

Fotossíntese, relações hídricas e crescimento de cafeeiros jovens em relação à disponibilidade de fósforo

Leandro da Silva⁽¹⁾, Paulo Eduardo Ribeiro Marchiori⁽¹⁾, Cíntia Pinheiro Maciel⁽¹⁾,
Eduardo Caruso Machado⁽¹⁾ e Rafael Vasconcelos Ribeiro⁽¹⁾

⁽¹⁾Instituto Agronômico, Centro de Pesquisa e Desenvolvimento em Ecofisiologia e Biofísica, Av. Barão de Itapura, nº 1.481, Botafogo, CEP 13012-970 Campinas, SP. E-mail: leandrog08@gmail.com, marchiori.paulo@gmail.com, cintiapinheirom@gmail.com, caruso@iac.sp.gov.br, rafael@iac.sp.gov.br

Resumo – O objetivo deste trabalho foi avaliar de que maneira a alta disponibilidade de fósforo no solo afeta a fotossíntese e o crescimento de mudas de cafeeiro arábica (*Coffea arabica*). Mudas da cultivar Ouro Verde com aproximadamente quatro meses de idade, cultivadas com boa disponibilidade hídrica, foram submetidas a três tratamentos quanto à disponibilidade de fósforo: quantidade recomendada de P, na literatura (PA); duas vezes a dosagem utilizada em PA (P+); e sem adição de P ao solo (P-). Após 70 dias da aplicação dos tratamentos, foram avaliados: as trocas gasosas, a atividade fotoquímica, o potencial de água da folha, a condutância hidráulica da planta (K_L), a partição de matéria seca na planta, os teores de pigmentos e carboidratos, e a composição química das folhas. O tratamento P- influenciou negativamente a fotossíntese, e levou à restrição do crescimento das plantas. As plantas do tratamento P+ apresentaram maior teor foliar de P ($\sim 1,9 \text{ g kg}^{-1}$), com incrementos na assimilação de CO_2 , na eficiência instantânea de carboxilação e na atividade fotoquímica – maior eficiência do fotossistema II e maior transporte aparente de elétrons – em relação às plantas do tratamento PA. Houve aumento em K_L , maior teor de carboidratos foliares e maior teor de clorofila nas plantas que receberam o dobro da dose recomendada de P, as quais apresentaram maior produção de matéria seca em relação às de PA e P-.

Termos para indexação: *Coffea arabica*, adubação fosfatada, carboidratos, fotoquímica, trocas gasosas.

Photosynthesis, water relations and growth of young coffee plants according to phosphorus availability

Abstract – The objective of this work was to evaluate how high soil phosphorus (P) availability affects the photosynthesis and growth of young coffee arabica plants (*Coffea arabica*). Four months old coffee seedlings of the Ouro Verde cultivar, cultivated in good hydric conditions, were exposed to three P availability treatments: P dosage recommended in the literature (RP); two times the recommended dosage (P+); and without P (P-). Seventy days after treatment application, evaluations of leaf gas exchange, photochemical activity, leaf water potential, plant hydraulic conductance (K_L), dry matter partitioning, leaf contents of pigments and carbohydrates, and leaf chemical composition were done. The treatment without P caused reduction in photosynthesis, leading to lower plant growth. The plants of the P+ treatment showed the highest leaf P concentrations ($\sim 1.9 \text{ g kg}^{-1}$), with increasing leaf CO_2 assimilation and instantaneous carboxylation efficiency, and higher photochemical activity – higher effective quantum efficiency of photosystem II and apparent electron transport rate – when compared to plants exposed to RP treatment. Plants exposed to the double P recommended dosage exhibited higher K_L , higher leaf carbohydrate content and higher chlorophyll content, resulting in higher dry matter production as compared to RP and P-.

Index terms: *Coffea arabica*, phosphate fertilization, carbohydrates, photochemistry, gas exchange.

Introdução

O cafeeiro (*Coffea arabica* L.) é uma planta sensível a desequilíbrios nutricionais e, por isso, tecnologias que permitam maior eficiência produtiva são desejáveis (Reis Junior & Martinez, 2002). Em relação à adubação fosfatada, sabe-se que a falta desse nutriente causa distúrbios imediatos no metabolismo e no desenvolvimento das plantas (Lawlor & Cornic, 2002).

Decréscimos da ciclagem de P entre o citoplasma e o estroma, gerados por redução da absorção de P no solo (Hendrickson et al., 2004; Santos et al., 2006), podem levar a diminuições no consumo e na produção de ATP e NADPH, menor carboxilação/regeneração de RuBP (Shubhra et al., 2004), decréscimo na expressão de genes relacionados à fotossíntese (Lawlor & Cornic, 2002), fechamento estomático (Flügge et al., 2003) e menor condutância do mesófilo (Lawlor & Cornic, 2002).

Portanto, o resultado final seria o comprometimento da atividade fotossintética das plantas, com possível redução de seu crescimento e desenvolvimento.

A disponibilidade adequada de P proporciona cafeeiros bem desenvolvidos e vigorosos, o que, em última instância, determina boas produções. Observações de campo têm demonstrado que há aumento da produtividade com o uso de adubo fosfatado acima das quantidades recomendadas. Todavia, a maior parte dos estudos publicados sobre a presença de P se referem aos efeitos da baixa disponibilidade desse elemento no metabolismo vegetal, crescimento e nutrição das plantas (López-Bucio et al., 2002; Hendrickson et al., 2004; Reis Junior & Martinez, 2002), com pouca ênfase aos possíveis efeitos de altas concentrações desse nutriente no solo. Assim, ampliar o conhecimento sobre a fisiologia de cafeeiros em relação à aplicação excessiva de P no solo é fundamental para o melhor entendimento do metabolismo desse nutriente nas plantas.

O objetivo deste trabalho foi avaliar como a alta disponibilidade de fósforo (P) no solo afeta a fotossíntese e o crescimento de mudas de cafeeiro arábica em condição de boa disponibilidade hídrica.

Material e Métodos

Mudas de cafeeiro arábica, cultivar Ouro Verde, com aproximadamente quatro meses de idade, foram plantadas em potes de plástico de 9 dm³ e cultivadas em casa-de-vegetação. No momento do transplantio, o solo aderido às raízes das plantas foi retirado para que a disponibilidade inicial de P fosse homogênea nas plantas de todos os tratamentos. A fase experimental teve início 15 dias após o transplantio, apenas quando as plantas mostraram sintomas de recuperação vegetativa, revelados pelo lançamento de novo par de folhas. As plantas cresceram livres de patógenos e pragas e sob boa disponibilidade hídrica, com o solo mantido próximo a 80% da capacidade de campo, com irrigações a cada dois dias.

O solo utilizado tinha a seguinte composição química, segundo métodos propostos por Raij et al. (2001): pH CaCl₂, 4,2; P, 2,0 mg dm⁻³; S, 14 mg dm⁻³; B, 0,26 mg dm⁻³; Cu, 2,0 mg dm⁻³; Fe, 55 mg dm⁻³; Mn, 3,0 mg dm⁻³; Zn, 0,6 mg dm⁻³; Al, 5,0 mmol_c dm⁻³; Ca, 7,0 mmol_c dm⁻³; Mg, 3,2 mmol_c dm⁻³; K, 1,1 mmol_c dm⁻³; SB, 11,0 mmol_c dm⁻³; CTC (pH 7,0), 50,7 mmol_c dm⁻³; V, 25% e MO, 25 g dm⁻³.

A adubação de plantio correspondeu à aplicação dos nutrientes nas seguintes doses em mg kg⁻¹ de solo: N, 60; P, 200 e K, 100, fornecidos na forma de uréia, fosfato monoamônico (MAP) e cloreto de potássio, respectivamente. Também foi adicionado calcário dolomítico com PRNT equivalente a 100%, utilizando-se 1 g kg⁻¹ de solo. A adubação pós-plantio foi realizada com N e K de forma parcelada – 3 g de N e de K por pote – em intervalos de 30 dias, durante dois meses. Após 30 dias do transplantio, procedeu-se ao fornecimento de micronutrientes via solução nutritiva, com a adição de 0,5 mg kg⁻¹ de B (H₃BO₃), 4,7 mg kg⁻¹ de Zn (ZnCl₂), 5 mg kg⁻¹ de Mn (MnCl₂) e 1 mg kg⁻¹ de Cu (CuSO₄ 5H₂O). Macronutrientes e micronutrientes foram fornecidos seguindo as recomendações para o cultivo de cafeeiros (Fazuoli et al., 1998).

As mudas de cafeeiro foram submetidas a três condições de disponibilidade de P: baixa disponibilidade, em que não se realizou adição de P ao solo (P-); disponibilidade recomendada, com adição de 286 mg kg⁻¹ de P₂O₅ (PA); e alta disponibilidade, com o dobro da dosagem utilizada em PA (P+). A adubação foi balanceada de tal forma que apenas o fósforo fosse variável em todos os tratamentos, e o fornecimento do P foi realizado na adubação de plantio, juntamente com os demais macronutrientes. Uma curva de incubação do solo com o MAP foi realizada para determinar a quantidade de fósforo disponível e não adsorvido para as plantas de acordo com a quantidade de adubo utilizada.

As plantas cresceram nas três condições de disponibilidade de fósforo até que os cafeeiros do tratamento P- exibissem sintomas de deficiência nutricional, após 70 dias do transplantio das mudas. Nesse momento, foram avaliadas características fisiológicas e biométricas, além do teor foliar de macronutrientes.

As avaliações da variação diurna das trocas gasosas, da fluorescência da clorofila e do potencial da água na folha foram realizadas em folhas maduras totalmente expandidas. As medidas consideraram a variação natural da radiação fotossinteticamente ativa (Q, máximo de 1.600 μmol m⁻² s⁻¹), temperatura entre 26,4 e 36,2 °C e e déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar com variação entre 1,8 e 3,4 kPa. A concentração de CO₂ no ar foi controlada e constante, de 380 μmol mol⁻¹.

Assimilação de CO₂ (P_N), condutância estomática (g_s), concentração intercelular de CO₂ (C_i) e transpiração

(E) foram avaliadas com um analisador de gases por infravermelho modelo Li-6400F (LI-COR, Inc., Lincoln, EUA). Os valores de P_N e C_I foram utilizados para o cálculo da eficiência instantânea de carboxilação (P_N/C_I). Medidas da emissão de fluorescência da clorofila foram realizadas com um fluorômetro modulado 6400-40 LCF, (LI-COR, Inc., Lincoln, EUA), integrado ao LI-6400F. A fluorescência mínima (F_0) e a máxima (F_M) foram monitoradas em tecidos foliares adaptados ao escuro (30 min) e a fluorescência instantânea (F_S) e máxima (F_M') em tecidos adaptados à luminosidade, pelo método do pulso de saturação ($\lambda = 630$ nm, $Q \sim 6000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 0,8 s). A fluorescência basal (F_0') foi medida após a excitação do fotossistema I com radiação vermelha-distante ($\lambda = 740$ nm, $Q \sim 5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 2,0 s). Com base nesses sinais, foram calculadas a fluorescência variável no escuro ($F_V = F_M - F_0$) e na luz ($\Delta F = F_M' - F_S$) e algumas variáveis fotoquímicas: eficiência quântica potencial (F_V/F_M) e efetiva ($\Delta F/F_M'$) do fotossistema II (FSII); transporte aparente de elétrons [ETR = $(Q \times \Delta F)/F_M' \times 0,5 \times 0,84$]; e coeficientes de extinção não-fotoquímica [NPQ = $(F_M - F_M')/F_M'$] e fotoquímica [$q_p = (F_M' - F_S)/(F_M' - F_0')$] da fluorescência (Rohacek, 2002). A relação ETR/ P_N foi utilizada para a estimativa do dreno alternativo de elétrons (Ribeiro et al., 2009).

O potencial da água na folha foi medido na antemãnhã (Ψ_{5h}) e às 13 h (Ψ_{13h}) com câmara de pressão modelo 3005 (Soil Moisture Equipment Corp., Santa Barbara, EUA). A condutância hidráulica aparente das plantas (K_L) foi calculada conforme descrito por Pinheiro et al. (2005): $K_L = \{(g_s \times DPV_L)/[(\Psi_{5h} - \Psi_{13h})Patm]\}$, em que DPV_L representa a diferença de pressão de vapor entre folha e ar e $Patm$ é a pressão atmosférica local.

Determinações dos teores de clorofila a e b e carotenóides (x + c) foram feitas em discos foliares de 0,9 cm de diâmetro. Os discos de massa fresca foram macerados com a adição de 5 mL de acetona a 80%, v/v, e o almofariz foi mantido resfriado em ambiente escurecido. Após centrifugação, a absorbância do sobrenadante foi avaliada em espectrofotômetro a 470, 646 e 663 nm. Os cálculos da concentração de pigmentos foram realizados conforme Lichtenthaler & Wellburn (1983).

Na determinação dos teores foliares de carboidratos, foram considerados os açúcares solúveis totais (AS), sacarose (Sac) e amido (AM), em amostras coletadas

às 13 h. O teor de carboidrato total não estrutural (AT) foi determinado indiretamente, sendo $AT = AS + AM$. A extração e a purificação dos açúcares solúveis para determinação de AS e Sac foram realizadas com uma solução de metanol:clorofórmio:água (MCW, 12:5:3, v/v) segundo Bielek & Turner (1966). A quantificação de Sac e AS foi realizada pelos métodos descritos por Dubois et al. (1956) e Handel (1968), com leituras de absorbância a 490 nm. A determinação de AM foi realizada segundo o método enzimático descrito por Amaral et al. (2007), com a concentração de glicose determinada em leitor de microplacas modelo EL307C (Bio-Tek Instruments, Inc., Winooski, EUA), em 490 nm.

A partição de matéria seca foi avaliada pela separação das plantas nas frações folha, caule e raiz, sendo essas coletadas e desidratadas em estufa de circulação forçada a 60°C até a obtenção da massa constante. O teor foliar dos macronutrientes N, P, K, S, Ca e Mg, foi avaliado conforme os métodos descritos por Bataglia et al. (1983).

O arranjo experimental foi o de blocos ao acaso e os dados foram submetidos à análise de variância, com as médias de quatro repetições comparadas pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade.

Resultados e Discussão

A análise nutricional das plantas revelou alterações significativas nos teores foliares de N, Ca, Mg e P de acordo com os tratamentos (Tabela 1). As plantas do tratamento P- apresentaram teores de P com cerca da metade do valor observado no tratamento PA. No tratamento P+, o teor foliar de P foi cerca de 1,5 vezes maior em relação ao tratamento PA. O incremento no teor foliar de Mg e a redução no teor de N nas plantas do tratamento P+ confirmam a interação sinérgica entre Mg e P e a antagonista entre N e P (Menard & Malavolta, 1962). Embora tenham apresentado os menores teores foliares de N em relação aos demais tratamentos, as plantas P+ não exibiram teores limitantes desse nutriente (Clemente et al., 2008). Os maiores teores de Ca nas folhas foram observados no tratamento P-, e foram cerca de 13% e 24% maiores em relação aos tratamentos PA e P+, respectivamente. Com exceção de P, pode-se considerar que não houve variação nos teores de nutrientes que induzisse resposta biológica diferencial, com N, K, Ca, Mg e S próximos ou acima dos teores recomendados para cafeeiros

jovens (Clemente et al., 2008), independentemente do tratamento.

O potencial de água na folha não diferiu entre os tratamentos (Figura 1 A), considerando tanto as medidas realizadas na antemãhã (Ψ_{5h}) como às 13 h (Ψ_{13h}). Os cafeeiros P+ apresentaram maior K_L em relação ao tratamento PA, e os menores valores foram observados nas plantas do tratamento P- (Figura 1 B). A menor condutância estomática (g_s) das plantas de P- (Figura 2 B) está associada ao baixo K_L observado nesse tratamento (Figura 1 B). Há estreita relação entre g_s e K_L , e pode-se observar que as plantas com alto K_L são mais sensíveis à cavitação e apresentam fechamento estomático em valores mais altos de Ψ , em condição limitante (Schultz, 2003). Mesmo sob a constatação de que as plantas do tratamento PA apresentaram menor K_L do que as do tratamento P+, os valores dessa variável estão dentro de uma faixa considerada normal por Pinheiro et al. (2005), para cafeeiros conduzidos com boa disponibilidade de água.

Sabe-se que o fluxo de água nas plantas é mediado por proteínas intrínsecas das membranas plasmáticas denominadas aquaporinas. A atividade dessas proteínas, responsáveis pelo aumento e redução da resistência ao fluxo da água na planta, regula a absorção de água do solo e também a condutância hidráulica da planta (Kramer & Boyer, 1995). Considerando-se que as aquaporinas precisam ser fosforiladas para ficarem ativas (Tournaire-Roux et al., 2003), sugere-se que a maior disponibilidade de P permitiu maior atividade de aquaporinas, o que justificaria maiores K_L nas plantas do tratamento P+.

Além de causar menor g_s (Figura 2 B), a deficiência de P também afetou negativamente a assimilação

Tabela 1. Teores foliares ($g\ kg^{-1}$)⁽¹⁾ de macronutrientes em cafeeiros jovens cultivados em casa-de-vegetação, em solos sem adição de fósforo (P-), com adição recomendada do nutriente (PA) e com o dobro da dose recomendada (P+)⁽²⁾.

Nutriente	P-	PA	P+
N	48,80±1,04a	46,40±0,44a	41,93±1,96b
P	0,60±0,01c	1,23±0,15b	1,87±0,06a
K	19,70±1,82a	20,17±0,50a	22,67±0,15a
Ca	16,20±0,10a	14,13±1,59b	12,23±0,38b
Mg	4,13±0,32b	4,63±0,47b	6,27±0,06a
S	2,43±0,40a	2,50±0,17a	2,60±0,01a

⁽¹⁾Avaliação realizada 70 dias após a aplicação dos tratamentos.

⁽²⁾Médias±desvio-padrão seguidas de letras iguais não diferem entre si, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

de CO_2 (P_N), quando comparada aos tratamentos PA e P+ (Figura 2 A). Por sua vez, o tratamento P+ fez com que os valores de g_s fossem ligeiramente superiores em relação ao tratamento PA, sendo essa diferença intensificada às 13 h (Figura 2 B). Esse padrão de resposta de g_s à adubação fosfatada foi observado também em P_N , o que fez com que as plantas do tratamento P+ apresentassem maior fotossíntese durante todo o período de avaliação (Figura 2 A e B).

Em relação à hidratação dos tecidos, as plantas apresentavam valores similares de Ψ_{13h} (Figura 1 A) e, portanto, a variação de g_s não teria sido ocasionada por sinal hidráulico. Todavia, a significativa relação entre os valores máximos de g_s e os de K_L ($r = 0,992$, $p < 0,076$) sugere a sinalização hidráulica. De fato, Schultz (2003) relata que, além dos aspectos hidráulicos, a abertura estomática é regulada por sinais químicos e hormonais. A similaridade entre os tratamentos, quando considerado o Ψ_{13h} , sugere que a água absorvida pelas plantas foi suficiente para manter a hidratação das plantas de P-. Esse aspecto foi regulado também pela menor transpiração resultante da menor área foliar e g_s (Figura 2 B), nesse tratamento.

A menor produção de ATP poderia afetar indiretamente g_s (Lawlor & Cornic, 2002); todavia, essa relação justificaria apenas a menor abertura estomática nas plantas em P- (Figura 2 B). Uma alternativa plausível seria a regulação da abertura estomática relacionada à variação da concentração de CO_2 intercelular (C_i), de forma a estimular a abertura estomática pela redução de C_i ou vice-versa (Lambers et al., 1998). Neste

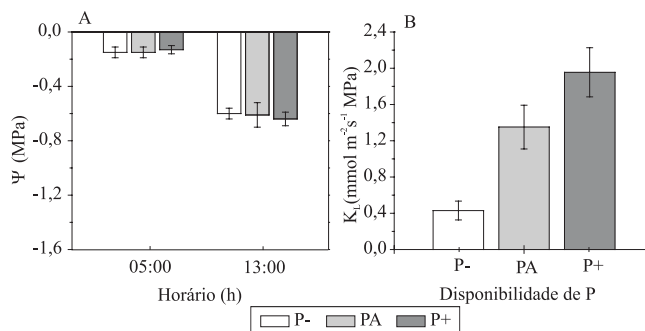


Figura 1. Potencial da água na folha (Ψ), medido às 5:00 h e às 13:00 h (A), e condutância hidráulica da planta (B) em cafeeiros jovens cultivados por 70 dias em solos sem adição de fósforo (P-), e com adição recomendada do nutriente (PA) e duas vezes superior à recomendada (P+). Cada histograma representa média±desvio-padrão de quatro repetições.

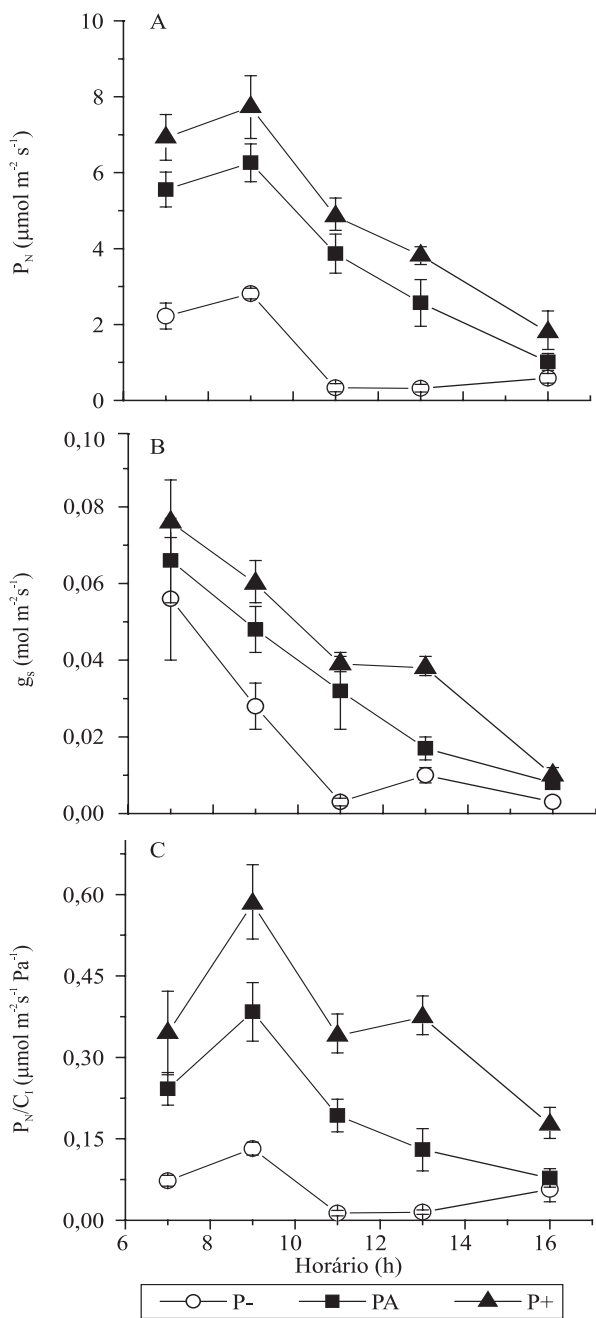


Figura 2. Variação diurna da assimilação de CO_2 (P_N , A) condutância estomática (g_s , B) e eficiência instantânea de carboxilação (P_N/C_i , C), em cafeeiros jovens cultivados por 70 dias em solos sem adição de fósforo (P-), e com adição recomendada do nutriente (PA) e duas vezes a recomendada (P+). Cada símbolo representa a média \pm desvio-padrão de quatro repetições. Medidas realizadas entre 7:00 e 16:00 h, com variação da temperatura do ar entre 26,4 e 36,2°C, radiação fotossinteticamente ativa máxima de 1.600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar variando entre 1,8 e 3,4 kPa.

estudo, a maior g_s nas plantas P+ pode ser explicada pelos menores valores de C_i neste tratamento, quando comparado ao PA (148 ± 6 vs. $201 \pm 8 \mu\text{mol mol}^{-1}$).

A maior disponibilidade de P também resultou no incremento médio de 35% em P_N/C_i (Figura 2 C), quando comparado ao tratamento PA. Este incremento sugere que o melhor desempenho bioquímico é uma das causas aparentes do aumento em P_N . Sabe-se que a disponibilidade de P afeta diretamente a ativação de algumas enzimas do ciclo de Calvin-Benson, tais como a ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase, frutose-1,6-bisfosfatase e a sedoheptulose-1,7-bisfosfatase (Shubhra et al., 2004). Todavia, as plantas PA já exibiam teores foliares adequados de P e, portanto, a atividade das enzimas do ciclo C3 não deveria ser limitante em relação ao tratamento P+. O melhor desempenho bioquímico no tratamento P+ poderia, dessa forma, ser consequência do melhor estado metabólico da planta, o que pode ser uma resposta da fonte estimulada pela maior demanda por fotoassimilados nos drenos (Iglesias et al., 2002).

As plantas P+ apresentaram maior crescimento, porém, estudos mais detalhados sobre a interação entre a bioquímica da fotossíntese e o excesso de P devem ser realizados a fim de esclarecer uma provável interação. Quanto ao tratamento P-, os efeitos da ausência de P foram evidentes e confirmaram os dados da literatura acerca da redução da fotossíntese em plantas deficientes devido a problemas de origem bioquímica (Hendrickson et al., 2004; Shubhra et al., 2004).

A deficiência de fósforo também reduziu significativamente a eficiência quântica potencial, F_v/F_m , o que indica ocorrência de dano fotoquímico (Tabela 2). Esse dano pode ter sido consequência direta da ausência de P e também do excesso de energia no fotossistema II, uma vez que as plantas apresentavam redução significativa em P_N (Figura 2 A). Não houve variação significativa de F_v/F_m entre plantas do tratamento PA e P+. Contudo, observou-se $\Delta F/F_m'$ maior nas plantas do tratamento P+ e menor no tratamento P-.

Ao se considerar a relação entre a atividade fotoquímica e bioquímica, pode-se sugerir que o aumento em P_N/C_i no tratamento P+ (Figura 2 C) causou maior consumo de ATP e NADPH, o que poderia estimular (“up-regulation”) a atividade fotoquímica (Shubhra et al., 2004). No tratamento P+, os maiores valores de $\Delta F/F_m'$ determinaram maior

ETR, com aumentos de 45 e 85% em relação aos tratamentos PA e P-, respectivamente (Tabela 2). Além disso, NPQ aumentou significativamente nas plantas do tratamento P-. Essa via de dissipação de energia ocorre em consequência da formação de um gradiente de pH transmembranar nos tilacóides dos cloroplastos e está relacionada à maior atividade do ciclo das xantofilas (Critchley, 1998). Os maiores valores de NPQ nas plantas P- estão associados à dissipação do excesso de energia de excitação originado pelo menor consumo de elétrons por processos assimilatórios como a fotossíntese.

Em relação ao coeficiente de extinção fotoquímica (q_p), os maiores valores foram observados nas plantas do tratamento P+, o que indica maior extinção da fluorescência por processos relacionados ao transporte de elétrons nos cloroplastos e consequente geração de ATP e NADPH. Este melhor desempenho fotoquímico ocorreu mesmo sem alterações significativas do NPQ em relação às plantas PA e P+, o que atende à demanda por produtos fotoquímicos devido à alta atividade fotossintética no tratamento com a maior dose de P (Figura 2 A).

A relação ETR/ P_N , utilizada para estimar a atividade de drenos alternativos de elétrons (Ribeiro et al., 2009), foi significativamente maior no tratamento P- (Tabela 2). Este aumento indica maior utilização de energia fotoquímica em outros processos metabólicos que não a fixação de CO_2 (Baker, 2008), e evidencia a menor eficiência fotossintética das plantas P-.

Tabela 2. Eficiência quântica potencial (F_v/F_M) e efetiva ($\Delta F/F_M'$) do fotossistema II, coeficiente de extinção fotoquímico (q_p) e não-fotoquímico (NPQ) da fluorescência, transporte aparente de elétrons (ETR) e relação entre ETR e a assimilação de CO_2 (ETR/ P_N), em cafeeiros jovens⁽¹⁾ cultivados em solos sem adição de fósforo (P-), e com adição recomendada do nutriente (PA) e duas vezes superior à recomendada (P+)⁽²⁾.

Variáveis ⁽³⁾	P-	PA	P+
F_v/F_M	0,244±0,023b	0,673±0,021a	0,735±0,044a
$\Delta F/F_M'$	0,017±0,004c	0,055±0,008b	0,095±0,009a
q_p	0,138±0,044c	0,212±0,036b	0,329±0,031a
NPQ	4,62±0,31a	3,87±0,10b	3,70±0,09b
ETR	10,2±3,3c	34,4±5,2b	59,9±6,0a
ETR/ P_N	32,0±9,0a	9,3±2,6b	12,6±0,6b

⁽¹⁾Avaliações realizadas 70 dias após a adubação fosfatada.

⁽²⁾Médias±desvio-padrão seguidas de letras iguais não diferem entre si, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. ⁽³⁾Horários de medição: F_v/F_M às 15:00 h; demais variáveis às 11:00 h.

Em relação aos tratamentos PA e P+, não houve variação significativa de ETR/ P_N .

Houve redução nos teores de pigmentos fotossintéticos nas plantas do tratamento P- (Figura 3 A). Esta resposta está associada à menor captação de luz pelo FSII, com consequente redução de ETR (Lawlor & Cornic, 2002). Apesar de as plantas do tratamento PA apresentarem menores valores de teor de pigmentos em relação ao tratamento P+, estes se encontram compatíveis com os valores relatados por Torres Netto et al. (2005) em cafeeiros. Em relação ao aspecto nutricional, torna-se importante considerar que houve incremento significativo no teor foliar de Mg nas plantas P+ (Tabela 1). Uma vez que esse elemento compõe as moléculas de clorofila, o maior teor foliar de Mg poderia ser uma das causas dos maiores teores de clorofila nas plantas P+.

O tratamento P+ causou incremento significativo no teor de sacarose (Sac) e açúcares solúveis (AS) em folhas de cafeeiros jovens, com redução nos teores de amido (AM) (Figura 3 B). Como a ciclagem de P celular é determinada pela síntese de sacarose no citossol e de amido no estroma do cloroplasto (Hendrickson et al., 2004), pode-se considerar que o aumento em P_N (Figura 2 A) concomitante ao incremento de Sac e a redução de AM (Figura 3 B) indicariam maior ciclagem de P. Essa alteração metabólica, mediada por variações nos teores de carboidratos, pode ter estimulado P_N (Iglesias et al., 2002) nas plantas cultivadas em solos

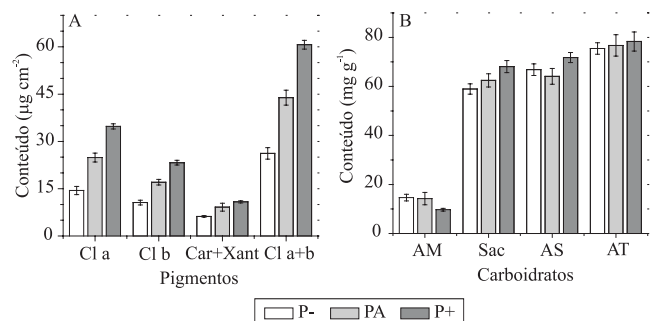


Figura 3. Teores de clorofila a (Cl a), b (Cl b), a+b (Cl a+b), carotenóides e xantofilas (Car+Xant) (A), e de amido (AM), sacarose (Sac), açúcares solúveis (AS) e carboidratos totais não estruturais (AT) (B), em folhas de cafeeiros jovens cultivados por 70 dias em solos sem adição de fósforo (P-), e com adição recomendada do nutriente (PA) e duas vezes a recomendada (P+). Cada histograma representa média±desvio-padrão de quatro repetições. Coletas das folhas realizadas às 5:00 h (pigmentos) e às 13:00 h (carboidratos).

com maior concentração de P. A falta de P limitou a síntese de Sac (Figura 3 B), uma vez que a triose-P requerida na síntese desse dissacarídeo deve ser exportada pelo cloroplasto, processo que é dependente da disponibilidade de P no citossol celular (Hendrickson et al., 2004).

Os valores de hexoses dados pela diferença entre AS e Sac estão ligeiramente abaixo do observado por DaMatta et al. (2008), em *C. arabica* com dez anos de idade, e por Silva et al. (2010), em mudas de *C. canephora*, ao passo que os teores de amido e sacarose foram bem superiores no presente estudo. Evidentemente, tais variações estão relacionadas à diferença de idade entre as plantas (mudas e árvores) e também à variação genética intra e interespecífica.

Houve maior crescimento das plantas com a maior disponibilidade de P (Tabela 3), tendo-se observado variação significativa na matéria seca de folhas (Δ MSF), caule (Δ MSC) e raízes (Δ MSR). Em contrapartida, as plantas do tratamento P- apresentaram os menores valores de Δ MSF, Δ MSC e Δ MSR após 70 dias do início do tratamento. O mesmo efeito foi constatado na relação raiz/parte aérea, a qual foi reduzida, nas plantas do tratamento P- em relação aos tratamentos PA e P+. Essa resposta ocorreu pelo fato da inibição do crescimento motivada pela ausência de P ter sido maior nas raízes do que na parte aérea.

Mesmo reduzida pela ausência de P, a relação raiz/parte aérea foi superior à relatada na literatura, i.e., 0,43 para 0,22 (Silva et al., 2010). A matéria seca total das plantas aumentou significativamente com a maior dose de P (Tabela 3). O maior crescimento das plantas

do tratamento P+ esteve relacionado ao maior teor de carboidratos solúveis nas folhas (Figura 3 B) que, por sua vez, foi consequência do maior P_N (Figura 2 A).

Uma questão que deve ser observada é a de que a recomendação de adubação fosfatada não leva em consideração a eficiência diferencial que as cultivares de cafeeiros podem apresentar em relação ao uso de determinado nutriente (Pozza et al., 2009). Além disso, é razoável reconhecer que os programas de melhoramento genético tenham selecionado ao longo do tempo genótipos cuja exigência nutricional seja diferente (Fazuoli et al., 2002), o que justificaria a resposta significativa e positiva ao aumento na adubação fosfatada.

Conclusões

1. A baixa disponibilidade de fósforo no solo compromete o crescimento de mudas do cafeeiro em condições de boa disponibilidade hídrica, em razão da disfunção no metabolismo fotossintético por limitações de origem estomática e metabólica.

2. A maior disponibilidade de fósforo no solo em relação aos níveis recomendados promove melhor desempenho fotossintético, induzido pela maior abertura estomática, e maior atividade bioquímica e fotoquímica de mudas do cafeeiro, que apresentam, dessa forma, maior disponibilidade de energia, na forma de carboidratos, para o crescimento.

Referências

- AMARAL, L.I.V. do; GASPAR, M.; COSTA, P.M.F.; AIDAR, M.P.M.; BUCKERIDGE, M.S. Novo método enzimático rápido e sensível de extração e dosagem de amido em materiais vegetais. *Hoehnea*, v.34, p.425-431, 2007.
- BAKER, N.R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annual Review of Plant Biology*, v.59, p.89-113, 2008.
- BATAGLIA, O.C.; FURLANI, A.M.C.; TEIXEIRA, J.P.F.; FURLANI, P.R.; GALLO, J.R. **Métodos de análise química de plantas**. Campinas: IAC, 1983. 48p. (IAC. Boletim técnico, 78).
- BIELESKI, R.L.; TURNER, N.A. Separation and estimation of amino acids in crude plant extracts by thin-layer electrophoresis and chromatography. *Analytical Biochemistry*, v.17, p.278-293, 1966.
- CLEMENTE, F.M.V.T.; CARVALHO, J.G. de; GUIMARÃES, R.J.; MENDES, A.N.G. Faixas críticas de teores foliares de macronutrientes no cafeeiro em pós-plantio - primeiro ano. *Coffee Science*, v.3, p.47-57, 2008.

Tabela 3. Variação da matéria seca de folhas (Δ MSF), do caule (Δ MSC), das raízes (Δ MSR) e total (Δ MST), e relação MSR/(MSC+MSF) de cafeeiros jovens⁽¹⁾ cultivados em solos sem adição de fósforo (P-), e com adição recomendada do nutriente (PA) e duas vezes superior à recomendada (P+)⁽²⁾.

Variáveis	P-	PA	P+
Δ MSF (g)	1,88±0,20c	3,20±0,13b	3,75±0,19a
Δ MSC (g)	1,12±0,11c	3,15±0,10b	3,59±0,13a
Δ MSR (g)	0,79±0,09c	1,99±0,08b	2,17±0,07a
Δ MST (g)	3,78±0,11c	8,33±0,19b	9,51±0,20a
MSR/(MSC+MSF)	0,43±0,09b	0,62±0,05a	0,58±0,02a

⁽¹⁾Avaliação realizada 70 dias após a adubação fosfatada. ⁽²⁾Médias±desvio-padrão de tratamentos seguidas de letras iguais diferem entre si, pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

- CRITCHLEY, C. Photoinhibition. In: RAGHAVENDRA, A.S. **Photosynthesis: a comprehensive treatise**. Cambridge: Cambridge University, 1998. p.264-272.
- DUBOIS, M.; GILLES, K.A.; HAMILTON, J.K.; REBERS, P.A.; SMITH, F. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. **Analytical Chemistry**, v.28, p.350-356, 1956.
- FAZUOLI, L.C.; GALLO, P.B.; CERVELLINI, G.S.; BARROS, I. de; RAIJ, B. van. Café – *Coffea arabica* L. In: FAHL, J.I.; CAMARGO, M.B.P. de; PIZZINATTO, M.A.; BETTI, J.A.; MELO, A.M.T. de; DE MARIA, I.C.; FURLANI, A.M.C. **Instruções agrícolas para as principais culturas econômicas**. 6.ed. rev. atual. Campinas: IAC, 1998. p.59-63. (IAC. Boletim, 200).
- FAZUOLI, L.C.; MEDINA FILHO, H.P.; GONÇALVES, W.; GUERREIRO FILHO, O.; SILVAROLLA, M.B. Melhoramento do cafeeiro: variedades tipo arábicas obtidas no Instituto Agrônomo de Campinas. In: ZAMBOLIM, L. (Ed.). **O estado da arte de tecnologias na produção de café**. Viçosa: UFV, 2002. p.163-215.
- DAMATTA, F.M.; CUNHA, R.L.; ANTUNES, W.C.; MARTINS, S.C.; ARAÚJO, W.L.; FERNIE, A.R.; MORAES, G.A. Infield-grown coffee trees source-sink manipulation alters photosynthetic rates, independently of carbon metabolism, via alterations in stomatal function. **New Phytologist**, v.178, p.348-357, 2008.
- FLÜGGE, U.I.; HÄUSLER, R.E.; LUDEWIG, F.; FISCHER, K. Functional genomics of phosphate antiport systems of plastids. **Physiologia Plantarum**, v.118, p.475-482, 2003.
- HANDEL, E. van. Direct microdetermination of sucrose. **Analytical Biochemistry**, v.22, p.280-283, 1968.
- HENDRICKSON, L.; CHOW, W.S.; FURBANK, R.T. Low temperature effects on grapevine photosynthesis: the role of inorganic phosphate. **Functional Plant Biology**, v.31, p.789-801, 2004.
- IGLESIAS, D.J.; LLISO, I.; TADEO, F.R.; TALON, M. Regulation of photosynthesis through source: sink imbalance in citrus is mediated by carbohydrate content in leaves. **Physiologia Plantarum**, v.116, p.563-572, 2002.
- KRAMER, P.J.; BOYER, J.S. **Water relations of plants and soils**. San Diego: Academic, 1995. 495p.
- LAMBERS, H.; CHAPIN III, F.S.; PONS, T.L. **Plant physiological ecology**. New York: Springer-Verlag, 1998. 604p.
- LAWLOR, D.W.; CORNIC, G. Photosynthetic carbon and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. **Plant, Cell and Environment**, v.25, p.275-294, 2002.
- LICHTENTHALER, H.K.; WELLBURN, A.R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. **Biochemical Society Transactions**, v.11, p.591-592, 1983.
- LÓPEZ-BUCIO, J.; HERNANDEZ-ABREU, E.; SÁNCHEZ-CALDERÓN, L.; NIETO JACOBO, M.F.; SIMPSON, J.; HERRERA-ESTRELLA, L. Phosphate availability alters architecture and causes changes in hormone sensitivity in the Arabidopsis root system. **Plant Physiology**, v.129, p.244-256, 2002.
- MENARD, L.N.; MALAVOLTA, E. Estudos sobre alimentação mineral do cafeeiro. VII. Interação entre fósforo e ferro em cafeeiro (*Coffea arabica* L. var. Caturra KMC) cultivado em solução nutritiva. **Anais da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz**, v.19, p.23-33, 1962.
- PINHEIRO, H.A.; DAMATTA, F.M.; CHAVES, A.R.M.; LOUREIRO, M.E.; DUCATTI, C. Drought tolerance is associated with rooting depth and stomatal control of water use in clones of *Coffea canephora*. **Annals of Botany**, v.96, p.101-108, 2005.
- POZZA, A.A.A.; CARVALHO, J.G. de; GUIMARES, P.T.G.; FIGUEIREDO, F.C.; ARAÚJO, A.R. Suprimento do silicato de cálcio e a eficiência nutricional de variedades de cafeeiro. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v.33, p.1705-1714, 2009.
- RAIJ, B. van; ANDRADE, J.C. de; CANTARELLA, H.; QUAGGIO, J.A. (Ed.). **Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais**. Campinas: IAC, 2001. 284p.
- REIS JUNIOR, R. dos A.; MARTINEZ, H.E.P. Adição de Zn e absorção, translocação e utilização de Zn e P por cultivares de cafeeiro. **Scientia Agricola**, v.59, p.537-542, 2002.
- RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; SANTOS, M.G.; OLIVEIRA, R.F. Photosynthesis and water relations of well-watered orange plants as affected by winter and summer conditions. **Photosynthetica**, v.47, p.215-222, 2009.
- ROHACEK, K. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. **Photosynthetica**, v.40, p.13-29, 2002.
- SANTOS, M.G. dos; RIBEIRO, R.V.; OLIVEIRA, R.F. de; MACHADO, E.C.; PIMENTEL, C. The role of inorganic phosphate on photosynthesis recovery of common bean after a mild water deficit. **Plant Science**, v.170, p.659-664, 2006.
- SCHULTZ, H.R. Differences in hydraulic architecture account for near-isohydric and anisohydric behaviour of two field-grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought. **Plant, Cell and Environment**, v.26, p.1393-1405, 2003.
- SHUBHRA; DAYAL, J.; GOSWAMI, C.L.; MUNJAL, R. Influence of phosphorus application on water relations, biochemical parameters and gum content in cluster bean under water deficit. **Biologia Plantarum**, v.48, p.445-448, 2004.
- SILVA, V.A.; ANTUNES, W.C.; GUIMARÃES, B.L.S.; PAIVA, R.M.C.; SILVA, V. de F.; FERRÃO, M.A.G.; DAMATTA, F.M.; LOUREIRO, M.E. Resposta fisiológica de clone de café Conilon sensível à deficiência hídrica enxertado em porta-enxerto tolerante. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.45, p.457-464, 2010.
- TORRES NETTO, A.; CAMPOSTRINI, E.; OLIVEIRA, J.G. de; BRESSAN-SMITH, R.E. Photosynthetic pigments, nitrogen, chlorophyll a fluorescence and SPAD-502 readings in coffee leaves. **Scientia Horticulturae**, v.104, p.199-209, 2005.
- TOURNAIRE-ROUX, C.; SUTKA, M.; JAVOT, H.; GOUT, E.; GERBEAU, P.; LUU, D.-T.; BLIGNY, R.; MAUREL, C. Cytosolic pH regulates root water transport during anoxic stress through gating of aquaporins. **Nature**, v.425, p.393-397, 2003.

Recebido em 29 de junho de 2010 e aprovado em 20 de agosto de 2010