

## INTERAÇÃO ENTRE OS AUMENTOS DA [CO<sub>2</sub>] E DA TEMPERATURA SOBRE O METABOLISMO FOTOSSINTÉTICO EM *Coffea arabica* L.

Weverton P. Rodrigues<sup>1,2</sup>, Madlles Q. Martins<sup>2,3</sup>, Lima D. Martins<sup>2,4</sup>, Eliemar Campostrini<sup>1</sup>, FL Partelli<sup>5</sup>, Marcelo A Tomaz<sup>4</sup>, José N. Semedo<sup>6</sup>, Ana S. Fortunato<sup>2</sup>, Filipe Colwell<sup>2</sup>, Isabel P. Pais<sup>6</sup>, Paula Scotti-Campos<sup>6</sup>, Maria C. Simões-Costa<sup>2</sup>, Ana P. Rodrigues<sup>7</sup>, António E. Leitão<sup>2</sup>, Ana I. Ribeiro-Barros<sup>2</sup>, Raquel Ghini<sup>8</sup>, Fernando C. Lidon<sup>9</sup>, Fábio M. DaMatta<sup>10</sup> e José C. Ramalho<sup>2,\*</sup>

<sup>1</sup> Universidade Estadual de Norte Fluminense, Darcy Ribeiro, Setor de Fisiologia Vegetal. Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias, Campos dos Goytacazes, RJ, Brasil.

<sup>2</sup> Grupo Interações Planta-Ambiente & Biodiversidade (PlantStress&Biodiversity), Centro Ambiente, Agricultura e Desenvolvimento (BioTrop), Instituto Investigação Científica Tropical, I.P., Oeiras, Portugal.

<sup>3</sup> Departamento de Melhoramento Genético Vegetal, Centro Ciências Agrárias, Universidade Federal do Espírito Santo, Alto Universitário, Alegre, ES, Brasil.

<sup>4</sup> Departamento de Produção Vegetal, Centro Ciências Agrárias, Universidade Federal do Espírito Santo, Alto Universitário, Alegre, ES, Brasil.

<sup>5</sup> Departamento de Ciências Agrárias e Biológicas. Centro Universitário Norte do Espírito Santo. Univ.Federal do Espírito Santo, ES, Brasil.

<sup>6</sup> Unidade de Investigação em Biotecnologia e Recursos Genéticos, Instituto Nacional Investigação Agrária e Veterinária, I.P., Oeiras, Portugal.

<sup>7</sup> Centro de Estudos Florestais, DRAT, Instituto Superior de Agronomia, Universidade de Lisboa, Portugal.

<sup>8</sup> Embrapa Environment, Jaguariúna, SP, Brasil.

<sup>9</sup> GeoBioTec, Faculdade de Ciências Tecnologia, Universidade Nova Lisboa, Caparica, Portugal.

<sup>10</sup> Departamento de Biologia Vegetal, Universidade Federal Viçosa, MG, Brasil.

\* Autor correspondente: [cochichor@mail.telepac.pt](mailto:cochichor@mail.telepac.pt)

**RESUMO:** A previsão do aumento da [CO<sub>2</sub>] atmosférica e das mudanças climáticas globais no presente século, ligadas entre outros ao aumento da temperatura, apresentam-se como fatores de risco para a cultura do café de acordo com o seu zoneamento agroclimático. Contudo, após exposição de longo prazo a condições adversas, as plantas podem desenvolver mecanismos de aclimação/tolerância. Por outro lado, o impacto positivo do aumento da [CO<sub>2</sub>] no metabolismo fotossintético (e a ausência de *down regulation*) poderá contribuir para mitigar os efeitos de altas temperaturas sobre o cafeeiro, algo que ainda não foi elucidado para *Coffea* sp.. Portanto, este trabalho tem como objetivo avaliar as respostas fisiológicas e bioquímicas do cafeeiro às alterações ambientais de temperatura e [CO<sub>2</sub>], utilizando o metabolismo fotossintético como ferramenta para avaliar a aclimação e tolerância. Para tal, plantas de *Coffea arabica* L. cv. IPR 108 foram cultivadas durante um ano a 25/20 °C (dia/noite) sob condições controladas de (umidade relativa, irradiância e fotoperíodo), com 380 ou 700 µL CO<sub>2</sub> L<sup>-1</sup>, e sem restrições de água, nutrientes e espaço para desenvolvimento radicular. A temperatura foi então gradualmente aumentada (0,5 °C/dia) a partir de 25/20 °C até 42/34 °C. O funcionamento da maquinaria fotossintética foi avaliado às temperaturas de 25/20 °C, 31/25 °C, 37/30 °C e 42/34 °C por meio de trocas gasosas (capacidade fotossintética por meio da evolução de O<sub>2</sub>) e dos parâmetros de fluorescência da clorofila *a* [fluorescência inicial (F<sub>0</sub>), eficiência fotoquímica máxima do PSII (F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>), taxa de transporte linear de elétrons (ETR) e a eficiência fotoquímica real do PSII (F<sub>v</sub>'/F<sub>m</sub>')]. Os resultados mostraram um maior desempenho metabólico das plantas cultivadas sob maior [CO<sub>2</sub>]. A partir de 37 °C, em condições normais de [CO<sub>2</sub>], houve um comprometido da capacidade fotossintética, no entanto, apenas a 42 °C houve um impacto nos processos relacionados com o transporte de elétrons. As plantas desenvolvidas a 700 µL CO<sub>2</sub> L<sup>-1</sup> mantiveram a eficiência do PSII mesmo a 42 °C.. Os resultados mostraram que a maior [CO<sub>2</sub>] possibilitou à *C. arabica* cv. IPR 108 a preservação do funcionamento da maquinaria fotossintética em temperaturas elevadas, o que é bastante relevante em termos das alterações climáticas previstas.

**PALAVRAS-CHAVE:** Café arábica, dióxido de carbono, estresse térmico, aclimação.

## INTERACTION BETWEEN ENHANCED [CO<sub>2</sub>] AND TEMPERATURE ON THE PHOTOSYNTHETIC METABOLISM OF *Coffea arabica* L.

**ABSTRACT:** The predicted enhancement of air [CO<sub>2</sub>] and of global climate changes in this century, linked, e.g., to increased temperatures, appear as a risk factor for coffee crop according to its agroclimatic zoning. However, after exposure to long-term adverse conditions, plants may trigger acclimation/tolerance mechanisms. Furthermore, the positive impact of the enhanced [CO<sub>2</sub>] on the photosynthetic metabolism (and absence of *down regulation*) might help to mitigate the effects of high temperature on the coffee plant, which was never characterized for *Coffea* sp.. Therefore, this study aims at linking the physiological and biochemical responses of coffee to temperature and [CO<sub>2</sub>] changes

using the photosynthetic metabolism as probe to evaluate the acclimation and tolerance of the plant. For that, *Coffea arabica* L. cv. IPR 108 plants were grown for one year at 25/20 °C (day/night) and under controlled conditions (temperature, relative humidity, irradiance, photoperiod), 380 or 700  $\mu\text{L CO}_2 \text{ L}^{-1}$ , without nutrient, water and root space limitations. The temperature was then increased gradually (0.5 °C/day) from 25/20 °C up to 42/34 °C. The photosynthetic functioning was assessed at the temperatures of 25/20 °C, 31/25 °C, 37/30 °C e 42/34 °C through gas exchange (photosynthetic capacity through  $\text{O}_2$  evolution) and some parameters of chlorophyll *a* fluorescence [initial fluorescence ( $F_0$ ), photochemical efficiency maximum of the PSII ( $F_v/F_m$ ), linear electron transport rate (ETR) and actual photochemical efficiency of the PSII ( $F_v'/F_m'$ )]. The results showed a higher metabolic performance in plants grown under higher  $[\text{CO}_2]$ . From 37 °C the plants under normal  $[\text{CO}_2]$  showed strong impacts on the photosynthetic capacity, but the electron transport was affected only by 42 °C. The plants grown under 700  $\mu\text{L CO}_2 \text{ L}^{-1}$  maintained higher PSII efficiency at 42 °C. The results showed that rising  $[\text{CO}_2]$  enabled the IPR 108 maintain functional the photosynthetic machinery at high temperatures, which is very relevant considering the predicted future climatic changes.

**KEYWORDS:** arabica coffee, carbon dioxide, heat stress, acclimation.

## INTRODUÇÃO

O gênero *Coffea* inclui pelo menos 124 espécies (Davis et al., 2011), das quais *Coffea arabica* L. e *C. canephora* Pierre ex A. Froehner são as mais relevantes em termos econômicos, pois são responsáveis por aproximadamente 99% da produção mundial de café (Davis et al., 2012). O Brasil é o maior produtor e exportador, com cerca de 2,05 milhões de toneladas na safra de 2014 (ICO, 2015), sendo Minas Gerais, Espírito Santo, São Paulo, Bahia e Paraná os maiores Estados produtores, representando em conjunto aproximadamente 95% da produção brasileira (CONAB, 2015).

A ação antropogênica promoveu o aumento da  $[\text{CO}_2]$  atmosférica de aproximadamente 280  $\mu\text{L L}^{-1}$  para 400  $\mu\text{L L}^{-1}$ , desde o período pré-industrial até o ano 2013, e aumentando atualmente a uma taxa de aproximadamente 2  $\mu\text{L L}^{-1}$  por ano, estimando-se que venha a atingir entre 700  $\mu\text{L L}^{-1}$  na segunda metade do presente século (DaMatta et al., 2010; Ramalho et al., 2013). Devido a esse aumento da  $[\text{CO}_2]$ , a temperatura poderá subir entre 3,7 a 4,8 °C até 2100 segundo previsões do Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas - IPCC (IPCC, 2014).

Sabe-se que as alterações na  $[\text{CO}_2]$  atmosférica afetam o metabolismo das plantas, como implicações na produtividade e na qualidade dos produtos agrícolas (Oliveira et al., 2010). Por outro lado, as temperaturas elevadas do ar podem afetar a generalidade dos processos metabólicos, com impacto na assimilação fotossintética do carbono, respiração, relações hídricas e na fluidez e estabilidade dos sistemas de membranas, além de modular os níveis de hormônios e de metabólitos primários e secundários (Wise et al., 2004; Wahid et al., 2007).

A espécie *C. arabica* (café arábica) tem origem nas florestas tropicais da Etiópia, Quênia e Sudão, em altitudes de 1500-2800 m, temperatura média anual entre 18 e 22 °C, com precipitação entre 1600 a 2000 milímetros anuais, com uma estação seca bem definida (três a quatro meses) que coincide com o período mais frio (DaMatta & Ramalho, 2006; Camargo, 2010). Assim, as estimativas apresentadas pelo IPCC relativamente ao aumento da  $[\text{CO}_2]$  e da temperatura atmosférica, poderão alterar drasticamente o zoneamento agroclimático do cafeeiro, com perda de áreas adequadas e de biodiversidade (Assad et al., 2004; Davis et al., 2012). No entanto, deve-se salientar que estes estudos baseados em modelos consideram apenas as cultivares atuais, sem medidas mitigadoras (Camargo, 2010) e não incluem o potencial efeito benéfico (mitigador) do aumento da  $[\text{CO}_2]$  nos impactos das altas temperaturas. De fato, só muito recentemente se iniciaram estudos sobre os impactos reais do aumento atmosférico da  $[\text{CO}_2]$  no metabolismo do cafeeiro (Ramalho et al., 2013; Martins et al., 2014a). O presente trabalho enquadra-se na continuidade desses trabalhos, procurando avaliar o impacto do aumento de temperatura e o possível efeito benéfico (mitigador) do aumento da  $[\text{CO}_2]$  nas trocas gasosas foliares e no fluxo de elétrons pelos fotossistemas em plantas de *C. arabica*.

## MATERIAL E MÉTODOS

Plantas de *C. arabica* cv. IPR 108 com 1 ano e meio, em vasos de 28 L, foram transferidas para uma fitoclima (EHHF 10000, ARALAB, Portugal) e foram cultivadas durante 1 ano em condições ambientais controladas de temperatura (25/20 °C, dia/noite), irradiância (aproximadamente 650-800  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), umidade relativa (75%), fotoperíodo (12 h) e 380 ou 700  $\mu\text{L CO}_2 \text{ L}^{-1}$  atmosférico, sem restrições de água, nutrientes ou espaço para desenvolvimento radicular. Após esse período, aumentou-se a temperatura de 25/20 °C até 42/34 °C, a uma taxa de 0,5 °C dia<sup>-1</sup>, com uma estabilização de 7 dias nas temperaturas 31/25, 37/30 e 42/34 °C para permitir as análises em folhas recém maduras. A capacidade fotossintética,  $A_{max}$  (que representa a taxa fotossintética potencial) foi medida em discos foliares (1,86 cm<sup>2</sup>), submetidos a condições saturantes de luz (até 1500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e  $\text{CO}_2$  (aproximadamente 7%, fornecida pela adição de 400  $\mu\text{L KHCO}_3$  2 M), e temperatura ótima (25 °C), por meio da evolução de  $\text{O}_2$  usando um eletrodo do tipo Clark (LD2/2, Hansatech, Inglaterra).

Os parâmetros de fluorescência da clorofila *a* foram avaliados com um sistema PAM-2000 (H. Walz, Effeltrich, Alemanha) e incluíram a fluorescência mínima da antena ( $F_0$ ), a eficiência fotoquímica máxima do PSII ( $F_v/F_m$ ), ambos determinados em folhas adaptadas ao escuro, assim como a estimativa da taxa de transporte linear de elétrons (ETR) e a eficiência fotoquímica real do PSII ( $F_v'/F_m'$ ), avaliada à luz em condições de equilíbrio dinâmico da fotossíntese e

sobrepondo *flashes* saturantes de  $7500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Os dados (considerando um esquema fatorial com quatro temperaturas e duas  $[\text{CO}_2]$ ) foram submetidos a uma *two-way* ANOVA, sendo as médias comparadas pelo Teste de Tukey. Para ambos os testes foi adotado um grau de confiança de 95%.

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

As plantas de *C. arabica* cv. IPR 108 apresentaram valores de  $A_{max}$  máximos a  $31/25 \text{ }^\circ\text{C}$ , ou seja, numa temperatura considerada bem acima do seu ótimo, sendo que até  $31/25 \text{ }^\circ\text{C}$  não houve efeito da  $[\text{CO}_2]$  (Fig. 1). Para temperaturas mais altas registaram-se decréscimos de  $A_{max}$ , maiores nas plantas desenvolvidas a  $380 \mu\text{L L}^{-1} \text{CO}_2$ , atingindo reduções de 58% e 130% para  $37/30 \text{ }^\circ\text{C}$  e  $42/34 \text{ }^\circ\text{C}$ , respectivamente, quando comparadas ao controle. Apesar de não apresentar diferenças estatísticas, houve uma tendência para maiores valores nas plantas desenvolvidas a  $700 \mu\text{L CO}_2 \text{ L}^{-1}$  nas duas temperaturas mais altas.

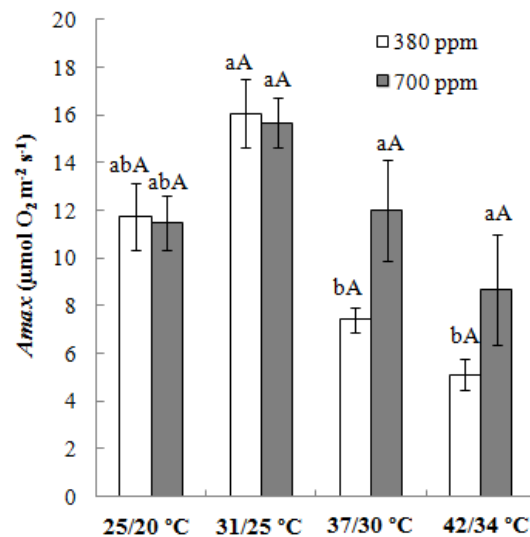


Figura 1 – Variação da capacidade fotossintética ( $A_{max}$ ) em plantas de *C. arabica* cv. IPR 108 crescidas a 380 ou 700  $\mu\text{L CO}_2 \text{ L}^{-1}$  e submetidas a aumento de temperatura em condições controladas. Cada barra representa a média  $\pm$  erro padrão ( $n=5$ ). Na comparação de médias, letras minúsculas comparam a mesma  $[\text{CO}_2]$  nas diferentes temperaturas e as letras maiúsculas comparam as duas  $[\text{CO}_2]$  na mesma temperatura.

Em relação ao parâmetro de fluorescência inicial ( $F_0$ ), as plantas de *C. arabica* cv. IPR 108 desenvolvidas em  $380 \mu\text{L CO}_2 \text{ L}^{-1}$ , apresentaram aumento gradual com o aumento da temperatura, atingindo *ca* 217% em relação ao controle, quando submetido a  $42/34 \text{ }^\circ\text{C}$ . De forma contrastante, as plantas desenvolvidas a  $700 \mu\text{L CO}_2 \text{ L}^{-1}$  não apresentaram diferenças estatísticas para  $F_0$  entre as temperaturas (Fig. 2A). Considerando o ETR, em ambas  $[\text{CO}_2]$ , não houve efeito negativo da temperatura até  $37/30 \text{ }^\circ\text{C}$ , apesar de se observarem reduções quando submetidas a  $42/34 \text{ }^\circ\text{C}$  (*ca.* 109 e 105% para 380 e 700  $\mu\text{L CO}_2 \text{ L}^{-1}$ , respectivamente) (Fig. 2B). Já em relação a  $F_v/F_m$  e  $F_v'/F_m'$ , houve diferenças significativas apenas para as plantas desenvolvidas em  $380 \mu\text{L CO}_2 \text{ L}^{-1}$  quando submetidas à  $42/34 \text{ }^\circ\text{C}$  (redução de 33 e 11%, respectivamente) (Fig. 2C e D).

O cafeeiro é uma planta com metabolismo  $\text{C}_3$ , pelo que a fotossíntese é limitada pela  $[\text{CO}_2]$  nos sítios ativos da enzima ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (RuBisCO), no estroma do cloroplasto (Drake et al., 1997). Tendo isso em consideração, o aumento da  $[\text{CO}_2]$  poderá atuar como uma fertilização de carbono, promovendo o aumento da taxa de fotossíntese líquida. Esta subida ocorre pelo aumento da disponibilidade de substrato nos sítios de carboxilação da RuBisCO, mas também pela competição do  $\text{CO}_2$  com o  $\text{O}_2$ , levando ao decréscimo da taxa de oxigenação (e portanto da fotorrespiração) catalizada pela mesma enzima (Drake et al., 1997; Long et al., 2004; Ainsworth & Rogers, 2007; Ramalho et al., 2013). Contudo, a longo prazo, devido a uma insuficiente capacidade de consumo pelos drenos pode ocorrer uma acumulação de fotoassimilados (Drake et al., 1999), levando por sua vez, à redução do potencial fotossintético, ou seja, à *down-regulation* (ou aclimatação negativa) da fotossíntese. Por outro lado, o aumento da  $[\text{CO}_2]$  poderá contrariar o efeito da maior solubilidade (e difusão na célula) do  $\text{O}_2$  relativamente ao  $\text{CO}_2$  à temperaturas mais altas, pelo que é esperado que os efeitos positivos do aumento da  $[\text{CO}_2]$  sejam superiores a altas temperaturas (Polley, 2002; DaMatta et al., 2010).

Dados recentes mostraram ausência de *down-regulation* da fotossíntese com aumento da  $[\text{CO}_2]$  ao fim de um ano a  $25/20 \text{ }^\circ\text{C}$  (Ramalho et al., 2013). Os dados de  $A_{max}$  mostraram que não houve de fato uma diminuição de investimento global nas estruturas (e funcionamento) da maquinaria fotossintética ( $25/20 \text{ }^\circ\text{C}$ ) nas plantas desenvolvidas em alta  $[\text{CO}_2]$ . De fato, em *C. arabica* cv. IPR 108 cultivado a  $700 \mu\text{L CO}_2 \text{ L}^{-1}$  observou-se maior investimento nas estruturas

foto-sintética, nomeadamente de enzimas como a RuBisCO e ribulose-5-fosfato cinase (Ru5PK) e nas taxas de transporte de elétrons máximas envolvendo ambos os fotossistemas, em todas as temperaturas estudadas, ainda que a 42/34 °C os valores tenham sido menores do que o controle (dados não apresentados). Por outro lado, constatou-se que o desenvolvimento a alta [CO<sub>2</sub>] tende a mitigar os efeitos negativos de altas temperaturas (Fig. 1).

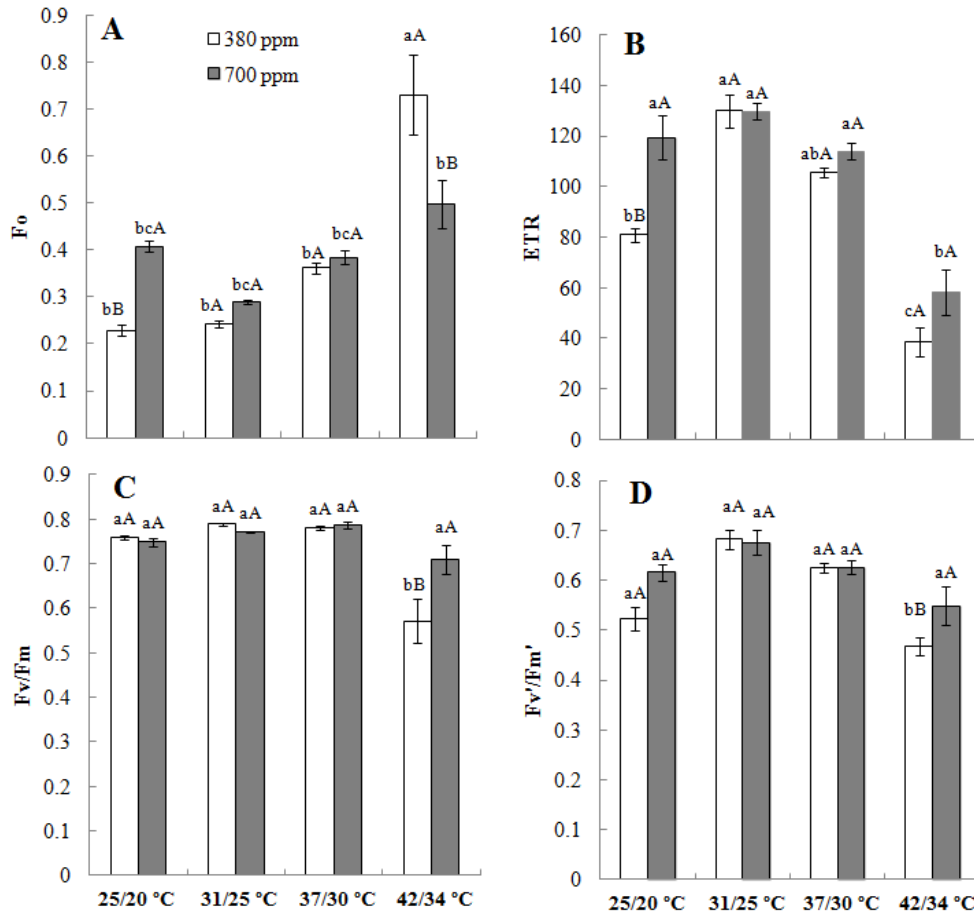


Figura 2 – Variação dos valores de fluorescência inicial (F<sub>o</sub>), eficiência fotoquímica máxima (F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>) e atual (F<sub>v</sub>'/F<sub>m</sub>') do PSII e do transporte linear de elétrons (ETR), em plantas de *C. arabica* cv. IPR 108 crescidas a 380 ou 700 μL CO<sub>2</sub> L<sup>-1</sup> e submetidas a aumento de temperatura em condições controladas. Cada barra representa a média ± erro padrão (n=5). Na comparação de médias, letras minúsculas comparam a mesma [CO<sub>2</sub>] nas diferentes temperaturas e as letras maiúsculas comparam as duas [CO<sub>2</sub>] na mesma temperatura.

Os parâmetros de fluorescência revelaram que a 42/34 °C nas plantas de 380 μL CO<sub>2</sub> L<sup>-1</sup> há um aumento de F<sub>o</sub>, paralelo com um decréscimo da eficiência fotoquímica do PSII (F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>) (2B, 2C e 2D) o que reflete a existência de danos irreversíveis (Pastenes and Horton, 1999). As membranas tilacóidais são particularmente sensíveis às altas temperaturas, sendo que comprometimento da fase fotoquímica da fotossíntese está entre os primeiros indicadores de sensibilidade a este estresse. Isto decorre, nomeadamente, do desacoplamento do transporte de elétrons com a síntese de ATP, danos ao PSII e da ocorrência de danos na ultraestrutura do cloroplasto (devido, por exemplo, à sobreprodução de espécies reativas de oxigênio) (Mano, 2002). O melhor desempenho à 42/34 °C nas plantas desenvolvidas em 700 μL CO<sub>2</sub> L<sup>-1</sup> pode estar relacionada com o fato de que, a maior disponibilidade de carbono permite um maior investimento/reforço nos mecanismos de defesa, sobretudo o sistema antioxidante, o qual já se mostrou crucial para outros estresses ambientais (Martins et al., 2014b; Ramalho et al., 2014), mas também pela manutenção de uma maior capacidade de uso fotoquímico de energia, já que essas plantas mantiveram os valores de A<sub>max</sub> próximos aos do controle.

Apesar desta maior tolerância da maquinaria foto-sintética ligada ao desenvolvimento em condições de CO<sub>2</sub> alto, deve-se salientar que o aumento da temperatura acima dos 35 °C, particularmente se associadas a uma estação seca prolongada, aumenta a probabilidade de formação de flores estéreis (tipo “estrelinha”) (Camargo & Camargo, 2001), aumenta o aborto de flores (Camargo, 2010), e a queima da flor antes da antese, afetando a germinação e crescimento do tubo polínico e consequentemente a fecundação do ovário, impossibilitando a produção do fruto (Custódio et al., 2014). Neste sentido, são necessários estudos complementares envolvendo os aspectos florais.

## CONCLUSÕES

A atividade fotossintética de plantas de *C. arabica* cv. IPR 108 não é negativamente afetada até 37/30 °C nas plantas desenvolvidas em CO<sub>2</sub> alto, ou seja, em temperaturas bem acima das usualmente aceitas como ótimas. Além disso, o aumento atmosférico da [CO<sub>2</sub>] possibilita a preservação da maquinaria fotossintética (em termos globais refletido na  $A_{max}$ , e na manutenção da eficiência fotoquímica do PSII) em temperaturas elevadas em *C. arabica* cv. IPR 108, o que é bastante relevante considerando as possíveis alterações conjuntas destas duas variáveis ambientais.

## AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao Dr. Tumoru Sera (IAPAR, Brasil) pela disponibilização de semente do genótipo estudado. Este trabalho foi financiado pela Fundação para a Ciência e Tecnologia, Portugal, enquadrado no projecto PTDC/AGR-PRO/3386/2012 (*ClimaCoffee*) e pela bolsa SFRH/BPD/ 47563/2008 (Ana S.Fortunato), co-financiada pelo programa POPH, subsidiado pelo Fundo Social Europeu. Agradecimentos são ainda devidos à CAPES, Brasil, pelas bolsas de PDSE 12226/12-2 (Lima D. Martins), 0427-14-4 (Weverton P. Rodrigues) e 0343-14-5 (Madlles Q. Martins) e ao CNPq por Bolsas de Produtividade Científica (Eliemar Campostrini e Fábio M. DaMatta).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AINSWORTH, E.A.; ROGERS, A. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO<sub>2</sub>]: mechanisms and environmental interactions. *Plant Cell & Environment*, v. 30, p. 258-270, 2007.
- ASSAD, E.D.; PINTO, H.S.; ZULLO JR, J.; ÁVILA, A.M.H. Impacto das mudanças climáticas no zoneamento agroclimático do café no Brasil. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v.39, n. 11, p. 1057-1064, 2004.
- CAMARGO, M.B.P. The impact of climatic variability and climate change on arabic coffee crop in Brazil. *Bragantia*, v. 69, n. 1, p. 239-247, 2010.
- CAMARGO, A.P.; CAMARGO, M.B.P. Definition and outline for the phenological phases of arabic coffee under brazilian tropical conditions. *Bragantia*, v. 60, p. 65-68, 2001.
- CONAB. Café Brasil: Série histórica de produção: Disponível em: [http://www.conab.gov.br/OlalaCMS/uploads/arquivos/15\\_01\\_14\\_11\\_57\\_33\\_boletim\\_cafe\\_janeiro\\_2015.pdf](http://www.conab.gov.br/OlalaCMS/uploads/arquivos/15_01_14_11_57_33_boletim_cafe_janeiro_2015.pdf). Acesso em 27 de março de 2015.
- CUSTÓDIO, A.A.P.; LEMOS, L.B.; MINGOTTE, F.L.C.; BARBOSA, J.C.; POLLO, G.Z.; SANTOS, H.M. Florescimento de cafeeiros sob manejos de irrigação faces de exposição solar e posições na planta. *Coffee Science*, v. 9, n. 2, p. 245-257, 2014.
- DaMATTA, F.M.; GRANDIS, A.; ARENQUE, B.C.; BUCKERIDGE, M.S. Impacts of climate changes on crop physiology and food quality. *Food Research International*, v 43, p. 1814-1823, 2010.
- DaMATTA, F.M.; RAMALHO, J.D.C. Impacts of drought and temperature stress on coffee physiology and production: A review. *Brazilian Journal Plant Physiology*, v. 18, p. 55-81, 2006.
- DAVIS, A.P.; GOLE, T.W.; BAENA, S.; MOAT, J. The impact of climate change on indigenous arabica coffee (*Coffea arabica*): predicting future trends and identifying priorities. *PLoS ONE*, v. 7, n. 11, p. e47981, 2012.
- DAVIS, A.P.; TOSH, J.; RUCH, N.; FAY, M.F. Growing coffee: *Psilanthus* (Rubiaceae) subsumed on the basis of molecular and morphological data; implications for the size, morphology, distribution and evolutionary history of *Coffea*. *Botanical Journal of the Linnean Society*. v. 167, p. 357-377, 2011.
- DRAKE, B.G.; AZCON-BIETO, J.; BERRY, J.; BUNCE, J.; DIJKSTRA, P.; FARRAR, J.; GIFFORD, R.M.; GONZALEZ-MELER, M. A.; KOCH, G.; LAMBERS, H.; SIEDOW, J.; WULLSCHLEGER, S. Does elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration inhibit mitochondrial respiration in green plants? *Plant, Cell and Environment*, v. 22, p. 649-657, 1999.
- DRAKE, B.G.; GONZALEZ-MELER, M.A.; LONG, S.P. More efficient plants: A consequence of rising atmospheric CO<sub>2</sub>? *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, v. 48, p. 609-639, 1997.
- ICO (International Coffee Organization). Trade statistics. Disponível em: <http://www.ico.org/prices/m1.htm>. Acesso, 26 de Março, 2015.
- IPCC. Intergovernmental panel on climate change. Working group III. Mitigation of Climate Change. 99.p. [http://report.mitigation2014.org/drafts/final-draft-postplenary/ipcc\\_wg3\\_ar5\\_final-draft\\_postplenary\\_technical-summary.pdf](http://report.mitigation2014.org/drafts/final-draft-postplenary/ipcc_wg3_ar5_final-draft_postplenary_technical-summary.pdf). 2014.
- LONG, S.P.; AINSWORTH, E.A.; ROGERS, A.; ORT, D.R. Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future. *Annual Review of Plant Biology*, v. 55, p. 591-628, 2004.
- MANO, J. Early events in environmental stresses in plants - Induction mechanisms of oxidative stress. In: INZÉ D, VAN MONTAGU M (eds), *Oxidative Stress in Plants*, pp.217-245. Taylor & Francis, London, 2002.
- MARTINS, L.D.; TOMAZ, M.A.; LIDON, F.C.; DaMATTA, F.M.; RAMALHO, J.C. Combined effects of elevated [CO<sub>2</sub>] and high temperature on leaf mineral balance in *Coffea* spp. plants. *Climatic Change* (aceite). 2014a, (DOI: 10.1007/s10584-014-1236-7).

- MARTINS, S.C.V.; ARAÚJO, W.A.; TOHGE, T.; FERNIE, A.R.; DaMATTA, F.M. High-light-acclimated coffee plants the metabolic machinery is adjusted to avoid oxidative stress rather than to benefit from extra light enhancement in photosynthetic yield. *PLoS ONE*, v. 9, p. e94862, 2014b.
- OLIVEIRA, V.F.; ZAIDAN, L.B.P.; BRAGA, M.R.; AIDAR, M.P.M.; CARVALHO, M.A.M. Elevated CO<sub>2</sub> atmosphere promotes plant growth and inulin production in the cerrado species *Vernonia herbacea*. *Functional Plant Biology*, v. 37, p. 223-231, 2010.
- PASTENES, C.; HORTON, H. Resistance of photosynthesis to high temperature in two bean varieties (*Phaseolus vulgaris* L.). *Photosynthesis Research*, v. 62, p.62, 197–203, 1999.
- POLLEY, H.W. Implications of atmospheric and climate change for crop yield. *Crop Science*, v. 42, p. 131-140, 2002.
- RAMALHO, J.C.; DaMATTA, F.M.; RODRIGUES, A.P.; SCOTTI-CAMPOS, P.; PAIS, I.; BATISTA-SANTOS, P.; PARTELLI, F.L.; RIBEIRO, A.; LIDON, F.C.; LEITÃO, A.E. Cold impact and acclimation response of *Coffea* spp. plants. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, v. 26, p. 5-18, 2014.
- RAMALHO, J.C.; RODRIGUES, A.P.; SEMEDO, J.N. ; PAIS, I.P.; MARTINS, L.D.; SIMÕES-COSTA, S.C.; LEITÃO, A.E.; FORTUNATO, A.S.; BATISTA-SANTOS, P.; PALOS, I.M.; TOMAZ, M.A.; SCOTTI-CAMPOS, P.; LIDON, F.C.; DaMATTA, F.M. Sustained photosynthetic performance of *Coffea* spp. under long-term enhanced [CO<sub>2</sub>]. *PLoS ONE*, v. 8, n. 12, p. e82712, 2013.
- WAHID, A.; GELANI, S.; ASHRAF, M; FOOLAD, M.R. Heat tolerance in plants: An overview. *Environmental and Experimental Botany*, v. 61, p. 199-223, 2007.
- WISE, R.R.; OLSON, A.J.; SCHRADER, S.M.; SHARKEY, T.D. Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in field-grown Pima cotton plants at high temperature. *Plant Cell & Environment*, v. 27, p. 717-724, 2004.