

DENSIDADE ESTOMÁTICA E DE VENAÇÃO FOLIAR COMO INDICADORES DE TOLERÂNCIA À SECA EM *Coffea* spp.: UMA BREVE REVISÃO

Gabriel Permanhane da Silva¹, Leticia Rigo Tavares², Danilo Rodrigues Amaral², Gabriella Silva de Aguiar², Gustavo Miranda Cremonini², Taís Cristina Bastos Soares².

¹Universidade Estadual do Norte Fluminense – UENF, Av. Alberto Lamego, 2000 - Parque California - 28013-602 - Campos dos Goytacazes - RJ, Brasil, permanhaneg@gmail.com.

²Universidade Federal do Espírito Santo – UFES, Alto Universitário, S/N – Guararema - 29500-000-Alegre-ES, Brasil, leticiarigot@hotmail.com, danilorodriguesamaralipanema@hotmail.com, gabriella.aguiar23@gmail.com, gustavom.cremonini@gmail.com, tais.soares@ufes.br.

Resumo

Este trabalho teve como objetivo revisar a literatura sobre a variabilidade intraespecífica da densidade estomática (DE) e da densidade de venação foliar (DV) em *Coffea canephora* e *C. arabica*, avaliando sua responsividade ao déficit hídrico e impacto fisiológico. A metodologia consistiu em uma revisão sistemática de artigos científicos indexados nas bases *Scopus*, *Web of Science*, *ScienceDirect*, *SciELO* e *Google Scholar*. Após a aplicação dos critérios de inclusão, 14 artigos foram avaliados em detalhe, sendo 8 selecionados para análise final. A maioria concentrou-se em DE, especialmente em *C. canephora*, enquanto DV em *C. arabica* permanece pouco explorada. Os achados indicaram alta variabilidade intraespecífica de DE em *C. canephora* e maior DV associada à tolerância em alguns genótipos de *C. arabica*. Genótipos tolerantes tendem a apresentar maior DV e ajustes em DE que favorecem eficiência hidráulica e fotossintética. Conclui-se que DE e DV apresentam potencial como marcadores morfoanatômicos de tolerância à seca, mas a variabilidade e a influência ambiental limitam generalizações.

Palavras-chave: Cafeicultura. Déficit hídrico. Eficiência hidráulica. Morfologia foliar.

Área do Conhecimento: Ciências biológicas (Botânica).

Introdução

A cafeicultura enfrenta limitações crescentes devido às mudanças climáticas, com aumento das temperaturas médias e eventos extremos, como secas e ondas de calor, que impactam diretamente a produção de café (Haworth et al., 2018). Tais desafios reforçam a necessidade de desenvolver cultivares mais adaptadas à seca e às temperaturas extremas, garantindo a sustentabilidade da produção (Dos Santos et al., 2022). Para tanto, é fundamental que as plantas possuam mecanismos que minimizem os impactos fisiológicos e bioquímicos desses estresses (Ramalho et al., 1998; Fortunato et al., 2010), estimulando a busca por genótipos promissores com características anatômicas e vegetativas associadas à tolerância ao déficit hídrico.

A seleção precoce baseada em índices que combinam múltiplas características pode ser eficaz para identificar plantas resilientes (Gama et al., 2017; Oliveira et al., 2018; Viana et al., 2018a, b; Locatelli et al., 2019). A anatomia foliar, influenciada pelo ambiente e especialmente pela disponibilidade hídrica, desempenha papel essencial no desenvolvimento das folhas (Castro et al., 2009). Nos cafeeiros, observa-se plasticidade anatômica frente a condições ambientais, incluindo variações no parênquima paliádico e esponjoso, além das dimensões estomáticas (Nascimento et al., 2006; Pinheiro et al., 2005; Ramiro et al., 2004). Características foliares e anatômicas têm se mostrado promissoras para seleção de genótipos de *C. arabica* (Castanheira et al., 2016) e *C. canephora* (Giles et al., 2019).

A eficiência do uso de água (EUA) - razão entre fotossíntese e transpiração - está ligada às características hidráulicas das folhas, sendo pouco estudada em espécies de café, apesar do impacto direto na fotossíntese e produtividade (Nardini, 2014). Duas variáveis se destacam por apresentar variação intraespecífica sob déficit hídrico: (1) densidade estomática, ou relação entre frequência de

A Ciência do NANO e seu impacto transformador no MACRO

estômatos e área foliar, e (2) densidade da rede vascular, representada pela relação entre comprimento das veias e área foliar. Diante disso, este trabalho realiza uma revisão de literatura sobre a variabilidade intraespecífica de densidade estomática (DE) e de venação foliar (DV) em *C. canephora* e *C. arabica*, sua responsividade ao déficit hídrico e impacto sobre a fisiologia das plantas, fornecendo subsídios para a seleção de genótipos mais tolerantes e para a sustentabilidade da cafeicultura frente às mudanças climáticas.

Metodologia

Este trabalho é uma revisão sistemática da literatura, baseada em artigos científicos das bases *Scopus*, *Web of Science*, *ScienceDirect*, *SciELO* e *Google Scholar*. As buscas combinaram palavras-chave em português e inglês, incluindo *Coffea canephora*, *Coffea arabica*, “drought tolerance”, “leaf venation density”, “stomatal density” e “leaf anatomy”. Foram identificados 72 trabalhos, dos quais 58 foram excluídos por não atenderem aos critérios de inclusão (tema, tipo de estudo ou ausência de dados anatômicos/ecofisiológicos). Assim, 14 artigos foram avaliados em detalhe, resultando em 8 publicações que compuseram a análise final. A seleção considerou a pertinência ao tema e a apresentação de dados anatômicos, fisiológicos ou ecofisiológicos relacionados à densidade de venação (DV) e densidade estomática (DE) em *Coffea* spp., avaliada a partir da leitura de títulos, resumos e, quando necessário, do texto completo. Os dados extraídos foram organizados em quadros comparativos e sintetizados de forma descritiva, destacando convergências e divergências entre os estudos. O foco principal foi o potencial de DV e DE como marcadores morfoanatômicos de tolerância à seca, oferecendo subsídios para a seleção de genótipos mais adaptados a condições de déficit hídrico.

Resultados

Dos oito trabalhos selecionados, cinco foram realizados em *Coffea canephora* e três em *Coffea arabica*. Em *C. canephora*, dois estudos avaliaram densidade de venação (DV) e três densidade estomática (DE), enquanto em *C. arabica* apenas um estudo analisou DV e dois DE. A literatura concentra-se principalmente em DE, especialmente em *C. canephora*, enquanto DV em *C. arabica* permanece pouco explorada.

Em relação à DV, Menezes-Silva et al. (2015) avaliaram oito genótipos de *C. canephora* submetidos a déficit hídrico, incluindo genótipos tolerantes, moderadamente tolerantes, suscetíveis e extremamente suscetíveis, e não observaram diferenças significativas de DV entre os genótipos, nem padrões claros de resposta à irrigação. Max et al. (2023), analisando 11 genótipos cultivados na Amazônia sob condições de campo sem restrição hídrica, identificaram correlação positiva entre DV, condutância estomática (g_s) e condutância hidráulica foliar (K_l), indicando que genótipos mais produtivos dependem de transporte hídrico eficiente. Em *C. arabica*, Nardini et al. (2014) mostraram que o genótipo Bourbon, tolerante à seca, apresentou maior DV em relação a três genótipos suscetíveis, associado a K_l e P_{50} elevados.

Quanto à DE, Dubberstein et al. (2021) relataram ampla variabilidade em 43 genótipos de *C. canephora* sob alta demanda evaporativa (VPD) e sem restrição hídrica, observando que genótipos com maior DE apresentavam estômatos menores, favorecendo respostas estomáticas mais eficientes sob déficit hídrico. Machado-Filho et al. (2021) identificaram maior DE em clones tolerantes, correlacionada a aumento de g_s e taxa fotossintética (A). Contudo, em estudo subsequente, Machado-Filho et al. (2024) não detectaram diferenças significativas entre os genótipos, indicando que a relação entre DE e tolerância à seca depende de fatores ambientais ou genéticos. Em *C. arabica*, Melo et al. (2007) observaram aumento de DE em mudas da cultivar Siriema submetidas a estresse hídrico, acompanhado de alterações no formato estomático. Santos et al. (2022), por outro lado, registraram redução de DE durante o período seco em genótipos do Híbrido de Timor, sugerindo estratégias adaptativas distintas dependendo do genótipo e do contexto ambiental.

A Ciência do NANO e seu impacto transformador no MACRO

Tabela 1 – Principais achados estudo por estudo sobre densidade de venação (DV) e densidade estomática (DE) em *Coffea canephora* e *Coffea arabica*. A tabela apresenta o tipo de dado avaliado, resultados observados e referência de cada estudo. Símbolos indicam tendências: ↑ aumento, ↓ diminuição, ~ sem mudança significativa.

Espécie	Tipo	Principais apontamentos	Referência
<i>C. canephora</i>	DV	~ Sem diferença entre genótipos; ~ Sem responsividade à irrigação	Menezes-Silva et al., 2015
<i>C. canephora</i>	DV	↑ Correlação positiva com g_s e K_i ; ~ Variabilidade não testada estatisticamente	Max et al., 2023
<i>C. canephora</i>	DE	↑ Alta variabilidade entre genótipos; ↑ Aumento correlacionado com diminuição do tamanho dos estômatos	Dubberstein et al., 2021
<i>C. canephora</i>	DE	↑ Genótipo tolerante com maior DE → aumento de g_s e A	Machado-Filho et al., 2021
<i>C. canephora</i>	DE	~ Sem diferenças significativas entre genótipos	Machado-Filho et al., 2024
<i>C. arabica</i>	DV	↑ Genótipo Bourbon (tolerante) com maior DV; ↑ DV elevada associada a aumento de K_i e P_{50}	Nardini et al., 2014
<i>C. arabica</i>	DE	↓ Diminuição de DE no período seco	Santos et al., 2022
<i>C. arabica</i>	DE	↑ Aumento de DE sob estresse hídrico	Melo et al., 2024

Fonte: Os autores (2025).

Discussão

Os achados indicam que tanto DV quanto DE influenciam a tolerância ao déficit hídrico em *Coffea* spp., embora a consistência desses efeitos varie entre espécies, genótipos e condições experimentais. A DV está associada à eficiência hidráulica foliar e à resistência à embolia, conferindo redundância vascular e reduzindo a vulnerabilidade à cavitação (Sack et al., 2008; Scoffoni et al., 2011). Em *C. arabica*, o maior DV em genótipos tolerantes, associado a K_i e P_{50} elevados, reforça essa associação (Nardini et al., 2014). Em *C. canephora*, Menezes-Silva et al. (2015) não detectaram diferenças significativas, mas Max et al. (2023) indicaram correlação positiva entre DV, g_s e K_i , sugerindo que genótipos mais produtivos dependem de transporte hídrico eficiente para sustentar maior taxa de transpiração e fotossíntese (Scoffoni et al., 2016; Brodribb et al., 2017).

A DE regula a troca gasosa e influencia diretamente g_s e A. Dubberstein et al. (2021) mostraram que genótipos com maior DE e estômatos menores podem responder melhor ao déficit hídrico, enquanto Machado-Filho et al. (2021) observaram maior DE em clones tolerantes, correlacionada a aumento de g_s e A. Entretanto, Machado-Filho et al. (2024) não detectaram diferenças significativas entre os mesmos genótipos, indicando dependência de fatores ambientais ou genéticos. Em *C. arabica*, respostas divergentes foram observadas: Melo et al. (2024) registraram aumento de DE e modificações estomáticas adaptativas, enquanto Santos et al. (2022) observaram redução de DE, evidenciando estratégias adaptativas distintas.

Esses resultados refletem limitações difusivas típicas de *Coffea*, em que A e g_s são reduzidas sob alta demanda evaporativa (VPD), tornando o transporte eficiente de água essencial para manter o desempenho fisiológico (Damatta et al., 2018). Ajustes morfoanatômicos, como maior densidade de venação e estômatos menores e numerosos, representam estratégias coordenadas para maximizar g_s e fotossíntese e mitigar efeitos do déficit hídrico (Brodribb et al., 2007; Brodribb; Jordan, 2011; Scoffoni et al., 2016).

A literatura evidencia lacunas importantes: poucos estudos avaliam DV em *C. arabica*, e a maioria das investigações sobre DE em *C. canephora* apresenta resultados inconsistentes. Estudos futuros devem priorizar maior diversidade genética, padronização de condições experimentais e avaliação detalhada de características morfoanatômicas, como tamanho estomático e densidade de células epidérmicas, permitindo análise precisa da responsividade de DV e DE ao déficit hídrico (Dubberstein et al., 2021; Melo et al., 2024).

Conclusão

A densidade de venação (DV) e a densidade estomática (DE) destacam-se como potenciais marcadores morfoanatômicos de tolerância à seca em *Coffea* spp., embora a variabilidade intra e interespecífica e a influência ambiental limitem conclusões generalizadas. Genótipos tolerantes tendem a apresentar maior DV e ajustes na DE que favorecem a eficiência hidráulica e fotossintética. Estudos adicionais, com maior diversidade genética e condições experimentais padronizadas, são necessários para compreender plenamente os mecanismos morfofisiológicos subjacentes à adaptação ao déficit hídrico.

Referências

BRODRIBB, T.J.; MCADAM, S.A.; CARINS MURPHY, M.R. Xylem and stomata, coordinated through time and space. **Plant, Cell & Environment**, 40, 872–880. 2017.

CASTANHEIRA, D. T., REZENDE, T. T., BALIZA, D. P., GUEDES, J. M., CARVALHO, S. P., GUIMARÃES, R. J., & VIANA, M. T. R. Potential use of anatomical and physiological characteristics in the selection of coffee progenies. **Coffee Science**, 11(3), 375- 386. 2016. doi: 10.25186/cs.v11i3.1105.

CASTRO, E. M. DE, PEREIRA, F. J., & PAIVA, R. **Histologia vegetal: estrutura e função de órgãos vegetativos**. Lavras: UFLA. 2009.

DAMATTA, F.M., AVILA, R.T., CARDOSO, A.A., MARTINS, S.C.V. & RAMALHO, J.C. Physiological and agronomic performance of the coffee crop in the context of climate change and global warming: a review. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, 66, 5264–5274. 2018.

DOS SANTOS, T. B.; FERREIRA, M. F. S.; MARQUES, I.; OLIVEIRA, S. C.; ZAIDAN, I. R.; OLIVEIRA, M. G.; RODRIGUES, W. P.; RIBAS, A. F.; GUYOT, R.; RAMALHO, J. C.; RIBEIRO-BARROS, A. I.; PEREIRA, L. F. P.; PARTELLI, F. L. Current Challenges and Genomic Advances Towards the Development Resilient Coffee Genotypes to Abiotic Stresses. In: Kole, C.. *Genomic Designing for Abiotic Stress Resistant Technical Crops*. Switzerland: **Springer Nature**, 2022. 41-70. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/978-3-031-05706-9>. Acesso em: 24 jun. 2025.

DUBBERSTEIN, Danielly et al. Diversity of leaf stomatal traits among *Coffea canephora* Pierre ex A. Froehner genotypes. **Agronomy**, v. 11, n. 6, p. 1126, 2021.

FORTUNATO, A. S.; LIDON, F. C.; BATISTA-SANTOS, P.; LEITÃO, A. E.; PAIS, I. P.; RIBEIRO, A. I.; RAMALHO, J. C. Biochemical and molecular characterization of the antioxidative system of *Coffea* sp. under cold conditions in genotypes with contrasting tolerance. **Journal of Plant Physiology**, v. 167, n. 5, p. 333-342, 2010. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2009.10.013>. Acesso: 15 fev. 2025.

GAMA, T. C. P. DA, SALES, J. C., JR., CASTANHEIRA, D. T., SILVEIRA, H. R. DE O., & AZEVEDO, H. P. A. DE. Anatomy and physiology of leaf coffee plants in different fertilizing levels. **Coffee Science**, 12(1), 42-48. 2017. doi:10.25186/cs.v12i1.1195.

GILES, J. A. D., FERREIRA, A. D., PARTELLI, F. L., AOYAMA, E. M., RAMALHO, J. C., FERREIRA, A., & FALQUETO, A. R. Divergence and genetic parameters between *coffea* sp. genotypes based in foliar morphoanatomical traits. **Scientia Horticulturae**, 245(1), 231-236. 2019. doi: 10.1016/j.scienta.2018.09.038.

HAWORTH, M.; MARINO, G.; BRUNETTI, C.; KILLI, D.; DE CARLO, A.; CENTRITTO, M. The Impact of Heat Stress and Water Deficit on the Photosynthetic and Stomatal Physiology of Olive (*Olea europaea* L.) - A Case Study of the 2017 Heat Wave. **Plants**, v. 7, n. 4, p. 76, 2018. Disponível em: <https://dx.doi.org/10.3390/plants7040076>. Acesso em: 24 jun. 2025.

A Ciência do NANO e seu impacto transformador no MACRO

LOCATELLI, G., PIO, R., BISI, R. B., SOUZA, F. B. M. DE, VIANA, M. T. R., & FARIAS, D. H. Leaf anatomy of apple trees during seasonal periods under subtropical conditions. **Hortscience**, 54(11), 1887-1895, 2019. doi:10.21273/HORTSCI14205-19.

MACHADO FILHO, J. A. et al. Hydraulic conductivity and photosynthetic capacity of seedlings of *Coffea canephora* genotypes. **Photosynthetica**, v. 62, n. 4, p. 351, 2024.

MACHADO-FILHO, Jose Altino et al. Linking root and stem hydraulic traits to leaf physiological parameters in *Coffea canephora* clones with contrasting drought tolerance. **Journal of plant physiology**, v. 258, p. 153355, 2021.

MENEZES-SILVA, P.E., CAVATTE, P.C., MARTINS, S.C.V., REIS, J.V., PEREIRA, L.F., ÁVILA, R.T. ET ALET AL. (2015) Wood density, but not leaf hydraulic architecture, is associated with drought tolerance in clones of *Coffea canephora*. **Trees**, 29, 1687–1697.

MAX, Aldo Custódio et al. A bitter future for coffee production? Physiological traits associated with yield reveal high vulnerability to hydraulic failure in *Coffea canephora*. **Plant, Cell & Environment**, v. 46, n. 3, p. 764-779, 2023.

MELO, H.C. ET ALET AL. Alterações anatômicas e fisiológicas em *Setaria anceps* Stapf ex Massey e *Paspalum paniculatum* L. sob condições de déficit hídrico. **Hoehnea**, 34(2):145-153, 2007.

NARDINI, A.; ÖUNAPUU-PIKAS, E. ; SAVI, T. When smaller is better: leaf hydraulic conductance and drought vulnerability correlate to leaf size and venation density across four *Coffea arabica* genotypes. **Functional Plant Biology**, v. 41, n. 9, p. 972-982, 2014.

NASCIMENTO, E. A. et al. Alterações morfofisiológicas em folhas de cafeeiro (*Coffea arabica* L.) consorciado com seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.). **Ciência Rural**, v. 36, n. 03, p. 852-857, 2006.

OLIVEIRA, I.; MEYER, A.; AFONSO, S.; GONÇALVES, B. Compared leaf anatomy and water relations of commercial and traditional *Prunus dulcis* (Mill.) cultivars under rain-fed conditions. **Scientia Horticulturae**, v. 229, n. 1, p. 226-232, 2018.

PINHEIRO, H. A. et al. Drought tolerance is associated with rooting depth and stomatal control of water use in clones of *Coffea canephora*. **Annals of Botany**, v. 96, n. 01, p. 101-108, 2005.

RAMIRO, D. A. et al. Anatomical characterization of leaves from coffee plants resistant and susceptible to leaf miner. **Bragantia**, v. 63, n. 03, p. 363-367, 2004.

RAMALHO, JC; CAMPOS, OS; TEIXEIRA, M; NUNES, MA. Nitrogen dependent changes in antioxidant systems and in fatty acid composition of chloroplast membranes from *Coffea arabica* L. plants submitted to high irradiance. **Plant Science**, 135(2):115–124. 1998.

SANTOS, CYNTIA STEPHÂNIA DOS ET ALET AL. Adaptations to the drought season and impacts on the yield of 'Híbrido de Timor' coffee tree in the Minas Gerais State Cerrado (Brazilian Savanna). **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 52, p. e72448, 2022.

SACK L, DIETRICH EM, STREETER CM, SÁNCHEZ-GÓMEZ D, HOLBROOK NM. Leaf palmate venation and vascular redundancy confer tolerance to hydraulic disruption. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 105, 1567–1572. 2008. doi:10.1073/pnas.0709333105.

SCOFFONI C, RAWLS M, MCKOWN A, COCHARD H, SACK L. Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: relationship to leaf size and venation architecture. **Plant Physiology**, 156, 832–843. doi:10.1104/pp.111.173856. 2011.

A Ciência do NANO e seu impacto transformador no MACRO

SCOFFONI, C., CHATELET, D.S., PASQUET-KOK, J., RAWLS, M., DONOGHUE, M.J., EDWARDS, E.J. ET AL. Hydraulic basis for the evolution of photosynthetic productivity. **Nature Plants**, 2, 16072. 2016.

VIANA, M. T. R., GAMA, T. C. P. DA, GUEDES, J. M., GUIMARÃES, R. J., AZEVEDO, H. P. A. DE, CASTANHEIRA, D. T., & NAVES, V. L. Genetic divergence between coffee genotypes resistant to rust based on anatomical features. **Revista de Ciências Agroveterinárias**, 17(4), 547-555. 2018. doi: 10.5965/223811711732018547.

Agradecimentos

À CAPES, FAPES, UFES e Incaper.