Seca	
C. Amar. UFV-2154	14.90 CDb	19,52 Da	31.3
C. Verm. UFV-2144	16.44 BCb	21.36 CDa	29.9
Catimor UFV-1359	18,55 Ab	23.41 BCa	26,0
Catimor UFV-3880	18.14 ABb	24.95 ABa	38.0
U. Novo UFV-2190	13.98 Db	22.11 BCDA	60.1
Conilon UFV-513	18.78 Ab	26.99 Aa	43.9

* As médias seguidas de pelo menos uma mesma letra maiúscula nas colunas não diferem estatisticamente, a 5% de probabilidade, pelo teste de Newman-Keuls

** As medias seguidas pelas mesmas letras minúsculas nas linhas não diferem estatisticamente, a 5% de probabilidade, pelo teste F

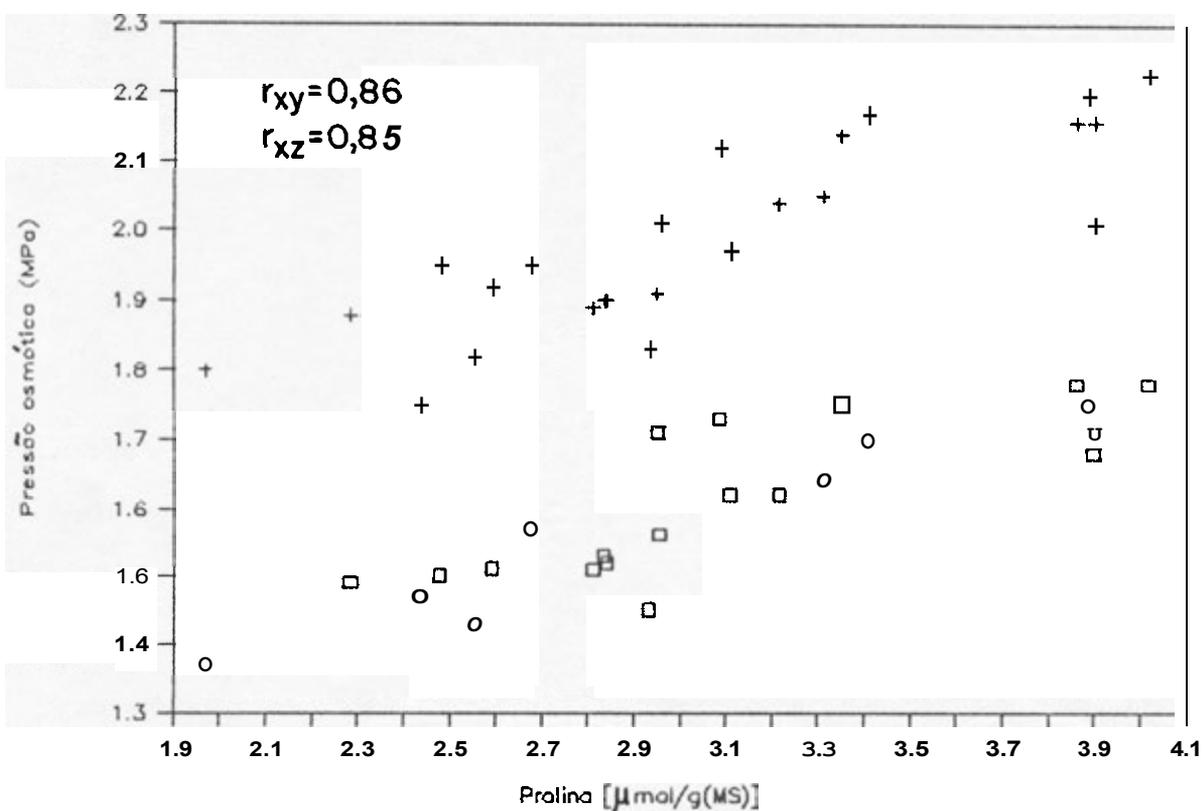


FIGURA 3 - Diagrama de Dispersão entre Teor de Prolina (x) e Pressão Osmótica em Saturação Plena ($\square = y$) e Pressão Osmótica em Turgescência Nula Incipiente ($+ = z$), em Cafeeiros sob Deficit Hídrico, Cultivados em Casa-de-Vegetação

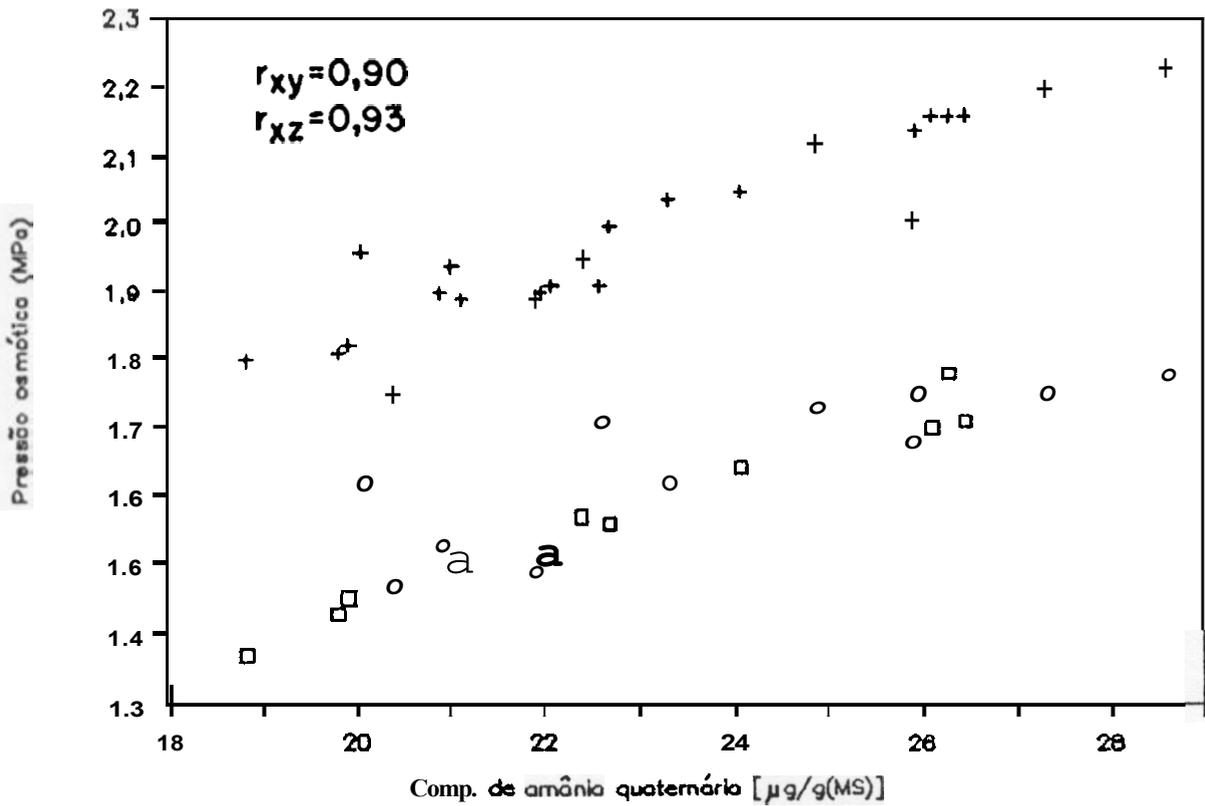


FIGURA 4 - Diagrama de Dispersão entre Teor de Compostos de Amônio Quaternário (CAQ = x) e Pressão Osmótica em Saturação Plena (□ = y) e Pressão Osmótica em Turgescência Nula Incipiente (o = z), em Cafeeiros sob Deficit Hídrico, Cultivados em Casa-de-Vegetação

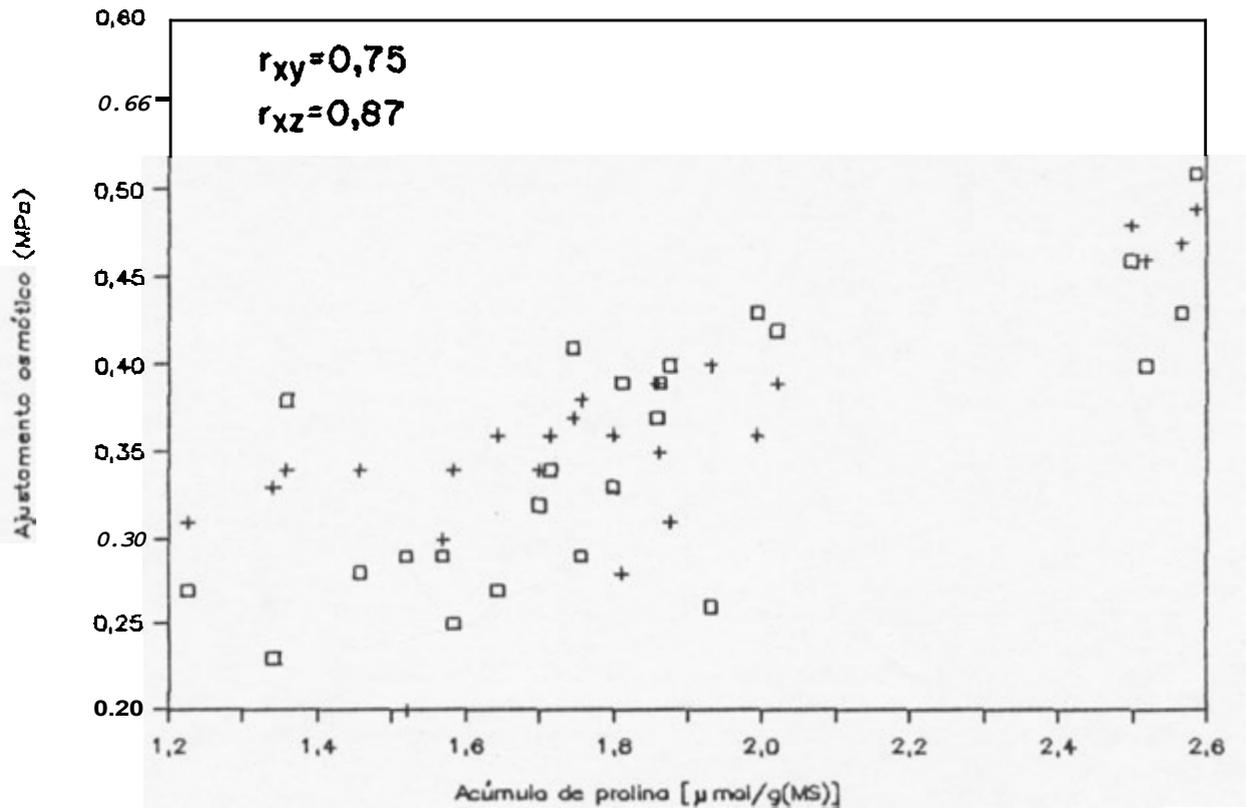


FIGURA 5 - Diagrama de Dispersão entre Acúmulo de Prolina (Δ Pro = x) e Ajustamento Osmótico, Avaliado por Incrementos na Pressão Osmótica em Saturação Plena (\square = y) e na Pressão Osmótica em Turgescência Nula Incipiente (+ = z), em Cafeeiros sob *Deficit Hídrico*, Cultivados em *Casa-de-Vegetação*

como o grau de acúmulo desse soluto foram função de y_{AY} ($r = -0,90$ e $-0,88$, respectivamente), como mostra a Figura 6. Por conseguinte, a significância dos resultados apresentados no Quadro 5 pode não ser devida a eventuais diferenças genotípicas *per se*, mas tão-somente ao *status* hídrico diferenciado dos cultivares em estudo. Complementarmente, MAZZAFERA e TEIXEIRA (1989), avaliando dois genótipos de café de diferentes tolerâncias à seca, verificaram que o acúmulo diferencial de prolina não foi capaz de distingui-los quanto à capacidade de suportar a falta de água no solo. Observações semelhantes também foram assinaladas por RODRIGUES (1988). Parece, portanto, que o aumento dos níveis desse aminoácido, em café, está associado à injúria acarretada pela tensão hídrica, restando mostrar se maiores quantidades de prolina têm, de fato, valor de sobrevivência no restabelecimento do cafeeiro após um período de seca prolongado. Quanto a CAQ, torna-se difícil avaliar qualquer ligação entre seu acúmulo e nível de ajustamento osmótico, como mostram os resultados apresentados na Figura 7.

Não houve variações na elasticidade da parede celular dos cafeeiros do grupo *Arábica* quando as plantas foram desidratadas (Quadro 3), o mesmo ocorrendo com *Rp* (Quadro 4). A invariabilidade de c , observada neste estudo, em que os *deficit* hídricos foram estabelecidos de um modo relativamente rápido, deve, no entanto, ser avaliada com cautela, uma vez que é concebível a hipótese de ocorrência de alterações

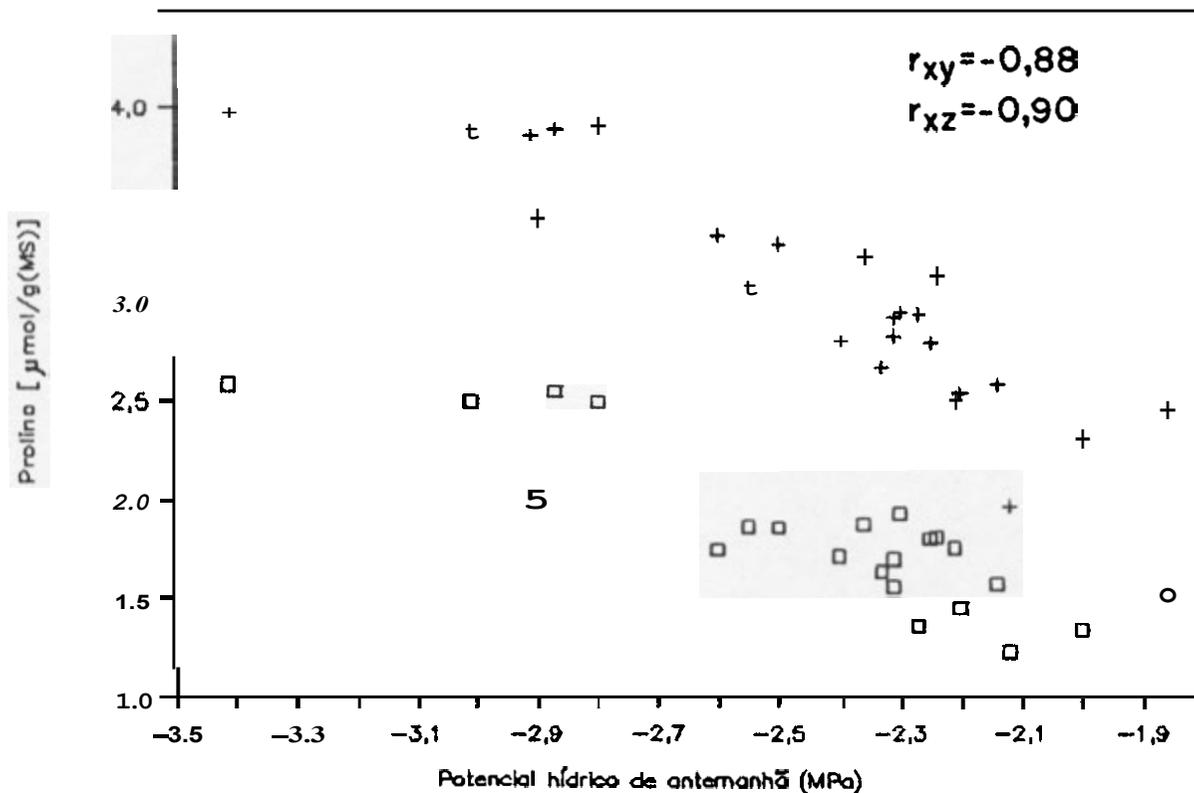


FIGURA 6 - Diagrama de Dispersão entre Potencial Hídrico de Antemane ($\psi_{AM} = x$) e Teor ($C+ = y$) e Acúmulo de Prolina ($\square = z$), em Cafeeiros sob *Deficit* Hídrico, Cultivados em Casa-de-Vegetação

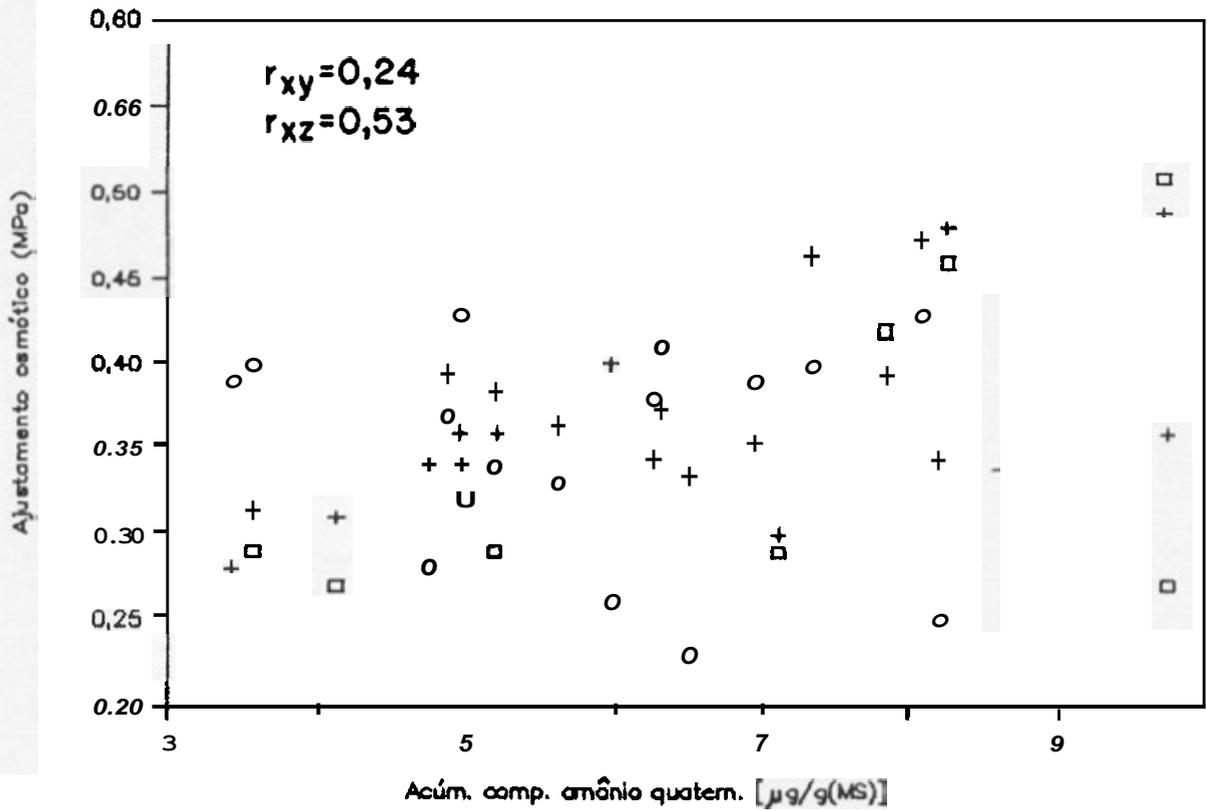


FIGURA 7 - Diagrama de Dispersão entre Acúmulo de Compostos de Amônio Quaternário (Δ CAQ = x) e Ajustamento Osmótico, Avaliado por Incrementos na Pressão Osmótica em Saturação Plena (\square = y) e na Pressão Osmótica em Turgescência Nula Incipiente ($+$ = z), em Cafeeiros sob *Deficit* Hídrico, Cultivados em Casa-de-Vegetação

mecânicas na parede celular e, portanto, na sua rigidez, sob condições de *deficit* hídricos lentamente estabelecidos, como ocorre normalmente no campo. Observou-se, porém, um incremento em E de cerca de 20% no cultivar Conilon UFV-513, representando um decréscimo na elasticidade do tecido. Essa redução, como era previsível, foi acompanhada por um aumento significativo de R_p (Quadro 4), de 92.8% para 93.7%.

Tipicamente, E determina a taxa de variação da pressão de turgescência (P) de uma célula ou órgão com respeito a alterações em R (MELKONIAN *et al.*, 1982). A representação gráfica da relação entre P e R , mostrada na Figura 8 para o cultivar Mundo Novo UFV-2190 e extensiva aos demais genótipos, revelou forte linearidade ($r = 0,99$), quebrada apenas quando P caiu para valores próximos ou inferiores a 0.2 MPa, provavelmente porque nem todas as células atingiram a plasmólise nula incipiente no mesmo R (CHEUNG *et al.*, 19763, em consequência de perdas diferenciais de turgescência. Esse comportamento representa uma independência de c para valores de P superiores a 0.2 MPa, o que equivale dizer que, nos cultivares avaliados, $E = E_{max}$. Essas inferências são consistentes com os resultados apresentados por STUEDLE *et al.* (19773 e CAMPBELL *et al.* (1979), mas contrastam profundamente com as observações feitas em *Coffea liberica* (GROSS e PHAM-NGUYEN, 19871 e em outras espécies. "nas quais, via de regra, E varia linearmente com P ou mantém-se constante apenas a turgescências muito próximas à saturação (BOWMAN e ROBERTS, 1985; PAVLIK, 1884; ROBERTS

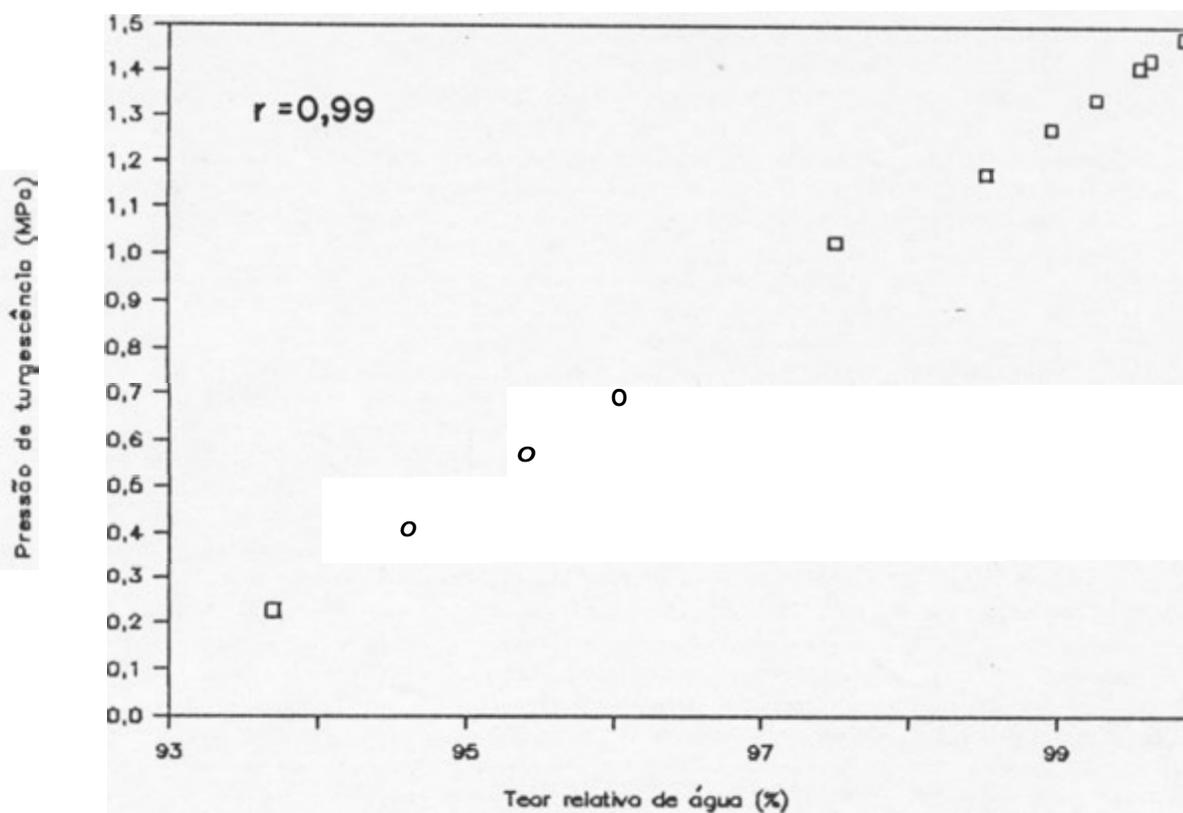


FIGURA 8 - Relação entre Pressão de Turgescência (P) e Teor Relativo de Água (R) para uma Folha Isolada do Cultivar Mundo Novo UFV-2190, sob Condições de Seca

et al., 1981; TYREE *et al.*, 1973). Esse aparente antagonismo permanece em interrogação. Por outro lado, parece razoável a suposição de um c constante para pressões acima de uns poucos decimos de MPa, tal como demonstrado por CAMPBELL *et al.* (1979).

A Área foliar específica (SA) foi significativamente afetada pelo *deficit* hídrico, observando-se reduções em seus valores em torno de 20% e 10% nos grupos Arábica e Robusta, respectivamente (Quadro 7). É pouco provável que esses decrescimos estejam associados a uma inibição do crescimento em resposta à seca, uma vez que as folhas já haviam completado a sua expansão e parecem, a princípio, incompatíveis com a constância da elasticidade, exceto, obviamente, nos indivíduos do grupo Robusta. Essa aparente diversidade pode ser resultado de uma inibição do carregamento no floema induzida pela tensão hídrica (MUNNS e PEARSON, 1974; SOSEBEE e WIEBE, 1971); como consequência, o amido ou outros compostos poderiam acumular-se, aumentando, desse modo, os níveis de matéria seca. Com efeito, ACKERSON e HEBERT (1983) verificaram incrementos de 85 vezes no volume de grãos de amido em plantas de algodão sujeitas a *deficit* hídrico. Nesse contexto, o monitoramento das taxas fotossintéticas e dos níveis de amido e açúcares solúveis durante um período de dessecação progressivo poderia esclarecer a sugestão supracitada. Por outro lado, no grupo Robusta, a redução porcentual de SA foi aproximadamente a metade daquela verificada no grupo Arábica, além de

QUADRO 7 - Area Foliar Especifica (SA) em Seis Cultivares de Cafe. Irrigados (Controle) e Submetidos à Seca. e Redução Porcentual de SA em Plantas sob DeficitHídrico. (Os Dados Referem-se a Cafeeiros com 18 Meses de Idade. Cultivados em Casa-de-Vegetação)

Cultivar	SA (m ² .kg ⁻¹)		% de Red. de SA
	Controle	Seca	
C. Amar. UFV-2154	15.150 Aa	12,322 Ab	18.8
C. Verm. UFV-2144	13.824 Ba	11.180 ABb	18.0
Catimor UFV-1359	13.831 Ba	11.034 ABb	20.2
Catimor UFV-3880	13.281 Ba	10.450 Bb	21.0
M. Novo UFV-2190	15.248 Aa	12,420 Ah	18.6
Conilon UFV-513	11.830 Ca	10.621 Bb	10.3

* As médias seguidas de pelo menos uma mesma letra maiúscula nas colunas não diferem estatisticamente. a 5% de probabilidade. pelo teste de Newman-Keuls

** As médias seguidas pelas mesmas letras minúsculas nas linhas não diferem estatisticamente. a 5% de probabilidade. pelo teste F

acompanhada por decréscimo na elasticidade. razão por que é plausível sugerir que os incrementos de matéria seca nesse grupo representariam ganho de parede celular e poderiam não ser consequência somente de acúmulo de amido ou outros materiais. Resta ainda demonstrar, então, se as plantas do cultivar Conilon UFV-513 são menos susceptíveis à redução da translocação induzida pelo deficit hídrico ou, alternativamente, se a eventual inexistência de acúmulo de amido é reflexo de baixas taxas fotossintéticas.

Todos os cultivares apresentaram queda significativa em g_{MAX} em resposta ao deficit hídrico (Quadro 81). Contudo, essa redução não se associou com ψ_{AY} (Figura 9), embora se tenha obtido uma correlação negativa ($r = -0,85$), combinando-se os dados de plantas severamente desidratadas com baixos y_{AY} e g_{MAX} com os dados de plantas adequadamente irrigadas. Resultados semelhantes foram assinalados por BENETT *et al.* (1987) e, obviamente, não podem ser tomados como indicativo de dependência entre y_{AY} e g_{MAX} . Em qualquer caso, contudo, o fechamento eficiente dos estômatos do cafeeiro, quer em resposta a altos deficit de pressão de vapor (FANJUL *et al.*, 1985; HERNANDEZ *et al.*, 1989), quer em resposta à seca do solo, conforme observado por MEGURO e MAGALHÃES (1983) e confirmado neste trabalho, pode reduzir sensivelmente a velocidade de perda de água das células e, juntamente com o ajustamento osmótico, à medida que Π aumenta para manter P e o gradiente de y_v necessário à absorção, deve controlar em boa extensão a economia hídrica do cafeeiro, com

QUADRO 8 - Condutância Estomática Máxima (g_{MAX}) e Potencial Hídrico de Antemanhã (ψ_{AM}) em Seis Cultivares de Cafe. Irrigados (Controle) e Submetidos à Seca. (Os Dados Referem-se a Cafeeiros com 18 Meses de Idade, Cultivados em Casa-de-Vegetação)

Cultivar	g_{MAX} (cm. s ⁻¹)		ψ_{AM} (MPa)	
	Controle	Seca	Controle	Seca
C. Amar. UFV-2154	0,570 a	0.024 b	0.18 b	2.21 a
C. Verm. UFV-2144	0,435 a	0,052 b	0,18 b	2.12 a
Catimor UFV-1359	0.668 a	0,059 b	0.14 b	2.50 a
Catimor UFV-3880	0,588 a	0,066 b	0.15 b	2.58 a
M. Novo UFV-2190	0,588 a	0,051 b	0.12 b	2,16 a
Conilon UFV-513	0,438 a	0.046 b	0,16 b	3.03 a

* As medias de g_{MAX} e ψ_{AM} seguidas de letras diferentes nas linhas diferem estatisticamente. a 5% de probabilidade. pelo teste F

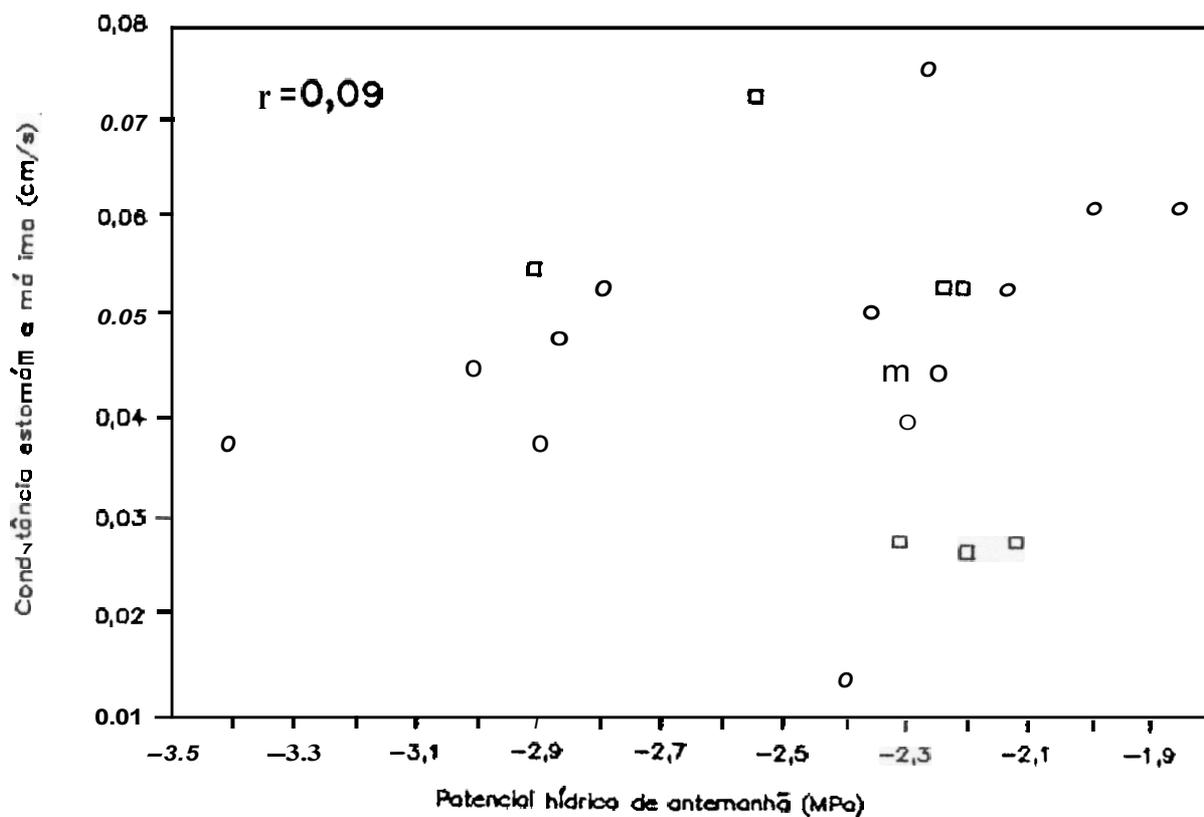


FIGURA 9 - Diagrama de Dispersão entre Potencial Hídrico de Antemanhã (ψ_{AM}) e Condutância Estomática Máxima (g_{MAX}), Avaliada por Volta das Nove Horas, em Cafeeiros sob Deficit Hídrico, Cultivados em Casa-de-Vegetação

possíveis reflexos na sua sobrevivência em períodos de disponibilidade hídrica limitada.

5. RESUMO E CONCLUSÕES

Todos os cultivares submetidos ao deficit hídrico exibiram respostas à seca via ajustamento osmótico e decrescimos em g_{MAX} . Esses ajustes estiveram associados com o acúmulo de prolina e ambos correlacionaram-se negativamente com y_{AY} . Quanto a compostos de amônio quaternário, não se detectou nenhuma relação entre seu acúmulo e amplitude dos ajustes osmóticos observados.

Em todos os cultivares estudados, ϵ mostrou-se independente de variações em P até cerca de 0.2 MPa e permaneceu constante nos cafeeiros do grupo Arábica. Por outro lado, no grupo Robusta, houve ligeira redução na elasticidade à medida que as plantas foram desidratadas, sendo acompanhada por um aumento em R_p .

A Área foliar específica foi substancialmente reduzida em plantas de *C. arabica* sob condições de seca, o que se

atribui ao possível acúmulo de amido ou outros compostos. enquanto. no cultivar Conilon UFV-513, essa redução foi mais branda e possivelmente está associada a incrementos na espessura da parede celular.



BIBLIOGRAFIA

BI ELIOGRAFIA

- ACEVEDO, E.; HSIAO, T. C.; HENDERSON, D.W. Immediate and subsequent growth responses of maize leaves to changes in water status. Plant Physiol., 48: 631-3, 1971.
- ACKERSON, R.C. & HEBERT, R.R. Osmo-regulation in cotton in response to water stress. I. Alteration in photosynthesis, leaf conductance, translocation and ultrastructure. Plant Physiol., 67: 484-8, 1981.
- AKUNDA, E.M.W. & KUMAR, D. A simple technique for timing irrigation in coffee using cobalt chloride paper disks. Irrig. Sci., 3: 57-62, 1981.
- ASPINALL, D. & PALEG, L.G. Proline accumulation: physiological aspects. In: PALEG, L.G. & ASPINALL, D. eds The physiology and biochemistry of drought resistance in plants, Sidney, Academic Press, 1981, p.205-41.
- BALDOCCHI, D.D.; VERMA, S.B.; ROSENBERG, N.J. Water use efficiency in a soybean field: Influence of plant water stress. Agric. For. Meteorol., 34: 53-65, 1985.
- BATES, L.S.; WALDREN, R.P.; TEARE, I.D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. Plant Soil. 39: 205-7, 1973.
- BENETT, J.M.; SINCLAIR, T.R.; MUCHOW, R.C.; COSTELLO, S.R. Dependence of stomatal conductance on leaf water potential, turgor potential and relative water content in field-grown soybean and maize. Crop Sci., 27: 984-90, 1987.
- BIERHUIZEN, J.F.; NUNES, M.A.; PLOEGMAN, C. Studies on productivity of coffee. II. Effect of soil moisture on photosynthesis and transpiration of *Coffea arabica*. Acta

- Bot. Neerl., 18: 367-74, 1969.
- BLACK, C. R. ; TANG, D. Y. ; ONG, C. K. ; SOLON, A. ; SIMMONDS, L. P. Effects of soil moisture stress on the water relations and water use of groundnut stands. New Phytol., 100: 313-28, 1985.
- BOWMAN, W. D. & ROBERTS, S. W. Seasonal changes in tissue elasticity in chaparral shrubs. Plant Physiol., 65: 233-6, 1985.
- BROWN, K. W. & JORDAN, W. R. Water stress induced alterations of stomatal response to decreases in leaf water potential. Plant Physiol., 37: 1-5, 1976.
- CAMPBELL, G. S. ; PAPENDICK, R. I. ; RABIE, E. ; SHAYO-NGOMI, A. J. A comparison of osmotic potential, elastic modulus and apoplastic water in leaves of dryland winter wheat. Agron. J., 71: 31-6, 1979.
- CHEUNG, Y. N. S. ; TYREE, M. T. ; DAINTY, J. Water relations parameters on single leaves obtained in pressure bomb and some ecological interpretations. Can. J. Bot., 53: 1342-6, 1975.
- CHEUNG, Y. N. S. ; TYREE, M. T. ; DAINTY, J. Some possible sources of error in determining bulk elastic moduli and other parameters from pressure volume curves of shoots and leaves. Can. J. Bot., 54: 758-65, 1976.
- COCK, J. U. ; PORTO, M. C. M. ; EL-SHARKAWY, M. A. Water use efficiency in cassava. III. Influence of air humidity and water stress on gas exchange of field grown cassava. Crop Sci., 25: 265-72, 1985.
- CUTLER, J. M. ; SHAHAN, K. W. ; STEPONKUS, P. L. Characterization of internal water relations of rice by a pressure-volume method. Crop Sci., 19: 681-5, 1979.
- DAVIES, F. S. & LAKSO, A. N. Diurnal and seasonal changes in leaf water potential components and elastic properties in response to water stress in apple trees. Physiol. Plant., 46: 109-14, 1979.
- EL-SHARKAWY, M. A. & COCK, J. H. Water use efficiency of cassava. I. Effects of air humidity and water stress on stomatal conductance and gas exchange. Crop Sci., 24: 497-502, 1984.
- FANJUL, L. ; ARREOLA-R, R. ; MENDEZ-C, M. P. Stomatal responses to environmental variables in shade and sun grown coffee plants in Mexico. Expl. Agric., 21: 249-58, 1985.

- FLOWER, D.J. (L LUDLOW, M.M. Contribution of osmotic adjustment to the dehydration tolerance of water-stressed pigeonpea (*Cajanus cajan* L.) leaves. Plant Cell Envir., 9: 33-40, 1986.
- GOLBERG, A.D.; BIERNY, O.; RENARD, C. Evolution comparée des paramètres hydriques chez *Coffea canephora* Pierre et l'hybride *Coffea arabusta* Capot et aké assi Cafe Cacao The. 23: 257-66, 1884.
- GRIEVE, C.M. (L GRATTAN, S.R. Rapid assay for determination of water soluble quaternary compounds. Plant Soil, 70: 303-7, 1983.
- GROSS, K. & PHAM-NGUYEN, T. Pressure-volume analysis on shoot of *Picea abies* and leaves of *Coffea liberica* at various temperatures. Physiol. Plant., 70: 189-95, 1987.
- HANDA, S.; HANDA, A.; HASEGAWA, P.M.; BRESSAN, R.A. Proline accumulation and the adaptation of cultured plant cells to water stress. Plant Physiol., 80: 938-45, 1986.
- HANSON, A.D.; NELSEN, C.E.; PEDERSEN, A.R.; EVERSON, E.H. Capacity for proline accumulation during water stress in barley and its implications for breeding for drought resistance. Crop Sci., 19: 489-93, 1979.
- HENSON, I.E.; ALAGARSWAMY, G.; MAHALAKSHMI, V.; BIDINGER, F. R. Stomatal response to water stress and its relationship to bulk leaf water status and osmotic adjustment in pearl millet (*Penisetum americanum* [L. Leeke]). J. Exp. Bot., 34: 442-50, 1983.
- HERNANDEZ, A.P.; COCK, J.H.; EL-SHARKAWY, M.A. The response of leaf gas exchange and stomatal conductance to air humidity in shade grown coffee, tea and cacao plants as compared with sunflower. Rev. Bras. Fisiol. Vegetal, 1: 155-61, 1989.
- HINCKLEY, T.U.; DUHME, F.; HINCKLEY, A.R.; RICHTER, H. Water relations of drought hardy shrubs: osmotic potential and stomatal reactivity. Plant Cell Envir., 3: 131-40, 1980.
- HSTIAO, T.C. Plant responses to water stress. Ann. Rev. Plant Physiol., 24: 519-70, 1973.
- ITAI, C. & PALEG, L.G. Responses of water-stressed *Hordeum distichum* L. and *Cucumis sativus* to proline and betaine. Plant Sci. Lett., 26: 320-35, 1982.

- JONES, H.G. Control of growth and stomatal behavior at the whole plant level: effects of soil drying. In: DAVIES, W.J. & JEFFCOAT, B. eds. Importance of root to shoot communication in the responses to environmental stress. Bristol, British Society for Plant Growth Regulation. 1990, p. 81-93.
- JONES, M.M. & RAWSON H.M. Influence of rate of development of leaf water deficits upon photosynthesis, leaf conductance, water use efficiency and osmotic potential in sorghum. Physiol. Plant., 45: 103-11, 1979.
- JONES, M.M. & TURNER, N.C. Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. Plant Physiol., 61: 122-6, 1978.
- JONES, U.M. & TURNER, N.C. Osmotic adjustment in expanding and fully expanded leaves of sunflower in response to water deficits. Aust. J. Plant Physiol., 7: 181-92, 1980.
- JOSIS, P.; NDAYISHIMIYE, V.; RÉNARD, C. Etude des relations hydriques chez *Coffea arabica* L. II. Evaluation de la résistance à la sécheresse de divers cultivars à Ghisa (Burundi). Café Cacao Thé, 27:275-82, 1983.
- KAISER, W.M. Effects of water deficits on photosynthetic capacity. Physiol. Plant., 71:142-9, 1987.
- MARKHAT, A.H. Comparative water relations of *Phaseolus vulgaris* L. and *Phaseolus acutifolius* Gray. Plant Physiol., 77: 113-7, 1985.
- MAZZAFERA, P. & TEIXEIRA, J.P.F. Prolina em cafeeiros submetidos a déficit hídrico. Turrialba, 39: 305-13, 1989.
- MEGURO, N.E. & MAGALHÃES, A.C. Water stress affecting nitrate reduction and leaf diffusive resistance in *Coffea arabica* L. cultivars. J. Hort. Sci., 58: 147-52, 1983.
- MELKONIAN, J.J.; WOLFE, J.; STEPONKUS, P.L. Determination of the volumetric modulus of elasticity of wheat leaves by pressure-volume relations and the effects of drought conditioning. Crop Sci., 22: 116-23, 1982.
- MORGAN, J.M. Osmoregulation and water stress in higher plants. Ann. Rev. Plant Physiol., 35: 299-319, 1984.
- MUNNS, R. Why measure osmotic adjustment? Aust. J. Plant Physiol., 15: 717-26, 1988.
- MUNNS, R. & PEARSON, C.J. Effect of water deficit on translocation of carbohydrate in *Solanum tuberosum*. Aust. J. Plant Physiol., 1: 529-37, 1974.

- NUNES, A.M. Resistência à secura em *Coffea arabica* L. III. Estudo comparativo das seleções S. 795. Geisha, Sagaro e Caturra. Port. Acta Biol., **13**: 143-56, 1974.
- NUNES, A.M. Water relations in coffee. Significance of plant water deficits to growth and yield: a review. J. Coffee Res., **6**: 4-21, 1976.
- NUNES, A.M. & DUARTE, N.T. Resistencia à secura em *Coffea arabica*. Estudo comparativo de duas seleções. Est. Agron., **10**: 75-85. 1969.
- PALEG, L.G.; STEWART, G.R.; BRADBEER, J.W. Proline and glycine betaine influence protein solvation. Plant Physiol., **75**: 974-8, 1984.
- PARKER, W.C. & PALLARDY, S.G. Leaf and root osmotic adjustment in drought-stressed *Quercus alba*. *Q. macrocarpa* and *Q. stellata* seedlings. Can. J. For. Res., **18**: 1-5, 1988.
- PAVLIK, E.M. Seasonal changes of osmotic pressure, syplasmic water content and tissue elasticity in the blades of dune grasses growing *in situ* along the coast of Oregon. Plant Cell Envir., **7**: 531-9, 1984.
- RADIN, J.W. & ACKERSON, R.C. Water relations of cotton plants under nitrogen deficiency. III. Stomatal conductance, photosynthesis and abscisic acid accumulation during the drought. Plant Physiol., **67**: 115-9, 1981.
- RITCHIE, G.A. & SHULA, R.G. Seasonal changes of tissue water relations in shoots and root system of douglas-fir seedlings. For. Sci., **30**: 538-48, 1984.
- RITCHIE, G.A. & RODEN, J.R. Comparison between two methods of generating pressure-volume curves. Plant Cell Envir., **8**: 49-53, 1985.
- ROBERTS, S.W.; STRAIN, B.R.; KNOERR, K.R. Seasonal variation of leaf tissue elasticity in four forest tree species. Physiol. Plant., **52**: 245-50, 1981.
- RODRIGUES, O. Efeito da deficiência hídrica na fotossíntese, na resistência estomática, na atividade da redutase do nitrato e no acúmulo de prolina livre em *Coffea arabica* L. Viçosa. Universidade Federal. 1988. 52p. (Tese M. S.)
- SCHOLANDER, P.F.H.; HAMMEL, T.; BRADSTRETT, E.D.; HEMMINGSEN, E.A. Sap pressure in vascular plants Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. Science, **148**: 339-46, 1965.

- SOSEBEE, R. E. & WIEBE, H.H. Effects of water stress and clipping on photosynthate translocation in two grasses. Agron. J., **63**: 14-7, 1971.
- STUEDLE, E.; ZIMMERMANN, U.; LUTTGE, U. Effects of turgor pressure and cell size on the wall elasticity of plant cells. Plant Physiol., **59**: 285-99, 1977.
- TEARE, I.D.; SIONIT, N.; KRAMER, P.J. Changes in water status during water stress at different stages of development in wheat. Physiol. Plant., **55**: 296-330, 1982.
- TURNER, N.C. Adaptation to water deficits: a changing perspective. Aust. J. Plant Physiol., **13**: 175-90, 1986.
- TURNER, N.C. & BEGG, J.E. Plant water relations and adaptation to stress. Plant Soil, **58**: 97-131, 1981.
- TURNER, N.C.; BEGG, J.E.; TONNET, M.L. Osmotic adjustment of sorghum and sunflower crops in response to water deficits and its influence on the water potential at which stomatal close. Aust. J. Plant Physiol., **5**: 597-608, 1978.
- TYREE, M.T.; DAINTY, J.; BENIS, M. The water relations of hemlock (*Tsuga canadensis*). I. Some equilibrium water relations as measured by the pressure-bomb' technique. Can. J. Bot., **51**: 1471-80, 1973.
- TYREE, M.T. & HAMMEL, H.T. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the bomb-pressure technique. J. Exp. Bot., **23**: 267-82, 1972.
- TYREE, M.T.; MacGREGOR, M.E.; PETROV, A.; UPENIEKS, M.I. A comparison of systematic errors between the Richards and Hammel methods of measuring tissue water relations parameters. Can. J. Bot., **56**: 2153-61, 1978.
- TYREE, M.T. & RICHTER, H. Alternative methods of analysing water potential isotherms: some cautions and clarifications. I. The impact of non-ideality and of some experimental errors. J. Exp. Bot., **32**: 643-53. 1981.
- VASUDEVA, N.; VENKATARAMANAN, D.; RAJU, K.I.; RATAGERI, M.C. Preliminary studies on the pattern of accumulation of proline in coffee cultivars during the drought. Turrialba, **31**: 388-90, 1981.
- WYN JONES, R.G. & STOREY, R. Betaines. In: PALEG, L.G. & ASPINALL, D. eds The physiology and biochemistry of drought resistance in plants., Sidney. Academic Press, 1981. p.171-204,