INSTITUTO AGRONÔMICO
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRICULTURA TROPICAL E SUBTROPICAL

METABOLISMO DE CARBONO DO CAFEEIRO EM RELAÇÃO À DISPONIBILIDADE DE FÓSFORO E À DEFICIÊNCIA HÍDRICA

LEANDRO DA SILVA

Orientador: Rafael Vasconcelos Ribeiro

Dissertação submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre** em Agricultura Tropical e Subtropical, Área de Concentração em Tecnologia da Produção Agrícola

Campinas – SP – Brasil
Abril/2010

Ficha elaborada pela bibliotecária do Núcleo de Informação e Documentação do Instituto Agronômico

S586m Silva, Leandro da
Metabolismo de carbono do cafeeiro em relação à disponibilidade de fósforo e à deficiência hídrica / Leandro da Silva. Campinas, 2010.
104fls.

Orientador: Rafael Vasconcelos Ribeiro
Dissertação (Mestrado em Agricultura Tropical e Subtropical) – Instituto Agronômico

1. Cafeeiro - deficiência hídrica 2. Cafeeiro – fotossíntese 3. Cafeeiro - fotoquímica 4. Cafeeiro – carboidratos 5. Cafeeiro – crescimento 6. *Coffea arabica* I. Ribeiro, Rafael Vasconcelos II. Título

CDD. 633.73

SECRETARIA DE AGRICULTURA E ABASTECIMENTO
AGÊNCIA PAULISTA DE TECNOLOGIA
DOS AGRONEGÓCIOS
INSTITUTO AGRONÔMICO
Pós-Graduação
Av. Barão de Itapura 1481 Caixa Postal 28
13001-970 Campinas, SP - Brasil
(019) 3231-5422 ramal 194
pgiac@iac.sp.gov.br

INSTITUTO AGRONÔMICO

Curso de Pós-Graduação

Agricultura Tropical e Subtropical

Certificado de Aprovação

Título: **Metabolismo de carbono do cafeeiro em relação à disponibilidade de fósforo e à deficiência hídrica**

Aluno: **Leandro da Silva**

Área de Concentração: **Tecnologia da Produção Agrícola**

Processo SAA nº: **12167/08**

Orientador: **Dr. Rafael Vasconcelos Ribeiro**

Aprovado pela Banca Examinadora:

Dr.Rafael Vasconcelos Ribeiro - IAC

Dr. José Laércio Favarin - ESALQ/USP

Dra. Ana Maria Magalhães Andrade Lagôa - IAC

Campinas, 30 de abril de 2010

Visto:

Adriana Parada Dias da Silveira
Coordenadora
Pós-Graduação Instituto Agronômico

A Deus,

Aos meus pais

Renato da Silva e Maria Aparecida de Andrade Silva

DEDICO

À toda minha família e minha noiva Camila, cujo apoio, carinho, dedicação e atenção foram indispensáveis,

OFEREÇO

AGRADECIMENTOS

- A Deus, pela vida, saúde e orientação pelos caminhos da existência;

- Ao pesquisador, amigo e orientador Dr. Rafael Vasconcelos Ribeiro, pela confiança e ensinamentos importantes no curso e na minha vida profissional;

- Ao pesquisador Dr. Eduardo Caruso Machado pela amizade e ensinamentos no decorrer do curso;

- Aos pesquisadores Cristiano Alberto de Andrade e Fernando César Bachiega Zambrosi pelo auxílio;

- Aos pesquisadores do Centro de Café 'Alcides Carvalho', em especial Oliveiro Guerreiro Filho, Roberto Tomazielo e Masako Toma Braghini pelo auxílio técnico e doação das mudas utilizadas no experimento;

- À todos os funcionários do Instituto Agronômico - IAC, pelo carinho, amizade, apoio;

- Ao Amigo Paulo Eduardo Ribeiro Marchiori pelo grande auxílio durante a fase experimental;

- Aos amigos da Seção de Fisiologia, Paulo, Thiago, Marcão, Zé, Verônica, Ana, Cintia, Karina, Danielle, Ricardo e Daniela pelas conversas, risadas e auxílio nos momentos em que mais precisei;

- Aos amigos de pós-graduação, e demais colegas (Aline Feistler e Gustavo Habermann) pela amizade e companheirismo ao decorrer do curso;

- Ao Severino Nogueira pelas idéias e ajuda durante meu experimento.

- Aos professores da área de concentração Tecnologia da Produção Agrícola da PG-IAC, pelos ensinamentos transmitidos.

- À Pós-Graduação e ao Instituto Agronômico pela oportunidade.

- À Fundação de Amparo à Pesquisa no Estado de São Paulo (Fapesp), pela bolsa de estudos concedida e financiamento do projeto.

“Pé que dá fruta é o que mais leva pedrada.”

(autor desconhecido)

SUMÁRIO

LISTA DE ABREVIAÇÕES viii
LISTA DE TABELAS xi
LISTA DE FIGURAS xii
RESUMO xx
ABSTRACT xxii
1 INTRODUÇÃO 1
2 REVISÃO DE LITERATURA 2
2.1 Efeitos da disponibilidade de fósforo para cafeeiros 2
2.2 O papel do fósforo no metabolismo fotossintético 5
2.3 Efeitos do déficit hídrico no crescimento e desenvolvimento das plantas 8
2.4 Aspectos fisiológicos de plantas submetidas ao déficit hídrico 10
3 MATERIAL E MÉTODOS 14
3.1 Material vegetal e condições de cultivo 14
3.2 Disponibilidade de fósforo 16
3.3 Experimento I: Alta disponibilidade de fósforo em condições de restrição hídrica 18
3.4 Experimento II: Alta disponibilidade de fósforo em condição de suspensão de rega 18
3.5 Avaliações fisiológicas 18
3.5.1 Trocas gasosas e fluorescência da clorofila 18
3.5.2 Potencial da água na folha e condutividade hidráulica das plantas 20
3.5.3 Conteúdo relativo de água 20
3.5.4 Conteúdo de pigmentos fotossintéticos 21
3.5.5 Conteúdo de carboidratos nas folhas 21
3.6 Avaliações biométricas/morfológicas 22
3.7 Avaliações nutricionais 23
3.8 Delineamento estatístico e análise dos resultados 24
4 RESULTADOS 24
4.1 Efeitos da disponibilidade de fósforo na fotossíntese e no crescimento das plantas 24
4.2 Influência da alta disponibilidade de fósforo no metabolismo e no crescimento de cafeeiros sob condição de déficit hídrico controlado. 37
4.3 Influência da alta disponibilidade de fósforo no metabolismo e no crescimento de cafeeiros submetidos à suspensão da rega 55
5 DISCUSSÃO 77
5.1 Efeitos da disponibilidade de fósforo na fotossíntese e no crescimento de cafeeiros jovens 77
5.2 Influência da alta disponibilidade de fósforo no metabolismo e no crescimento de cafeeiros sob condição de déficit hídrico 82
5 CONCLUSÃO 89
6 REFERÊNCIAS 90

LISTA DE ABREVIAÇÕES

ABA	Ácido abscísico
AM	Amido [mg Glu (g MS)$^{-1}$]
AS	Açúcares solúveis [mg Glu (g MS)$^{-1}$]
AT	Açúcares totais [mg Glu (g MS)$^{-1}$]
ATP	Adenosina trifosfato
Car + Xant	Carotenóides e xantofilas
Chl a	Clorofila *a*
Chl a+b	Clorofila *a* + *b*
Chl b	Clorofila *b*
C_I	Concentração intercelular de CO_2 (μmol mol^{-1})
CRA	Conteúdo relativo de água foliar (%)
CTC	Capacidade de troca de cátions
DAT	Dias após o transplantio
VPDL	Diferença de pressão de vapor entre a folha e o ar (kPa)
E	Transpiração (mmol m^{-2} s^{-1})
ETR	Transporte aparente de elétrons (μmol m^{-2} s^{-1})
ETR/P_N	Relação entre o transporte de elétrons e a assimilação de CO_2 (μmol μmol^{-1})
EIUA	Eficiência intrínseca do uso da água (μmol mol^{-1})
EUA_I	Eficiência diurna do uso da água (mmol mol^{-1})
F_M	Fluorescência máxima em tecidos adaptados ao escuro
F_M'	Fluorescência máxima em tecidos adaptados à luz
F_O	Fluorescência mínima em tecidos adaptados ao escuro
F_O'	Fluorescência mínima em tecidos adaptados à luz após a excitação do fotossistema I
F_S	Fluorescência instantânea em tecidos adaptados à luz
FSI	Fotossistema I
FSII	Fotossistema II
F_V	Fluorescência variável em tecidos adaptados ao escuro
F_V/F_M	Eficiência quântica potencial do fotossistema II
g_S	Condutância estomática (mol m^{-2} s^{-1})
H+Al	Acidez potencial

KL	Condutividade hidráulica (mmol m^{-2} s^{-1} MPa^{-1})
MAP	Fosfato monoamônico
MO	Matéria orgânica
MS	Matéria seca
MSC	Matéria seca do caule (g)
MSF	Matéria seca das folhas (g)
MSR	Matéria seca da raiz (g)
NADPH	Nicotinamida adenina dinucleotídeo de piridina fosfato reduzida
NPQ	Coeficiente de extinção não fotoquímica da fluorescência
PGA	ácido 3-fosfoglicérico
Pi	Fosfato inorgânico
P_N	Assimilação de CO_2 (μmol m^{-2} s^{-1})
P_{NI}	Assimilação diurna de CO_2 (mmol m^{-2} d^{-1})
P_N/C_I	Eficiência instantânea de carboxilação (μmol m^{-2} s^{-1} Pa^{-1})
Q	Radiação fotossinteticamente ativa (μmol m^{-2} s^{-1})
Q_A	Quinona aceptora de elétrons
qP	Coeficiente de extinção fotoquímica da fluorescência
R	Respiração no escuro
RuBP	Ribulose-1,5-bisfosfato
Rubisco	Ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase
Sac	Sacarose
SB	Soma de bases
Tar	Temperatura do ar
T_f	Temperatura foliar (ºC)
Triose-P	Triose fosfato
V	Saturação por bases
ΔAF	Variação da área foliar (cm^2)
ΔDC	Variação do diâmetro do caule (cm)
ΔF	Fluorescência variável em tecidos adaptados à luz
$\Delta F/F_M$'	Eficiência quântica efetiva do fotossistema II
ΔH	Variação na altura das plantas (cm)
ΔMSC	Variação na matéria seca do caule (g)
ΔMSF	Variação na matéria seca das folhas (g)

ΔMSF	Variação na matéria seca das raízes (g)
ΔNF	Variação no número de folhas (unidades)
ΔpH	Gradiente de pH transtilacoidal
Ψ_W	Potencial da água na folha (MPa)
Ψ_{W5h}	Potencial da água na folha medido as 5:00 h (MPa)
Ψ_{W13h}	Potencial da água na folha medido as 13:00 h (MPa)

LISTA DE TABELAS

Tabela – 1 Características biométricas das mudas de cafeeiro arábica cv. Ouro verde com aproximadamente 8 meses de idade avaliadas no início do período experimental..... 14

Tabela – 2 Caracterização química do solo ao término da fase inicial em função da disponibilidade de fósforo: sem adição de fósforo (P-), fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)..... 25

Tabela – 3 Teor de nitrogênio (N), potássio (K), cálcio (Ca), magnésio (Mg) e enxofre (S) nas frações folha, caule e raiz de cafeeiros jovens cultivados em casa-de-vegetação e crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo: sem adição de fósforo (P-), fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)..... 27

Tabela – 4 Teor de boro (B), cobre (Cu), ferro (Fe), manganês (Mn) e zinco (Zn) nas frações folha, caule e raiz de cafeeiros jovens cultivados em casa-de-vegetação crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo: sem adição de fósforo (P-), fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)..... 28

Tabela – 5 Caracterização química do solo após o término do experimento com variação da disponibilidade de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e da condição hídrica [80% da capacidade campo ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (SR)]..... 55

Tabela – 6 Teores de nitrogênio (N), potássio (K), cálcio (Ca), magnésio (Mg) e enxofre (S) nas frações folha, caule e raiz de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (SR) por 32 dias..... 58

Tabela – 7 Teor de boro (B), cobre (Cu), manganês (Mn) e zinco (Zn) nas frações folha, caule e raiz de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo: fósforo recomendado (PA) e 2 vezes o fósforo recomendado (P+); em condição de boa disponibilidade hídrica (80% CC) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (SR)..... 59

LISTA DE FIGURAS

Figura – 1 Mudas de cafeeiro arábica cv. Ouro verde no momento do transplantio para os potes plásticos: (a) visão geral das mudas antes do transplantio. Nesse momento as mudas apresentavam 3 pares de folhas e o substrato foi totalmente removido das mudas (detalhe em b). L. Silva (28/07/2009)..... 15

Figura – 2 Curva de incubação do solo com fosfato monoamônico (*MAP*) para determinar a quantidade de fósforo disponível (não adsorvido) para as plantas. Cada símbolo representa o valor médio de 5 repetições..... 16

Figura – 3 Teores de fósforo (P) nas frações folha, caule e raiz de cafeeiros jovens cultivados em casa-de-vegetação e crescidos por 120 dias em solos com disponibilidade variada de fósforo: sem adição de fósforo (P-), fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+). Cada histograma representa o valor médio (n=5) ± desvio padrão..... 26

Figura – 4 Potencial da água na folha (Ψ_W) medido na antemanhã (5:00 h) e as 13:00 h (em a) e condutividade hidráulica da planta (*KL*, em b) em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo: sem adição de fósforo (P-), fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+). Cada histograma representa o valor médio (n=4) ± desvio padrão..... 29

Figura – 5 Variação diurna da radiação fotossinteticamente ativa (*Q*), temperatura do ar (*Tar*) e déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar (*VPDL*) durante as avaliações de trocas gasosas em cafeeiros. Medidas realizadas entre 7:00 e 16:00 h, sendo cada símbolo o valor médio (n=12) ± desvio padrão..... 29

Figura – 6 Variação temporal da condutância estomática (g_S, em a), transpiração (*E*, em b) assimilação de CO_2 (P_N, em c) e eficiência intrínseca do uso da água (*EIUA*, em d) em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo: sem adição de fósforo (P-), fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+). Medidas realizadas entre 7:00 e 16:00 h, sendo cada símbolo o valor médio (n=4) ± desvio padrão..... 30

Figura – 7 Assimilação diurna de CO_2 (P_{NI}, em a), transpiração diurna (E_I, em b) e eficiência diurna do uso da água (EUA_I, em c) em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo: sem adição de fósforo (P-), fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+). Valores integrados entre 07:00 e 17:00 h, com temperatura foliar variando de 26,4 e 38,2 ºC, sendo cada histograma o valor médio (n=4) ± desvio padrão..... 31

Figura – 8 Eficiência instantânea de carboxilação (P_N/C_I, em a) e concentração intercelular de CO_2 (*Ci*, em b) em cafeeiros jovens crescidos em solos

com disponibilidade variada de fósforo: sem adição de fósforo (P-), fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+). Medidas realizadas entre 7:00 e 16:00 h, sendo cada símbolo o valor médio (n=4) ± desvio padrão..... 32

Figura – 9 Variação diurna da eficiência quântica potencial (F_V/F_M, em a) e efetiva ($\Delta F/F_M'$, em b) do fotossistema II, coeficiente de extinção não-fotoquímica da fluorescência (*NPQ*, em c), transporte aparente de elétrons (*ETR*, em d), coeficientes de extinção fotoquímico da fluorescência (*qP*, em e) e relação entre a taxa de transporte de elétrons e a assimilação bruta de CO_2 (ETR/P_N, em f) cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo: sem adição de fósforo (P-), fósforo recomendado (PA) e 2 vezes o fósforo recomendado (P+). Medidas realizadas entre 7:00 e 16:00 h, sendo cada histograma o valor médio (n=4) ± desvio padrão..... 33

Figura – 10 Conteúdo de clorofila a (*Chl a*), clorofila b (*Chl b*), clorofila total (*Chl a+b*) e carotenóides e xantofilas (*Car+Xant*) em folhas de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo: sem adição de fósforo (P-), fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+). Cada histograma representa o valor médio (n=4) ± desvio padrão..... 35

Figura – 11 Conteúdo de amido (*AM*), sacarose (*Sac*), açúcares solúveis (*AS*), e de carboidratos totais não estruturais (*AT*) em folhas de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo: sem adição de fósforo (P-), fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+). As determinações dos teores de carboidratos foram feitos em folhas coletadas ao redor das 13:00 h, sendo cada histograma o valor médio (n=4) ± desvio padrão..... 35

Figura – 12 Variação em 70 dias do número de folhas (*ΔNF*, em a), área foliar total (*ΔAF*, em b), diâmetro do caule (*ΔDC*, em c) e altura (*ΔH*, em d) de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo: sem adição de fósforo (P-), fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+). Cada histograma representa o valor médio (n=5) ± desvio padrão..... 36

Figura – 13 Variação em 70 dias na matéria seca de folhas (*ΔMSF*, em a), do caule (*ΔMSC*, em b), das raízes (*ΔMSR*, em c) e relação raiz/parte aérea de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo: sem adição de fósforo (P-), fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+). Cada histograma representa o valor médio (n=5) ± desvio padrão..... 37

Figura – 14 Potencial de água na folha (Ψ_W) após 15 (a) e 50 (b) dias da imposição do déficit hídrico em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e mantidos em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit

hídrico pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Cada histograma representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão..... 38

Figura – 15 Condutividade hidráulica da planta (*KL*, em a, b) aos 15 dias (a) e aos 50 dias de imposição do déficit hídrico (b) em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e mantidos em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Cada histograma representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão..... 39

Figura – 16 Conteúdo relativo de água na folha (*CRA*) após 15 (a) e 50 (b) dias de imposição do déficit hídrico em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e mantidos em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Cada histograma representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão..... 39

Figura – 17 Variação diurna da radiação fotossinteticamente ativa (*Q*), temperatura do ar (*Tar*) e déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar (*VPDL*) após 15 (a) e 50 (b) dias de imposição do déficit hídrico As medidas foram realizadas entre 07:00 e 17:00 h e cada símbolo representa o valor médio (n=12) ± desvio padrão..... 40

Figura – 18 Variação diurna da assimilação de CO_2 (P_N, em a,b,c,d), da condutância estomática (g_S, em e,f,g,h), e da transpiração (*E*, em i,j,k,l) aos 15 dias (a,b,e,f,i,j) e 50 (c,d,g,h,k,l) dias de imposição do déficit hídrico em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Medidas realizadas entre 07:00 e 17:00 h, com temperatura foliar variando de 24,6 e 42,2 ºC para as avaliações aos 15 dias de imposição do déficit hídrico e entre 23,1 e 35,9 ºC nas avaliações aos 50 dias de imposição do déficit hídrico. Cada símbolo representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão..... 41

Figura – 19 Concentração intercelular de CO_2 aos 15 (a) e 50 (b) dias de imposição do déficit hídrico em folhas de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Medidas realizadas entre 07:00 e 17:00 h. Cada símbolo representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão..... 42

Figura – 20 Assimilação diurna de CO_2 (P_{NI}, em a,b), transpiração diurna (E_I, em c,d) e eficiência diurna do uso da água (EUA_I, em e,f) aos 15 (a,c,e) e

50 (b,d,f) dias de imposição do déficit hídrico em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e mantidos em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Valores integrados entre 07:00 e 17:00 h, com temperatura foliar variando de 24,6 e 42,2 ºC para as avaliações aos 15 dias de imposição do déficit hídrico e entre 23,1 e 35,9 ºC para as avaliações aos 50 dias de imposição do déficit hídrico. Cada histograma representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão..... 43

Figura – 21 Variação diurna da eficiência intrínseca do uso da água (*EIUA*, em a, b, c, d), da eficiência instantânea de carboxilação (P_N/C_I, em e, f, g, h), e da relação entre a taxa de transporte de elétrons e a assimilação bruta de CO_2 (ETR/P_N, em i, j, k, l) aos 15 (a, b, e, f, i, j) e 50 (c, d, g, h, k, l) dias de imposição do déficit hídrico em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e mantidos em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Medidas realizadas entre 07:00 e 17:00 h, com temperatura foliar variando de 24,58 e 42,23 ºC para as avaliações referentes aos 15 dias de imposição do déficit hídrico e 23,1 e 35,9ºC para as avaliações referentes aos 50 dias de imposição do déficit hídrico. Cada símbolo representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão..... 45

Figura – 22 Respiração no escuro (*R*) aos 15 (a) e 50 (b) dias de imposição do déficit hídrico em folhas de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e mantidos em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Medidas realizadas entre 06:00 e 19:00 h, com temperatura foliar variando de 25,6 e 39,1 ºC para as avaliações referentes aos 15 dias de imposição do déficit hídrico e 22,0 e 31,4ºC para as avaliações referentes aos 50 dias de imposição do déficit hídrico. Cada símbolo representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão..... 46

Figura – 23 Eficiência quântica potencial do fotossistema II (F_V/F_M) aos 15 (a) e 50 (b) dias de imposição do déficit hídrico em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o P recomendado (P+)] e mantidos em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Cada símbolo representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão..... 47

Figura – 24 Variação diurna da eficiência quântica efetiva ($\Delta F/F_M'$, em a, b, c, d), coeficiente de extinção não-fotoquímica da fluorescência (*NPQ*, em e, f, g, h), transporte aparente de elétrons (*ETR*, em i, j, k, l) aos 15 (a, b, e, f, i, j) e 50 (c, d, g, h, k, l) dias de imposição do déficit hídrico em

cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o P recomendado (P+)] e mantidos em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Medidas realizadas entre 07:00 e 17:00 h, com temperatura foliar variando de 24,58 e 42,23 ºC para as avaliações referentes aos 15 dias de imposição do déficit hídrico e 23,1 e 35,9ºC para as avaliações referentes aos 50 dias de imposição do déficit hídrico. Cada símbolo representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão..... 48

Figura – 25 Conteúdo de clorofila a (Chl a), clorofila b (Chl b), clorofila total (Chl a+b) e carotenóides e xantofilas (Car+Xant) aos 15 (a) e 50 (b) dias de imposição do déficit hídrico em folhas de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e mantidos em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Cada histograma representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão..... 50

Figura – 26 Conteúdo de amido (*AM*), sacarose (*Sac*), açúcares solúveis (*AS*) e de carboidratos totais não estruturais (*AT*) aos 15 (a) e 50 (b) dias de imposição do déficit hídrico em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e mantidos em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Cada histograma representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão. As folhas utilizadas na quantificação do conteúdo de carboidratos foliares foram coletadas no início da manhã..... 51

Figura – 27 - Número de folhas (*NF*, em a), altura da planta (*H*, em b), diâmetro do caule (*DC*, em c), área foliar total (*AF*, em d), relação raiz/parte aérea (em e) e número de ramos plagiotrópicos (*NRP*, em f) de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Cada histograma o valor médio (n=4) ± desvio padrão..... 52

Figura – 28 Matéria seca de folhas (*MSF*, em a), caule (*MSC*, em b) e raízes (*MSR*, em c) de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Cada histograma o valor médio (n=4) ± desvio padrão..... 54

Figura – 29 Teores de fósforo (P) nas frações folha (a), caule (b) e raiz (c) de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou submetidos à suspensão da rega (SR) por 30 dias. Cada valor representa a média (n=5) ± desvio padrão..... 57

Figura – 30 Potencial de água na folha (Ψ_W) nos cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo, símbolos cheios) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (símbolos vazios). Medidas realizadas entre na antemanhã (5:00 h), sendo cada símbolo o valor médio (n=4) ± desvio padrão. A seta indica o momento de reidratação do solo..... 60

Figura – 31 Variação temporal da condutância estomática (g_S), assimilação de CO_2 (P_N) e transpiração (E) nos cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo, símbolos cheios) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (símbolos vazios). Medidas realizadas entre 9:00 e 11:00 h. Durante o período experimental, a temperatura foliar e *VPDL* variaram entre 25,9 e 34,8 ºC e 0,95 e 2,43 kPa durante os horários de avaliação. Cada símbolo representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão. As setas indicam o momento de reidratação do solo (30^o dia)..... 61

Figura – 32 Variação temporal da eficiência instantânea de carboxilação (P_N/C_I) em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo, símbolos cheios) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (símbolos vazios). Durante o período experimental, a temperatura foliar e *VPDL* variaram entre 25,9 e 34,8 ºC e 0,95 e 2,43 kPa durante os horários de avaliação. Cada símbolo representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão. As setas indicam o momento de reidratação do solo (30^o dia)..... 63

Figura – 33 Potencial de água na folha (Ψ_W, em a) e condutividade hidráulica da planta (*KL*, em b) nos cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (SR). Cada histograma representa o valor médio (n=4) ± desvio padrão. Medidas realizadas no dia de máximo déficit hídrico..... 64

Figura – 34 Conteúdo relativo de água na folha (*CRA*) de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo

recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (SR). Cada histograma representa o valor médio (n=4) ± desvio padrão. Medidas realizadas no dia de máximo déficit hídrico, em tecidos coletados às 12:00 h..... 64

Figura – 35 Variação diurna da radiação fotossinteticamente ativa (*Q*), temperatura do ar (*Tar*) e déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar (*VPDL*) durante as avaliações de trocas gasosas no dia de máximo déficit hídrico. Medidas realizadas entre 07:00 e 17:00 h, sendo cada histograma o valor médio (n=12) ± desvio padrão..... 65

Figura – 36 Variação diurna da assimilação de CO_2 (P_N, em a), da condutância estomática (g_S, em b) e da transpiração (*E*, em c) em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo, símbolos cheios) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (símbolos vazios). Medidas realizadas entre 7:00 e 17:00 h, sendo cada símbolo o valor médio (n=3) ± desvio padrão. Medidas realizadas no dia de máximo déficit hídrico..... 66

Figura – 37 Assimilação diurna de CO_2 ($P_{NI,}$ em a), transpiração diurna (E_I, em b) e eficiência diurna do uso da água (EUA_I) em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o P recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (SR). Medidas realizadas entre 07:00 e 17:00 h, sendo cada histograma o valor médio (n=3) ± desvio padrão. Medidas realizadas no dia de máximo déficit hídrico..... 67

Figura – 38 Respiração no escuro (*R*) em folhas cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo, símbolos cheios) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (símbolos vazios). Medidas realizadas entre 6:00 e 19:00 h, sendo cada símbolo o valor médio (n=3) ± desvio padrão. Medidas realizadas no dia de máximo déficit hídrico..... 68

Figura – 39 Eficiência instantânea de carboxilação ($P_N/C_{I,}$ em a) e relação entre o transporte de elétrons e a assimilação de CO_2 (ETR/P_N, em b) nos cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo, símbolos cheios) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (símbolos vazios). Medidas realizadas entre 7:00 e 15:00 h, sendo cada símbolo o valor médio (n=3) ± desvio padrão. Medidas realizadas no dia de máximo déficit hídrico..... 69

Figura – 40 Eficiência quântica potencial (F_V/F_M, em a) e efetiva ($\Delta F/F_M'$, em b) do fotossistema II, transporte aparente de elétrons (*ETR*, em c) e coeficiente de extinção não-fotoquímica da fluorescência (*NPQ*, em d) em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo, símbolos cheios) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (símbolos vazios). Medidas realizadas entre 7:00 e 17:00 h, sendo cada símbolo o valor médio (n=3) ± desvio padrão. Medidas realizadas no dia de máximo déficit hídrico..... 70

Figura – 41 Conteúdo de clorofila a (Chl a), clorofila b (Chl b), clorofila total (Chl a+b) e carotenóides e xantofilas (Car+Xant) no máximo déficit hídrico (a) e na reidratação (b) em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (SR). Cada histograma o valor médio (n=4) ± desvio padrão..... 71

Figura – 42 Conteúdo de amido (*AM*), sacarose (*Sac*), açúcares solúveis (*AS*) e de carboidratos totais não estruturais (*AT*) no dia de máximo déficit hídrico (a) e na reidratação (b) em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (SR). Cada histograma o valor médio (n=4) ± desvio padrão. Amostras coletadas ao amanhecer..... 73

Figura – 43 Número de folhas (*NF*, em a), altura da planta (*H*, em b), diâmetro do caule (*DC*, em c), área foliar total (*AF*, em d), relação raiz/parte aérea (em e) e número de ramos plagiotrópicos (NRP, em f) em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega por 30 dias (SR). Cada histograma o valor médio (n=4) ± desvio padrão..... 74

Figura – 44 Matéria seca de folhas (*MSF*, em a), caule (*MSC*, em b) e raízes (*MSR*, em c) de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega por 30 dias (SR). Cada histograma o valor médio (n=4) ± desvio padrão..... 76

Metabolismo de carbono do cafeeiro em relação à disponibilidade de fósforo e à deficiência hídrica

RESUMO

A deficiência hídrica e a baixa disponibilidade de fósforo (P) são alguns dos mais importantes fatores limitantes ao crescimento de plantas em regiões tropicais. O objetivo desse trabalho foi testar a hipótese de que em condições de déficit hídrico, plantas submetidas à maior disponibilidade de P apresentam maior atividade fotoquímica e bioquímica da fotossíntese minimizando o impacto dessa limitação ambiental na produção de biomassa de mudas de cafeeiro. A pesquisa foi realizada com mudas de cafeeiro arábica (*Coffea arabica* L. cv. Ouro verde) em casa-de-vegetação. Inicialmente, as mudas foram submetidas a três condições de disponibilidade de fósforo: baixa (P-); recomendada (PA) e alta (P+, equivalendo a duas vezes a dose de PA). As plantas cresceram nessas condições até que os cafeeiros do tratamento P- exibissem sintomas de deficiência nutricional. A partir desse momento, a resposta das plantas seria em função do suprimento de P na adubação. No primeiro experimento, as plantas PA e P+ foram conduzidas com dois níveis de umidade no solo [80% e 40% da capacidade de campo (CC)], sendo avaliada a resposta à disponibilidade de P em plantas sob restrição hídrica. No segundo experimento, as plantas PA e P+ foram submetidas à suspensão da irrigação ou mantidas com umidade do solo próximo a 80% CC. Trocas gasosas, atividade fotoquímica, potencial da água na folha (Ψ_W), condutividade hidráulica da planta (*KL*), conteúdo de pigmentos fotossintéticos, conteúdo de carboidratos nas folhas, partição de matéria seca, características morfológicas e a composição química dos tecidos vegetais foram avaliadas. Em geral, a deficiência de P causou redução da atividade fotoquímica e bioquímica da fotossíntese, assim como reduções no conteúdo de pigmentos fotossintéticos, promovendo restrições na produção de fitomassa das plantas. A adubação fosfatada diferencial foi efetiva em elevar a disponibilidade de P nas plantas do tratamento P+. Em geral, os teores foliares médios de P foram de 1,2 e 1,8 mg kg^{-1} nas plantas do tratamento PA e P+, respectivamente. No primeiro experimento, após 15 dias de tratamento e independente da disponibilidade de água, o tratamento P+ causou incrementos significativos na assimilação de CO_2 (P_N), condutância estomática (g_S) e transpiração (*E*) em relação às plantas do tratamento PA. Após 50 dias, observou-se atenuação (~ 45%) nos efeitos da seca nas plantas do tratamento P+, com menor redução na eficiência instantânea de carboxilação

(P_N/C_I). Nessa ocasião, o déficit hídrico causou elevação significativa de *KL* e da eficiência intrínseca do uso da água (EUA_I) das plantas, com o tratamento P+ induzindo valores de *KL* 50% maiores em relação à PA. Esses dados sugerem menor resistência no fluxo de água entre raiz e parte aérea e melhor controle estomático da perda de água para a atmosfera. O maior acúmulo de carboidratos foliares em P+ está relacionado com o melhor desempenho fotossintético (bioquímica e fotoquímica) das plantas sob condição de déficit hídrico. No segundo experimento, houve aumento da fotossíntese e da respiração (*R*) das plantas do tratamento P+ quando comparado à PA, independente da condição hídrica. Essas variáveis estão relacionadas com o maior crescimento exibido por essas plantas. A eficiência instantânea de carboxilação (P_N/C_I) apresentou significativo aumento nas plantas do tratamento P+, sendo esse incremento observado tanto na condição irrigada quanto na suspensão da rega. O conteúdo de pigmentos fotossintetizantes no tratamento P+ manteve-se mais elevado em relação às plantas do tratamento PA, independente do experimento ou disponibilidade hídrica. As plantas do tratamento P+ sob déficit hídrico apresentaram acúmulo de matéria seca superior às plantas controle (80% CC) do tratamento PA. Concluindo, a alta disponibilidade de P promoveu melhor desempenho fotossintético de plantas jovens de cafeeiro, independente da disponibilidade hídrica. Essa resposta foi ocasionada pela maior atividade fotoquímica e bioquímica da fotossíntese e também pela maior abertura estomática. Em condição de déficit hídrico, as plantas submetidas à alta disponibilidade de P apresentaram melhor aclimatação do metabolismo de carbono, com aumento na disponibilidade de açúcares solúveis após a reidratação. Tanto em condições de boa disponibilidade hídrica como sob déficit hídrico controlado ou suspensão da rega, as plantas do tratamento com alta disponibilidade de P exibiram maior produção de fitomassa, motivada pela maior atividade fotossintética. Em relação à hipótese dessa pesquisa, a mesma foi parcialmente corroborada uma vez que o efeito benéfico da alta disponibilidade de P ocorreu de forma independente à condição hídrica do solo e o efeito do déficit hídrico na produção de matéria seca dos cafeeiros foi em geral similar com a variação da disponibilidade de P.

Palavras-chave: *Coffea arabica*, deficiência hídrica, fotossíntese, fotoquímica, carboidratos, crescimento

Carbon metabolism in coffee plants as affected by phosphorus availability and water deficiency

ABSTRACT

Water deficiency and low availability of phosphorus (P) are some of the most important factors limiting plant growth in tropical regions. The aim of this study was to test the hypothesis that young coffee plants subjected to high P availability have higher photochemical and biochemical activities of photosynthesis under drought conditions, which reduces the negative effect of such constraining condition on biomass production when compared to plants supplied with the recommended amount of P. This study was carried out with arabica coffee plants (*Coffea arabica* L. cv. Ouro Verde) under greenhouse conditions. Initially, plants were grown under three P availabilities: low (P-); recommended (PA) and high (P+, supplied with two times more P as compared to PA). Plants were grown under those conditions until the moment in which plants exhibited symptoms of nutritional deficiency in P- treatment. From this moment, plant responses were function of P supplied in fertilization. In the first experiment, plants PA and P+ were subjected to two levels of soil moisture [80% and 40% of field capacity (FC)] to evaluated responses to P availability in plants under water restriction. In the second experiment, plants PA and P+ were subjected to water withholding or maintained with soil moisture at 80% FC. Gas exchange, photochemical activity, leaf water potential (Ψ_W), plant hydraulic conductivity (*KL*), photosynthetic pigments, leaf carbohydrate content, dry matter partitioning, morphological changes and plant chemical composition were evaluated. In general, P deficiency promoted reduction in biochemical and photochemical activity of photosynthesis and in pigment content, leading to low phytomass production. The differential P fertilization was effective in increasing the P availability in plants of treatment P+. In general, leaf P contents were 1.2 and 1.8 mg kg^{-1} in treatments PA and P+ respectively. In the first experiment, after 15 days of treatment and in both water availabilities, the P+ treatment caused significant increases in CO_2 assimilation (P_N), stomatal conductance (*gs*) and transpiration (*E*) when compared to plants subjected to treatment PA. After 50 days, attenuation (~45%) of drought effects was noticed in plants subjected to P+ treatment, with smaller decrease in instantaneous carboxylation efficiency (P_N/C_I). At this time, drought caused significant increase in *KL* and intrinsic water use efficiency (EUA_I), with treatment P+ leading to higher *KL* (~50%) compared to PA. These data suggest less resistance to water

flow between roots and shoots and better stomatal control of water loss to the atmosphere. The greater leaf carbohydrate accumulation in plants P+ is related to the better photosynthetic (biochemical and photochemical) performance of plants under drought condition. In the second experiment, increases in photosynthesis and respiration (*R*) were observed in plants P+ when compared to PA, regardless water availability. Those variables supported the higher growth of plants P+. The P_N/C_I was increased in plants of treatment P+, with this increase being observed regardless water availability. The content of photosynthetic pigments in plants of treatment P+ remained higher as compared to PA, independent on the experiment or water availability. Plants of treatment P+ showed higher dry matter production than plants of the treatment PA under 80% FC. Concluding, high P availability promoted higher photosynthetic performance of young coffee plants, regardless water availability. Such response was caused by higher photochemical and biochemical activities of photosynthesis as well as by higher stomatal aperture. Under water deficit, plants subjected to high P availability showed better acclimation of carbon metabolism, with increases in soluble sugars availability after re-hydration. Regardless water regimes, plants subjected to high P availability exhibited higher phytomass production, induced by higher photosynthetic activity. Regarding the research hypothesis, it was partially corroborated once the beneficial effects of high P occurred in both well-watered and water-stressed plants and the effects of water deficit on dry matter production were, in general, similar with varying P availability.

Key-words: *Coffea arabica*, water deficiency, photosynthesis, photochemistry, carbohydrates, growth.

1 INTRODUÇÃO

Grande parte do parque cafeeiro do país se encontra implantado em áreas que apresentam sérias limitações de ordem nutricional ao desenvolvimento das plantas (CORRÊA, 2001), incluindo também limitações de disponibilidade de água. Desta maneira, as lavouras se tornam muito sensíveis a déficits hídricos devido à incapacidade de absorver água e nutrientes em maiores profundidades. Com a ocupação de solos de Cerrado associada à irrigação, a cafeicultura tem sido estendida para áreas onde a condição de déficit hídrico é uma constante (SANTINATO et al., 2008).

A deficiência hídrica comum durante o cultivo das plantas, pode reduzir o fluxo de fosfato inorgânico (*Pi*) para a parte aérea (MOUAT & NES, 1986). Esta paralisação do suprimento de *Pi* do solo para a planta é agravada quando o sistema radicular é pouco denso e a espécie possui baixa eficiência no uso do *Pi* (SANTOS et al., 2004; 2006a,b). Sendo o cafeeiro uma planta sensível a desequilíbrios ambientais e nutricionais, tecnologias que permitam maior eficiência produtiva são desejáveis, fato esse que está diretamente relacionado com uma adubação equilibrada e com disponibilidade hídrica adequada para a cultura, de maneira que eventuais desequilíbrios não sejam prejudiciais na formação e produção do cafeeiro (SANTINATO et al., 2008). As inovações tecnológicas envolvendo adubações com doses elevadas de fósforo (P) têm sido consideradas como uma forma de aumentar a aquisição deste elemento pelos cafeeiros, sob o argumento de alcançar maior produtividade e melhores índices de qualidade do produto final (GUERRA et al., 2007). Sendo o P um elemento importante para a formação do sistema radicular, sua presença é fundamental para o equilíbrio nutricional das plantas (RENA et al., 1986). A disponibilidade adequada de P proporciona cafeeiros bem desenvolvidos e vigorosos, o que em última instância determina boas produções.

De fato, a deficiência hídrica e a baixa disponibilidade de P são alguns dos mais importantes fatores limitantes ao crescimento das plantas em regiões tropicais (FAGERIA et al., 1997; 2004). O aprimoramento de técnicas de irrigação e adubação é dependente do conhecimento da fisiologia dos cafeeiros em condições específicas, tais como a baixa ou a alta disponibilidade de fósforo e a sua interação com a deficiência hídrica. Essa limitação ambiental ocorre com periodicidade ao longo do ciclo de cultivo do cafeeiro, ocorrendo

naturalmente durante a estação de inverno no Estado de São Paulo e precedendo a fase de floração.

Uma das causas da maior sensibilidade das culturas ao déficit hídrico é o efeito indireto da desidratação sobre a atividade fotossintética e consequente acumulação de carboidratos de reserva. A disponibilidade de *Pi* no citoplasma, por sua vez, regula o transporte de trioses do cloroplasto para o citoplasma e portanto a síntese de sacarose (HENDRICKSON et al., 2004). Decréscimos da ciclagem de *Pi* entre o citoplasma e o estroma, gerado por uma redução da absorção de P em função de um déficit hídrico no solo (NOVAIS & SMYTH, 1999; SANTOS et al., 2006), podem levar a reduções no consumo ou na produção de ATP e NADPH, menor carboxilação/regeneração de RuBP (LEEGOOD & FURBANK, 1986), decréscimo na expressão de genes relacionados à fotossíntese (LAWLOR & CORNIC, 2002), fechamento estomático (FLIEGE et al., 1978; FLÜGGE et al., 2003), e aumentos da resistência à difusão de CO_2 no mesofilo foliar (LAWLOR & CORNIC, 2002; NAFZIGER & KOLLER, 1976; NAKANO et al., 2000).

Considerando os aspectos tratados, há a necessidade de se esclarecer os efeitos da alta disponibilidade de *Pi* no metabolismo de carbono de cafeeiros sob deficiência hídrica. O propósito dessa pesquisa foi testar a hipótese de que em condições de déficit hídrico, as plantas de cafeeiro submetidas à maior disponibilidade de P apresentam maior atividade fotoquímica e bioquímica da fotossíntese minimizando o impacto dessa limitação ambiental na produção de fitomassa de mudas de cafeeiro quando comparadas às plantas supridas com a quantidade recomendada de P.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Efeitos da disponibilidade de fósforo para cafeeiros

Os solos tropicais são caracterizados pela baixa fertilidade, sendo a adubação uma prática agrícola essencial para a cadeia produtiva do café (PRADO et al., 2003). Os nutrientes minerais exercem funções específicas na planta, garantindo adequado crescimento, desenvolvimento e produção dos cultivos. Caso os nutrientes não estejam numa concentração adequada nos tecidos da planta, podem ocorrer sintomas de deficiência ou toxidez devido a uma série de alterações em nível celular (MALAVOLTA et al., 1981). Em cafeeiros, a deficiência nutricional altera os conteúdos de aminoácidos, ácidos orgânicos e açúcares nas

folhas, havendo um comprometimento do desenvolvimento da parte aérea e das raízes (MALAVOLTA, 1986).

Além da extração de P do solo e da mobilização deste na planta serem relativamente pequenas, as adubações fosfatadas ainda devem considerar as perdas que ocorrem principalmente nos solos ácidos e com elevados teores de óxidos de ferro e alumínio, muito comuns nas condições brasileiras (RENA et al., 1986). A disponibilidade de P é reduzida pela fixação ao ferro, ao alumínio e ao cálcio, reduzindo sua difusão até as raízes (MALAVOLTA, 1980). Aplicações de doses elevadas de fertilizantes fosfatados são necessárias por ocasião do plantio, no entanto, as plantas extraem quantidades relativamente pequenas de P. Esse fato sugere que uma parte significativa dos fosfatos adicionados no solo estaria indisponível para o cafeeiro em crescimento (NOVAIS & SMYTH, 1999).

A essencialidade do fósforo na fase jovem do cafeeiro é conhecida devido ao maior desenvolvimento do sistema radicular e da parte aérea (MARCUZZO et al., 2002; RENA et al., 1986). Em condições de baixa disponibilidade de P, o desenvolvimento da planta é alterado de duas formas: pela menor produção de fitomassa radicular; ou por mudanças na arquitetura radicular (LÓPEZ-BUCIO et al., 2002). Na fase inicial de desenvolvimento da planta têm-se observado aumentos na relação raiz/parte aérea quando há deficiência de P (GRANT et al., 2001). A redução no crescimento é geralmente maior na parte aérea da planta do que nas raízes, permitindo desta forma manter o crescimento radicular para absorção de P no solo. Em condições de baixa disponibilidade de P, a proporção de P retido nas raízes é maior que quando comparada a uma situação em que o suprimento de P é moderado (GRANT et al., 2001).

A resposta marcante das plantas à nutrição fosfatada no estádio inicial de desenvolvimento está relacionada ao papel do P na síntese de proteínas, por constituir nucleoproteínas necessárias à divisão celular, por atuar no processo de absorção iônica, além de ter grande influência na precocidade de produção (MALAVOLTA, 1980; RYCHTER & RAO, 2005; GUERRA et al., 2007).

De fato, fornecimento de P na formação do cafeeiro é fundamental para a formação dos frutos, especialmente em solos de Cerrado (RENA et al., 1986). BARROS et al. (2000) comprovaram a importância da aplicação do P no plantio do cafeeiro, sendo observada menor produtividade das plantas quando não se aplicou este nutriente na cova de plantio. Aplicações complementares de P via irrigação ou pulverização têm recuperado mudas deficientes (RENA et al., 1986). MARCUZZO et al. (2002) avaliando doses e fontes diferentes de fósforo em cafeeiros com 18 meses de idade, concluiu que mesmo não havendo diferença entre fontes, a

dose equivalente a 538 g m^{-1} de sulco proporcionou o maior desenvolvimento em altura das plantas. SILVA et al. (2002) reportaram que a restrição de P na adubação do cafeeiro reduziu em 56% a produtividade, com os outros nutrientes causando reduções de 71%, 40% e 34% quando considerados o potássio (K), nitrogênio (N) e zinco (Zn), respectivamente.

Quanto à demanda de nutrientes pelo cafeeiro, observa-se maior absorção nos períodos de desenvolvimento vegetativo e de crescimento dos frutos, sendo ainda mais intensa no caso de P (MALAVOLTA, 1986). O fósforo, em termos quantitativos, é o quinto elemento mais exigido durante o desenvolvimento do cafeeiro (MELO et al., 2005). Segundo a Comissão de Fertilidade do Solo do Estado de Minas Gerais (GUIMARÃES et al., 1999), as concentrações foliares de P adequadas à cultura cafeeira são de 1,2 a 1,6 mg g^{-1} de matéria seca. CLEMENTE et al. (2008) encontraram teores foliares de P variando de 1,1 e 1,2 mg g^{-1} e consideraram essa faixa adequada para plantas jovens de cafeeiro com nutrição equilibrada. A faixa crítica de P encontrada por MARTINEZ et al. (2003) para avaliar o estado nutricional do cafeeiro com produtividade superior a 30 sacas beneficiadas ha^{-1} foi de 1,2 a 1,7 mg g^{-1}.

A deficiência de P provoca a perda de brilho das folhas que, em seguida, mudam do amarelo brilhante ao marrom arroxeado na porção apical e marginal do limbo foliar (MELO et al., 2005). Em casos mais graves, pode haver queda parcial ou total das folhas (YAMADA, 1995).

Plantas cujo sistema radicular é bem desenvolvido apresentam capacidade de explorar um maior volume de terra, possibilitando aumento da absorção de nutrientes e água, benefício mais evidente em condições de veranicos (RENA et al., 1986). Assim como os demais elementos nutricionais, a disponibilidade adequada de P proporciona cafeeiros bem desenvolvidos e vigorosos, o que determina boas produções. De fato, alguns pesquisadores têm observado respostas lineares e significativas da produtividade de cafeeiros com o aumento da adubação fosfatada além dos níveis recomendados, ocorrendo crescimento de novos nós e de radicelas superficiais, desenvolvimento de gemas reprodutivas, aumento da fixação dos frutos e redução da bienalidade da produção (GUERRA et al., 2007).

A relação entre o P e os demais macronutrientes é de extrema importância, devido às relações existentes entre os nutrientes (YAMADA, 1995) e à necessidade de maximização da adubação fosfatada de plantio. O P pode reduzir a disponibilidade de Fe, Mn, Zn e Ca no solo, nutrientes esses envolvidos no mecanismo de resistência das plantas às doenças. Assim, indiretamente, o excesso de fósforo poderia afetar a sanidade de mudas (YAMADA, 1995). NUNES et al. (2004) reportaram que altas concentrações de P em cafeeiro, em conseqüência de fertilizações pesadas deste nutriente ao longo dos anos, pode causar precipitação interna de

Fe, diminuindo a concentração ativa deste micronutriente na planta (BIDDULPH & WOODBRIDGE, 1952). MENARD & MALAVOLTA (1962) relataram antagonismo entre P e N com o aumento das concentrações de P e sinergismo entre Mg e P demonstrada pelo aumento da concentração de Mg nas folhas, caules e raízes de mudas de cafeeiro com o aumento do teor de P.

2.2 O papel do fósforo no metabolismo fotossintético

O P é um elemento necessário para a atividade fotossintética e para o transporte de carboidratos (ALAM, 1999; RAGHOTHAMA, 1999). Nas plantas, o fósforo (P) ocorre na forma inorgânica como ortofosfato (*Pi*) e em menor extensão como pirofosfato (MENGEL & KIRKBY, 2001). O P vacuolar é considerado a forma de reserva para manutenção do nível de P no citoplasma (MINURA et al., 1996; SCHACHTMAN et al., 1998; RAO & TERRY, 1989). Em condições adequadas de P, 80% a 95% do P celular está localizado no vacúolo, e os outros 5% a 20% participam do metabolismo celular ou estão presentes no *pool* citoplasmático. As concentrações de *Pi* no vacúolo variam amplamente, e sob condições de deficiência de P a quantidade de *Pi* vacuolar deve ser exaurida. O *Pi* vacuolar também aumenta mais rapidamente do que a fração de P orgânico (*Po*) em resposta ao aumento da disponibilidade do elemento no solo (SCHACHTMAN et al., 1998).

A inibição da fotossíntese e do metabolismo associado em folhas que cresceram em deficiência de *Pi* é devida a disfunções de longo e curto prazo no desenvolvimento da maquinaria e do metabolismo fotossintético (JACOB & LAWLOR, 1991; 1992). A concentração de *Pi* foliar influência a taxa fotossintética via alterações no transporte antiporte de *Pi* e triose-P entre o cloroplasto e o citosol (FLUGGE, 1987; HELDT, 1977; LEEGOOD, 1996). A alta atividade fotossintética impõe a necessidade de altas concentrações de *Pi* e mudanças na concentração do *Pi* fora dos cloroplastos podem afetar o ciclo de Calvin mudando os níveis de intermediários fosforilados dentro dos cloroplastos (FLUGGE, 1987; HELDT, 1977).

Em condição de deficiência de P, aproximadamente 70% do *Pi* está alocado no sistema radicular da planta (GNIAZDOWSKA et al., 1999), indicando que a manutenção inicial de níveis relativamente estáveis de *Pi* na folha é resultado dos processos de remobilização desse nutriente (FLÜGGE et al., 2003). Entretanto, a aclimatação das plantas à baixa disponibilidade de *Pi* se dá a partir de mudanças na absorção e no transporte de *Pi* na

planta e na remobilização de *Pi* das raízes e das folhas velhas para as folhas mais novas em crescimento (RAGHOTHAMA, 1999; SMITH, 2002).

A redução da concentração de *Pi* no citoplasma reduz o crescimento e a produtividade vegetal, sendo que numa concentração igual ou menor que 0,3 mmol L^{-1} o crescimento é severamente inibido (REBELLE et al., 1984). Em plantas com deficiência de P, a redução da força de dreno dada pela redução do crescimento impõe limitações à fotossíntese (PIETERS et al., 2001), cujos efeitos podem ser ampliados por modificações induzidas na respiração e no metabolismo de nitrogênio de plantas deficientes em *Pi* (FLÜGGE et al., 2003). A inibição da fotossíntese causada pelo suprimento inadequado de *Pi* tem origem na alta demanda de *ATP* pelo crescimento vegetal e na função essencial de intermediários fosforilados nas reações de fixação do CO_2 (STITT, 1990).

A redução da exportação de triose-P a partir do cloroplasto promove aumento na síntese de amido em detrimento da síntese de sacarose, levando à redução da fotossíntese (STITT, 1990). De fato, a síntese de sacarose a partir de triose-P é o principal processo responsável pela ciclagem de *Pi*, liberando esse elemento devido à ação de uma fosfatase, que aliada à rápida exportação de sacarose presente no citoplasma, mantém a disponibilidade de *Pi* para a síntese de novas moléculas de triose-P no cloroplasto (FLÜGGE et al., 2003). Todavia, a presença de *Pi* também regula a síntese de sacarose, inibindo a atividade da sacarose-fosfato sintase (*SPS*) presente no citoplasma quando em alta concentração (STITT, 1990).

Em situação de baixo suprimento de *Pi*, há redução da fotofosforilação (menor síntese de ATP) e conseqüente aumento no estado de energização das membranas dos tilacóides, menor fluxo de elétrons entre os fotossistemas II (FSII) e I (FSI) e como última conseqüência, há redução da fotossíntese (FLÜGGE et al., 2003). A disponibilidade de *Pi* também afeta diretamente a ativação de algumas enzimas do ciclo de Calvin-Benson, tais como a ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), frutose-1,6-bisfosfatase, sedoheptulose-1,7-bisfosfatase (CHARLES & HALLIWELL, 1980; BRAGWAT, 1981; LAING et al., 1981; PORTIS, 1992). A baixa disponibilidade de *Pi* pode induzir redução na fotossíntese devido à menor regeneração de RuBP e a mudanças na partição de carbono causadas em parte por modificações no metabolismo de sacarose e de amido (RAO & TERRY, 1989). De acordo com BROOKS (1986), a produção de RuBP em folhas deficientes em *Pi* é limitada por uma diminuição da oferta de carbono devido ao aumento do desvio desse elemento para a síntese de amido e não pela diminuição do fornecimento de ATP que também ocorre com deficiência *Pi*.

A fim de manter o ciclo auto-catalítico de Calvin-Benson em condições de equilíbrio dinâmico, cinco de cada seis átomos de carbono assimilados pela Rubisco contribuem para a regeneração de RuBP e um é direcionado para a síntese de amido ou de sacarose. Desde que esta seja uma estequiometria válida, um aumento do desvio de carbono fixado para a síntese de amido, embora possa limitar a síntese de sacarose, não seria a principal causa da redução da regeneração RuBP (RAO & TERRY, 1989). Sabe-se que a regeneração de RuBP é dependente do transporte de elétrons e, portanto, a menor atividade fotoquímica pode afetar negativamente o ciclo de Calvin-Benson (VON CAEMMERER, 2000). Segundo JACOB & LAWLOR (1992), a deficiência de P diminui o conteúdo de RuBP das folhas mais do que o de Rubisco e a diminuição da atividade específica dessa enzima é provavelmente uma conseqüência da diminuição da concentração do substrato RuBP (SHARKEY, 1989). Quando a disponibilidade de RuBP não é limitante, a quantidade e a atividade específica da Rubisco determina a eficiência de carboxilação. A folhas com deficiência de P produzem pequenas quantidades de RuBP e Rubisco, com essa enzima tendo atividade específica mais baixa do que as plantas cultivadas com P adequado (VON CAEMMERER, 1981; BROOKS, 1986; RAO & TERRY, 1989).

Por outro lado, estudos realizados com cloroplastos isolados, tilacóides de membranas e sistemas de pigmentos têm demonstrado que os processos primários da fotossíntese como as reações luminosas e o transporte fotossintético de elétrons foram relativamente pouco afetados pela deficiência de *Pi* (BROOKS, 1986; FOYER & WALKER, 1987).

As alterações na fotossíntese podem também ser conseqüências da redução dos conteúdos de proteínas solúveis e de clorofila, como observado por JACOB & LAWLOR (1991) em algumas espécies cultivadas sob baixa disponibilidade de P. Nessa condição, também foi observada mudança na composição lipídica das membranas dos tilacóides em longo prazo, alterando a atividade fotoquímica de plantas deficientes em *Pi*. Há decréscimos da eficiência de captura da energia de excitação pelo FSII, do coeficiente de extinção fotoquímica da fluorescência e da eficiência quântica efetiva do FSII, aumento do coeficiente de extinção não-fotoquímica da fluorescência, ocorrência de fotoinibição e aumento dos drenos alternativos de elétrons, como a fotorrespiração (ESSIGMANN et al., 1998; JACOB & LAWLOR, 1993). Todavia, há de se considerar que tais modificações podem representar uma tentativa de balancear a atividade fotoquímica (geração de ATP e NADPH) com a bioquímica (carboxilação/regeneração de RuBP), evitando a redução excessiva dos componentes da cadeia de transporte de elétrons (RAO & TERRY, 1989).

Em comparação com o metabolismo fotossintético, o crescimento das plantas é mais sensível à baixa disponibilidade de P, podendo essa afirmação ser constatada por reduções na área foliar, no número de folhas, na matéria seca da parte aérea, na altura da planta e na razão entre a matéria seca da parte aérea e do sistema radicular (JACOB & LAWLOR, 1991; LYNCH et al., 1991). A redução da fitomassa da parte aérea devido à baixa disponibilidade de *Pi* pode ser induzida pela redução da condutividade hidráulica do sistema radicular e pelo menor potencial da água na folha (RADIN & EIDENBOCK, 1986; HART & GREER, 1988; FREDEEN et al., 1989; RAO & TERRY, 1989). Essas reduções de crescimento em virtude dos baixos valores de condutividade hidráulica e/ou potenciais hídricos mais negativos têm sido relacionadas à perda de turgor celular e, por conseguinte alterações no ajustamento de parede celular (HART & GREER, 1988).

A maior parte dos estudos com P trata dos efeitos da baixa disponibilidade de *Pi* no metabolismo vegetal, sendo dada pouca ênfase aos possíveis efeitos de altas concentrações. Altas concentrações de *Pi* induzem competição entre a exportação de triose-P e a regeneração de RuBP, levando a decréscimos na fixação de CO_2 (JACOB & LAWLOR, 1993). Experimentos com cloroplastos isolados sugerem que a fotossíntese ótima exige uma concentração adequada de *Pi* no citoplasma, mantida pelo P vacuolar e pelos processos metabólicos relacionados (PLESNICAR et al., 1994). Aumentos excessivos dos níveis de *Pi* no citoplasma causam aumento da exportação de triose-P do cloroplasto, com efeito negativo na regeneração RuBP. Em estudo com doses subótimas e supraótimas de *Pi*, PLESNICAR et al. (1994) observaram que a capacidade fotossintética e a eficiência quântica aparente da fotossíntese eram máximas até 8,6 mg kg^{-1} de P por massa seca de tecido foliar.

Esses resultados indicam a importância de ampliar o conhecimento sobre a fisiologia de plantas no que tange a aplicação excessiva de P em cultivos agrícolas, pois ganhos considerados de produtividade de cafeeiros têm sido creditados a esse elemento (GUERRA et al., 2007).

2.3 Efeitos do déficit hídrico no crescimento e desenvolvimento das plantas

O déficit hídrico é o principal limitador da produção e do crescimento dos cafeeiros (PINHEIRO et al., 2005; DIAS et al., 2007), ocorrendo em grandes extensões de áreas cultivadas. Segundo McCREE & FERNÁNDEZ (1989), as respostas mais evidentes das plantas ao déficit hídrico consistem na restrição da produção de área foliar, no fechamento estomático, na aceleração da senescência e, por fim, na abscisão foliar. O menor crescimento

de plantas submetidas ao déficit hídrico tem sido relacionado primariamente à perda de turgor celular e, por conseguinte alterações no ajustamento de parede celular e aumento passivo da concentração de solutos (HART & GREER, 1988). Distúrbios nas funções celulares ocorrem posteriormente, levando a diminuições na atividade celular e no desarranjo estrutural e perda de funções fisiológicas das membranas (PAIVA & OLIVEIRA, 2006).

As alterações no ajustamento de parede celular limitam a capacidade de extensão do tecido pelo enrijecimento dos mesmos, podendo ocasionar restrições no crescimento de raízes, caules e folhas. Tal enrijecimento da parede celular aumentaria a capacidade das células em manter a turgescência, mas também levaria à inibição do crescimento celular e assim determinaria menor área foliar em condição de seca (NEUMANN, 1995). A área foliar é um bom indicador do efeito da seca, pois o crescimento celular é muito sensível ao déficit hídrico no ar e no solo, causando a paralisação do crescimento de folhas (COSGROVE, 2000). Portanto, a redução no índice de área foliar é uma conseqüência da baixa disponibilidade hídrica, sendo relacionada tanto à menor divisão como ao alongamento celular e ocasionada por modificações em processos biológicos de natureza hidráulica (turgescência) e/ou bioquímica (BARLOW, 1986; DAVIES & ZHANG, 1991; CHAVES et al., 2004). A inibição do desenvolvimento das folhas em condições de baixa disponibilidade hídrica também reduz a fixação total de CO_2 pelas plantas (BARLOW, 1986). Além de provocar acentuada senescência foliar, a deficiência hídrica também causa restrição no surgimento de novas folhas, sendo o grau dessas alterações decorrentes da intensidade do déficit hídrico e dependente dos genótipos estudados (BEGG et al., 1980; HALIM et al., 1989; NELSON & MOSER, 1994).

Plantas expostas a situações de estresse hídrico exibem, freqüentemente, respostas fisiológicas que resultam indiretamente na conservação da água (MCCREE & FERNÁNDEZ, 1989). A profundidade, a densidade e o crescimento em extensão do sistema radicular, assim como o dossel vegetativo da planta, caracterizam a habilidade das plantas em manter um equilíbrio morfológico e fisiológico, mesmo em condições de deficiência hídrica, para suprir a demanda evaporativa da atmosfera (CARLESSO, 1995). Plantas adaptadas à seca apresentam mecanismos de tolerância à baixa disponibilidade de água, sendo estes essenciais para manter o metabolismo vegetal em níveis adequados e permitir o crescimento e o desenvolvimento (KRAMER, 1980).

Com relação aos aspectos fisiológicos e morfológicos de plantas em deficiência hídrica, verificou-se que o crescimento devido à expansão celular é mais sensível do que a atividade fotossintética no início da restrição hídrica, sendo essa situação motivada pela maior

sensibilidade do alongamento celular quando comparado às respostas estomáticas (HSIAO, 1973). O estudo das relações hídricas no cafeeiro é de particular interesse uma vez que pequenas reduções na disponibilidade da água podem diminuir substancialmente o crescimento, ainda que não se observem murchas nas folhas ou quaisquer outros sinais visíveis do déficit hídrico. Deste modo, a compreensão das relações entre a água e o cafeeiro e suas implicações ecofisiológicas, podem fornecer subsídios para tomadas de decisões mais fundamentadas sobre o manejo da lavoura (RENA & MAESTRI, 2000).

2.4 Aspectos fisiológicos de plantas submetidas ao déficit hídrico

O estresse hídrico afeta uma variedade de processos bioquímicos e fisiológicos nas plantas, tais como a fotossíntese e a dinâmica de carboidratos (YORDANOV et al., 2000; CHAVES et al., 2002). Entretanto, a extensão e a natureza dos efeitos do déficit hídrico nas plantas ocorrem em função da intensidade e da duração do estresse, bem como da capacidade genética das espécies de *Coffea* em tolerar o estresse hídrico (DEALMEIDA & MAESTRI, 1996; DAMATTA et al., 1997; 2003; LIMA et al., 2002; PINHEIRO et al., 2004; 2005; CAI et al., 2005; DIAS et al., 2007). Apesar do grande progresso na compreensão dos efeitos do estresse hídrico sobre a fotossíntese, ainda não há um conceito unificado sobre a seqüência de eventos que reduzem a atividade fotossintética (TEZARA et al. 1999; CORNIC, 2000; CHAVES & OLIVEIRA, 2004).

O déficit hídrico interno é iniciado quando há baixo potencial hídrico e o turgor celular é reduzido (KOZLOWSKI & PALLARDY, 1997). GOLBERG et al. (1988) verificaram em condições de campo que a assimilação de CO_2 em cafeeiros robusta e canéfora foi pouco afetada até potenciais da água na folha próximos de -1,5 MPa na ante-manha. Em estádios iniciais da desidratação foliar possivelmente ocorreria limitação da fotossíntese de origem estomática, ou seja, menor disponibilidade de CO_2 (LAWLOR, 2002; YORDANOV et al., 2003). Com o agravamento do déficit hídrico, as reações bioquímicas da fotossíntese poderiam ser afetadas, havendo limitações de origem estomática e não estomática em condição de máximo déficit hídrico (CHAVES et al., 2004). Na medida em que o déficit hídrico se torna mais severo, ocorrem várias alterações, que incluem o aumento na resistência mesofílica à difusão de CO_2, alterações nas reações fotoquímicas e na atividade das enzimas da fotossíntese, bem como das enzimas do metabolismo de carboidratos.

DAMATTA et al. (1997) observaram em *C. arabica* cv. Catuaí Vermelho que a redução na fotossíntese nas fases iniciais de desidratação é governada, principalmente, por

fatores não-estomáticos, enquanto em *C. canephora* cv. Conilon fatores estomáticos estariam associados com a redução do desempenho fotossintético. Sob déficit hídrico severo, limitações não estomáticas foram as mais importantes na regulação da fotossíntese em ambas espécies. DEALMEIDA & MAESTRI (1996) também verificaram que houve inibição não-estomática da fotossíntese em quatro genótipos de *C. arabica* submetidos ao déficit hídrico. Espécies ou cultivares mais tolerantes à seca geralmente diferem morfológica e/ou fisiologicamente das demais por possuírem mecanismos que permitem a manutenção da funcionalidade das células quando o abastecimento de água é limitado. Um desses mecanismos é o fechamento estomático (KRAMER & BOYER, 1995), que permite a manutenção de turgor. Essa característica é essencial para manter a atividade fisiológica por longos períodos de seca (TURNER, 1997). DAMATTA et al. (2003) reportaram que o melhor rendimento de cafeeiros tolerantes à seca, em comparação com os sensíveis, estava associado com a manutenção da área foliar e ao maior potencial hídrico dos tecidos, como uma consequência da menor condutância estomática (g_S).

Em geral, o controle da perda de água através da transpiração é realizado pelo fechamento estomático, sendo este o único processo com resposta instantânea a essa limitação ambiental (LAWLOR & CORNIC, 2002; SANTOS, 2005). Ao restringir a transpiração, o fechamento parcial dos estômatos também reduz a disponibilidade de substrato (CO_2) para a atividade fotossintética (CHAVES et al. 2002; FARQUHAR & SHARKEY, 1982; LAWLOR & CORNIC, 2002). Como tal controle está diretamente relacionado ao suprimento de CO_2 à folha, a condutância estomática deve variar ao longo do tempo de forma a haver um mínimo de perdas de água para uma máxima assimilação de CO_2 (NOBEL, 1999). De qualquer forma, a transpiração é mais afetada do que a fotossíntese devido ao conjunto de resistências associadas ao transporte de vapor d'água e de CO_2 no mesofilo foliar (ANGELOCCI, 2002).

Em condição de déficit hídrico, mesmo antes de alterações significativas na hidratação das folhas, o fechamento estomático ocorre devido à sinalização proveniente do sistema radicular (LIU et al., 2003; PIMENTEL, 2004). Mesmo em tecidos com alto potencial de água, a redução da condutância estomática seria um indicativo de déficit hídrico, causada por sinais provenientes das raízes os quais também regulariam o surgimento de folhas, a expansão foliar e outros processos do desenvolvimento vegetal (DAVIES & ZHANG, 1991; LIU et al. 2003).

O ácido abscísico (ABA) produzido nas raízes e remobilizado na parte aérea das plantas é considerado um dos principais sinalizadores do déficit hídrico nas plantas (LIU et al., 2003; PARRY, 1993; POPOVA et al., 2000; OUTLAW JR, 2003). Quando as raízes se

encontram em desidratação e o solo adjacente apresenta potencial da água inferior a –0,3 MPa, ocorrem aumentos na produção de ABA nas raízes. Mesmo sem alteração do estado hídrico da parte aérea, aumentos na concentração de ABA na seiva do xilema têm sido observados, havendo uma boa correlação entre a limitação da abertura estomática e o aumento da concentração de ABA (PARRY, 1993). Além de atuar como regulador do mecanismo de abertura e fechamento estomático, o ABA tem grande importância na resistência das plantas à fotoinibição, induzindo maior atividade do ciclo de xantofilas e permitindo maior assimilação de CO_2 (JIA & LU, 2003). Variações no pH da seiva do xilema também afetam a redistribuição de ABA na parte aérea das plantas, causando alterações na condutância estomática (OUTLAW JR, 2003). Segundo CORNIC et al. (1992) e LAWLOR (2002), essas alterações ocorreriam apenas em condição de estresse hídrico severo, sendo a fotossíntese regulada em grande parte pelo mecanismo estomático em condições moderadas de déficit hídrico.

Com a imposição da seca, o potencial de água na folha sofre uma progressiva redução, que depende do grau de controle estomático e da capacidade de alterar as relações hídricas foliares para evitar a desidratação excessiva (DAMATTA et al., 1997; LIMA et al., 2002; PINHEIRO et al., 2005; PRAXEDES et al., 2006; DIAS et al., 2007). Potenciais da água na folha medidos na antemanhã variando entre -1,5 MPa (estresse moderado) e -3,0 MPa (estresse severo) foram relatados em cafeeiros sob deficiência hídrica (LIMA et al., 2002; PINHEIRO et al., 2005; PRAXEDES et al., 2006). Reduções na condutância estomática (DAMATTA et al., 1997; 2002b; 2003; PINHEIRO et al., 2005; PRAXEDES et al., 2006; DIAS et al., 2007) e na condutividade hidráulica da planta (PINHEIRO et al., 2005) foram observadas em *Coffea arabica*, sendo tais modificações relacionadas à tolerância à seca (PINHEIRO et al., 2005). Como consequência, plantas de cafeeiro sob déficit hídrico apresentaram menor transpiração quando comparadas às plantas bem hidratadas, causando aumento da eficiência do uso da água em genótipos com maior tolerância ao estresse hídrico (DIAS et al., 2007). Sob condições de seca, DAMATTA et al. (2002) observaram ajustamento osmótico e aumento da rigidez dos tecidos em clones de cafeeiro robusta, o que presumidamente ocorreu em conseqüência de aumentos na concentração de solutos osmoticamente ativos.

Considerando a fotossíntese, sabe-se que ela é dependente da atividade fotoquímica nas folhas. Todavia, diversos autores têm relatado que a atividade do FSII em cafeeiros é pouco afetada pela deficiência hídrica (DEALMEIDA & MAESTRI, 1996; KANECHI et al., 1996; PINHEIRO et al., 2004; PRAXEDES et al., 2006; CAI et al., 2007). Alterações

significativas têm sido observadas apenas em condições de estresse severo, como a redução da eficiência quântica potencial do FSII (CAI et al., 2005), o aumento da fluorescência inicial (DAMATTA et al., 1997; CAI et al., 2005) e a fotoinibição em potencial da água na folha de -2,7 MPa (DAMATTA et al., 1997). Decréscimos da eficiência quântica efetiva do FSII e do coeficiente de extinção fotoquímica da fluorescência (DAMATTA et al., 2002a, LIMA et al., 2002) e aumento da dissipação de energia por processos não-fotoquímicos (LIMA et al., 2002) também têm sido relatados. Tais respostas são também observadas quando algum fator ambiental ou mesmo endógeno reduz ou limita a fixação de CO_2, a qual não é capaz de consumir os produtos fotoquímicos. É importante considerar que tais alterações fotoquímicas ocorreram sem que houvesse decréscimo no conteúdo de clorofila nos tecidos foliares (DEALMEIDA & MAESTRI, 1996; KANECHI et al., 1996; DAMATTA et al., 1997).

KANECHI et al. (1996) relataram decréscimo da eficiência de carboxilação de cafeeiros com a diminuição do potencial da água na folha a partir de -1,8 MPa, ocasionada por restrição hídrica. Entretanto, essas plantas não apresentaram alterações no conteúdo de proteína foliar total e de Rubisco, levando à conclusão de que a deficiência hídrica reduz a atividade da Rubisco em cafeeiros. Como exemplo, a alcalinização do estroma decorrente do estresse hídrico causa menor ativação de enzimas do ciclo de Calvin-Benson (frutose bisfosfatase, seduheptulose bisfosfatase e a fosforibuloquinase), sendo também observada redução da atividade da Rubisco e da fosfoenolpiruvato carboxilase (KAISER, 1987).

Em plantas submetidas à deficiência hídrica podem ocorrer alterações no conteúdo de carboidratos foliares, sendo essas mudanças relacionadas à ativação de respostas para enfrentar essa condição ambiental adversa (PIMENTEL, 2004). Freqüentes aumentos na respiração de manutenção e menores valores de assimilação de CO_2 decorrentes do estresse hídrico (KRAMER & BOYER, 1995) levam a aumentos nos conteúdos de aminoácidos, açúcares solúveis e ácidos orgânicos (ROSSIELLO et al., 1981; PIMENTEL, 1999). A restrição na produção e no consumo de fotoassimilados em episódios de seca causa alteração na partição de carbono, tanto em nível foliar quanto no restante da planta (CHAVES, 1991), com um leve estresse hídrico causando diminuições na concentração de amido e um acúmulo concomitante de açúcares solúveis (DAMATTA et al., 1997; PELLESCHI et al., 1997; VU et al., 1998; BASU et al., 1999). Essas mudanças na partição de carbono podem ser aclimatórias, uma vez que poderiam contribuir para o ajustamento osmótico (LAWLOR & CORNIC, 2002). Sob estresse hídrico, há relatos de diminuição do conteúdo de amido, aumento dos conteúdos de sacarose e hexoses e modificações nas atividades de algumas enzimas (DAMATTA et al., 1997; PRAXEDES et al., 2006).

A falta de água poderia afetar o acúmulo de intermediários fotossintéticos fosforilados (YORDANOV et al., 2000), levando à redução da atividade da sacarose-fosfato sintase (VASSEY et al., 1991) e à conseqüente redução do conteúdo de *Pi* citoplasmático (SANTOS, 2005). Ainda, haveria acúmulo de frutose-2,6-bisfosfato em condição de deficiência hídrica (YORDANOV et al., 2000), carboidrato capaz de controlar o sistema de transporte de *Pi* entre o cloroplasto e o citoplasma (FLÜGGE et al., 2003). Decréscimos na síntese de sacarose ou até mesmo reduções do crescimento em decorrência do déficit hídrico também afetam os níveis de carboidratos foliares (VASSEY & SHARKEY, 1989). Uma diminuição da demanda de sacarose pode ser a causa de um aumento da síntese de amido ou de uma redução na assimilação de CO_2, podendo estar relacionada à baixa concentração de *Pi* no citoplasma (QUICK & STITT, 1989; HOLBROOK & CHAVES, 2003).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Material vegetal e condições de cultivo

Mudas de cafeeiro arábica (*Coffea arabica* L. cv. Ouro verde) com aproximadamente 8 meses de idade e provenientes de sementes foram selecionadas por porte e número de folhas (Tabela 1). As mudas foram transplantadas para potes plásticos de 9 L e conduzidas em condição de casa-de-vegetação. Importante considerar que as mudas foram obtidas de tal forma que fossem similares no momento do transplantio (Tabela 1).

Tabela 1 – Características biométricas das mudas de cafeeiro arábica cv. Ouro verde com aproximadamente 8 meses de idade avaliadas no início do período experimental.

Variáveis*	Média (± desvio padrão)
Número de folhas	5,8 ± 0,8
Matéria seca das folhas (g)	0,73 ± 0,07
Matéria seca do caule (g)	0,25 ± 0,04
Matéria seca da raiz (g)	0,39 ± 0,06
Altura das plantas (cm)	11,7 ± 0,6
Diâmetro do caule (mm)	2,11 ± 0,12
Massa foliar específica (mg cm^{-2})	11,4 ± 1,0

*Detalhes sobre os métodos empregados são descritos no item 3.6

No momento do transplantio, o solo aderido às raízes foi retirado em todas as plantas para que a disponibilidade inicial de *Pi* fosse reduzida (Figura 1). A fase experimental teve início apenas quando as plantas mostraram sintomas de recuperação vegetativa, dado pelo lançamento de novo par de folhas (15 dias após o transplantio).

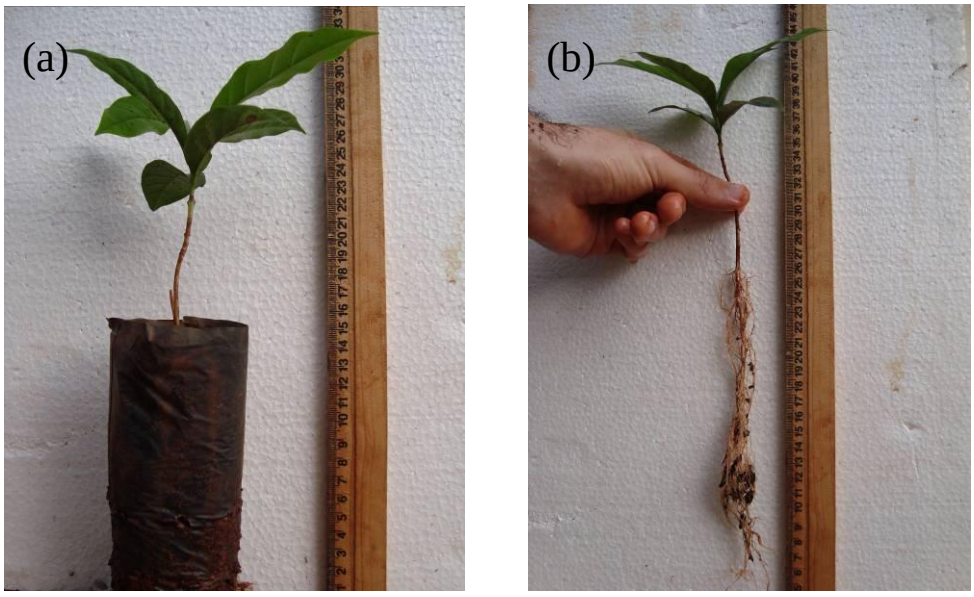

Figura 1. Mudas de cafeeiro arábica cv. Ouro verde no momento do transplantio para os potes plásticos: (a) visão geral das mudas antes do transplantio. As mudas apresentavam 3 pares de folhas e o substrato foi totalmente removido das mudas (em b). Foto: L. Silva, em 28/07/2009.

A terra utilizada para o preenchimento dos potes foi coletada na camada de 0 a 20 cm em área de cerrado com baixo conteúdo de fósforo, em Campinas/SP. Após a coleta, a terra foi peneirada e acondicionada em potes plásticos para secagem. O solo utilizado apresentava as seguintes características químicas, segundo métodos propostos por RAIJ et al. (2001): pH ($CaCl_2$) = 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 terra foi adubada segundo as recomendações para nutrição de cafeeiros (MALAVOLTA et al., 1981; RENA et al., 1986; FAZUOLI et al., 1998), com exceção das quantidades de fósforo que foram modificadas conforme os tratamentos (descritos no item 3.2). A adubação de plantio correspondeu à aplicação dos nutrientes nas seguintes doses [mg $(kg\ solo)^{-1}$]: N = 60; P = 200; e K = 100, fornecidos na forma de uréia e cloreto de potássio

(KCl). Também foi adicionado calcário dolomítico (PRNT equivalente a 100%) na proporção de 1 g kg^{-1} de terra (equivalente a 2,0 t ha^{-1}). A adubação pós-plantio em cobertura foi realizada com N e K de forma parcelada (3 g de N e de K por pote) em intervalos de 30 dias a partir do transplantio, durante 4 meses. O enxofre foi aplicado juntamente com a fonte de nitrogênio, com a utilização de sulfato de amônia. Após 30 dias do início do experimento e considerando a análise química do solo, procedeu-se o fornecimento de micronutrientes via solução nutritiva, promovendo a adição de 0,5 mg B kg^{-1}, 4,7 mg Zn kg^{-1}, 5 mg Mn kg^{-1} e 1 mg Cu kg^{-1}, fornecidos na forma de ácido bórico (H_3BO_3), cloreto de zinco ($ZnCl_2$), cloreto de manganês ($MnCl_2$) e sulfato de cobre ($CuSO_4.5H_2O$).

As condições ambientais no interior da casa-de-vegetação foram monitoradas com o auxílio de um sistema de aquisição de dados Onset Hobo (modelo H8, Onset, EUA) e um quantômetro modelo LI-190SB (LICOR, EUA) que registraram a variação da temperatura do ar e da radiação fotossinteticamente ativa (*Q*). As plantas foram mantidas livres de pragas e de patógenos para evitar quaisquer efeitos indesejáveis no desenvolvimento das plantas.

3.2 Disponibilidade de fósforo

Antes de iniciar o estudo, uma curva de incubação do solo com o adubo fosfatado (fosfato monoamônico) foi realizada para determinar a quantidade de fósforo disponível (não adsorvido) para as plantas de acordo com a quantidade de adubo utilizada (Figura 2).

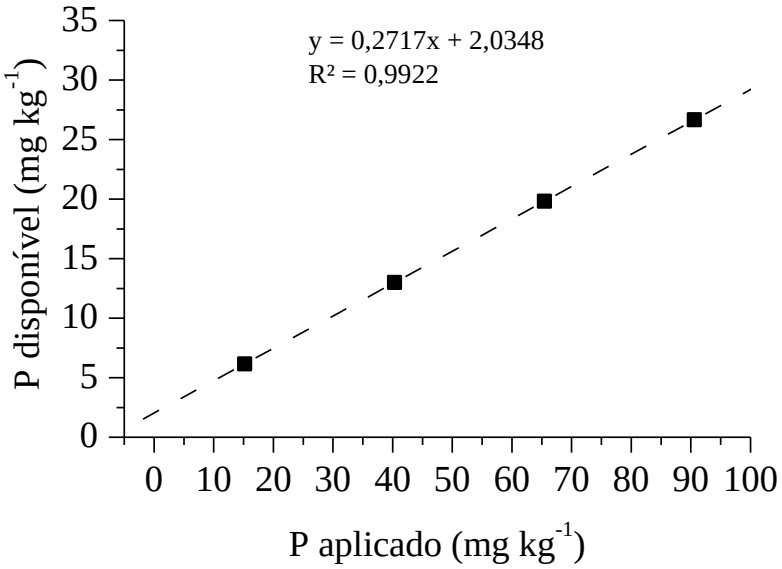

Figura 2. Curva de incubação do solo com fosfato monoamônico (MAP) para determinar a quantidade de fósforo disponível (não adsorvido) para as plantas. Cada símbolo representa o valor médio de 5 repetições.

As mudas de cafeeiro foram submetidas a três condições de disponibilidade de fósforo, sendo: baixa disponibilidade, P- (com a quantidade natural de fósforo no solo); disponibilidade recomendada, PA; e alta disponibilidade, P+. O fornecimento de fósforo no tratamento PA foi baseado na análise química do solo, elevando-se o conteúdo de P disponível para o nível recomendado (MALAVOLTA et al., 1981; RENA et al., 1986; FAZUOLI et al., 1998). A quantidade de fósforo a ser aplicada no tratamento P+ foi o equivalente a duas vezes a dose do tratamento PA. A adubação em relação ao P foi a seguinte: 286 mg P_2O_5 kg^{-1} no tratamento PA; e 572 mg P_2O_5 kg^{-1} para o tratamento P+, considerando que o tratamento P- não recebeu adubação fosfatada. A adubação foi balanceada de tal forma que apenas o P fosse variável em todos os tratamentos, sendo o fornecimento realizado com a adição de fosfato monoamônico (MAP) no solo. Os demais macronutrientes e micronutrientes foram fornecidos em quantidades suficientes para manter o desenvolvimento das plantas, seguindo as recomendações para o cultivo de cafeeiros (MALAVOLTA et al., 1981; RENA et al., 1986; FAZUOLI et al., 1998).

As plantas cresceram nas três condições de disponibilidade de fósforo (P-, PA e P+) até que os cafeeiros do tratamento P- exibissem sintomas visuais de deficiência nutricional. Nessa ocasião, o P armazenado na planta deve ter sido utilizado e assim as respostas fisiológicas constatadas nos experimentos com baixa disponibilidade hídrica seriam ocasionadas exclusivamente pelo fósforo adicionado no solo. Ao término dessa fase inicial, algumas características fisiológicas (descritas no item 3.5), biométricas/morfológicas (descritas no item 3.6) e os conteúdos de macro e micronutrientes (vide item 3.7) na planta e no solo foram avaliados.

Antes do início do estudo, os potes foram saturados com água, deixados drenar por 10 h para atingir a capacidade de campo (CC) e pesados para determinar a massa inicial. Determinou-se a massa do pote referente a 80% de CC e realizaram-se as pesagens diárias dos potes, sendo a diferença de massa entre dois dias consecutivos reposta com a adição de água. Para garantir que a água fosse perdida apenas através da transpiração das plantas, todos os potes foram cobertos com papel alumínio.

Com as plantas dos tratamentos PA e P+ foram realizados os experimentos I e II. No experimento I, as plantas foram mantidas com déficit hídrico moderado (40% de CC) e no experimento II a rega foi suspensa.

3.3 Experimento I: Alta disponibilidade de fósforo em condições de restrição hídrica

Plantas provenientes dos tratamentos PA e P+ foram conduzidas com dois níveis de umidade no solo: 80% e 40% de CC. Após o solo alcançar 40% de CC, fez-se a reposição diária de água conforme a diferença de massa entre dois dias consecutivos, da mesma forma que no tratamento com 80% de CC. Os cafeeiros cresceram nessas condições por 50 dias e as avaliações fisiológicas (item 3.5) foram realizadas aos 15 e 50 dias após a umidade do solo alcançar 40% de CC, enquanto que as medidas biométricas/morfológicas (item 3.6) foram feitas ao final do experimento, i.e. 50 dias após o solo alcançar 40% de CC. A reposição de água no solo foi realizada sempre no mesmo horário (entre 8:00 e 9:00 h).

3.4 Experimento II: Alta disponibilidade de fósforo em condição de suspensão de rega

Plantas dos tratamentos PA e P+ foram submetidas à suspensão da reposição de água ou mantidas com umidade do solo a 80% de CC. A reposição de água foi suspensa até que as plantas apresentassem murcha significativa. Nesse momento o potencial da água na folha medido na antemanhã variou entre -2,7 e -3,2 MPa, caracterizando um estresse hídrico severo (DAMATTA et al., 1997). As avaliações fisiológicas (item 3.5) foram realizadas de dois em dois dias, enquanto que as medidas biométricas/morfológicas e nutricionais (itens 3.6 e 3.7) foram realizadas ao término do ensaio (após a recuperação). O acompanhamento das características fisiológicas foi realizado de tal forma que foi possível avaliar os efeitos da maior disponibilidade de fósforo antes, durante e após (recuperação) o período de deficiência hídrica. No tratamento com reposição de água no solo, a mesma foi realizada da mesma forma que no experimento I.

3.5 Avaliações fisiológicas

3.5.1 Trocas gasosas e fluorescência da clorofila

Medidas das trocas gasosas e da fluorescência da clorofila foram realizadas simultaneamente utilizando-se um analisador portátil de fotossíntese com fluorômetro acoplado (LI-6400F e fluorômetro 6400-40, LICOR, EUA) em folhas totalmente expandidas no terço médio da planta. As variáveis de trocas gasosas estudadas foram: assimilação de CO_2 (P_N, μmol m^{-2} s^{-1}); transpiração (E, mmol m^{-2} s^{-1}); condutância estomática (g_S, mol m^{-2} s^{-1}); e a concentração intercelular de CO_2 (C_I, μmol mol^{-1}). A respiração no escuro (R, μmol m^{-2} s^{-1})

também foi avaliada nas mesmas folhas. O equipamento também registrou a diferença de pressão de vapor entre folha e ar (*VPDL*, kPa) e a temperatura foliar (T_f, ºC). As medidas foram conduzidas com concentração de CO_2 no ar constante (380 μmol mol^{-1}) e sob radiação fotossinteticamente ativa (Q) de 1200 μmol m^{-2} s^{-1}, controlados respectivamente pelo misturador de gases e pela fonte de luz do 6400-40. As trocas gasosas foram avaliadas considerando a variação natural da umidade relativa e da temperatura do ar ao longo do dia, i.e. não foram controladas. As medidas foram feitas em intervalos variados para os dois experimentos, conforme descrito anteriormente.

A eficiência instantânea de carboxilação (P_N/C_I) foi calculada, assim como a eficiência intrínseca de uso da água (*EIUA*), estimada pela relação P_N/g_S (BERRY & DOWNTON, 1982). A assimilação diurna de CO_2 (P_{NI}), a transpiração diurna (E_I) e eficiência diurna do uso da água (EUA_I) foram calculadas a partir da integração das trocas gasosas ao longo do dia nos experimentos I e II, e ao longo do período de suspensão da rega no experimento II.

Medidas da emissão de fluorescência da clorofila foram realizadas com um fluorômetro modulado (6400-40 LCF) integrado ao LI-6400F. A fluorescência mínima (F_O) e a máxima (F_M) foram monitoradas em tecidos foliares adaptados ao escuro (30 min). A fluorescência momentânea (F_S) e máxima (F_M') foram avaliadas em tecidos adaptados à luminosidade. Os valores de F_M e F_M' foram determinados pelo método do pulso de saturação (BÒLHAR-NORDENKAMPF & ÖQUIST, 1993). A fluorescência basal (F_O') foi medida após a excitação do fotossistema I com radiação infravermelha. A partir dos valores de F_O, F_M, F_S e F_M', foram calculadas a fluorescência variável no escuro ($F_V = F_M - F_O$) e na luz ($\Delta F = F_M' - F_S$), sendo possível a obtenção de algumas variáveis fotoquímicas: eficiência quântica potencial (F_V/F_M) e efetiva ($\Delta F/F_M'$) do fotossistema II (FSII); coeficientes de extinção fotoquímica [$q_P = (F_M' - F_S)/(F_M' - F_O')$] e não-fotoquímica [$NPQ = (F_M - F_M')/F_M'$] da fluorescência; e o transporte aparente de elétrons [$ETR = Q \times \Delta F/F_M' \times 0,5 \times 0,84$] (BILGER et al., 1995; SCHREIBER et al., 1995; VAN KOOTEN & SNEL, 1990). No cálculo de *ETR* foi adotado que as folhas absorvem 0,84 de Q (DEMMIG & BJÖRKMAN, 1987) e que há igual partição de energia entre os fotossistemas II e I, i.e. 0,5. A relação ETR/P_N foi utilizada para a estimativa do dreno alternativo de elétrons (RIBEIRO et al., 2009), com o aumento dessa relação indicando aumento da dissipação de energia por drenos alternativos à fixação de CO_2 (ex. fotorrespiração).

3.5.2 Potencial da água na folha e condutividade hidráulica das plantas

O potencial da água (Ψ_W) foi medido com uma câmara de pressão (modelo 3005, SoilMoisture, Santa Barbara, EUA) em folhas localizadas próximas àquelas utilizadas nas medidas de fotossíntese. As medidas foram realizadas às 5:00 h (Ψ_{W5h}) e às 13:00 h (Ψ_{W13h}) segundo método proposto por KAUFMANN (1968). As folhas foram envolvidas em filme plástico antes de serem destacadas, evitando possível desidratação.

A condutividade hidráulica das plantas (*KL*) foi calculada conforme descrito por PINHEIRO et al. (2005), como: $KL = (g_{S13h} \times VPDL_{13h})/(\Psi_{W5h} - \Psi_{W13h})$, sendo g_{S13h}, $VPDL_{13h}$ e Ψ_{W13h} a condutância estomática, a diferença de pressão de vapor entre folha e ar e o potencial da água na folha, respectivamente, medidos ao meio-dia (entre 12:00 e 13:00 h). Ψ_{W5h} é o potencial da água na folha na antemanhã. A variável *KL* foi analisada aos 15 e 50 dias de tratamento no experimento I e em dois momentos do experimento II [no momento de máximo déficit hídrico e após o período de deficiência hídrica (recuperação)].

3.5.3 Conteúdo relativo de água

A determinação do conteúdo relativo de água das folhas (*CRA*) foi realizada no dia do máximo déficit hídrico no experimento II, e aos 15 e 50 dias de tratamento no experimento I. Adotou-se o seguinte procedimento considerando-se folhas maduras: após o corte, as folhas foram rapidamente colocadas em vidros hermeticamente fechados e com seu interior forrado em papel filtro umedecido. Em laboratório, foram coletados discos (0,9 cm de diâmetro) das folhas, utilizando-se um vazador. Os discos foram dispostos em placas de Petri com água destilada e pesados em balança analítica de precisão após cinco horas para obtenção da massa túrgida. Após 48 horas em estufa de ventilação forçada a 60 °C, determinou-se a massa seca. Os valores obtidos nestas pesagens foram utilizados na seguinte expressão: *CRA* (%) = (Mf-Ms)/(Mt-Ms)x100, onde Mf é a massa fresca após o corte dos discos, Ms é a massa seca após secagem em estufa e Mt equivale à massa túrgida dos discos após embebição em água destilada (WERTHERLEY, 1950).

3.5.4 Conteúdo de pigmentos fotossintéticos

Determinações dos conteúdos de clorofila *a* e *b* e carotenóides (*x+c*) foram feitas em discos foliares (0,9 cm de diâmetro). Os discos (massa fresca) foram macerados com a adição de 5 mL de acetona (80%, v/v), mantendo-se o cadinho resfriado e 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). As análises de clorofila foram realizadas ao término da primeira fase do estudo (plantas P-, PA e P+, item 3.2), aos 15 e 50 dias de tratamento no experimento I e em dois momentos no experimento II [no momento de máximo déficit hídrico e após o período de deficiência hídrica (recuperação)].

3.5.5 Conteúdo de carboidratos nas folhas

A quantificação de carboidratos foi realizada em amostras de massa seca de folhas coletadas ao término da primeira fase do estudo (item 3.2), aos 15 e 50 dias de tratamento no experimento I e em dois momentos no experimento II [no momento de máximo déficit hídrico e após o período de deficiência hídrica (recuperação)].

Folhas com idade similar àquelas avaliadas em relação às trocas gasosas foram coletadas e imediatamente colocadas em gelo seco, sendo posteriormente secas em liofilizador por 72 horas até atingir peso constante. As amostras foram então maceradas em cadinho e armazenadas em vidros hermeticamente fechados (âmbar), até que as análises de carboidratos fossem realizadas.

Nas determinações do conteúdo foliar de carboidratos (mg g^{-1}) foram considerados os açúcares solúveis totais (*AS*), sacarose (*Sac)* e amido (*AM*). O conteúdo de carboidrato total não estrutural (*AT)* foi determinado indiretamente, sendo *AT=AS+AM*. As frações de *AS* e *Sac* foram determinadas em amostras de aproximadamente 75 mg e *AM* em amostras de 10 mg de massa seca.

A extração e a purificação dos açúcares solúveis para determinação de *AS* e *Sac* foram realizadas empregando-se uma solução de metanol:clorofórmio:água (MCW, 12:5:3, v/v) segundo BIELESK & TURNER (1966). Adicionou-se 3 mL de MCW à amostra, mantendo a solução refrigerada (5 °C) por três dias. Após esse período, procedeu-se a purificação das amostras com o uso de clorofórmio (1,8 mL) e em seguida à separação das fases com a adição de água destilada (1,2 mL). Após a purificação e a separação das fases, coletou-se o sobrenadante e realizou-se a concentração das amostras em banho-maria (50 °C). A solução

resultante foi armazenada em tubos de Eppendorf e mantida em freezer (-20 °C) até o momento da quantificação. A quantificação de *Sac* e *AS* foi realizada pelo método descrito por VAN HANDEL (1968) e DUBOIS et al. (1956), com leituras de absorbância a 490 nm. Esses valores foram convertidos em quantidade de açúcar com o auxílio de reta-padrão, obtida com soluções contendo 5, 10, 20, 30, 40 e 50 μg de sacarose ou de glicose.

A determinação de *AM* foi realizada segundo o método descrito por AMARAL et al. (2007). A extração consistiu na adição de 500 μL de etanol 80% (v/v) à amostra e posterior incubação em banho-maria (80 °C, 20 min). O sobrenadante foi então descartado e o procedimento repetido por mais três vezes. No fim desse processo, realizou-se a centrifugação da amostra (10 min), sendo o material precipitado seco a temperatura ambiente. Após a secagem, foram adicionados à amostra 500 μL (120 U mL^{-1}) de α-amilase (EC 3.2.1.1) termoestável de *Bacillus licheniformis* (MEGAZYME, Irlanda) diluída em tampão MOPS 10 mM (pH 6,5). As amostras foram então incubadas em banho-maria (75 °C, 30 min). Repetiu-se esse procedimento mais uma vez, totalizando 120 unidades de enzima por amostra. Em seguida, adicionou-se à amostra 500 μL (30 U mL^{-1}) de amiloglucosidade (EC 3.2.1.3) de *Aspergillus niger* (MEGAZYME, Irlanda) em tampão acetato de sódio 100 mM (pH 4,5). As amostras foram novamente incubadas em banho-maria (50 °C, 30 min). Esse procedimento foi repetido mais uma vez totalizando 30 unidades de enzima por amostra. Após, 100 μL de ácido perclórico (0,8 M) foram adicionados à solução da amostra para cessar a reação e precipitar proteínas. Em tubos de Eppendorf contendo alíquotas de 10 μL da solução obtida e 40 μL de água destilada, adicionou-se 750 μL do reagente Glicose PAP Liquiform (Labtest Diagnóstica S.A., Brasil). A solução resultante foi incubada em banho-maria (37 °C, 15 min). O conteúdo de glicose foi determinado em leitor de microplacas modelo EL307C (Bio-Tek Instruments, EUA), em 490 nm. Os valores de absorbância foram convertidos em quantidade de açúcar com o auxílio de reta-padrão, obtida com soluções contendo 5, 10, 15, 25 e 30 μg de glicose.

3.6 Avaliações biométricas/morfológicas

As avaliações biométricas/morfológicas descritas a seguir foram realizadas ao término da primeira fase do estudo (item 3.2) e também ao término dos experimentos I e II. 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 ^{o}C até a obtenção de

massa constante. A razão entre as matérias secas da raiz e da parte aérea (folhas+caules) também foi avaliada. A área foliar total da planta foi avaliada com um planímetro digital modelo LI-3000 (LICOR, EUA). A massa foliar específica (g m^{-2}), o número de folhas (*NF*), a altura das plantas (*H*) e o número de ramos plagiotrópicos (*NRP*) também foram avaliados. O diâmetro do caule (*DC*) foi medido na base do caule com paquímetro digital modelo 100.179G (Digimess, Brasil). O incremento no número de folhas (*ΔNF*), altura (*ΔH*), diâmetro do caule (*ΔDC*), área foliar (*ΔAF*) e matéria seca das folhas (*ΔMSF*), caule (*ΔMSC*) e raiz (*ΔMSR*) também foram avaliados, considerando a diferença dos valores dessas variáveis antes e após os experimentos.

3.7 Avaliações nutricionais

O conteúdo de macro (N, P, K, S, Ca e Mg) e micronutrientes (B, Cu, Fe, Mn e Zn) presentes nas frações raiz, caule e folha foram avaliados nos mesmos momentos das avaliações biométricas/morfológicas, após a fase inicial e no experimento II. Para tanto, as folhas foram levadas ao laboratório onde foram lavadas em água destilada e secas em estufa de circulação forçada de ar com temperatura de 65 ºC durante 72 h (MALAVOLTA et al., 1997). Após a secagem, foram separadas em limbo e pecíolo, moídas e passadas em peneira com diâmetro de malha de 1 mm. Nessas amostras, foram determinadas as concentrações de N, P, K, Ca, Mg, B, Cu, Fe, Mn e Zn, conforme método descrito por BATAGLIA et al. (1983). A terra foi amostrada no mesmo dia da coleta das plantas, retirando-se uma amostra de cada tratamento. A análise química do solo foi realizada seguindo os métodos propostos por RAIJ et al (2001): a determinação de pH foi realizada em $CaCl_2$ (0,01 M); a determinação da M.O. foi feita por oxidação úmida e determinada pela leitura colorimétrica; P, K, Ca e Mg foram extraídos por resina trocadora de íons, sendo o P determinado por espectrofotometria, K por fotometria de chama, e a determinação de Ca e Mg realizada por espectrofotometria de absorção atômica. As demais determinações foram: H+Al, realizada por leitura do pH SMP; S extraído com Ca (H_2PO_4, 0,01 M) e leitura por espectrofotometria; B extraído em água quente e determinado por colorimetria pelo método da azometina-H; Cu, Fe, Mn e Zn extraídos pelo método do DTPA e determinados por espectrometria de absorção atômica. A soma de bases (SB) foi calculada pela soma de Ca+Mg+K; CTC: pela soma de SB+H+Al; e a saturação por bases (V) foi calculada pela equação (SB/CTC) x 100, sendo os resultados apresentados nas Tabelas 2 e 5.

3.8 Delineamento estatístico e análise dos resultados

O delineamento experimental foi em blocos casualizados, em esquema de parcelas sub-subdivididas [parcela: disponibilidade de fósforo (dois níveis); subparcela: disponibilidade de água (dois níveis); sub-subparcela: tempo de avaliação (níveis variáveis de acordo com o experimento)]. A fase inicial foi conduzida em esquema simples, com três tratamentos (disponibilidade de fósforo). Quando detectada diferença significativa, as médias foram comparadas utilizando-se o teste de Tukey a 5% de probabilidade. As avaliações fisiológicas e nutricionais foram realizadas com três ou quatro repetições, ao passo que nas avaliações biométricas/morfológicas foram utilizadas cinco repetições (uma repetição foi representada por uma planta).

4 RESULTADOS

4.1 Efeitos da disponibilidade de fósforo na fotossíntese e no crescimento das plantas

Considerando-se a composição química do solo ao final da fase inicial (Tabela 2), nota-se que não houve diferença significativa entre os tratamentos quanto à soma de bases (SB) e a saturação de bases (V). Da mesma forma, não houve diferença significativa entre os tratamentos para os valores de acidez potencial (H+Al). A capacidade de troca de cátions (CTC) e o pH também tiveram variação não significativa em função dos tratamentos (Tabela 2).

Os tratamentos não afetaram a disponibilidade de potássio (K) e magnésio (Mg) para as plantas. Por outro lado, houve aumento significativo dos conteúdos de cálcio (Ca), zinco (Zn), manganês (Mn) e ferro (Fe) no solo no tratamento P+ (Tabela 2). Embora haja variação nos conteúdos de Ca, Zn, Mg e Fe os níveis desses nutrientes no solo não são considerados limitantes para cafeeiros (BORGES et al., 2004).

O tratamento PA foi efetivo em elevar a disponibilidade de P no solo (Tabela 2), estando os valores encontrados dentro da faixa apropriada para cafeeiros (BORGES et al., 2004). Já o solo do tratamento P- apresentou os menores níveis de P e o do tratamento P+ os maiores teores. Em geral o tratamento P+ causou incremento de P em 2,1 vezes em relação ao tratamento PA e 65 vezes em relação ao tratamento P-.

Tabela 2 - Caracterização química do solo ao término da fase inicial em função da disponibilidade de fósforo: sem adição de fósforo (P-), fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+).

Variáveis químicas[1]	Disponibilidade de fósforo		
	P-	PA	P+
MO (g dm^{-3})	21,2±1,2a	20,2±2,5a	21,7±0,5a
pH ($CaCl_2$)	4,1±0,1a	4,0±0,1a	4,5±0,8a
P resina (mg dm^{-3})	5,2±0,1c	157,7±7,3b	340,0±42,4a
K ($mmol_c$ dm^{-3})	2,3±1,0a	1,9±0,3a	2,2±0,5a
Ca ($mmol_c$ dm^{-3})	12,2±0,9b	11,0±1,8b	17,2±1,5a
Mg ($mmol_c$ dm^{-3})	12,0±4,1a	8,0±2,2a	10,0±0,8a
H+Al ($mmol_c$ dm^{-3})	43,7±7,7a	47,00±0,1a	49,0±2,5a
S.B. ($mmol_c$ dm^{-3})	30,6±7,8a	30,2±2,2a	31,9±3,5a
CTC ($mmol_c$ dm^{-3})	77,5±6,3a	72,4±6,3a	78,6±3,1a
V (%)	39,2±8,5a	32,2±6,2a	45,5±8,6a
B (mg dm^{-3})	1,3±0,4a	1,4±0,1a	1,7±0,2a
Cu (mg dm^{-3})	1,6±0,1b	1,8±0,1a	1,87±0,1a
Fe (mg dm^{-3})	48,7±2,2c	66,2±4,6b	72,5±2,4a
Mn (mg dm^{-3})	4,6±0,4b	5,5±0,7b	8,1±1,0a
Zn (mg dm^{-3})	2,7±0,6c	4,0±0,5b	5,6±0,7a

[1]CTC a pH 7; S.B. = soma de bases; V= Saturação por bases; MO = Matéria orgânica. Cada valor representa a média (n=5) ± desvio padrão. Médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

A análise nutricional das plantas ao final da fase inicial revelou alterações significativas no conteúdo de P nos tecidos. O fornecimento de P no tratamento PA foi efetivo em elevar os teores desse nutriente no tecido foliar, com as plantas do tratamento P- apresentando os menores teores foliares e do tratamento P+ os maiores valores (Figura 3a). Em geral, o tratamento PA causou teores foliares de P cerca de duas vezes maiores em relação ao tratamento P-. No tratamento P+, o teor de P foliar foi cerca de 1,5 vez maior em relação ao tratamento PA (Figura 3a). Assim como nas folhas, houve menor conteúdo de P no caule e nas raízes do tratamento P-, com valores cerca de 2,4 vezes (caule) e 1,5 vez (raízes) menores em relação ao tratamento PA (Figura 3b,c). As maiores concentrações de P no caule e raízes foram encontradas no tratamento P+, com as plantas desse tratamento apresentando valores 30% (caule) e 25% (raízes) maiores em relação ao tratamento PA (Figura 3b,c).

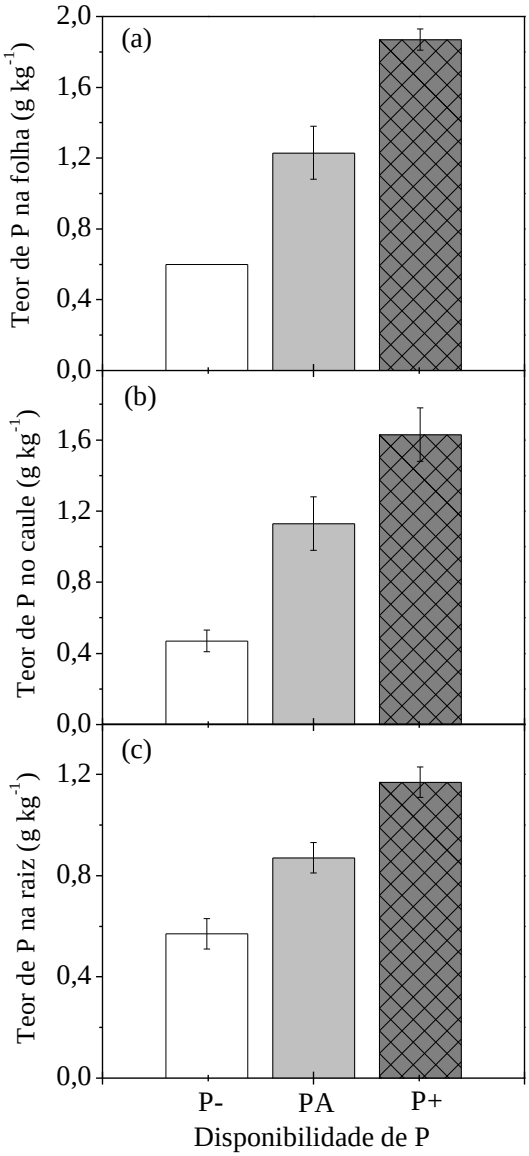

Figura 3 - Teores de fósforo (P) nas frações folha, caule e raiz de cafeeiros jovens cultivados em casa-de-vegetação e crescidos por 120 dias em solos com disponibilidade variada de fósforo: sem adição de fósforo (P-), fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+). Cada histograma representa o valor médio (n=5) ± desvio padrão.

Não houve variações significativas no conteúdo de potássio (K) de folhas e raízes em função dos tratamentos (Tabela 3). Já no caule houve diminuição significativa de K em função da deficiência de P no tratamento P-. Houve aumento significativo dos teores de Mg nas folhas e caule das plantas do tratamento P+, ao passo que os maiores níveis de Ca nas folhas foram observados no tratamento P- (Tabela 3), sendo cerca de 13% e 24% maiores em relação aos tratamentos PA e P+, respectivamente (Tabela 3). Nas raízes e no caule, os conteúdos de Ca foram semelhantes entre os tratamentos (Tabela 3).

Tabela 3 – Teor de nitrogênio (N), potássio (K), cálcio (Ca), magnésio (Mg) e enxofre (S) nas frações folha, caule e raiz de cafeeiros jovens cultivados em casa-de-vegetação e crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo: sem adição de fósforo (P-), fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+).

	Disponibilidade de P*	N	K	Ca	Mg	S
		- - - - - - - - - - - - - - - - - - - (g kg^{-1}) - - - - - - - - - - - - - - - - -				
Folha	P-	48,8±1,0a	19,7±1,8a	16,2±0,1a	4,1±0,3b	2,4±0,4a
	PA	46,4±0,4a	20,2±0,5a	14,1±1,6b	4,6±0,5b	2,5±0,2a
	P+	41,9±2,0b	22,7±0,2a	12,2±0,4b	6,3±0,1a	2,6±0,1a
Caule	P-	20,7±1,8a	13,5±0,9b	8,2±0,9a	4,5±0,5b	2,3±0,5a
	PA	21,1±1,9a	20,2±3,2a	7,1±1,5a	4,2±0,6b	2,0±0,5a
	P+	20,7±2,0a	22,2±4,9a	5,2±0,9a	6,2±0,9a	1,7±0,2a
Raiz	P-	24,1±2,6a	19,6±2,8a	7,2±1,3a	7,6±0,6a	2,9±0,7a
	PA	24,7±0,6a	22,1±0,4a	6,1±0,9a	8,0±0,3a	3,3±0,3a
	P+	24,8±1,3a	24,5±2,9a	6,6±0,9a	7,3±1,2a	4,0±0,1a

* Cada valor representa a média (n=5) ± desvio padrão. Médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade, em cada fração. Avaliações realizadas 70 dias após o início dos tratamentos.

O conteúdo foliar de enxofre (S) não foi alterado em função dos tratamentos (Tabela 3). Já as plantas do tratamento P+ apresentaram os menores teores de nitrogênio foliar em relação aos demais tratamentos, com valores cerca de 10% e 14% menores em relação às plantas PA e P- respectivamente (Tabela 3). Embora tenha apresentado menor teor foliar de N em relação aos demais tratamentos, os teores de N para o tratamento P+ não são limitantes (MALAVOLTA, 1980; REUTER & ROBINSON, 1988; CLEMENTE et al., 2008) para cafeeiros. Os maiores conteúdos de N foram observados nas folhas e os menores no caule (Tabela 3).

O tratamento P- causou elevação significativa nos teores foliares de Cu e Fe (Tabela 4). Os maiores teores de Cu e Fe foram observados nas raízes, sendo os conteúdos de Fe muito altos quando comparados aos teores recomendados. O mesmo pode ser dito para Mn e Zn, com o tratamento P- induzindo os menores valores para Mn nas raízes (Tabela 4).

Tabela 4 – Teor de boro (B), cobre (Cu), ferro (Fe), manganês (Mn) e zinco (Zn) nas frações folha, caule e raiz de cafeeiros jovens cultivados em casa-de-vegetação crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo: sem adição de fósforo (P-), fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+).

	Disponibilidade de P*	B	Cu	Fe	Mn	Zn
		- - - - - (mg kg^{-1}) - - - - -		- - g kg^{-1} - -	- - - - - - (mg kg^{-1}) - - - - - -	
Folha	P-	71,4±14,2a	5,5±0,6a	0,47±0,09a	227,3±16,6a	23,7±16,6a
	PA	56,6±2,0a	4,4±0,3b	0,26±0,02b	290,7±42,1a	13,7±0,9a
	P+	52,9±5,0a	3,4±0,3b	0,29±0,03b	303,0±28,2a	13,9±0,4a
Caule	P-	26,0±1,3a	10,6±1,2a	0,24±0,02a	87,3±17,5a	88,7±34,9a
	PA	27,8±5,6a	9,3±1,4a	0,21±0,09a	118,0±8,5a	59,5±19,3a
	P+	22,9±4,6a	6,5±0,4b	0,18±0,03a	103,3±44,4a	73,3±25,5a
Raiz	P-	44,7±7,4a	16,0±3,1a	4,23±0,59a	123,3±14,2b	61,0±6,9a
	PA	44,6±3,7a	17,6±2,0a	4,79±0,37a	225,0±28,9a	60,6±4,6a
	P+	43,5±3,8a	17,5±3,1a	4,42±0,53a	281,0±24,3a	65,7±5,4a

* Cada valor representa a média (n=5) ± desvio padrão. Médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade, em cada fração. Avaliações realizadas 70 dias após a aplicação dos tratamentos.

O potencial de água na folha (Ψ_W) não diferiu entre os tratamentos (Figura 4a). Assim como no Ψ_W da antemanhã (Ψ_{W5h}), os tratamentos não induziram variações significativas em Ψ_{W13h} (Figura 4a). Em relação à condutividade hidráulica (*KL*), as plantas do tratamento P+ apresentavam maior *KL* em relação aos outros tratamentos (PA e P-), sendo os menores valores encontrados no tratamento P- (Figura 4b).

Em relação aos dados do ambiente no momento das medidas de trocas gasosas, observou-se que entre 11:00 e 13:00 h foi o período de maior demanda atmosférica (Figura 5), com o déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar (*VPDL*) alcançando valores máximos de 3,4 kPa. Os valores máximos de radiação fotossinteticamente ativa (*Q*) foram encontrados as 13:00 h (~ 1600 μmol m^{-2} s^{-1}), ao passo que a temperatura do ar (*Tar*) alcançou valores ao redor de 36 ºC (Figura 5).

A deficiência de P afetou as trocas gasosas dos cafeeiros ao longo do dia (Figura 6), causando redução da condutância estomática (g_S), da assimilação de CO_2 (P_N) e da transpiração (*E*) quando comparadas as plantas do tratamento P- com as dos tratamentos PA e P+ (Figura 6). Em contrapartida, o tratamento P+ fez com que os valores de g_S fossem levemente superiores em relação ao tratamento PA, sendo essa diferença intensificada as 13:00 h (Figura 6a). A maior g_S no tratamento P+ foi acompanhada por maior P_N e *E* ao longo do dia (Figura 6a-c). A variação temporal de g_S entre os tratamentos foi também semelhante à de P_N (Figura 6a,c). As plantas P+ mantiveram os maiores valores de *E* do inicio ao final do

dia. Tanto em g_S como em *E*, ocorreu uma tendência de aumento com o aumento da concentração de fósforo nos tecidos (Figura 6a,b).

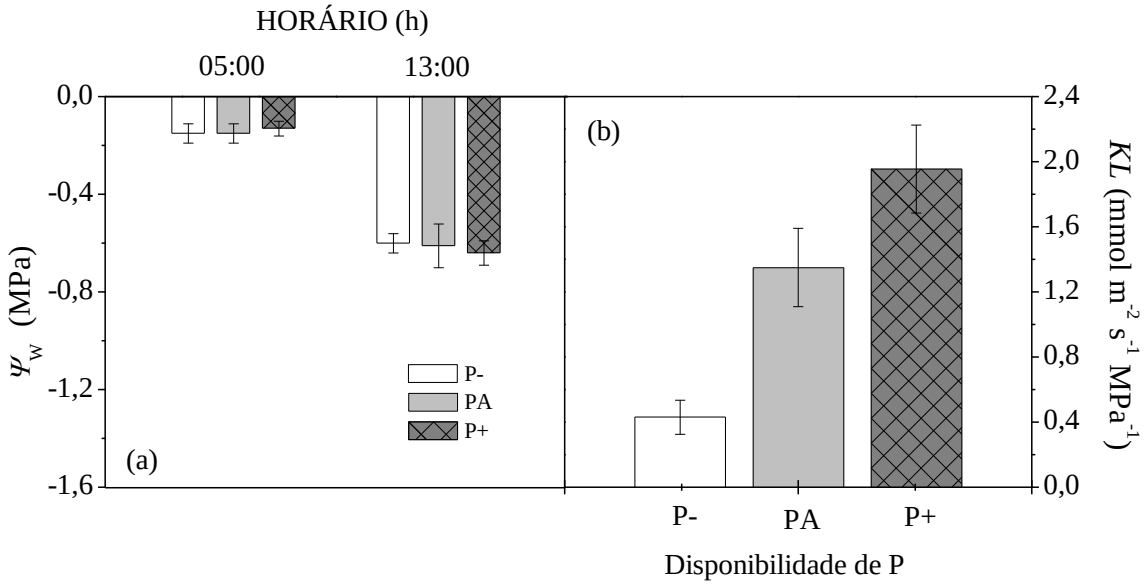

Figura 4 - Potencial da água na folha (Ψ_W) medido na antemanhã (5:00 h) e as 13:00 h (em a) e condutividade hidráulica da planta (*KL*, em b) em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo: sem adição de fósforo (P-), fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+). Cada histograma representa o valor médio (n=4) ± desvio padrão.

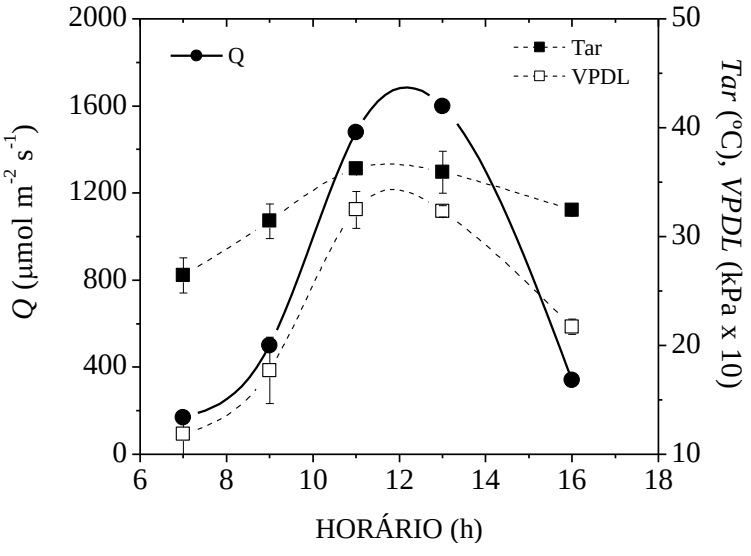

Figura 5 – Variação diurna da radiação fotossinteticamente ativa (*Q*), temperatura do ar (*Tar*) e déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar (*VPDL*) durante as avaliações de trocas gasosas em cafeeiros. Medidas realizadas entre 7:00 e 16:00 h, sendo cada símbolo o valor médio (n=12) ± desvio padrão.

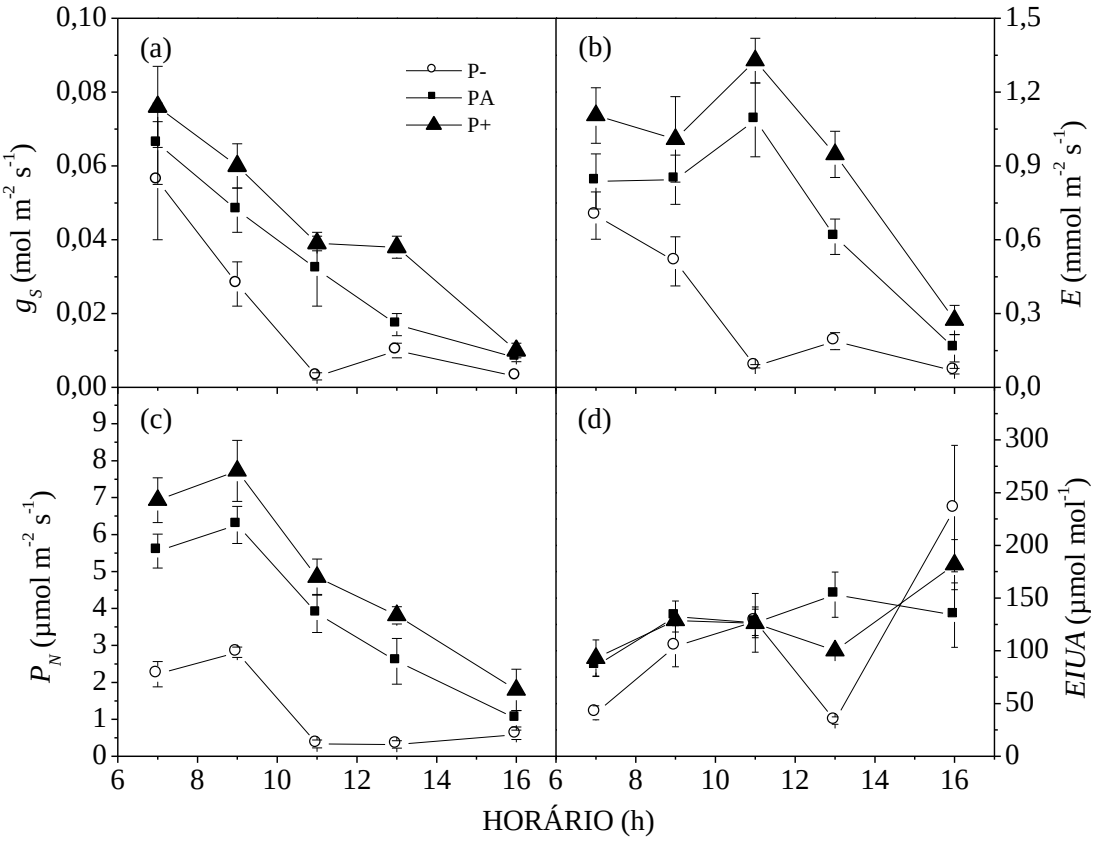

Figura 6 – Variação temporal da condutância estomática (g_S, em a), transpiração (E, em b) assimilação de CO_2 (P_N, em c) e eficiência intrínseca do uso da água (*EIUA*, em d) em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo: sem adição de fósforo (P-), fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+). Medidas realizadas entre 7:00 e 16:00 h, sendo cada símbolo o valor médio (n=4) ± desvio padrão.

A eficiência intrínseca do uso da água (*EIUA*), ou seja, a assimilação de CO_2 para uma determinada condutância estomática (P_N/g_S), foi menor nas plantas do tratamento P-, especialmente as 13:00 h (Figura 6d). Mesmo com elevados valores de P_N, as plantas do tratamento P+ apresentaram menor *EIUA* no horário mais quente do dia (Figura 6d). As plantas do tratamento PA apresentaram maior *EIUA* entre os tratamentos no período mais quente do dia (Figura 6d), sendo essa resposta relacionada a menor g_S quando comparadas as plantas P+ (Figura 6a).

Em geral, houve incremento na assimilação diurna de CO_2 (P_{NI}) ao redor de 25% nas plantas do tratamento P+ quando comparadas as plantas do PA (Figura 7a), enquanto que nas plantas do tratamento P- ocorreu decréscimo de 70% em P_{NI} quando comparado ao tratamento PA e 77% quando comparado ao P+ (Figura 7a).

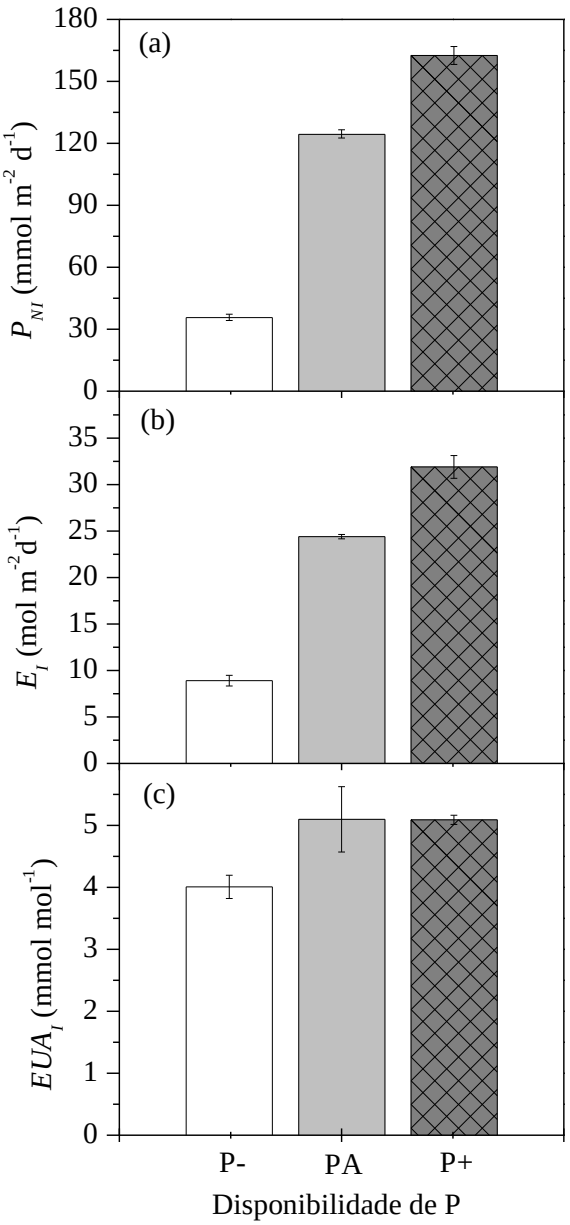

Figura 7 – Assimilação diurna de CO_2 ($P_{NI,}$ em a), transpiração diurna (E_I, em b) e eficiência diurna do uso da água (EUA_I, em c) em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo: sem adição de fósforo (P-), fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+). Valores integrados entre 7:00 e 17:00 h, com temperatura foliar variando de 26,4 e 38,2 ºC, sendo cada histograma o valor médio (n=4) ± desvio padrão.

O tratamento P- reduziu em 63% e 72% a transpiração diária acumulada (E_I) em relação aos tratamentos PA e P+, respectivamente (Figura 7b). A eficiência diária do uso da água (EUA_I) foi semelhante entre as plantas dos tratamentos PA e P+, com o tratamento P- induzindo menor EUA_I nas plantas (Figura 7c). A deficiência de P reduziu EUA_I em 21% em relação aos valores observados nas plantas dos tratamentos PA e P+.

A eficiência instantânea de carboxilação (P_N/C_I) também diminuiu nas plantas do tratamento P- (Figura 8a). Em média, a deficiência de P reduziu P_N/C_I em 65% e 77% em relação aos tratamentos PA e P+, respectivamente. O suprimento de P no tratamento P+ induziu incremento médio de 35% em P_N/C_I quando comparado às plantas do tratamento PA.

A concentração de CO_2 nos espaços intercelulares (C_I) foi maior nas plantas do tratamento P- no início do dia (Figura 8b). Apesar de apresentar os menores valores de g_S ao longo do dia, o tratamento P- se manteve com os maiores níveis de C_I em relação aos outros tratamentos (Figuras 6a e 8b).

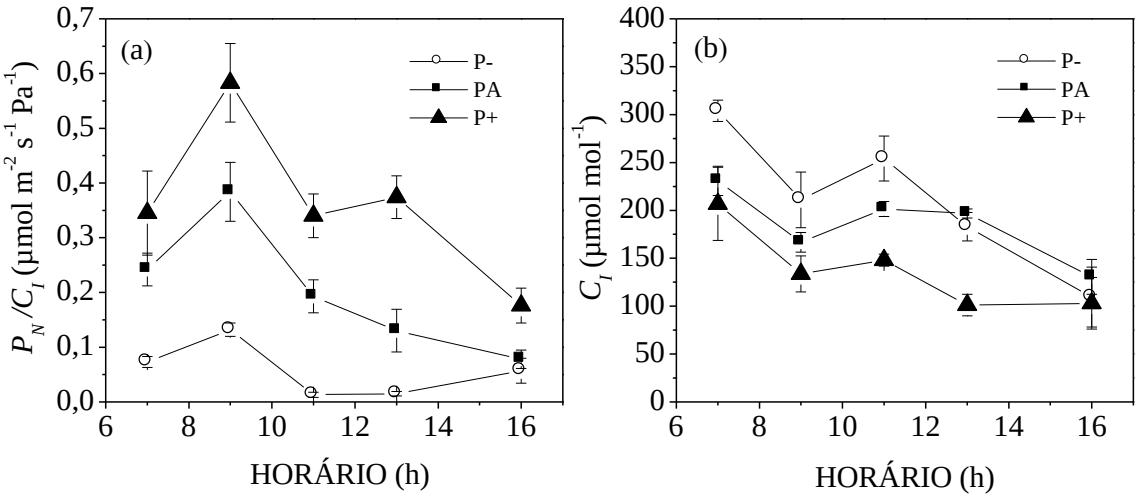

Figura 8 - Eficiência instantânea de carboxilação (P_N/C_I, em a) e concentração intercelular de CO_2 (C_I, em b) em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo: sem adição de fósforo (P-), fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+). Medidas realizadas entre 7:00 e 16:00 h, sendo cada símbolo o valor médio (n=4) ± desvio padrão.

A eficiência quântica potencial do FSII (F_V/F_M) foi significativamente reduzida pelo tratamento P- (Figura 9a). Em geral a deficiência de P reduziu F_V/F_M em cerca de 70% no meio do dia em relação às plantas dos tratamentos PA e P+. Não houve variação significativa de F_V/F_M entre as plantas do tratamento PA e P+ no inicio e meio do dia. Em contrapartida, as plantas do tratamento P+ apresentaram maior F_V/F_M (+10%) ao final do período diurno quando comparadas às plantas do tratamento PA (Figura 9a)

No tratamento P+ ocorreu um aumento significativo da eficiência quântica efetiva do FSII ($\Delta F/F_M'$) quando comparado aos outros tratamentos (Figura 9b). Em geral, os valores de $\Delta F/F_M'$ foram sempre maiores nas plantas do tratamento P+, independente do horário

considerado. O oposto foi observado nas plantas do tratamento P-, com os menores valores de *ΔF/F*M*'* ao longo do período diurno.

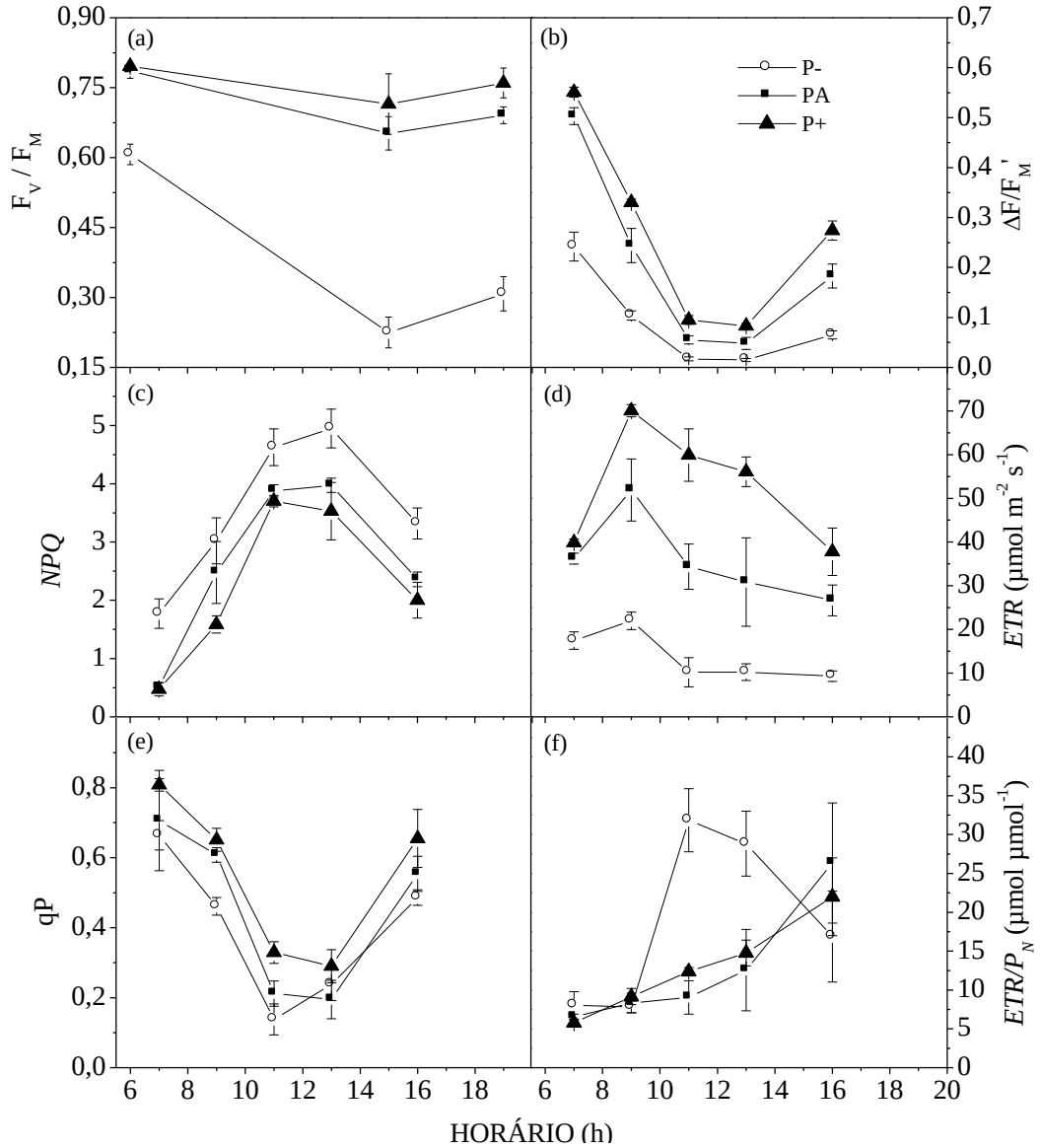

Figura 9 – Variação diurna da eficiência quântica potencial (F_V/F_M, em a) e efetiva (*ΔF/F*M*'*, em b) do fotossistema II, coeficiente de extinção não-fotoquímica da fluorescência (*NPQ*, em c), transporte aparente de elétrons (*ETR*, em d), coeficientes de extinção fotoquímico da fluorescência (q_P, em e) e relação entre a taxa de transporte de elétrons e a assimilação bruta de CO_2 (ETR/P_N, em f) cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo: sem adição de fósforo (P-), fósforo recomendado (PA) e 2 vezes o fósforo recomendado (P+). Medidas realizadas entre 7:00 e 16:00 h, sendo cada histograma o valor médio (n=4) ± desvio padrão.

O coeficiente de extinção não-fotoquímica da fluorescência (*NPQ*) aumentou significativamente em razão da deficiência de P (Figura 9c). As 13:00 h, as plantas do

tratamento P- apresentaram aumentos cerca de 20% e 30% maiores em relação às plantas do tratamento PA e P+, respectivamente,. Em relação ao coeficiente de extinção fotoquímica (q_P) não houve diferença significativa entre os tratamentos, com os menores valores sendo observados ao redor do meio dia e em oposição à dinâmica diurna de *NPQ* (Figura 9c,e).

A maior disponibilidade de P no tratamento P+ contribuiu para um maior transporte aparente de elétrons (*ETR*) ao longo do período diurno (Figura 9d). *ETR* foi 25% maior nas plantas do tratamento P+ quando comparado à PA, as 9:00 h. No tratamento P+, a maior relação $\Delta F/F_M'$ (Figura 9b) contribuiu para maior *ETR* em relação aos demais tratamentos.

A relação ETR/P_N, utilizada para estimativa do dreno alternativo de elétrons, foi significativamente maior no tratamento P- nos períodos de maior demanda atmosférica, entre 11:00 e 13:00 h (Figura 9f). Não houve variação significativa de ETR/P_N entre as plantas do tratamento PA e P+.

O conteúdo de pigmentos foi significativamente afetado pela deficiência de P, com as plantas do tratamento P- apresentando valores 40% menores no conteúdo total de clorofila (a+b) em relação as plantas do tratamento PA e 57% menor em relação as do tratamento P+ (Figura 10). As maiores diferenças entre os tratamentos foram constatadas no conteúdo total de clorofila (a+b), sendo cerca de 2,3 vezes maior em P+ quando comparado ao P- e 1,38 vez maior no tratamento P+ quando comparado ao PA (Figura 10). Em relação ao conteúdo de carotenóides e xantofilas, estes se mantiveram significativamente menores no tratamento P- em relação ao PA e P+ (Figura 10).

Ao final da primeira fase do estudo, o tratamento P+ causou incremento significativo no teor de sacarose (*Sac*) e açúcares solúveis (*AS*) (Figura 11). As plantas do tratamento P- e PA tiveram conteúdos de *Sac* e *AS* similares (Figura 11). Redução significativa na concentração de amido (~ 32%) foi observada nas plantas do tratamento P+ (Figura 11). Como resultado das variações observadas nos conteúdos de *AS* e *AM*, as plantas não apresentaram diferenças no conteúdo total de carboidratos não estruturais (*AT*) em função da disponibilidade de P (Figura 11).

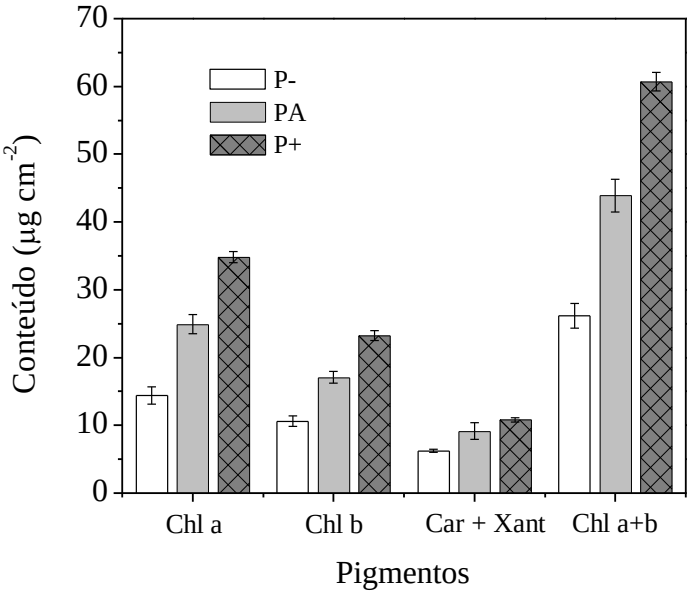

Figura 10 - Conteúdo de clorofila a (*Chl a*), clorofila b (*Chl b*), clorofila total (*Chl a+b*) e carotenóides e xantofilas (*Car+Xant*) em folhas de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo: sem adição de fósforo (P-), fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+). Cada histograma representa o valor médio (n=4) ± desvio padrão.

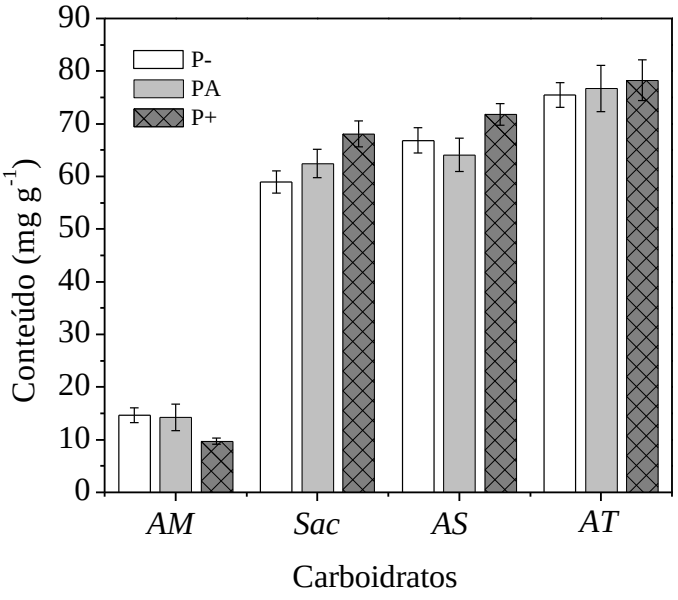

Figura 11 - Conteúdo de amido (*AM*), sacarose (*Sac*), açúcares solúveis (*AS*), e de carboidratos totais não estruturais (*AT*) em folhas de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo: sem adição de fósforo (P-), fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+). As determinações dos teores de carboidratos foram feitos em folhas coletadas ao redor das 13:00 h, sendo cada histograma o valor médio (n=4) ± desvio padrão.

Considerando os aspectos morfológicos das plantas, após 70 dias de tratamento, pode-se constatar que o número de folhas (*NF*), a área foliar (*AF*) e a altura da planta (*H*) foram significativamente afetadas pela deficiência de P (Figura 12a,b,d). Em média, as plantas submetidas à privação de P (P-) apresentaram uma diminuição em *ΔNF*, *ΔAF* e *ΔH* ao redor de 21%, 48% e 28%, respectivamente, quando comparadas às plantas com quantidade recomendada de P no solo (PA) (Figura 12a,b,d). Houve maior *ΔNF*, *ΔAF*, *ΔH* nas plantas submetidas à maior dose de P (P+), sendo observados incrementos de 38%, 54% e 37%, respectivamente, em relação ao tratamento P- (Figura 12a,b,d). Quando comparado às plantas do tratamento PA, os incrementos em *ΔNF*, *ΔAF* e *ΔH* foram de 21%, 12% e 10%, respectivamente, nas plantas do tratamento P+. Em relação ao *ΔDC*, não houve diferença significativa entre os tratamentos P- e PA, sendo que no tratamento *P+* houve incremento de 21% em relação ao tratamento P-.

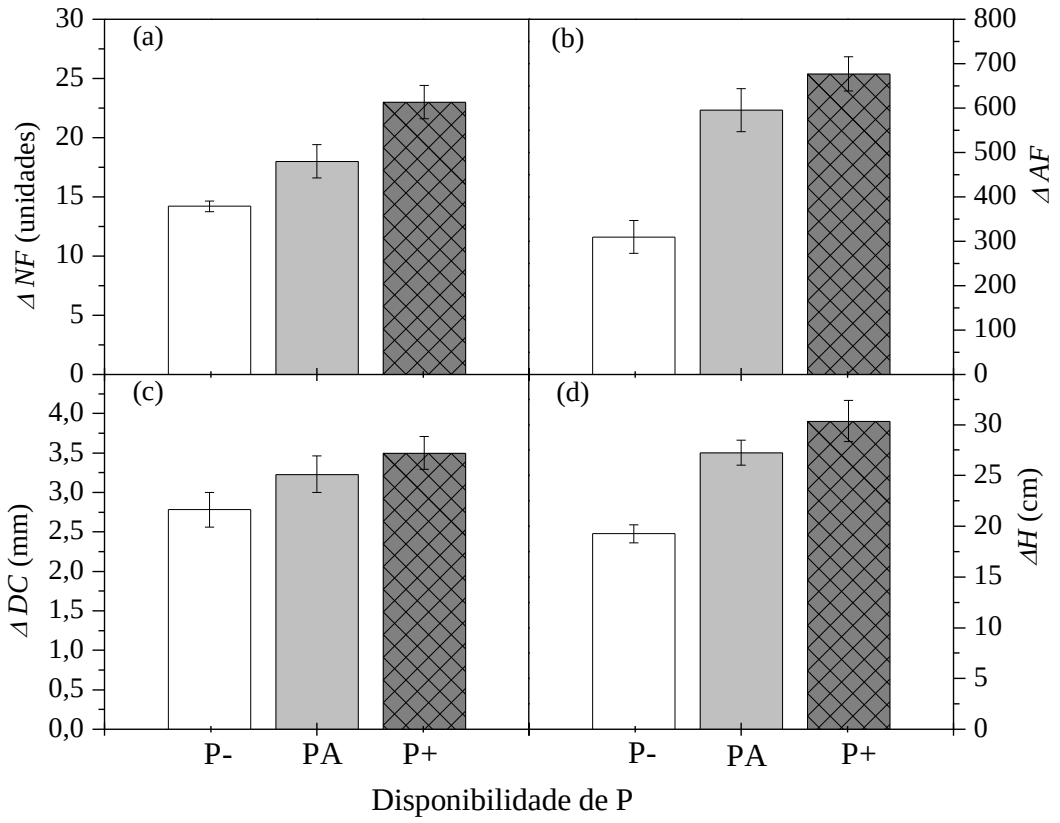

Figura 12 - Variação em 70 dias do número de folhas (*ΔNF*, em a), área foliar total (*ΔAF*, em b), diâmetro do caule (*ΔDC*, em c) e altura (*ΔH*, em d) de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo: sem adição de fósforo (P-), fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+). Cada histograma representa o valor médio (n=5) ± desvio padrão.

Em relação ao crescimento, as plantas do tratamento P- apresentaram os menores valores para *ΔMSF*, *ΔMSC* e *ΔMSR* após 70 dias de tratamento (Figura 13a,b,c). O mesmo efeito foi constatado na relação raiz/parte aérea, a qual foi reduzida em 30% e 26% nas plantas do tratamento P- em relação aos tratamentos PA e P+, respectivamente (Figura 13d). A fitomassa das plantas ao término da fase inicial aumentou significativamente com o aumento da disponibilidade de P. As plantas do tratamento P+ apresentaram maior incremento na matéria seca das folhas (+14%) e de caule (+12%) em relação às plantas do tratamento PA (Figura 13a,b).

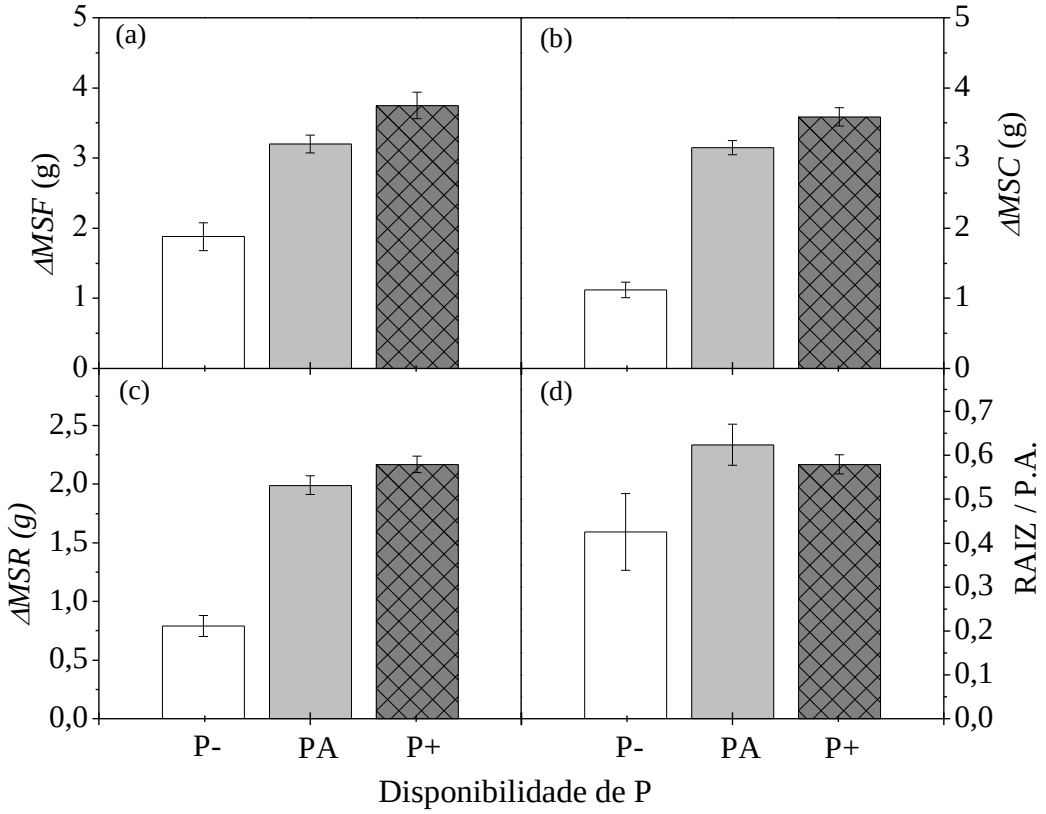

Figura 13 - Variação em 70 dias na matéria seca de folhas (*ΔMSF*, em a), do caule (*ΔMSC*, em b), das raízes (*ΔMSR*, em c) e relação raiz/parte aérea de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo: sem adição de fósforo (P-), fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+). Cada histograma representa o valor médio (n=5) ± desvio padrão.

4.2 Influência da alta disponibilidade de fósforo no metabolismo e no crescimento de cafeeiros sob condição de déficit hídrico controlado.

Quanto ao potencial da água na folha, houve redução significativa de Ψ_{W5h} e Ψ_{W13h} após 15 dias de deficiência hídrica controlada, independente da disponibilidade de P. Nas

plantas regadas não houve variação do Ψ_{W5h} e Ψ_{W13h} entre os tratamentos de P (Figura 14a). Após 50 dias de déficit hídrico, houve drástica redução em Ψ_{W5h} em ambos os tratamentos de P (Figura 14b). Nesse momento as plantas sob déficit hídrico apresentavam valores de Ψ_{W5h} ao redor de -2,4 MPa. Não houve variação do Ψ_{W5h} entre os tratamentos de P, independente da condição hídrica (Figura 14b).

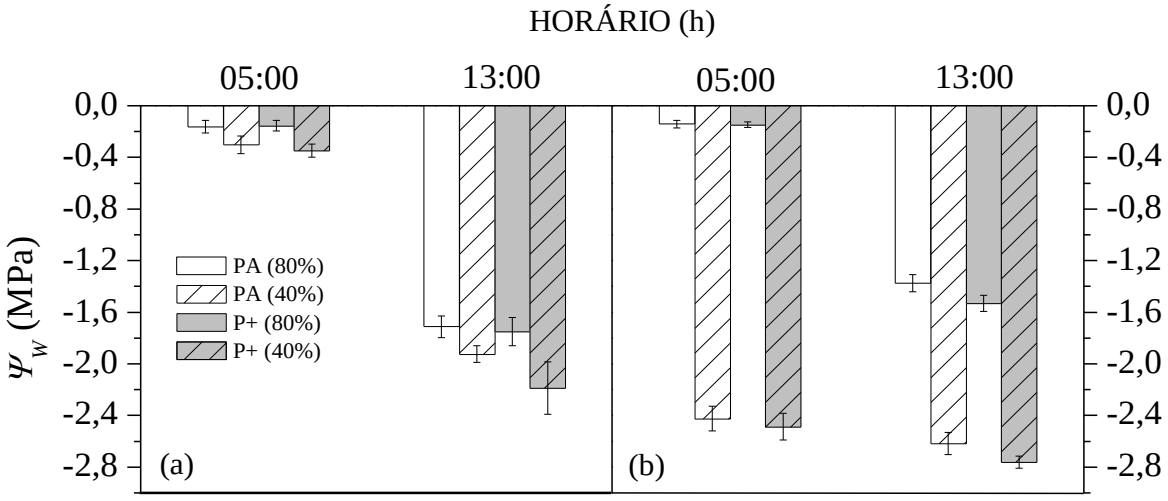

Figura 14 - Potencial de água na folha (Ψ_W) após 15 (a) e 50 (b) dias da imposição do déficit hídrico em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e mantidos em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Cada histograma representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão.

Aos 15 dias de tratamento hídrico, as plantas hidratadas apresentavam maior condutividade hidráulica (*KL*), no entanto, foram observadas variações significativas em *KL* devido à disponibilidade de P no solo (Figura 15a). As plantas do tratamento P+ apresentaram maior *KL* em relação às do tratamento PA, sendo tal diferença inexistente em condição de déficit hídrico. O prolongamento do déficit hídrico (aos 50 dias de tratamento) causou elevação significativa em *KL*, com as plantas do tratamento P+ sob restrição hídrica apresentando valores 4 vezes maiores em relação às plantas hidratadas e as do tratamento PA aumento de 2,6 vezes (Figura 15b). Em geral, o tratamento P+ induziu valores de *KL* cerca de 50% maiores em relação ao tratamento PA na condição de déficit hídrico.

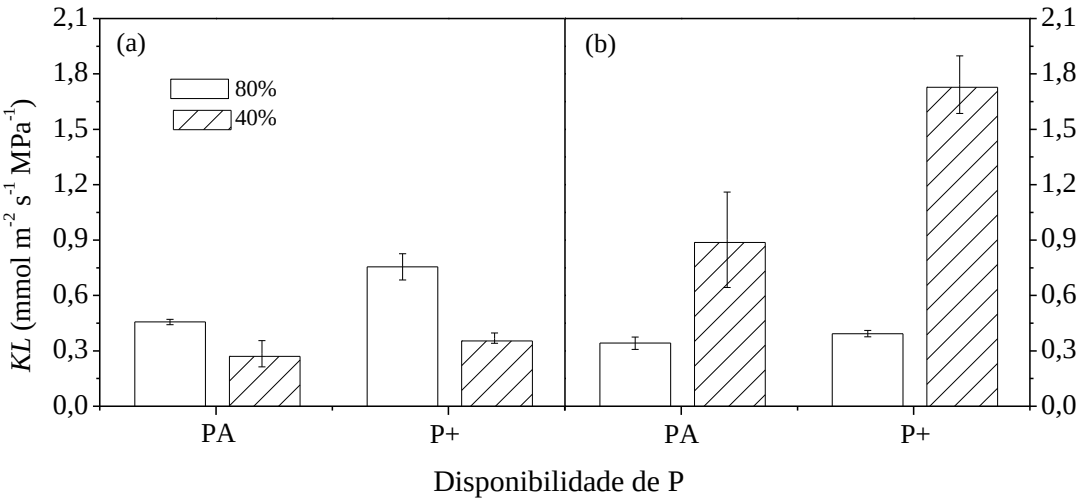

Figura 15 - Condutividade hidráulica da planta (*KL*, em a, b) aos 15 dias (a) e aos 50 dias de imposição do déficit hídrico (b) em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e mantidos em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Cada histograma representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão.

O conteúdo relativo de água na folha (*CRA*) medido após 15 ou 50 dias de déficit hídrico diminuiu significativamente, não havendo diferença significativa entre os tratamentos de P em ambas as condições de disponibilidade de água (Figura 16). Após 50 dias de déficit hídrico, houve aumento significativo de *CRA* em relação às avaliações realizadas ao 15 dias de déficit hídrico.

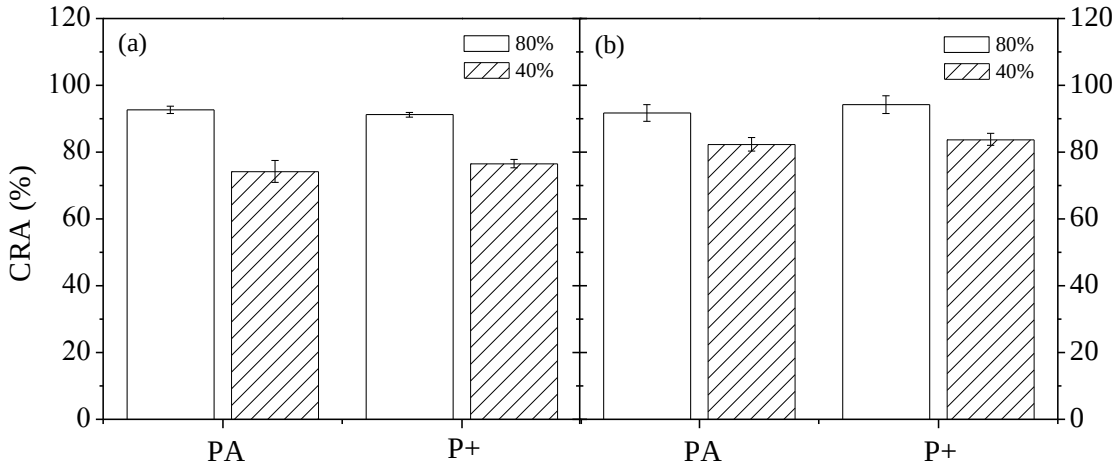

Figura 16 - Conteúdo relativo de água na folha (*CRA*) após 15 (a) e 50 (b) dias de imposição do déficit hídrico em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e mantidos em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico

pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Cada histograma representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão.

Nos dias das avaliações fisiológicas, observou-se que *Tar*, *VPDL* e *Q* encontravam-se mais elevados nas medidas após 15 dias de déficit hídrico quando comparadas às realizadas aos 50 dias (Figura 17a,b). Aos 15 dias de tratamento hídrico, nota-se que no horário de maior demanda atmosférica *Q* apresentava valores máximos de 1730 μmol m^{-2} s^{-1}, ao passo que a temperatura do ar (*Tar*) alcançou valores próximos a 39 ºC (Figura 17a). *VPDL* alcançou valores máximos de 4,7 kPa aos 15 dias de tratamento hídrico.

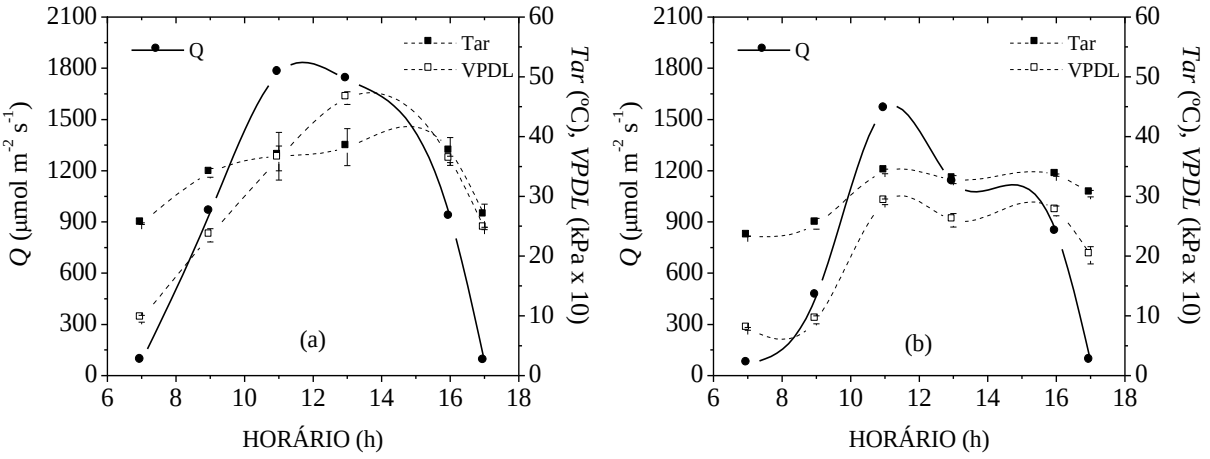

Figura 17 - Variação diurna da radiação fotossinteticamente ativa (*Q*), temperatura do ar (*Tar*) e déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar (*VPDL*) após 15 (a) e 50 (b) dias de imposição do déficit hídrico As medidas foram realizadas entre 7:00 e 17:00 h e cada símbolo representa o valor médio (n=12) ± desvio padrão.

O déficit hídrico controlado afetou significativamente as trocas gasosas dos cafeeiros ao longo do dia (Figura 18), causando redução da condutância estomática (g_S), da assimilação de CO_2 (P_N) e da transpiração (*E*). Após 15 dias da restrição hídrica, P_N foi maior nas plantas do tratamento P+ quando comparadas às do tratamento PA, independente da disponibilidade hídrica (Figura 18a,b). O mesmo foi observado na avaliação após 50 dias de déficit hídrico, com as plantas do tratamento P+ apresentando melhor desempenho fotossintético (Figura 18c,d). A variação temporal de P_N foi semelhante à de g_S em ambas as datas de avaliação (Figura 18a-h), e a redução no ganho diurno de carbono devido à restrição da rega foi semelhante entre os tratamentos de P (-43%).

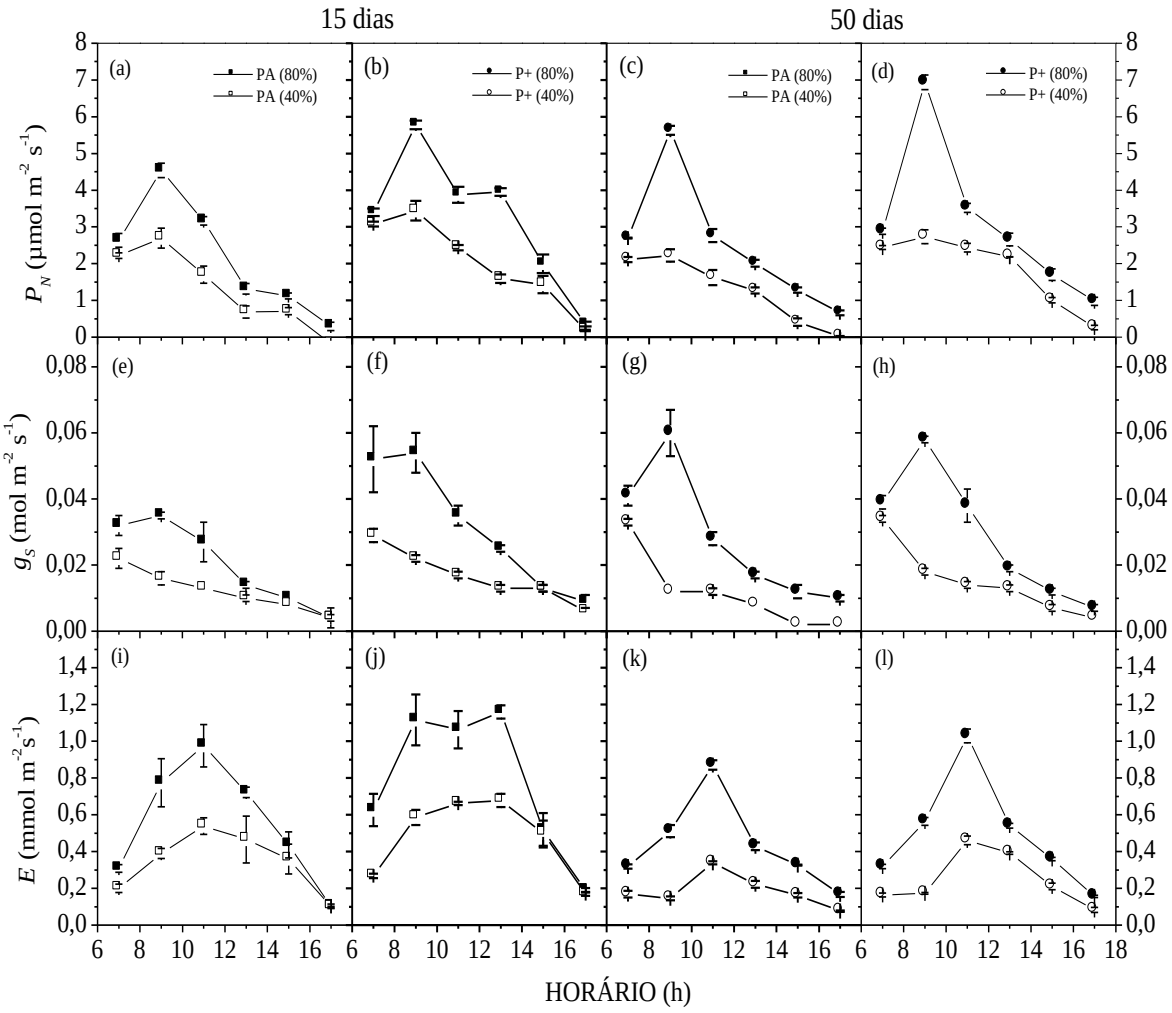

Figura 18 - Variação diurna da assimilação de CO_2 (P_N, em a,b,c,d), da condutância estomática (g_S, em e,f,g,h), e da transpiração (E, em i,j,k,l) aos 15 dias (a,b,e,f,i,j) e 50 (c,d,g,h,k,l) dias de imposição do déficit hídrico em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Medidas realizadas entre 7:00 e 17:00 h, com temperatura foliar variando de 24,6 e 42,2 ºC para as avaliações aos 15 dias de imposição do déficit hídrico e entre 23,1 e 35,9 ºC nas avaliações aos 50 dias de imposição do déficit hídrico. Cada símbolo representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão.

Todavia, a redução de g_S devido ao déficit hídrico foi mais intensificada nas plantas do tratamento P+ aos 15 dias de tratamento (Figura 18e-f). Essa diferença foi reduzida após 50 dias de déficit hídrico, com as plantas do tratamento P+ apresentando reduções de g_S semelhantes às do tratamento PA (Figura 18g-h). Em relação a esse tratamento, g_S foi maior nas plantas submetidas à maior dose de P (tratamento P+), independente da disponibilidade de água no solo e da época de avaliação. Aos 15 dias de déficit hídrico, as plantas do tratamento P+ apresentaram valores de g_S 34% maiores em relação às do tratamento PA as 9:00 h, em

condições de boa disponibilidade hídrica. Já em condição de déficit hídrico, essa diferença entre os tratamentos de P foi de 27% (Figura 18e,f). Considerando a transpiração, plantas dos tratamentos PA e P+ apresentaram redução semelhante em *E* (50%) após 15 dias de déficit hídrico (Figura 18i,j). Todavia, as plantas do tratamento P+ mantiveram-se sempre com os maiores valores de *E* ao longo do dia, independente da condição de disponibilidade de água no solo e também da data de avaliação. Após 50 dias, a diferença de *E* entre as plantas submetidas a 80% e 40% da capacidade de campo tendeu a aumentar, com reduções ao redor de 70% nas plantas sob déficit hídrico (Figura 18k,l).

A concentração intercelular de CO_2 (C_I) foi significativamente maior nas plantas do tratamento PA, independente da condição hídrica e da época de avaliação (Figura 19). Após 50 dias de déficit hídrico, a diferença em relação a C_I tendeu aumentar entre os tratamentos com P, com as plantas do tratamento PA apresentando os maiores valores de C_I em relação às plantas do tratamento P+ (Figura 19b). Nessa ocasião, nota-se nas plantas do tratamento PA aumento significativo em C_I a partir das 13:00 h em função do déficit hídrico.

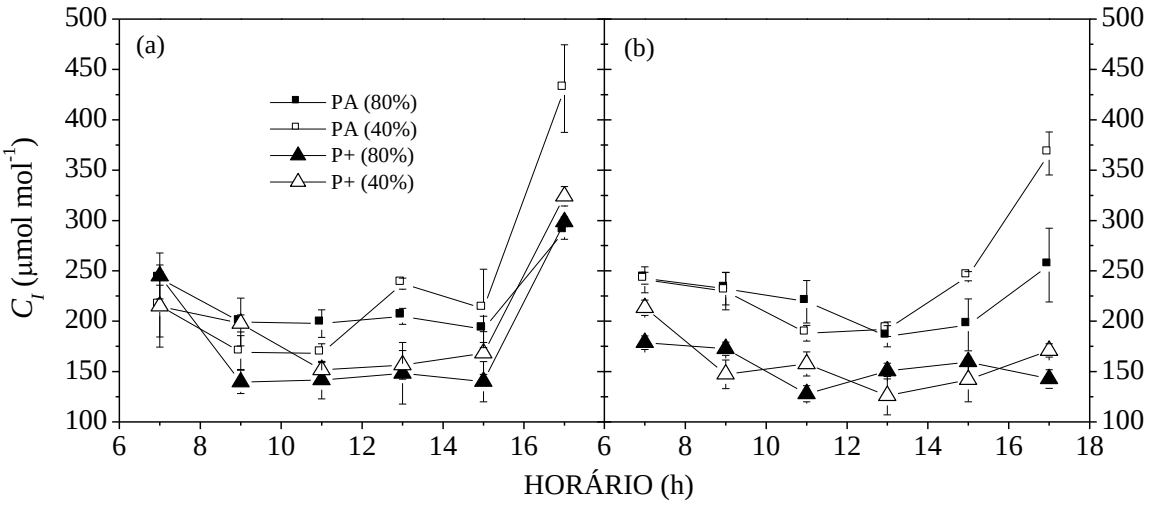

Figura 19 - Concentração intercelular de CO_2 (C_I) aos 15 (a) e 50 (b) dias de imposição do déficit hídrico em folhas de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Medidas realizadas entre 7:00 e 17:00 h. Cada símbolo representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão.

A restrição hídrica reduziu P_{NI} em ambos os tratamentos com P, sendo essas reduções semelhantes em ambas as épocas de avaliação (Figura 20). Em condição de déficit hídrico (15 dias), o tratamento P+ causou acréscimo de 35% em P_{NI} quando comparado ao tratamento PA (Figuras 20a).

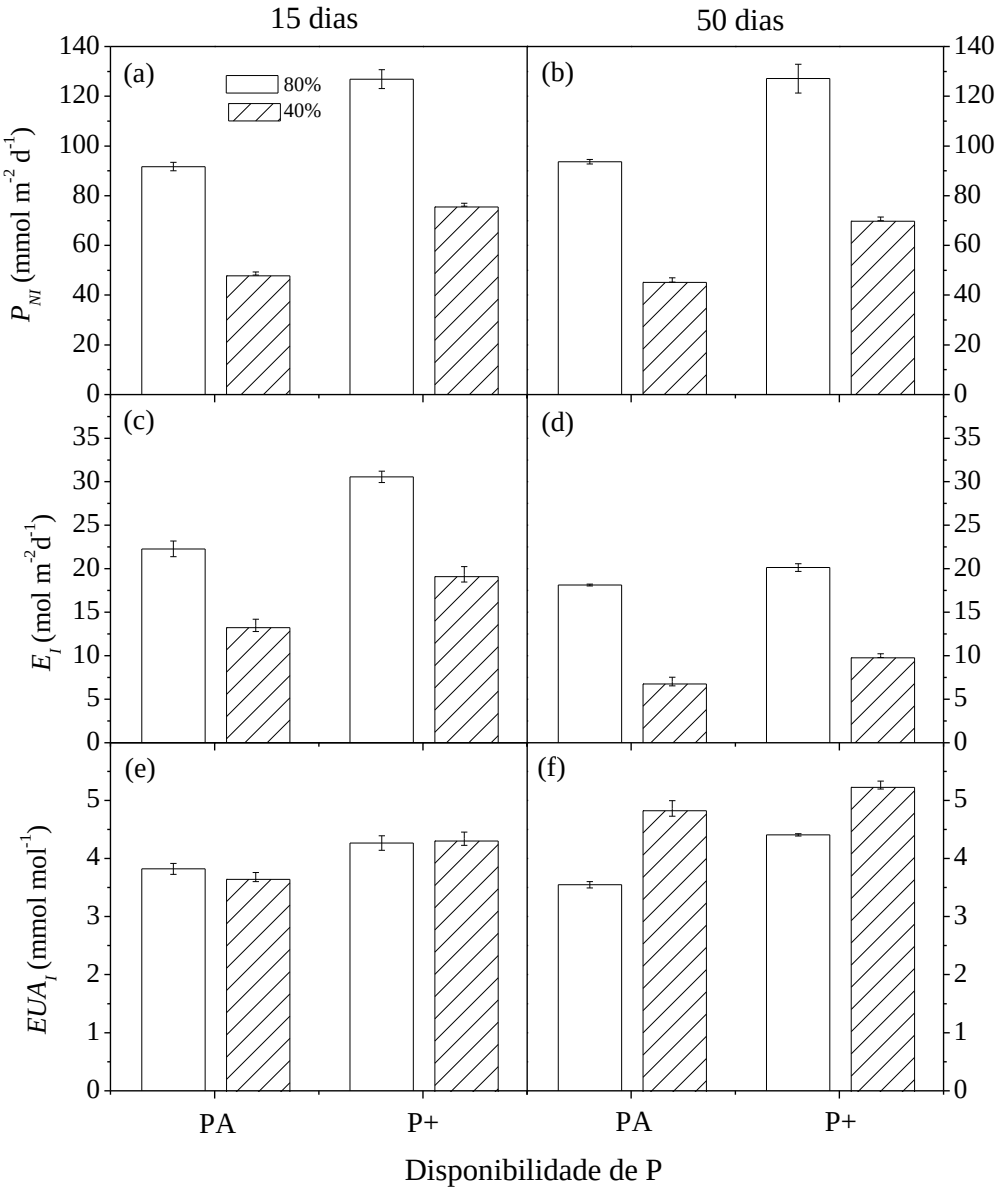

Figura 20 - Assimilação diurna de CO_2 ($P_{NI,}$ em a,b), transpiração diurna (E_I, em c,d) e eficiência diurna do uso da água (EUA_I, em e,f) aos 15 (a,c,e) e 50 (b,d,f) dias de imposição do déficit hídrico em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e mantidos em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Valores integrados entre 7:00 e 17:00 h, com temperatura foliar variando de 24,6 e 42,2 ºC para as avaliações aos 15 dias de imposição do déficit hídrico e entre 23,1 e 35,9 ºC para as avaliações aos 50 dias de imposição do déficit hídrico. Cada histograma representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão.

Essa mesma resposta, embora menor (+28%), também foi constatada na condição bem hidratada. Interessante notar que independente da época de avaliação e da disponibilidade hídrica, as plantas do tratamento P+ apresentaram maior P_{NI} quando comparadas às plantas do tratamento PA (Figura 20a,b).

Em relação à E_I, as diferenças entre plantas irrigadas e submetidas ao déficit hídrico foram semelhantes (40%) entre os tratamentos de P (Figura 20c). Após 50 dias, a redução de E_I em função do déficit hídrico foi de 60% no tratamento PA e de 50% no tratamento P+ (Figura 20d). Não foi observada variação na eficiência diurna do uso da água (EUA_I) devido ao déficit hídrico após 15 dias de tratamento (Figura 20e). Por outro lado, as plantas do tratamento P+ exibiram os maiores valores de EUA_I em relação às do tratamento PA após 50 dias tratamento, independente da condição hídrica (Figura 20e). Nota-se aumento significativo de EUA_I nas plantas sob déficit hídrico após 50 dias de restrição hídrica, em ambos os tratamentos com P (Figura 20f). Esse aumento foi de 30% nas plantas do tratamento PA e de 16% nas plantas do tratamento P+.

Aos 15 dias de tratamento e independente da disponibilidade de P, houve uma tendência de maior *EIUA* durante a manhã nas plantas sob déficit hídrico, quando comparadas às controle (Figura 21a,b). Esse padrão foi alterado com o tempo de tratamento, com as plantas sob déficit hídrico apresentando maior *EIUA* durante praticamente todo o período diurno aos 50 dias de tratamento (Figura 21c,d). Ainda, as plantas submetidas ao déficit hídrico apresentaram aumentos em *EIUA* após 50 dias de déficit hídrico, sendo os valores significativamente maiores em relação aos 15 dias (Figura 21a-d).

A imposição de déficit hídrico também afetou significativamente a eficiência instantânea de carboxilação (P_N/C_I), independente da época de avaliação (Figura 21e-h). P_N/C_I foi maior nas plantas do tratamento P+ quando comparado ao tratamento PA, sendo esse incremento observado tanto na condição de 80% de CC como na de 40% de CC. Embora tenha apresentado os maiores valores de P_N/C_I sob déficit hídrico, as plantas do tratamento P+ foram mais afetadas pelo déficit hídrico quando comparadas às do tratamento PA.

Aumento significativo do consumo de elétrons por drenos alternativos foi verificado no período vespertino, indicado pelo aumento de ETR/P_N (Figura 21i,j). Embora esse aumento substancial na relação ETR/P_N tenha ocorrido em todos os tratamentos, a restrição hídrica amplificou essa resposta e assim as plantas sob déficit hídrico apresentaram os maiores valores de ETR/P_N (Figura 21i,j). Na condição de déficit hídrico, ETR/P_N foi maior nas plantas do tratamento PA em relação às do tratamento P+, independente da data de avaliação. Aos 50 dias de tratamento, observou-se aumento substancial em ETR/P_N nas plantas sob déficit hídrico (Figura 21k,l). Em geral, o déficit hídrico aumentou em 3,6 vezes a relação ETR/P_N nas plantas do tratamento PA após 50 dias de tratamento, ao passo que nas plantas do tratamento P+ esse aumento foi de 1,4 vez (Figura 21k,l).

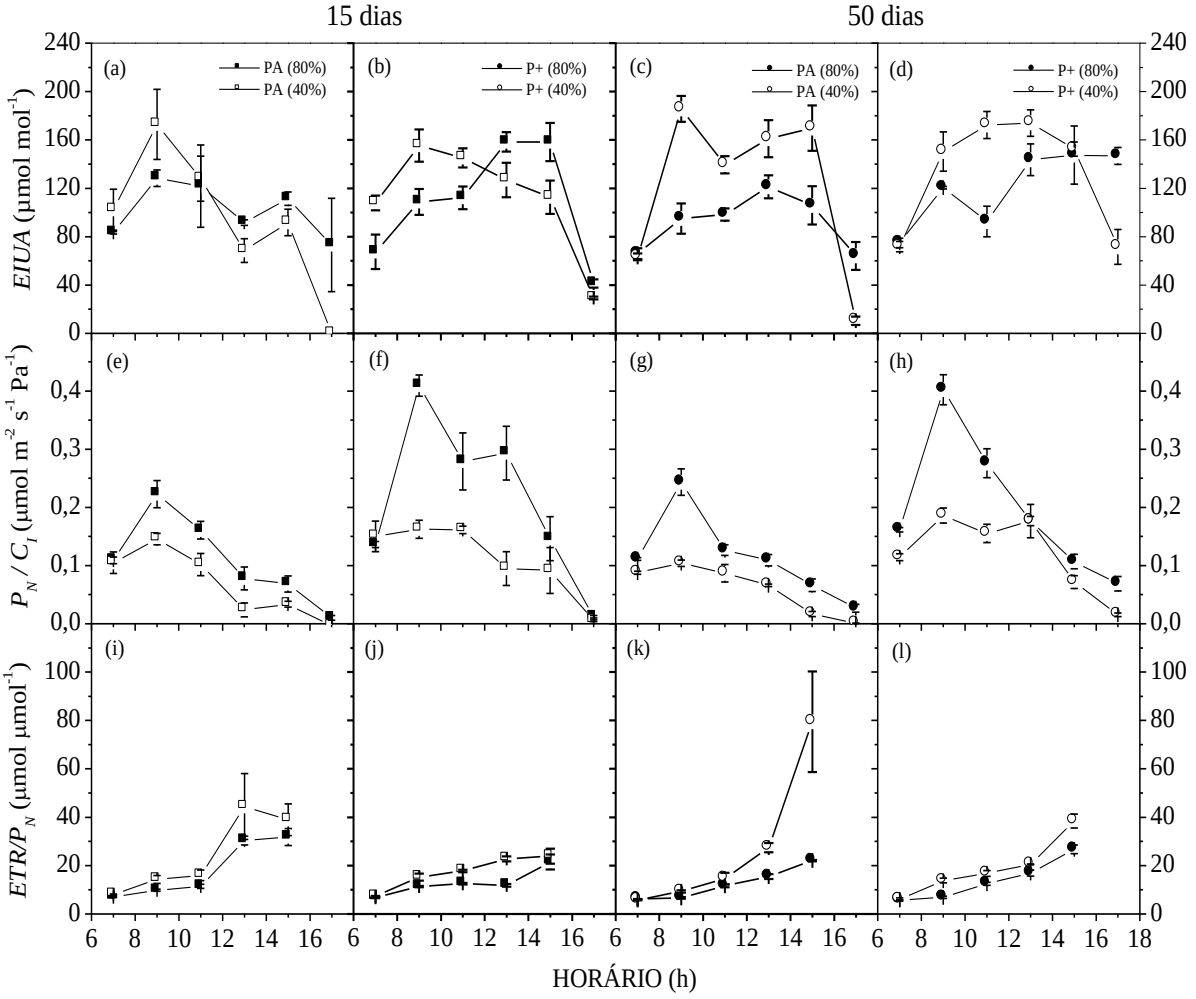

Figura 21 - Variação diurna da eficiência intrínseca do uso da água (*EIUA*, em a, b, c, d), da eficiência instantânea de carboxilação (P_N/C_I, em e, f, g, h), e da relação entre a taxa de transporte de elétrons e a assimilação bruta de CO_2 (ETR/P_N, em i, j, k, l) aos 15 (a, b, e, f, i, j) e 50 (c, d, g, h, k, l) dias de imposição do déficit hídrico em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e mantidos em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Medidas realizadas entre 7:00 e 17:00 h, com temperatura foliar variando de 24,58 e 42,23 ºC para as avaliações referentes aos 15 dias de imposição do déficit hídrico e 23,1 e 35,9ºC para as avaliações referentes aos 50 dias de imposição do déficit hídrico. Cada símbolo representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão.

A respiração no escuro (*R*) foi significativamente afetada pelo déficit hídrico após 15 dias de tratamento (Figura 22a). Na ocasião, as plantas dos tratamentos PA e P+ apresentaram respostas diferenciadas de *R* em relação ao déficit hídrico, com as plantas do tratamento PA apresentando um pico de respiração as 14:00 h. Já nas avaliações realizadas ao entardecer (19:00 h), as plantas do tratamento PA apresentaram valores de *R* menores em relação às do tratamento P+ (Figura 22a).

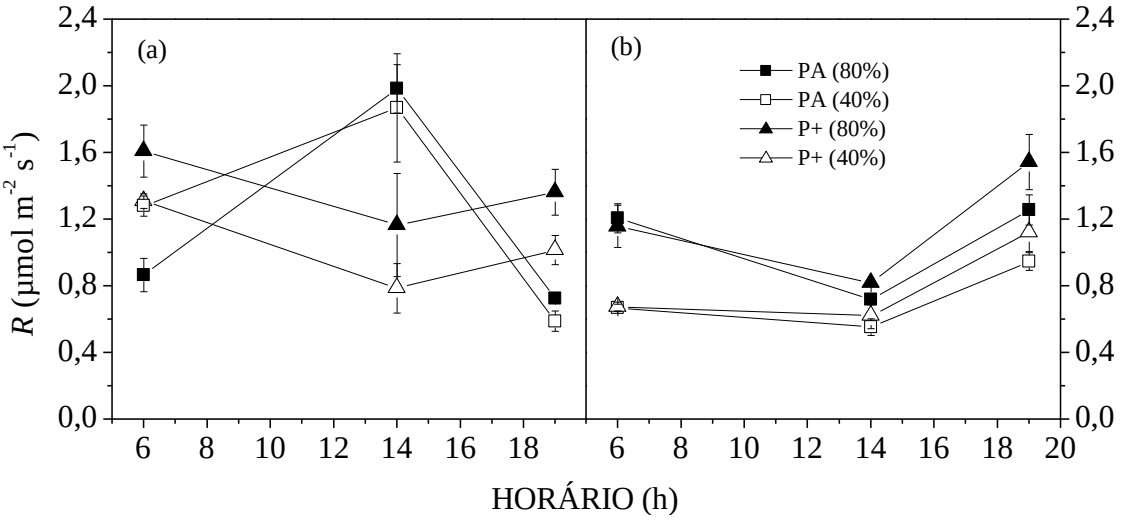

Figura 22 - Respiração no escuro (*R*) aos 15 (a) e 50 (b) dias de imposição do déficit hídrico em folhas de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e mantidos em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Medidas realizadas entre 6:00 e 19:00 h, com temperatura foliar variando de 25,6 e 39,1 ºC para as avaliações referentes aos 15 dias de imposição do déficit hídrico e 22,0 e 31,4ºC para as avaliações referentes aos 50 dias de imposição do déficit hídrico. Cada símbolo representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão.

Nas avaliações realizadas aos 50 dias de tratamento hídrico, a variação diurna de *R* foi semelhante entre os tratamentos de P (Figura 22b). Em geral, as plantas do tratamento P+ apresentaram maior *R* no inicio da manhã e no meio do dia. Nessa avaliação, o déficit hídrico não afetou *R* e as plantas do tratamento P+ exibiram maior *R* na condição irrigada (Figura 22b).

A eficiência quântica potencial do FSII (F_V/F_M) foi significativamente afetada após 15 dias de déficit hídrico (Figura 23a). Embora também tenham sido afetadas pela restrição hídrica, as plantas do tratamento P+ apresentaram os maiores valores de F_V/F_M, sendo esse efeito observado no início e no meio do dia (Figura 23a). Ao contrário do verificado nos outros tratamentos, não houve recuperação de F_V/F_M ao entardecer nas plantas do tratamento PA submetidas ao déficit hídrico. Nesse horário, as plantas do tratamento PA apresentaram F_V/F_M abaixo de 0,65 (Figura 23a).

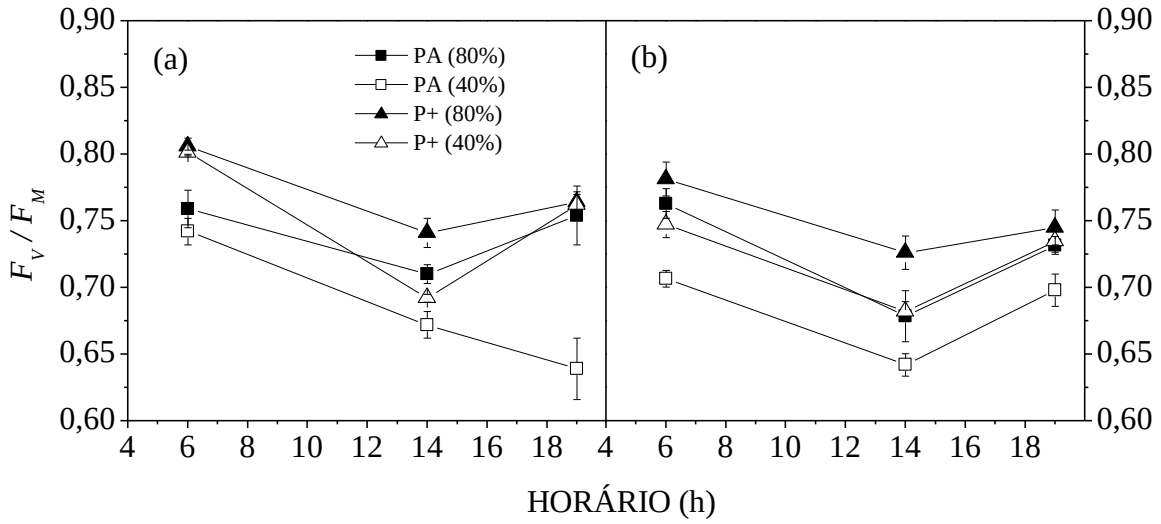

Figura 23 - Eficiência quântica potencial do fotossistema II (F_V/F_M) aos 15 (a) e 50 (b) dias de imposição do déficit hídrico em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o P recomendado (P+)] e mantidos em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Cada símbolo representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão.

Nas avaliações realizadas aos 50 dias de déficit hídrico, houve o mesmo padrão diurno de F_V/F_M observado aos 15 dias de tratamento (Figura 23). Contudo, foi observada tendência de recuperação de F_V/F_M ao término do período diurno nas plantas do tratamento PA sob déficit hídrico (Figura 23b). Os maiores valores de F_V/F_M foram sempre observados nas plantas do tratamento P+, independente da condição hídrica ou data de avaliação.

Quanto às demais variáveis de atividade fotoquímica, notou-se que a eficiência quântica efetiva do FSII ($\Delta F/F_M'$) teve o mesmo padrão de variação diurna entre os tratamentos, independente da época de avaliação (Figura 24a-d). Sob déficit hídrico, houve maior $\Delta F/F_M'$ nas plantas do tratamento P+ em relação às do tratamento PA no início e no final do dia em ambas as épocas de avaliação. A indução do déficit hídrico causou redução significativa em $\Delta F/F_M'$ após 15 dias de tratamento, sendo essa redução mais intensificada no tratamento PA (Figura 24a,b). Após 50 dias de déficit hídrico, as diferenças de $\Delta F/F_M'$ entre os tratamentos com 80% e 40% da capacidade de campo existiam apenas nos dois primeiros horários de avaliação (Figura 24c,d). $\Delta F/F_M'$ decresceu com o passar do dia em virtude do aumento de *Q*, todavia, essa redução foi mais intensa nas plantas do tratamento PA, independente da disponibilidade hídrica (Figura 24a-d).

Nas avaliações realizadas aos 15 dias de tratamento hídrico, as plantas bem hidratadas apresentaram maior coeficiente de extinção não-fotoquímica da fluorescência (*NPQ*) as 13:00

h no tratamento PA e entre 11:00 e 13:00 h no tratamento P+ (Figura 24e,f). Após 50 dias de déficit hídrico, houve aumento substancial nos valores de *NPQ* a partir das 11:00 h nas plantas sob restrição hídrica (Figura 24g,h). Embora esse aumento tenha sido constatado em ambos os tratamentos de P, as plantas do tratamento PA apresentaram maiores valores de *NPQ* quando comparadas às do tratamento P+ (Figura 24g,h).

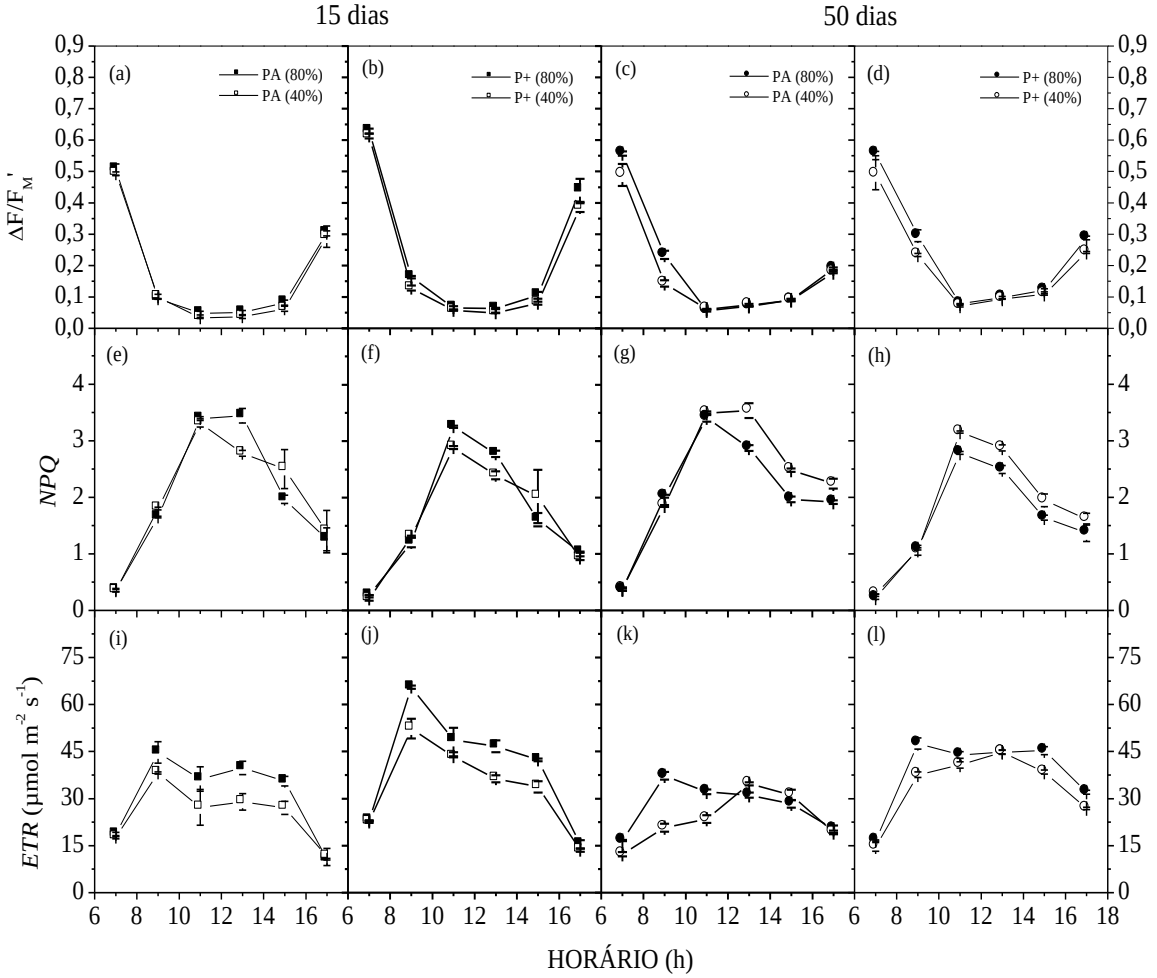

Figura 24 - Variação diurna da eficiência quântica efetiva (*ΔF/F*$_M$*'*, em a, b, c, d), coeficiente de extinção não-fotoquímica da fluorescência (*NPQ*, em e, f, g, h), transporte aparente de elétrons (*ETR*, em i, j, k, l) aos 15 (a, b, e, f, i, j) e 50 (c, d, g, h, k, l) dias de imposição do déficit hídrico em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o P recomendado (P+)] e mantidos em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Medidas realizadas entre 7:00 e 17:00 h, com temperatura foliar variando de 24,58 e 42,23 ºC para as avaliações referentes aos 15 dias de imposição do déficit hídrico e 23,1 e 35,9ºC para as avaliações referentes aos 50 dias de imposição do déficit hídrico. Cada símbolo representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão.

O transporte aparente de elétrons (*ETR*) também foi afetado pela imposição do déficit hídrico após 15 dias de tratamento hídrico (Figura 24i,j). Todavia, os maiores valores de *ETR*

foram encontrados no tratamento P+ tanto na condição irrigada quanto na condição de restrição hídrica (Figura 24i,j). Em geral, a redução em *ETR* devido ao déficit hídrico foi maior nas plantas do tratamento PA, independente da data de avaliação. Após 50 dias de tratamento hídrico, a redução nos valores de *ETR* em função da restrição hídrica tendeu a diminuir em relação aos valores encontrados aos 15 dias de tratamento, principalmente no horário de maior demanda atmosférica (13:00 h). Houve padrão diurno semelhante de q_P entre as épocas de avaliação (dados não apresentados). Em condições de boa disponibilidade hídrica q_P foi maior no tratamento P+, independente da época de avaliação. O déficit hídrico reduziu significativamente os valores de q_P em ambos os tratamentos com P (dados não apresentados).

Após 15 dias de tratamento hídrico não houve variação no conteúdo de pigmentos, independente da disponibilidade de P (Figura 25a). Em contrapartida, as plantas do tratamento P+ apresentaram sempre maior conteúdo de pigmentos em relação às do tratamento PA. As maiores diferenças entre os tratamentos foram constatadas no conteúdo total de clorofila (a+b), com as plantas do tratamento P+ apresentando valores 35% maiores em relação ao tratamento PA na condição irrigada (Figura 25a). Em condições de déficit hídrico, o tratamento P+ induziu valores 25% maiores no conteúdo total de clorofila (a+b). Não houve variação significativa para os conteúdos de carotenóides entre os tratamentos (Figura 25a).

O prolongamento do déficit hídrico causou variação significativa do conteúdo de pigmentos, com redução dos conteúdos de clorofila a, b e total (Figura 25b). Em geral, houve maior redução no conteúdo de clorofila b nas plantas do tratamento P+, com valores 40% menores em relação às plantas bem hidratadas. Já nas plantas do tratamento PA essa redução foi de 10% em função do déficit hídrico (Figura 25b). Houve incremento significativo no conteúdo de carotenóides em função do déficit hídrico nas plantas do tratamento P+.

Os conteúdos de carboidratos foliares no tratamento PA, exceto açúcares solúveis (*AS*), não foram afetados pelo déficit hídrico (Figura 26a). Houve redução de 14% em *AS* nas plantas do tratamento PA após 15 dias de déficit hídrico, ocorrendo o mesmo e em maior magnitude com as plantas do tratamento P+. De fato, essas plantas apresentaram redução do conteúdo de todas as frações de carboidratos em função do déficit hídrico (Figura 26a). Embora tenha havido maior redução dos carboidratos foliares, as plantas bem hidratadas do tratamento P+ mantiveram as maiores concentrações para todos os carboidratos avaliados (Figura 26a). A maior diferença entre os tratamentos com P nas plantas mantidas sob déficit hídrico foi observada no teor de açúcares totais (*AT*), com as plantas do tratamento P+ apresentando os menores valores (Figura 26a).

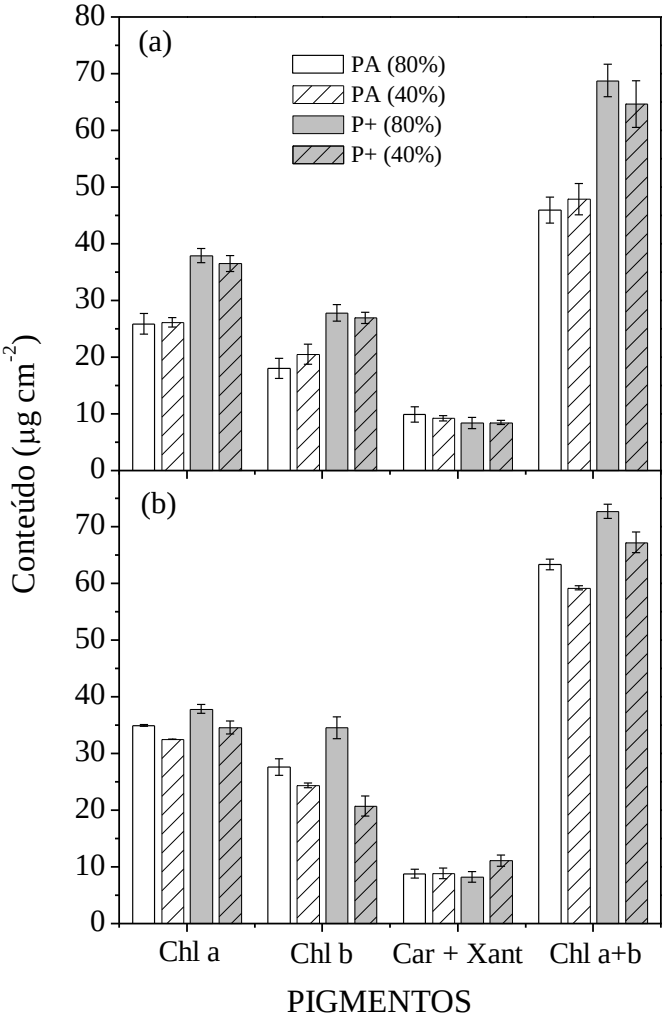

Figura 25 - Conteúdo de clorofila a (Chl a), clorofila b (Chl b), clorofila total (Chl a+b) e carotenóides e xantofilas (Car+Xant) aos 15 (a) e 50 (b) dias de imposição do déficit hídrico em folhas de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e mantidos em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Cada histograma representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão.

Houve incremento significativo de *AM* aos 50 dias de tratamento hídrico, com aumentos de 1,4 e 3,8 vezes nas plantas sob déficit hídrico dos tratamentos PA e P+, respectivamente (Figura 26b). No tratamento PA, foi verificada redução significativa de *Sac* sob déficit hídrico. Em contraste, não houve alteração na concentração de *Sac* em função do déficit hídrico no tratamento P+, embora tenha havido redução significativa na concentração de *AS* nesse tratamento (Figura 26b). Essa redução em *AS* devido ao déficit hídrico está relacionada com alterações no conteúdo de açúcares redutores, pois o teor de *Sac* foi

semelhante. Como resultado das variações observadas nos conteúdos de *AS* e *AM*, as plantas do tratamento PA submetidas ao déficit hídrico apresentaram maior conteúdo total de carboidratos não estruturais (*AT*), enquanto que no tratamento P+ não houve variação significativa em *AT* (Figura 26b).

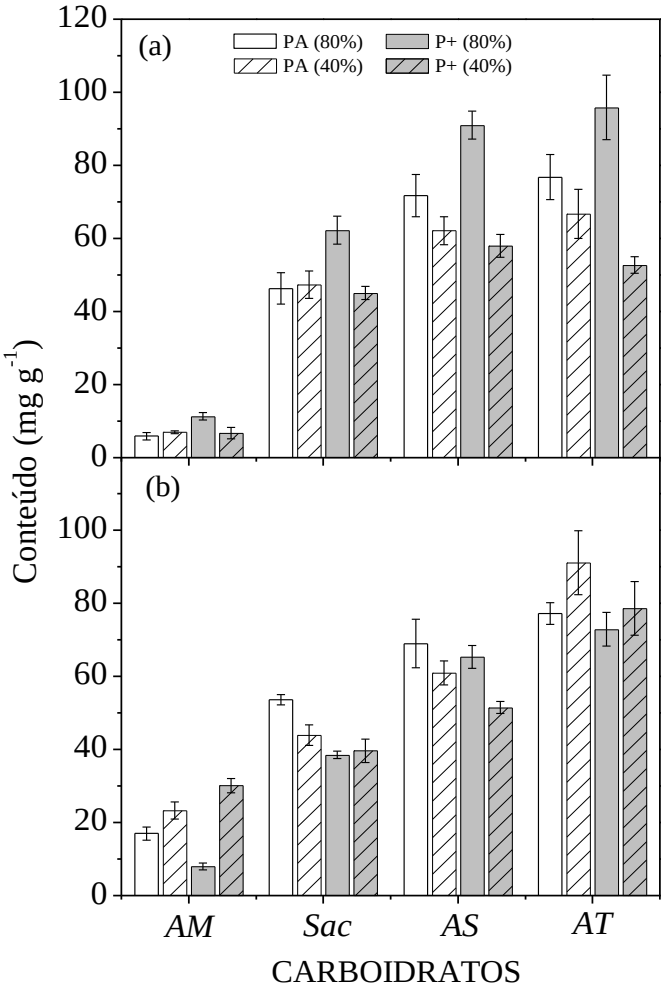

Figura 26 - Conteúdo de amido (*AM*), sacarose (*Sac*), açúcares solúveis (*AS*) e de carboidratos totais não estruturais (*AT*) aos 15 (a) e 50 (b) dias de imposição do déficit hídrico em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e mantidos em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Cada histograma representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão. As folhas utilizadas na quantificação do conteúdo de carboidratos foliares foram coletadas no início da manhã.

Considerando os aspectos morfológicos das plantas após 50 dias de tratamento hídrico, nota-se que o déficit hídrico ocasionou redução significativa do número de folhas (*NF*), altura (*H*), diâmetro do caule (*DC*), área foliar (*AF*), da relação raiz/parte aérea e também no número de ramos plagiotrópicos (*NRP*) em ambos os tratamentos com P (Figura

27). Entretanto, houve maior redução de *AF* nas plantas do tratamento P+ (Figura 27d). Já para a variável *NRP*, foi observada maior redução nas plantas do tratamento PA devido ao déficit hídrico (Figura 27f). Mesmo com o efeito negativo da falta de água sendo maior na *AF* no tratamento P+, as plantas desse tratamento apresentavam maiores valores para *NF*, *H*, *DC*, *AF* e *NRP* em relação ao tratamento PA em condição de restrição hídrica (Figura 27).

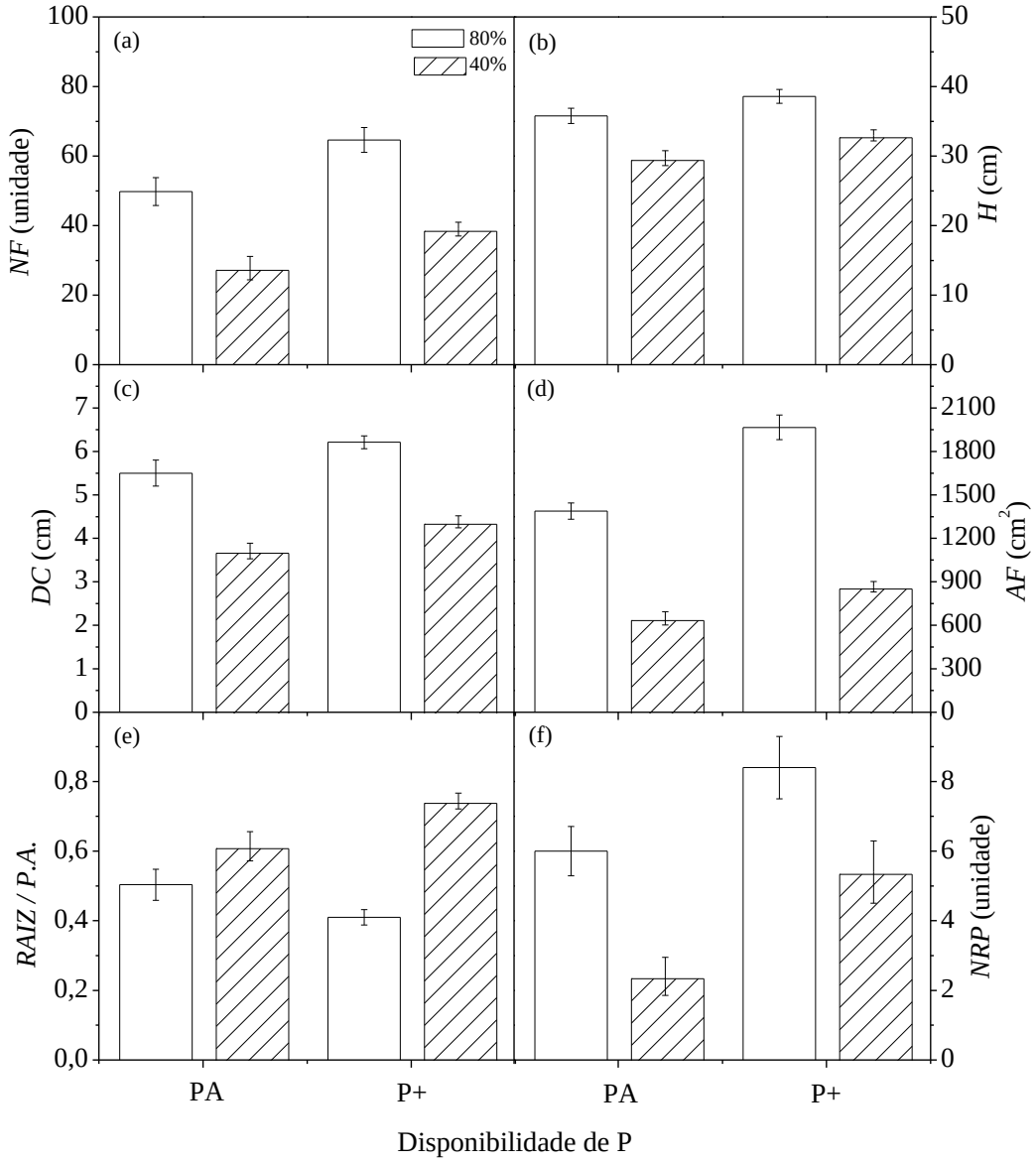

Figura 27 - Número de folhas (*NF*, em a), altura da planta (*H*, em b), diâmetro do caule (*DC*, em c), área foliar total (*AF*, em d), relação raiz/parte aérea (em e) e número de ramos plagiotrópicos (*NRP*, em f) de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Cada histograma o valor médio (n=4) ± desvio padrão.

A relação raiz/parte aérea aumentou significativamente em ambos os tratamentos de P em função do déficit hídrico (Figura 27e), com as plantas do tratamento P+ apresentando maior relação raiz/parte aérea em relação às do tratamento PA. Considerando plantas bem hidratadas, essa relação foi maior nas plantas do tratamento PA em relação a P+. A massa foliar específica não foi afetada em função do déficit hídrico (dados não apresentados), não havendo também diferenças entre os tratamentos de P.

Em relação à produção de fitomassa, a imposição do déficit hídrico causou redução da matéria seca de folhas (*MSF*), do caule (*MSC*) e das raízes (*MSR*) em plantas de ambos os tratamentos com P (Figura 28). As plantas do tratamento P+ apresentaram maiores valores de *MSF*, *MSC* e *MSR* em relação às plantas do tratamento PA, independente do regime hídrico (Figura 28). Considerando a matéria seca total (*MSF+MSC+MSR*) das plantas, observou-se que esta foi alterada de forma similar devido ao déficit hídrico, independente da disponibilidade de P. Em relação às plantas bem irrigadas, houve um incremento 1,5 vez em *MSF* e *MSC* nas plantas do tratamento P+ em relação às do tratamento PA ao término desse experimento. Já na condição de déficit hídrico, houve incremento de 1,6 e 1,4 vez na *MSF* e *MSC*, respectivamente, quando comparadas as plantas dos tratamentos P+ às do tratamento PA. O mesmo efeito foi encontrado para *MSR*, com valores 1,7 vez maiores nas plantas do tratamento P+ sob déficit hídrico.

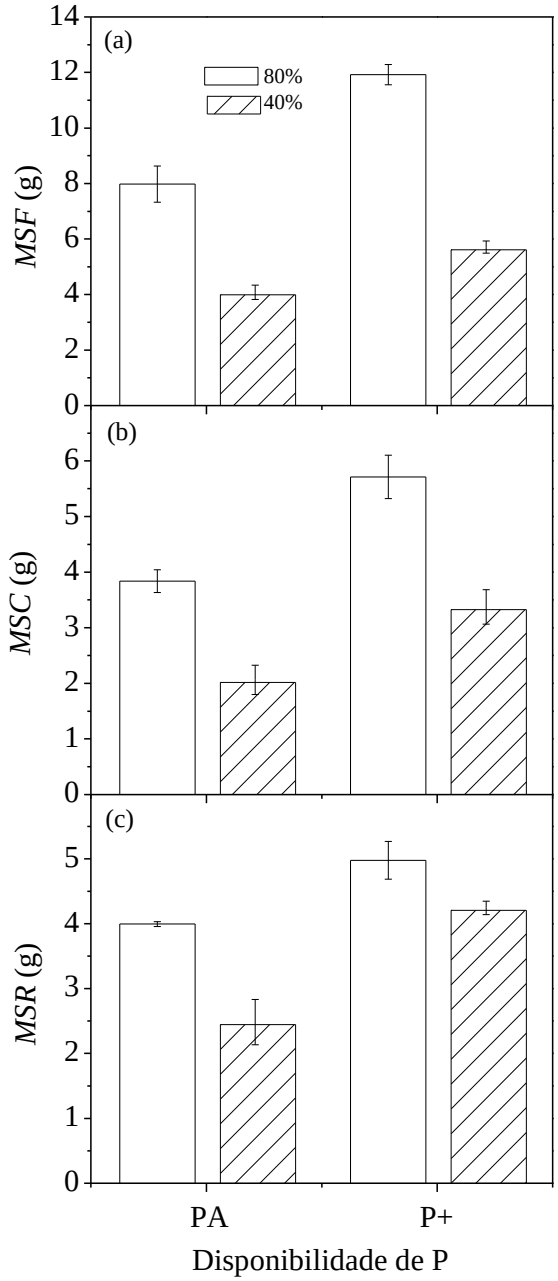

Figura 28 - Matéria seca de folhas (*MSF*, em a), caule (*MSC*, em b) e raízes (*MSR*, em c) de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (40% da capacidade de campo). Cada histograma o valor médio (n=4) ± desvio padrão.

4.3 Influência da alta disponibilidade de fósforo no metabolismo e no crescimento de cafeeiros submetidos à suspensão da rega

Considerando a composição química do solo, nota-se que não houve diferença significativa entre os tratamentos quanto à soma (SB) e saturação de bases (V), acidez potencial (H+Al), capacidade de troca de cátions (CTC) e pH (Tabela 5).

Tabela 5 - Caracterização química do solo após o término do experimento com variação da disponibilidade de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e da condição hídrica [80% da capacidade campo ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (SR)].

Variáveis químicas[1]	Tratamentos			
	PA (80%)	PA (SR)	P+ (80%)	P+ (SR)
M.O. (g dm^{-3})	25,3±0,5Aa	26,0±1,0Aa	23,7±1,1Aa	23,7±2,1Aa
pH ($CaCl_2$)	4,1±0,1Aa	4,2±0,1Aa	4,0±0,1Aa	4,1±0,1Aa
P resina (mg dm^{-3})	112,7±5,1Bb	97,3±10,1Bb	183,3±18,8Aa	177,7±10,1Aa
K ($mmol_c$ dm^{-3})	2,8±0,2Aa	2,7±0,2Aa	3,1±0,3Aa	3,1±0,4Aa
Ca ($mmol_c$ dm^{-3})	11,3±1,5Aa	11,3±0,5Aa	11,7±2,5Aa	10,3±1,5Aa
Mg ($mmol_c$ dm^{-3})	9,0±2,6Aa	8,0±1,7Aa	5,7±1,5Ba	6,3±0,6Aa
H+Al ($mmol_c$ dm^{-3})	45,3±2,9Aa	45,3±2,9Aa	48,0±1,7Aa	45,9±2,9Aa
SB ($mmol_c$ dm^{-3})	26,0±4,6Aa	24,1±1,1Aa	18,7±3,5Aa	19,8±4,2Aa
CTC ($mmol_c$ dm^{-3})	67,6±5,7Aa	66,6±2,1Aa	66,3±1,5Aa	68,5±6,0Aa
V (%)	37,7±2,5Aa	34,3±4,0Aa	29,3±1,1Aa	34,7±4,9Aa
B (mg dm^{-3})	2,5±0,27Bb	2,3±0,2Bb	4,4±1,3Aa	2,1±0,5Bb
Cu (mg dm^{-3})	3,1±0,1Aa	2,6±0,9Aa	3,4±0,9Aa	3,0±0,4Aa
Fe (mg dm^{-3})	55,0±2,6Ba	54,0±5,3Ba	72,0±2,6Aa	61,3±4,9Aa
Mn (mg dm^{-3})	5,2±1,2Aa	5,7±0,6Aa	4,4±0,2Aa	5,7±0,3Aa
Zn (mg dm^{-3})	7,2±0,7Bb	7,6±0,9Bb	10,2±2,2Aa	10,1±1,5Aa

[1]CTC a pH 7; S.B. = soma de bases; V= Saturação por bases; MO = Matéria orgânica.Cada valor representa a média (n=5) ± desvio padrão. Letras maiúsculas representam a comparação entre os regimes hídricos e as letras minúsculas a comparação entre os tratamentos de P para mesmo regime hídrico. Médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Com exceção de P, não houve diferença significativa nos teores de macronutrientes no solo devido aos tratamentos, exceto para Mg, o qual apresentou valores menores no tratamento P+. O fornecimento de P no tratamento PA foi efetivo em elevar a disponibilidade deste macronutriente e a suspensão da rega não afetou a disponibilidade de P no solo. Em geral, o solo do tratamento P+ apresentou os maiores teores de P, sendo 1,8 vez maior quando comparado ao solo do tratamento PA em condição de déficit hídrico (Tabela 5). Em relação

aos micronutrientes, a suspensão da rega no tratamento P+ causou alterações significativas nos teores de B, sendo a concentração desse nutriente reduzida pela metade quando comparado às plantas bem irrigadas (Tabela 5). Houve variação no conteúdo de Zn, sendo as maiores concentrações observadas no tratamento P+ em ambas as condições hídricas. Os conteúdos de Mn e Cu foram semelhantes entre os tratamentos, ao passo que o teor de Fe foi superior no solo do tratamento P+ (Tabela 5). Embora tenham sido observadas variações nos teores de micronutrientes, os valores de Zn, B, Fe, Cu e Mn no solo estão dentro ou acima da faixa ótima para cafeeiros (BORGES et al., 2004).

A análise nutricional das plantas revelou alterações significativas no teor de fósforo nos tecidos foliares (Figura 29a). Os valores de P foliar nos tratamentos PA e P+ mantiveram-se semelhantes aos valores da primeira fase do estudo (fase inicial), apesar de terem ocorrido reduções ao redor de 50% na concentração de P no solo (Figuras 3a e 29a; Tabelas 2 e 5).

Houve mudança significativa na concentração foliar de P ao final da suspensão da rega nas plantas do tratamento PA e P+ (Figura 29a). Em geral, o déficit hídrico no tratamento PA reduziu em 24% o teor P nas folhas. O mesmo foi observado no tratamento P+, porém com redução de 13% devido ao déficit hídrico (Figura 29a). As plantas bem hidratadas do tratamento P+ apresentavam teores de P nas folhas 1,7 vez maior em relação às do tratamento PA (Figura 29a). Assim como nas folhas, as plantas do tratamento P+ também apresentaram os maiores teores de P no caule e nas raízes (Figura 29b,c). No caule, ambos os tratamentos acumularam P em função da suspensão da rega, sendo que nas raízes apenas o tratamento PA causou incremento de P (Figura 29b,c).

Não houve variação significativa no teor de K nas folhas e caule em função dos tratamentos (Tabela 6). Já nas raízes houve diminuição significativa no teor desse elemento nas plantas irrigadas do tratamento PA. Os maiores níveis de Ca nas folhas foram observados no tratamento PA submetido à suspensão da rega (Tabela 6), ao passo que no caule os teores de Ca, Mg e S foram maiores no tratamento PA, independente da disponibilidade hídrica. Nas raízes havia menores teores de Ca e Mg nas plantas irrigadas do tratamento PA. As maiores concentrações de S nas folhas foram encontradas nas plantas irrigadas do tratamento P+, ao passo que nas raízes o conteúdo de S foi maior nas plantas do tratamento P+ sob suspensão da rega (Tabela 6). Independente das variações observadas, os teores de K, Mg e S nas folhas estavam altos ou próximos do ótimo para cafeeiros, sendo os teores foliares de Ca pouco abaixo da faixa ótima descrita na literatura (MALAVOLTA, 1980; REUTER & ROBINSON, 1988; CLEMENTE et al., 2008). O conteúdo foliar de nitrogênio (N) foi significativamente maior nas plantas bem hidratadas do tratamento PA (Tabela 6), sendo que os valores

encontrados para todos os tratamentos estão acima do recomendado para cafeeiros (MALAVOLTA, 1980; REUTER & ROBINSON, 1988; CLEMENTE et al., 2008).

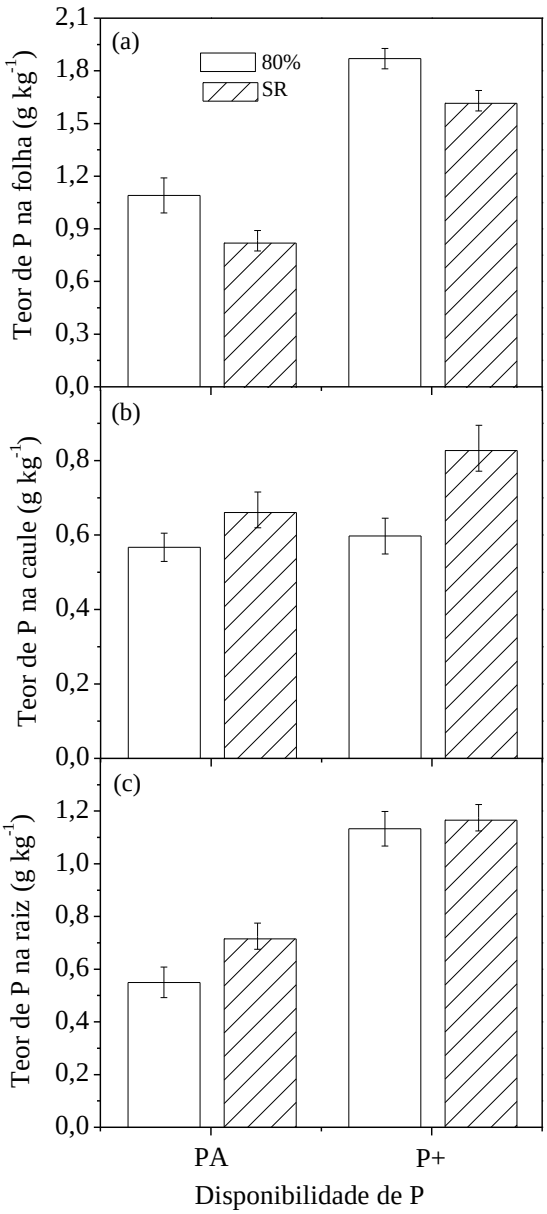

Figura 29 - Teores de fósforo (P) nas frações folha (a), caule (b) e raiz (c) de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou submetidos à suspensão da rega (SR) por 30 dias. Cada valor representa a média (n=5) ± desvio padrão.

Tabela 6 - Teores de nitrogênio (N), potássio (K), cálcio (Ca), magnésio (Mg) e enxofre (S) nas frações folha, caule e raiz de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (SR) por 32 dias.

	Disponibilidade de P / regime hídrico*	N	K	Ca	Mg	S
		- - - - - - - - - - - - - - - - - - (g kg^{-1}) - - - - - - - - - - - - - - - - - -				
Folha	PA (80%)	50,9±1,4Aa	15,0±1,1Aa	9,7±1,4Bb	4,2±0,5Aa	1,8±0,1Bb
	PA (SR)	45,9±1,9Bb	15,7±0,5Aa	12,7±0,8Aa	4,7±0,3Aa	2,0±0,2Bb
	P+ (80%)	47,3±1,1Aa	16,7±1,2Aa	9,5±0,2Bb	4,4±0,1Aa	2,5±0,1Aa
	P+ (SR)	44,3±0,9Ba	15,5±0,7Aa	8,9±1,3Bb	3,9±0,5Aa	2,2±0,2Bb
Caule	PA (80%)	21,0±3,6Bb	14,1±1,2Aa	3,9±0,7Aa	2,8±0,4Aa	1,4±0,1Aa
	PA (SR)	28,1±6,0Aa	13,7±1,0Aa	4,6±0,3Aa	3,2±0,3Aa	1,5±0,1Aa
	P+ (80%)	19,6±1,7Bb	13,2±2,2Aa	2,0±0,6Bb	1,6±0,4Bb	1,0±0,3Bb
	P+ (SR)	23,1±0,4Aa	12,5±1,3Aa	2,3±0,5Bb	1,8±0,3Bb	1,2±0,1Bb
Raiz	PA (80%)	22,7±3,3Bb	11,9±2,2Bb	3,5±0,7Bb	4,6±0,6Bb	2,0±0,3Cc
	PA (SR)	25,5±3,5Bb	26,1±3,1Aa	6,7±0,7Aa	8,3±1,8Aa	3,2±0,4Bb
	P+ (80%)	31,1±3,0Aa	27,0±6,1Aa	6,2±1,0Aa	7,0±1,6Aa	3,9±0,7Bb
	P+ (SR)	29,2±1,4Aa	30,2±2,1Aa	6,3±0,2Aa	7,9±0,8Aa	5,1±0,5Aa

*Avaliações realizadas 92 dias após a aplicação dos tratamentos. Cada valor representa a média (n=5) ± desvio padrão. Letras maiúsculas representam a comparação entre os regimes hídricos e as letras minúsculas a comparação entre os tratamentos de P para mesmo regime hídrico. Médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

O déficit hídrico causou redução significativa nos teores de B foliar e os maiores teores de B, Cu e Zn foram observados nas raízes (Tabela 7). Houve um incremento significativo no teor de Zn nas folhas e raízes do tratamento P+, sendo esse aumento verificado em ambas as condições de disponibilidade hídrica. A maior disponibilidade de P causou maior teor de Mn nas raízes e menor no caule. Esse padrão verificado no caule também ocorreu para os nutrientes B e Cu (Tabela 7). Embora tenha ocorrido sensível variação nos teores de micronutrientes nas plantas dos diferentes tratamentos, os valores não eram limitantes para o cafeeiro quando considerados os teores foliares (CLEMENTE et al., 2008). Os conteúdos de Fe foram muito altos quando comparados aos recomendados (dados não apresentados).

Tabela 7 - Teor de boro (B), cobre (Cu), manganês (Mn) e zinco (Zn) nas frações folha, caule e raiz de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo: fósforo recomendado (PA) e 2 vezes o fósforo recomendado (P+); em condição de boa disponibilidade hídrica (80% CC) ou sob déficit hídrico pela restrição da rega (SR).

	Disponibilidade de P / regime hídrico	B	Cu	Mn	Zn
		(mg kg^{-1})			
Folha	PA (80%)	44,7±2,6Aa	5,3±0,5Aa	302,7±39,0Aa	10,7±0,3Bb
	PA (SR)	37,2±3,7Bb	3,7±0,4Bb	311,5±20,6Aa	10,0±0,7Bb
	P+ (80%)	46,1±5,6Aa	3,9±0,7Bb	333,7±19,1Aa	12,9±1,3Aa
	P+ (SR)	36,1±2,4Bb	3,3±0,6Bb	274,2±39,6Aa	13,2±2,0Aa
Caule	PA (80%)	20,0±3,5Aa	13,7±2,7Aa	95,5±11,4Aa	39,7±3,7Aa
	PA (SR)	19,6±2,1Aa	15,9±4,0Aa	87,0±7,1Aa	39,9±2,9Aa
	P+ (80%)	10,9±4,5Bb	6,8±1,2Bb	65,2±18,7Bb	33,1±11,7Aa
	P+ (SR)	12,9±2,3Bb	8,5±0,8Bb	68,2±10,0Bb	43,3±8,9Aa
Raiz	PA (80%)	49,9±4,7Aa	40,8±6,1Aa	126,2±23,5Bb	74,5±12,6Bb
	PA (SR)	58,2±23,1Aa	35,6±10,5Aa	168,0±24,7Bb	72,7±20,7Bb
	P+ (80%)	64,8±11,1Aa	38,2±9,6Aa	226,0±51,0Aa	179,6±37,3Aa
	P+ (SR)	63,7±10,3Aa	39,2±6,1Aa	256,5±19,9Aa	144,0±32,3Aa

*Avaliações realizadas 92 dias após a aplicação dos tratamentos. Cada valor representa a média (n=5) ± desvio padrão. Letras maiúsculas representam a comparação entre os regimes hídricos e as letras minúsculas a comparação entre os tratamentos de P para mesmo regime hídrico. Médias seguidas da mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

O potencial hídrico foliar (Ψ_W) decresceu significativamente nas plantas sob déficit hídrico em ambos os tratamentos, atingindo valores médios de -3,0 MPa no máximo déficit hídrico (Figura 30). Os tratamentos de P não causaram variação significativa de Ψ_W no máximo déficit hídrico (Figura 30). Embora as plantas do tratamento P+ tenham apresentado menores valores de Ψ_W no 16º dia sob déficit hídrico, essas se mantiveram com maior P_N em relação às plantas do tratamento PA (Figura 31c,d). No primeiro dia após a reidratação (33º dia), as plantas que estavam sob déficit hídrico recuperaram os valores de Ψ_W, com valores similares às plantas mantidas sempre hidratadas, independentemente do tratamento de P (Figura 30).

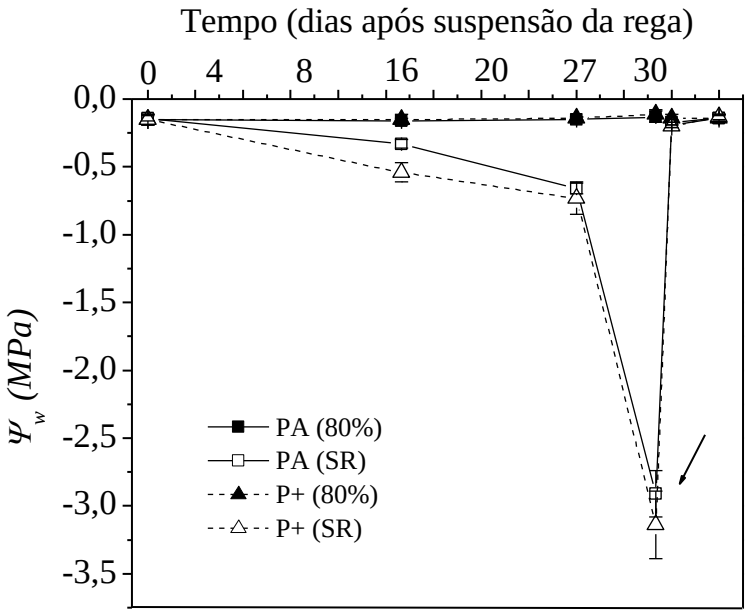

Figura 30 - Potencial de água na folha (Ψ_W) nos cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo, símbolos cheios) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (símbolos vazios). Medidas realizadas entre na antemanhã (5:00 h), sendo cada símbolo o valor médio (n=4) ± desvio padrão. A seta indica o momento de reidratação do solo.

A suspensão da rega causou decréscimo significativo em g_S dos cafeeiros dos tratamentos PA e P+ (Figura 31a,b). As diferenças de g_S entre as plantas hidratadas e estressadas foram semelhantes entre os tratamentos com P, com as plantas dos tratamentos PA e P+ apresentando reduções ao redor de 80% no dia de máximo déficit hídrico. Interessante notar que, apesar de ter ocorrido reduções semelhantes em g_S, as plantas do tratamento P+ apresentaram maiores valores de g_S quando comparadas às do tratamento PA, independente da disponibilidade hídrica. A redução de g_S devido ao déficit hídrico foi adiantada no tratamento P+ (Figura 31a,b), com as plantas do tratamento PA apresentando redução de g_S no 14º dia após a suspensão da rega (Figura 31a) e as plantas do tratamento P+ mostrando decréscimo consistente de g_S já a partir do 10º dia de déficit hídrico (Figura 31b).

Assim como em g_S, houve decréscimo de P_N sob déficit hídrico. A redução acumulada de P_N ao longo do experimento foi similar entre os tratamentos com P, variando entre 28 e 29% (Figura 31c,d). Em geral, as plantas do tratamento P+ exibiram sempre maiores valores de P_N ao longo do experimento. Houve em média acréscimo de 24% em P_N nas plantas do tratamento P+ em condições de boa disponibilidade hídrica. Já sob déficit hídrico, o

incremento de P_N no tratamento P+ foi de 1,3 vez quando comparado ao tratamento PA (Figura 31c,d), sugerindo atenuação dos efeitos negativos da seca em P_N nas plantas do tratamento P+.

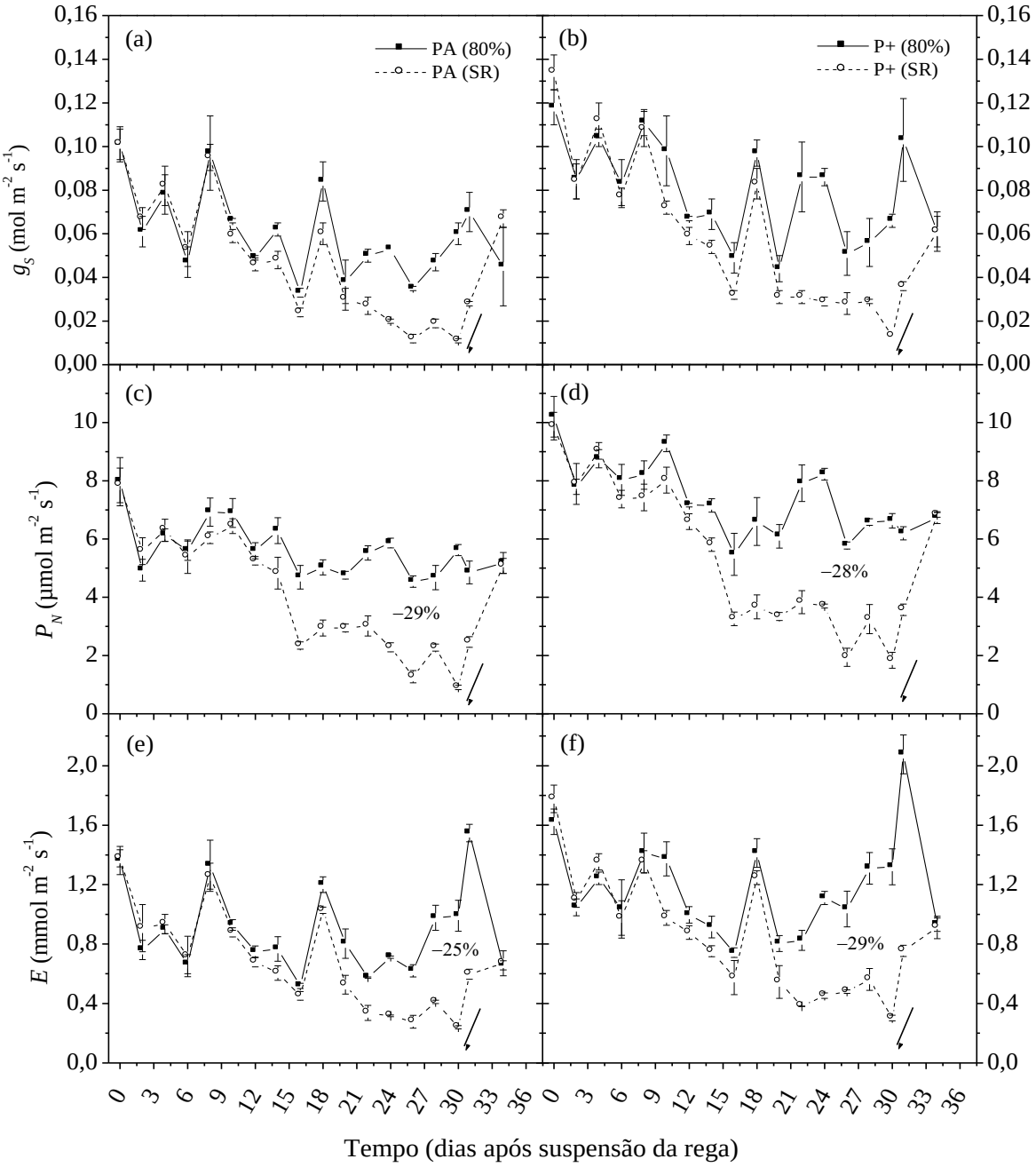

Figura 31 - Variação temporal da condutância estomática (g_S), assimilação de CO_2 (P_N) e transpiração (E) nos cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo, símbolos cheios) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (símbolos vazios). Medidas realizadas entre 9:00 e 11:00 h. Durante o período experimental, a temperatura foliar e *VPDL* variaram entre 25,9 e 34,8 ºC e 0,95 e 2,43 kPa durante os horários de avaliação. Cada símbolo representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão. As setas indicam o momento de reidratação do solo (30º dia).

A transpiração (*E*) também foi restringida nas plantas submetidas ao déficit hídrico (Figura 31e,f). As maiores diferenças entre plantas irrigadas e submetidas ao déficit hídrico ocorreram em cafeeiros do tratamento P+, sendo a redução acumulada de *E* ao redor de 25% em PA e 29% em P+ (Figura 31e,f).

No dia de máximo déficit hídrico (30º dia após a suspensão da rega), as plantas do tratamento PA submetidas à seca apresentaram redução de 82% em g_S, 84% em P_N e 77% em *E* em relação às plantas irrigadas (Figura 31). Essa mesma variação foi observada nas plantas do tratamento P+ submetidas à suspensão da rega, as quais apresentaram reduções de g_S, P_N e *E* pouco menores (80%, 72% e 76%, respectivamente) em relação às observadas no tratamento PA (Figura 31).

No primeiro dia após a reidratação (31º dia), as plantas submetidas à suspensão da rega não recuperaram totalmente os valores de g_S, P_N e *E* em relação às plantas bem hidratadas (Figura 31). Essa resposta foi verificada em ambos os tratamentos, com as plantas dos tratamentos PA e P+ apresentando valores de P_N 50% e 42% menores, respectivamente, em relação às plantas bem hidratadas. Houve recuperação total em g_S, P_N e *E* após o terceiro dia de reidratação.

A eficiência intrínseca do uso da água (*EIUA*), dada pela relação P_N/g_S, não foi afetada pela suspensão da rega em ambos os tratamentos com P (dados não apresentados). Já a eficiência instantânea de carboxilação (P_N/C_I) foi maior nas plantas do tratamento P+, sendo essa diferença observada tanto na condição irrigada quanto na condição de suspensão da rega (Figura 32). Nas plantas do tratamento P+, P_N/C_I foi cerca de 1,3 vez maior quando comparado ao tratamento PA na condição irrigada e cerca de 1,4 vez maior na condição de suspensão da rega (Figura 32). O estresse hídrico reduziu significativamente a eficiência instantânea de carboxilação (P_N/C_I), independente da disponibilidade de P.

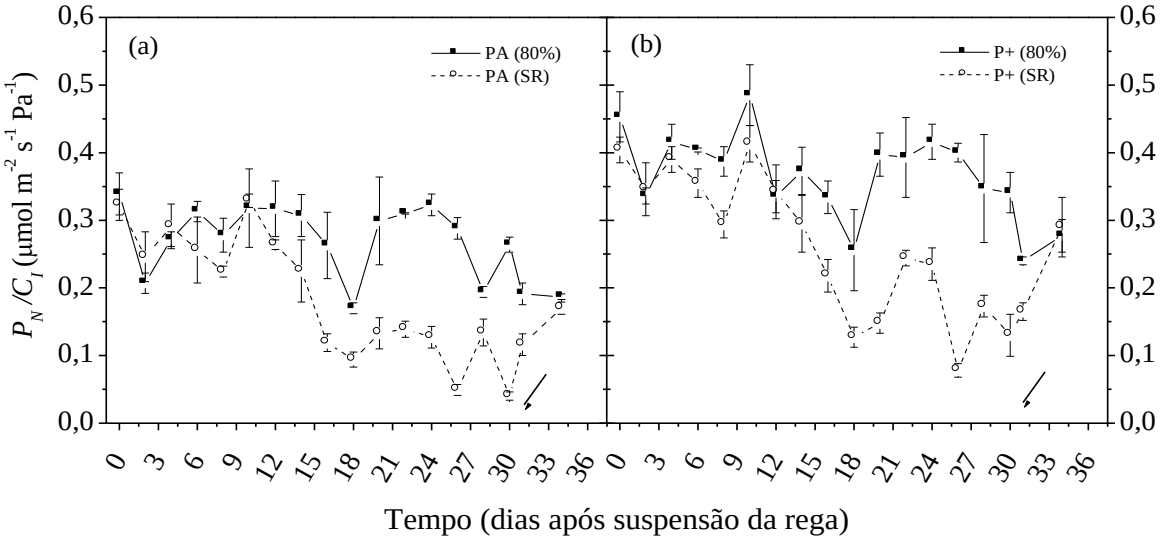

Figura 32 - Variação temporal da eficiência instantânea de carboxilação (P_N/C_I) em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo, símbolos cheios) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (símbolos vazios). Durante o período experimental, a temperatura foliar e VPDL variaram entre 25,9 e 34,8 ºC e 0,95 e 2,43 kPa durante os horários de avaliação. Cada símbolo representa o valor médio (n=3) ± desvio padrão. As setas indicam o momento de reidratação do solo (30^o dia).

No 30º dia após a suspensão da rega, as plantas submetidas ao déficit hídrico apresentaram redução significativa em Ψ_{W5h} e não houve variação significativa do Ψ_W entre os tratamentos com P tanto na condição irrigada como na suspensão da rega (Figura 33a). As plantas de ambos os tratamentos com P apresentavam valores de Ψ_{W5h} variando de -2,7 a -3,4 MPa. As plantas hidratadas apresentaram maior condutividade hidráulica (*KL*) no momento de máximo déficit hídrico, no entanto, foram observadas variações significativas em *KL* devido à disponibilidade de P (Figura 33b). Independente da condição hídrica, as plantas submetidas à maior dose de P (P+) apresentaram maior *KL* quando comparadas às plantas do tratamento PA, embora os valores de Ψ_W entre os tratamentos não tenham sido alterados (Figura 33). O efeito da seca em *KL* foi reduzido no tratamento P+ quando comparado ao tratamento PA.

O conteúdo relativo de água foliar (*CRA*) diminuiu significativamente com o déficit hídrico, sendo que no tratamento P+ os valores de *CRA* foram menores em relação ao tratamento PA (Figura 34). A redução de *CRA* em função do déficit hídrico no tratamento PA foi de 16%, ao passo que no tratamento P+ essa redução foi de 23% (Figura 34). Tal como em Ψ_W, o *CRA* das plantas irrigadas de ambos os tratamentos com P foram similares.

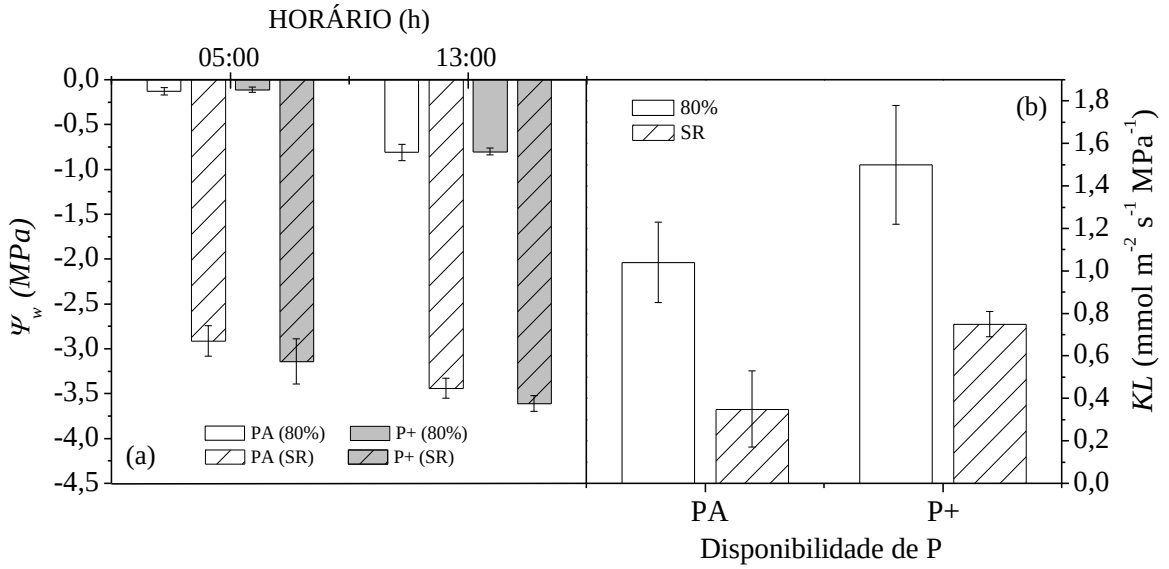

Figura 33 - Potencial de água na folha ($\Psi_{W,}$ em a) e condutividade hidráulica da planta (*KL*, em b) nos cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (SR). Cada histograma representa o valor médio (n=4) ± desvio padrão. Medidas realizadas no dia de máximo déficit hídrico.

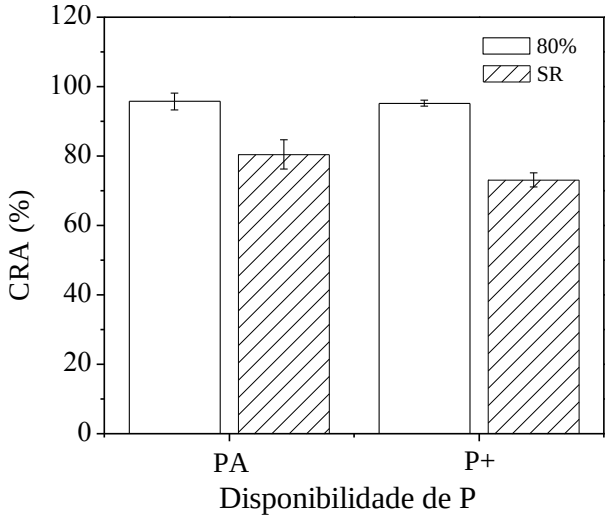

Figura 34 - Conteúdo relativo de água na folha (*CRA*) de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (SR). Cada histograma representa o valor médio (n=4) ± desvio padrão. Medidas realizadas no dia de máximo déficit hídrico, em tecidos coletados às 12:00 h.

No dia do máximo déficit hídrico (30º dia), registraram-se altos valores de *Q* e *Tar* e consequente aumento de *VPDL* (Figura 35). Em geral, os maiores valores de *Q* (1930 μmol

m^{-2} s^{-1}) foram encontrados as 13:00 h, assim como para *Tar* (37,1 ºC) e *VPDL* (4,6 kPa). Nessa ocasião, a variação diurna de P_N foi aparentemente semelhante entre os tratamentos de P em cada condição hídrica (Figura 36a), com as plantas bem hidratadas do tratamento P+ apresentando maior P_N. Quantos aos efeitos do suprimento de P nas plantas sob déficit hídrico pôde-se constar que a alta disponibilidade de P amenizou os efeitos da deficiência hídrica sobre a fotossíntese. O suprimento extra de P no tratamento P+ também permitiu maiores valores de g_S e *E*, especialmente nas plantas hidratadas (Figura 36b,c).

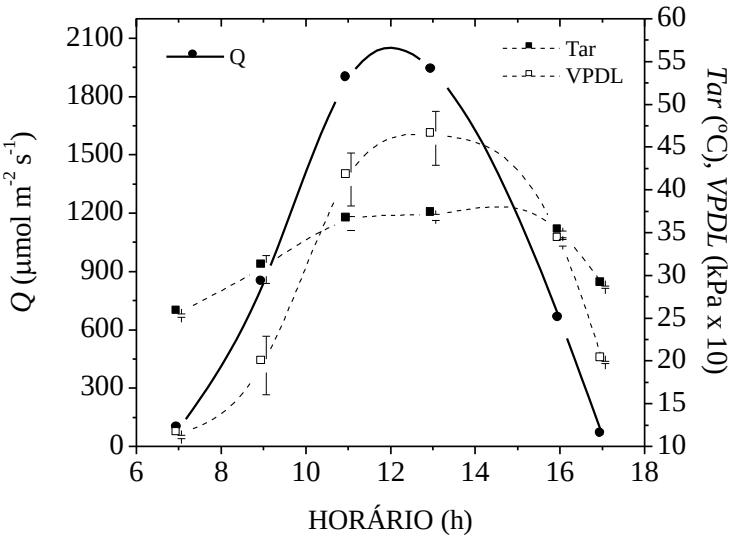

Figura 35. Variação diurna da radiação fotossinteticamente ativa (*Q*), temperatura do ar (*Tar*) e déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar (*VPDL*) durante as avaliações de trocas gasosas no dia de máximo déficit hídrico. Medidas realizadas entre 7:00 e 17:00 h, sendo cada histograma o valor médio (n=12) ± desvio padrão.

A redução de g_S em função da suspensão da rega foi de 80% nos tratamentos PA e P+ as 9:00 h (Figura 36b). Assim como em P_N e g_S, houve também restrição da dinâmica diurna de *E* nas plantas submetidas ao déficit hídrico (Figura 36c). Embora haja redução de *E* em ambos os tratamentos de P devido ao déficit hídrico, as plantas do tratamento P+ apresentaram maiores valores de *E* ao longo do dia e as diferenças entre os tratamentos com P devido ao déficit hídrico tenderam a ser amplificadas no período vespertino, entre 13:00 e 15:00 h (Figura 36c).

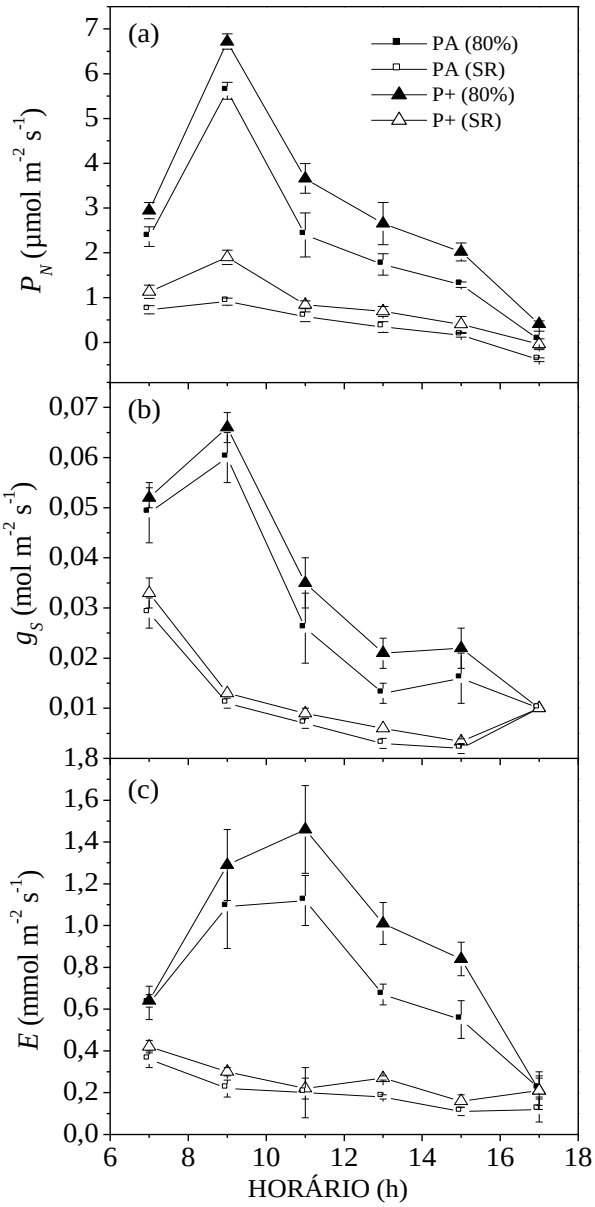

Figura 36 - Variação diurna da assimilação de CO_2 (P_N, em a), da condutância estomática (g_S, em b) e da transpiração (E, em c) em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo, símbolos cheios) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (símbolos vazios). Medidas realizadas entre 7:00 e 17:00 h, sendo cada símbolo o valor médio (n=3) ± desvio padrão. Medidas realizadas no dia de máximo déficit hídrico.

Houve incremento significativo na assimilação diurna de CO_2 (P_{NI}) nas plantas do tratamento P+, independente da disponibilidade hídrica (Figuras 37a). Comparando-se as plantas do tratamento PA e P+ submetidas à suspensão da rega, nota-se uma atenuação dos efeitos negativos da seca em P_{NI} ao redor de 50% no tratamento P+ em relação ao PA.

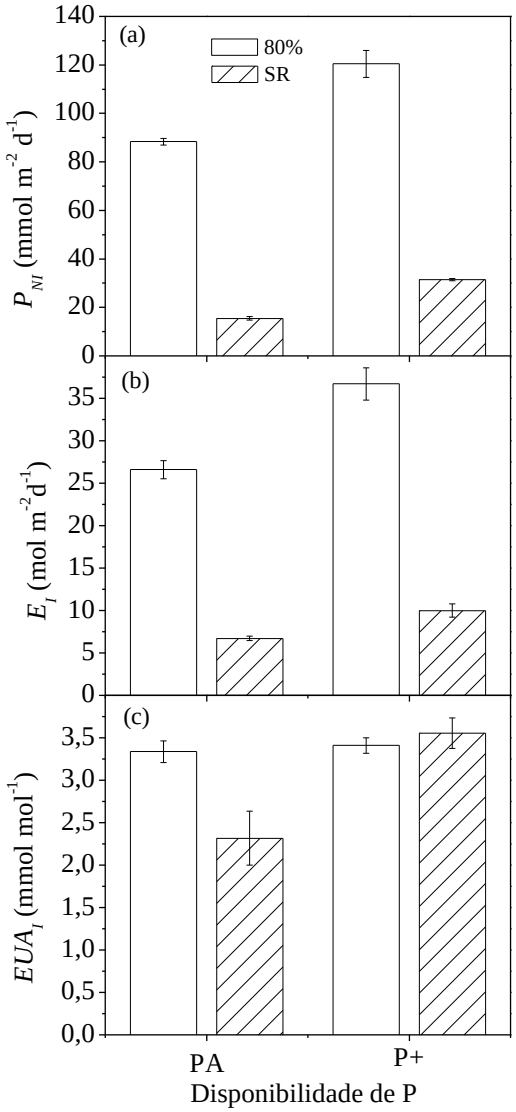

Figura 37 - Assimilação diurna de CO_2 ($P_{NI,}$ em a), transpiração diurna (E_I, em b) e eficiência diurna do uso da água (EUA_I) em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o P recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (SR). Medidas realizadas entre 07:00 e 17:00 h, sendo cada histograma o valor médio (n=3) ± desvio padrão. Medidas realizadas no dia de máximo déficit hídrico.

A redução em P_{NI} devido à suspensão da rega foi de 82% no tratamento PA e 73% no tratamento P+ (Figura 37a). Assim como em $P_{NI,}$ o déficit hídrico também reduziu significativamente a transpiração diurna (E_I). As plantas do tratamento P+ apresentaram maior E_I em relação às plantas do tratamento PA, independente da disponibilidade hídrica. Novamente, as diferenças entre plantas irrigadas e submetidas ao déficit hídrico foram semelhantes entre os tratamentos com P, sendo a redução acumulada de E_I ao redor de 75% (Figuras 37b). A eficiência do uso da água diurna (EUA_I) também foi significativamente

afetada pela suspensão da rega no dia de máximo déficit hídrico apenas nas plantas do tratamento PA, com redução de 16,4% (Figura 37c).

A respiração no escuro (*R*) também foi afetada pela suspensão da rega (Figura 38). Em geral, o estresse hídrico reduziu os valores de *R* em 70% e 65% nas plantas do tratamento PA e P+, respectivamente. Em relação ao tratamento PA, as plantas do tratamento P+ apresentaram maior *R* tanto em condição de suspensão de água (+37%) como em condição irrigada (+27%) na avaliação das 14:00 h (Figura 38).

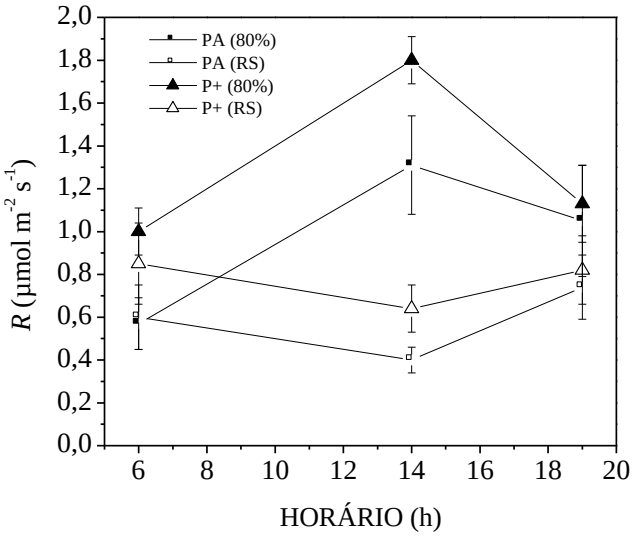

Figura 38 - Respiração no escuro (*R*) em folhas cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo, símbolos cheios) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (símbolos vazios). Medidas realizadas entre 6:00 e 19:00 h, sendo cada símbolo o valor médio (n=3) ± desvio padrão. Medidas realizadas no dia de máximo déficit hídrico.

A eficiência instantânea de carboxilação (P_N/C_I) também apresentou tendência de aumento nas plantas do tratamento P+ no dia de máximo estresse. Esse aumento em P+ foi observado tanto na condição irrigada quanto na condição de suspensão da rega (Figura 39a). Nas plantas do tratamento P+, P_N/C_I foi 25% maior as 9:00 h na condição irrigada quando comparado ao tratamento PA, enquanto que na condição de déficit hídrico esse aumento foi cerca de 2,2 vezes maior em relação às plantas PA na mesma condição. O efeito da seca em P_N/C_I foi maior nas plantas do tratamento PA, sendo esse efeito observado em todos os horários de avaliação (Figura 39a).

Interessante notar que houve que o aumento relativo do ETR/P_N foi maior no tratamento PA nas plantas sob suspensão da rega, não havendo diferença entre os tratamentos

na condição irrigada (Figura 39b). Embora tenha ocorrido aumento substancial na relação ETR/P_N ao longo do período diurno em todos os tratamentos, esse efeito foi acentuado pela suspensão da rega.

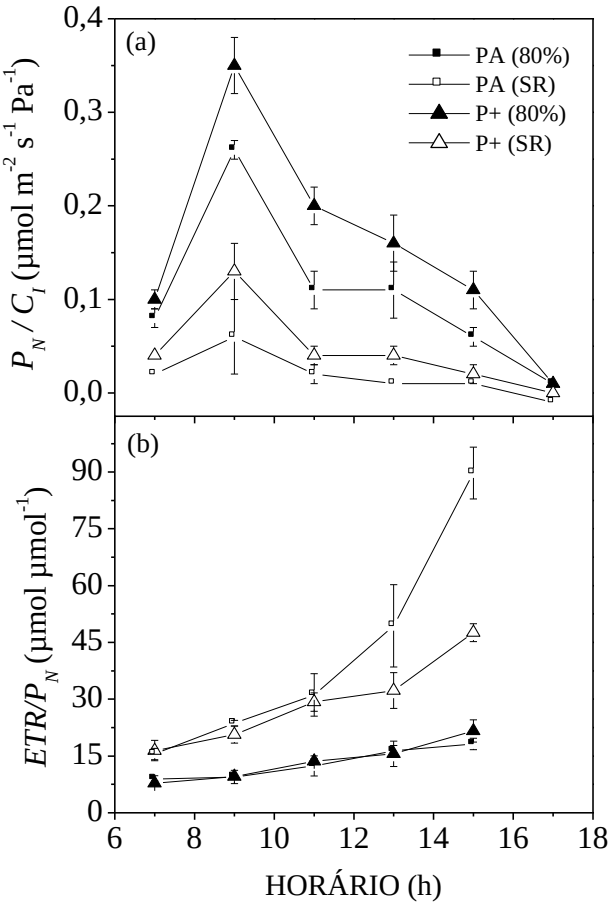

Figura 39 – Eficiência instantânea de carboxilação (P_N/C_I, em a) e relação entre o transporte de elétrons e a assimilação de CO_2 (ETR/P_N, em b) nos cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo, símbolos cheios) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (símbolos vazios). Medidas realizadas entre 7:00 e 15:00 h, sendo cada símbolo o valor médio (n=3) ± desvio padrão. Medidas realizadas no dia de máximo déficit hídrico.

Quanto às variáveis derivadas da fluorescência da clorofila, a eficiência quântica potencial do FSII (F_V/F_M) foi significativamente afetada pela suspensão da rega no dia de máximo déficit hídrico (Figura 40a). Nesse momento as plantas do tratamento PA sob déficit hídrico apresentaram valores de F_V/F_M abaixo de 0,7. Mesmo nas avaliações realizadas no período vespertino, F_V/F_M das plantas no tratamento PA sob déficit hídrico continuavam a exibir os menores valores. Em contraste, as plantas do tratamento P+ submetidas à suspensão da rega apresentaram valores acima de 0,725 e semelhantes aos das plantas do tratamento PA

sob boa disponibilidade hídrica (Figura 40a). Nas avaliações das 14:00 h, F_V/F_M apresentou decréscimo significativo em todos os tratamentos (Figura 40a), com as plantas do tratamento P+ sendo as menos afetadas pelo déficit hídrico e apresentando sempre os maiores valores de F_V/F_M (Figura 40a).

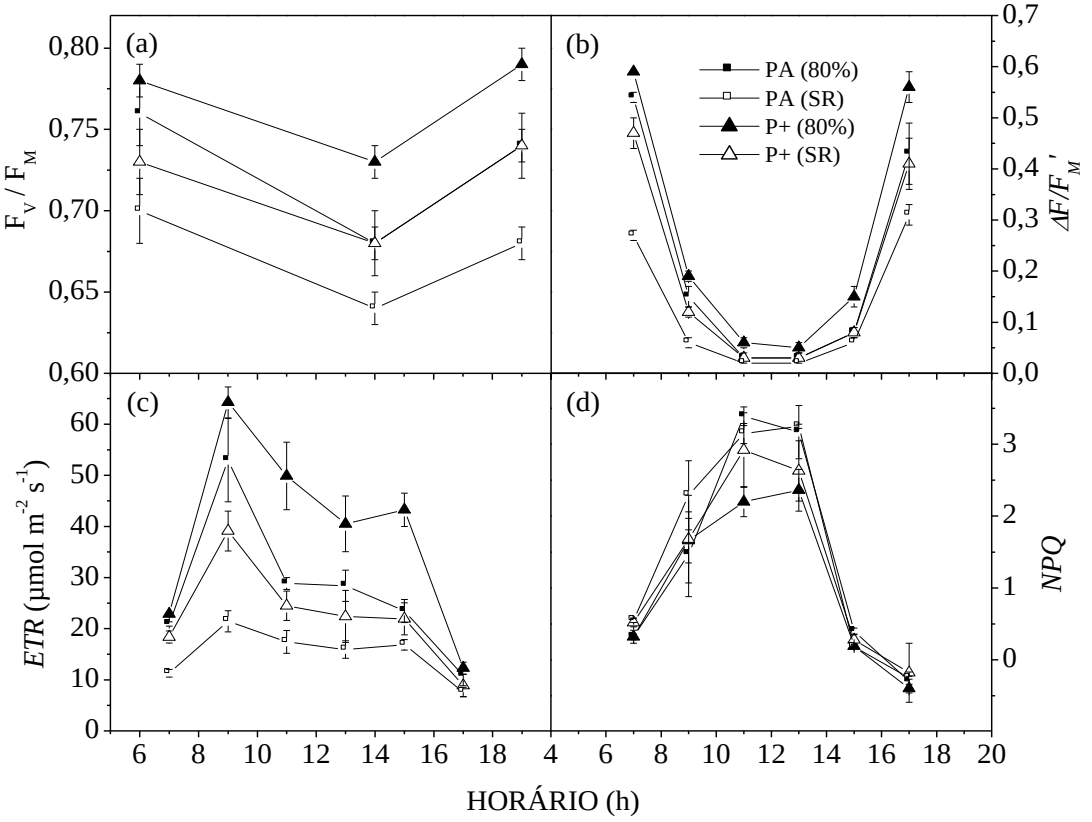

Figura 40 - Eficiência quântica potencial (F_V/F_M, em a) e efetiva ($\Delta F/F_M'$, em b) do fotossistema II, transporte aparente de elétrons (*ETR*, em c) e coeficiente de extinção não-fotoquímica da fluorescência (*NPQ*, em d) em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo, símbolos cheios) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (símbolos vazios). Medidas realizadas entre 7:00 e 17:00 h, sendo cada símbolo o valor médio (n=3) ± desvio padrão. Medidas realizadas no dia de máximo déficit hídrico.

A eficiência quântica efetiva do FSII ($\Delta F/F_M'$) foi maior nas plantas do tratamento P+ em todos os horários de avaliação (Figura 40b). Entretanto, as diferenças foram maiores no início e no final do período diurno. No dia de máximo déficit hídrico, as plantas submetidas à seca apresentaram redução significativa em $\Delta F/F_M'$, sendo essa redução mais intensificada no tratamento PA (Figura 40b). Não houve variação significativa em $\Delta F/F_M'$ entre os tratamentos PA e P+ no horário mais quente do dia. Tanto na condição irrigada quanto na condição de suspensão da rega, os maiores valores de *ETR* foram encontrados no tratamento

P+ durante todo o período diurno (Figura 40c). *NPQ* aumentou nos horários de maior demanda atmosférica (entre 11:00 e 14:00 h), sem que houvesse variação significativa entre os tratamentos com P e regimes hídricos (Figura 40d).

No dia de máximo déficit hídrico (30º dia após a suspensão da rega), as plantas do tratamento PA submetidas à seca apresentaram redução significativa no conteúdo de pigmentos, exceto para carotenóides (Figura 41a). Não houve variação significativa para os conteúdos de clorofila a, b e carotenóides em função da suspensão da rega no tratamento P+ (Figura 41a).

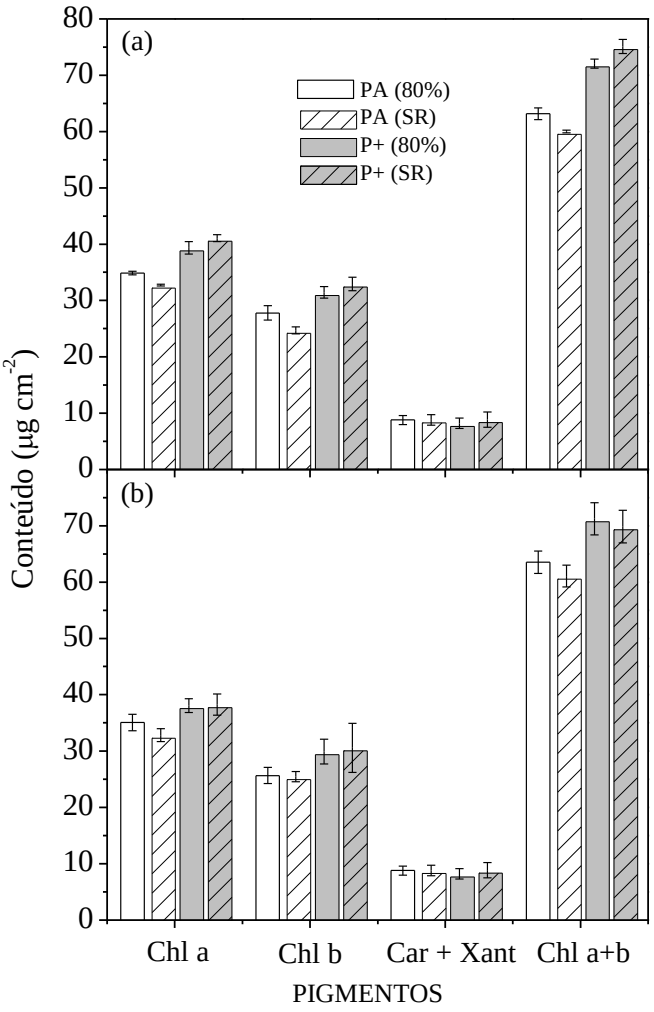

Figura 41 - Conteúdo de clorofila a (Chl a), clorofila b (Chl b), clorofila total (Chl a+b) e carotenóides e xantofilas (Car+Xant) no máximo déficit hídrico (a) e na reidratação (b) em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (SR). Cada histograma o valor médio (n=4) ± desvio padrão.

As plantas do tratamento P+ apresentaram maiores conteúdos de pigmentos fotossintéticos (exceção para carotenóides) em relação ao tratamento PA, independente da condição de disponibilidade hídrica (Figura 41a). No 1º dia após a reidratação das plantas (31º dia após a suspensão da rega), o conteúdo de pigmentos no tratamento P+ manteve-se mais elevado em relação às plantas do tratamento PA (Figura 41b) e as maiores diferenças entre os tratamentos PA e P+ foram constatadas no conteúdo total de clorofila (a+b). Houve uma reversão dos efeitos da seca com a reidratação quando considerados os conteúdos de chl. *a* e *b* e *a+b* nas plantas do tratamento PA (Figura 41b).

Verificou-se redução significativa no conteúdo de carboidratos foliares devido ao déficit hídrico, independente da disponibilidade de P (Figura 42a). As maiores diferenças devido ao déficit hídrico foram observadas nos conteúdos de açúcares solúveis e totais nas plantas do tratamento P+ (Figura 42a), com o teor de sacarose nas plantas do tratamento PA sendo reduzido 2 vezes mais em comparação as plantas do tratamento P+. Embora tenha havido maior redução de *Sac* devido ao déficit hídrico, as plantas do tratamento PA mantiveram as maiores concentrações de *Sac*, independente da condição hídrica (Figura 42a).

Em geral, as plantas do tratamento PA exibiram concentração de *Sac* cerca de 2 vezes maior em relação às do tratamento P+, independente da disponibilidade hídrica. Em relação a *AS* e *AT*, as plantas do tratamento PA bem hidratadas apresentaram valores cerca de 15% e 18% maiores que as do tratamento P+ na mesma condição hídrica (Figura 42a). Sob estresse hídrico, não houve qualquer alteração significativa na concentração foliar de amido (*AM*) nos tratamentos avaliados (Figura 42a).

Houve incremento significativo nos teores de *Sac*, *AS* e *AT* em função da reidratação das plantas do tratamento P+ (Figura 42b). Em geral, a concentração de *Sac*, *AS* e *AT* nas plantas reidratadas do tratamento P+ foi entre 17% e 19% maior em relação às plantas sempre irrigadas. Também houve redução significativa nos teores de *AM* do tratamento P+. Essa resposta à reidratação não foi observada nas plantas do tratamento PA. Como resultado das variações nos conteúdos de *AS* e *AM*, as plantas reidratadas do tratamento P+ apresentaram maior conteúdo de *AT* (Figura 42b).

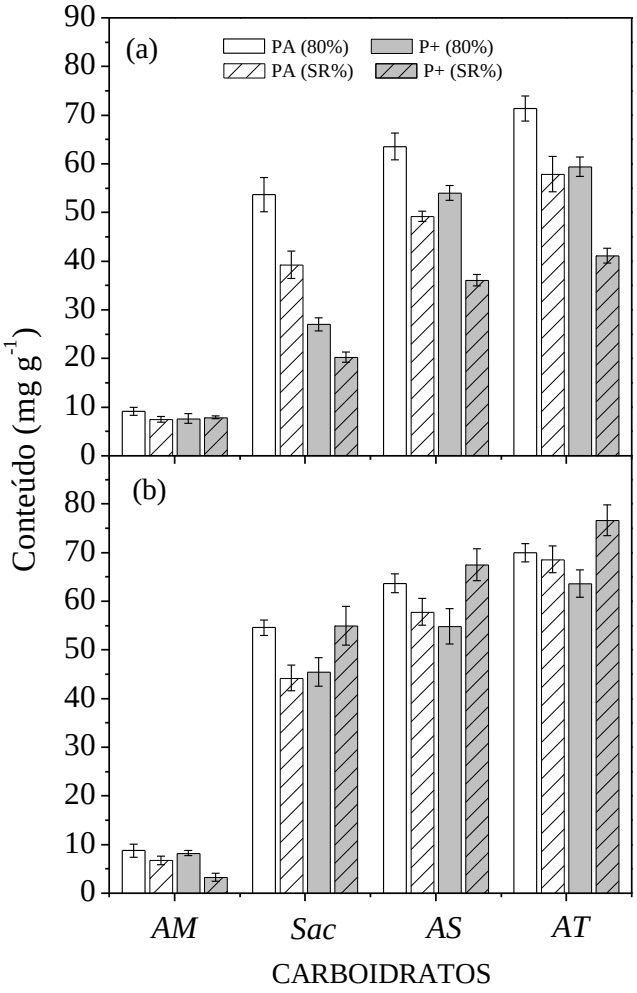

Figura 42 - Conteúdo de amido (*AM*), sacarose (*Sac*), açúcares solúveis (*AS*) e de carboidratos totais não estruturais (*AT*) no dia de máximo déficit hídrico (a) e na reidratação (b) em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega (SR). Cada histograma o valor médio (n=4) ± desvio padrão. Amostras coletadas ao amanhecer.

Após a reidratação, nota-se que o déficit hídrico ocasionou redução de *NF*, *AF*, *DC* e *NRP* em ambos os tratamentos com P (Figura 43). Embora ambos os tratamentos de P tenham sido afetados pelo estresse hídrico, a maior redução em *NF*, *H* e *AF* foi detectada no tratamento P+. Em geral, o efeito do déficit hídrico em *NF*, *H*, *AF* foi cerca de 2 vezes maior nas plantas do tratamento P+ em relação às do tratamento PA. Importante notar que embora essa variação tenha ocorrido, as plantas do tratamento P+ ainda apresentavam os maiores valores para todas as variáveis biométricas (Figura 43), independente da condição hídrica. Dessa forma, as plantas submetidas à suspensão da rega no tratamento P+ apresentavam

valores similares ou maiores de *NF*, *DC*, *H*, *AF* e *NRP* quando comparadas às plantas hidratadas do tratamento PA (Figura 43).

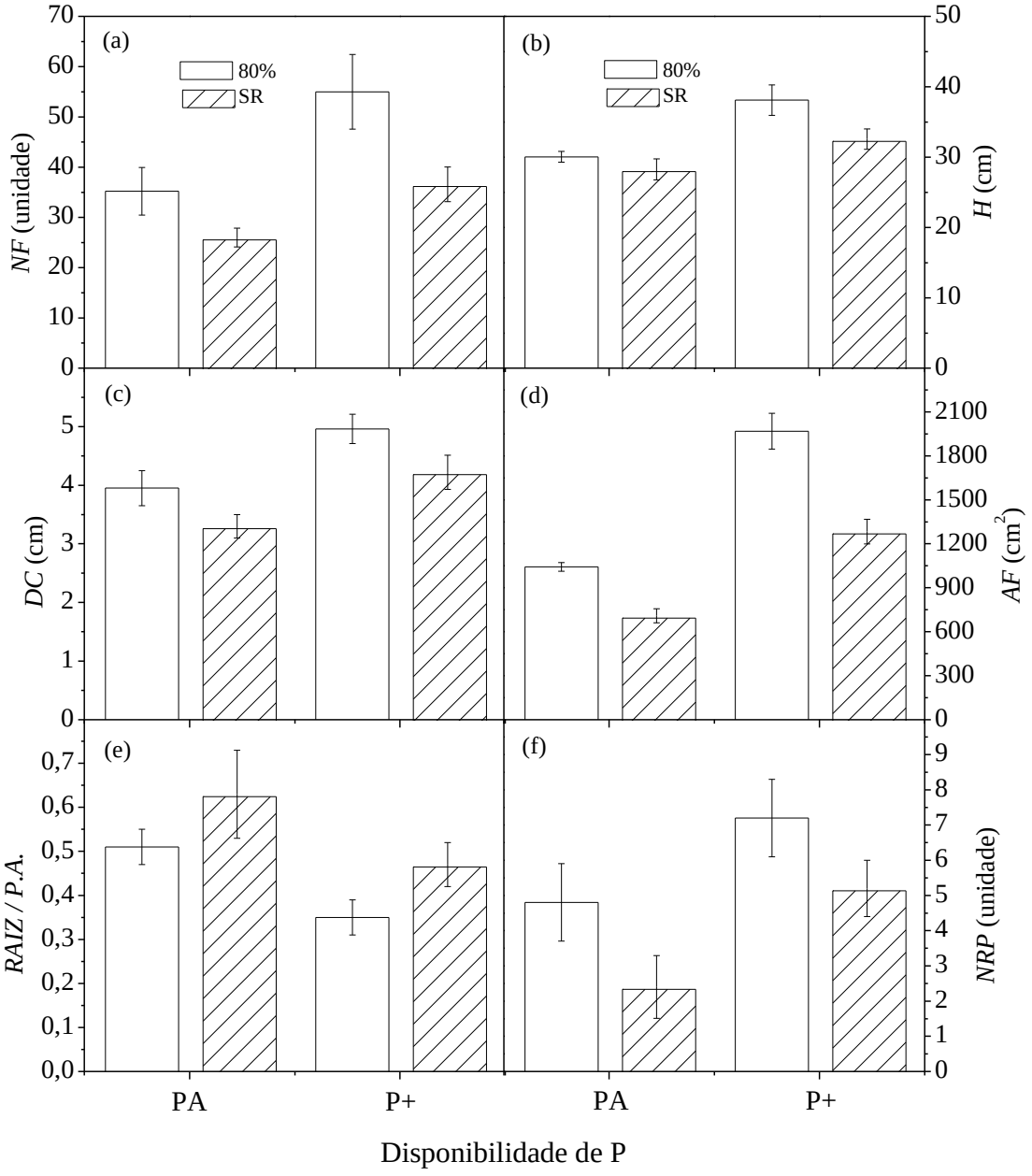

Figura 43 - Número de folhas (*NF*, em a), altura da planta (*H*, em b), diâmetro do caule (*DC*, em c), área foliar total (*AF*, em d), relação raiz/parte aérea (em e) e número de ramos plagiotrópicos (*NRP*, em f) em cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega por 30 dias (SR). Cada histograma o valor médio (n=4) ± desvio padrão.

O crescimento em altura (*H*) não foi afetado pela falta de água nas plantas do tratamento PA, com as plantas bem hidratadas e submetidas ao déficit hídrico apresentando altura similar, entre 28 e 30 cm (Figura 43b). Da mesma forma, à relação raiz/parte aérea também não variou significativamente nas plantas do tratamento PA submetidas à suspensão da rega (Figura 43e). Já no tratamento P+ essa relação foi 25% maior nas plantas sob déficit hídrico. O déficit hídrico reduziu o número de ramos plagiotrópicos (*NRP*) nas plantas do tratamento PA, não ocorrendo o mesmo efeito nas plantas do tratamento P+ (Figura 43f). Quando bem irrigadas, as plantas do tratamento P+ apresentaram 1,5 vez mais ramos plagiotrópicos que às do tratamento PA. Já na condição de suspensão da rega, esse valor foi cerca de 2 vezes maior quando comparados os tratamentos P+ e PA (Figura 43f).

Não houve variação significativa da massa foliar específica em função do déficit hídrico (dados não apresentados).

Em relação ao crescimento das plantas, a suspensão da rega também causou redução da *MSF*, *MSC* e *MSR*, sendo independente da dose de P utilizada (Figura 44). Se considerada a matéria seca total (*MSF*+*MSC*+*MSR*) das plantas, nota-se que esta foi alterada de forma similar devido ao déficit hídrico e independente da disponibilidade de P, assim como verificado no experimento I. As plantas do tratamento P+ apresentaram os maiores valores de *MSF*, *MSC* e *MSR*, independente da condição hídrica (Figura 44). Em plantas bem irrigadas, *MSF* e *MSC* foi cerca de 2 vezes maior nas plantas do tratamento P+ em relação às do tratamento PA (Figura 44a,b). Já na condição de suspensão da rega, essa diferença foi de 1,9 vez. O mesmo efeito, embora menor (+25%), foi encontrado para *MSR*, independente da condição hídrica (Figura 44c).

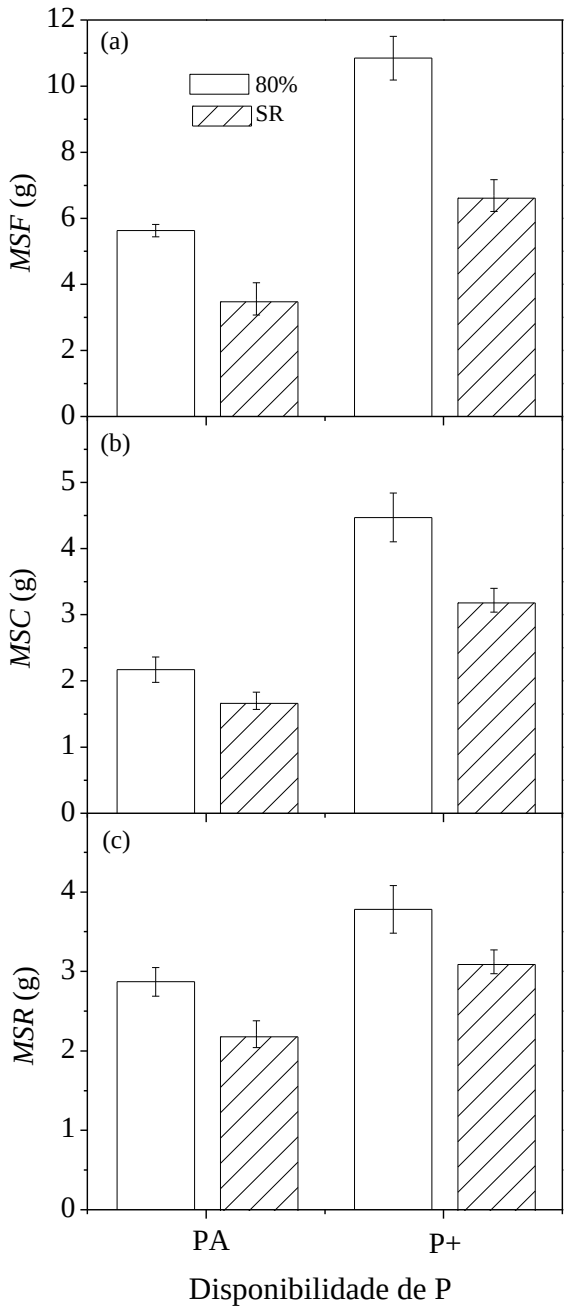

Figura 44 - Matéria seca de folhas (*MSF*, em a), caule (*MSC*, em b) e raízes (*MSR*, em c) de cafeeiros jovens crescidos em solos com disponibilidade variada de fósforo [fósforo recomendado (PA) e duas vezes o fósforo recomendado (P+)] e em condição de boa disponibilidade hídrica (80% da capacidade de campo) ou sob déficit hídrico pela suspensão da rega por 30 dias (SR). Cada histograma o valor médio (n=4) ± desvio padrão.

5 DISCUSSÃO

5.1 Efeitos da disponibilidade de fósforo na fotossíntese e no crescimento de cafeeiros jovens

Considerando-se a composição química do solo, a maior disponibilidade de P no tratamento P+ causou incrementos significativos nos teores de Fe, Mn, Zn e Ca no solo (Tabela 2). Esses resultados estão em desacordo com os resultados obtidos por YAMADA (1995), que cita o potencial efeito do P na redução da disponibilidade desses nutrientes no solo. Embora haja variação nos conteúdos de Ca, Zn e Mg, os níveis desses nutrientes no solo encontram-se na faixa ótima, exceto para Fe, o qual se encontra pouco acima do ótimo em todos os tratamentos (BORGES et al., 2004). O fornecimento de P no tratamento PA foi efetivo em elevar a disponibilidade deste macronutriente no solo (Tabela 2), sendo que os valores encontrados estão dentro da faixa sugerida para cafeeiros (BORGES et al., 2004).

A menor concentração de P nas raízes em relação à parte aérea nos tratamentos PA e P+ (Figura 3c) está provavelmente relacionada ao aumento da taxa de translocação de P das raízes para a parte aérea em função do estímulo do crescimento. O incremento nos teores de Mg e redução nos teores de N nas plantas do tratamento P+ (Tabela 3), concordam com os dados apresentados por MENARD & MALAVOLTA (1962), os quais reportaram que existe associação sinérgica entre Mg e P e antagônica entre N e P nas folhas, caules e raízes de mudas de cafeeiro com o aumento do teor de P no solo. Entre P e Zn também houve sinergismo (Tabela 4), com as plantas do tratamento P+ apresentando os maiores teores de Zn nas folhas e raízes. Essa mesma resposta foi observada por REIS & MARTINES (2002), os quais, estudando a absorção, translocação e utilização de Zn e P em cafeeiros observaram que os conteúdos de Zn nas folhas, caule e raízes aumentaram com o fornecimento de P. O teor recomendado de N para cafeeiros varia entre 19,2 e 32,0 g kg^{-1} (MALAVOLTA, 1980; REUTER & ROBINSON, 1988; CLEMENTE et al., 2008), indicando que as folhas de todos os tratamentos apresentavam alto conteúdo de nitrogênio. Em relação ao estado nutricional das plantas, aparentemente não houve variação consistente no teor de nutrientes que justificasse as diferenças encontradas no crescimento, excetuando-se o P.

A redução da condutância estomática (g_S) e a menor transpiração (E) das plantas do tratamento P- (Figura 6a,b) balancearam os efeitos da redução de *KL* (Figura 4b) e assim Ψ_{W13h} foi mantido similar ao das plantas dos tratamentos PA e P+ (Figura 4a). Mesmo com as plantas do tratamento PA apresentando menores valores de *KL* quando comparadas as do

tratamento P+ (Figura 4b), os valores estão dentro de uma faixa normal e de acordo com o encontrado por PINHEIRO et al. (2004) em cafeeiros conduzidos com disponibilidade ótima de água.

Apesar de apresentar os menores valores de g_S ao longo do dia (Figura 6a), as plantas do tratamento P- exibiram os maiores níveis de C_I em relação aos outros tratamentos (Figura 8b). Portanto, a concentração de CO_2 nos espaços intercelulares não parece ser um fator limitante para a atividade fotossintética nas plantas do tratamento P- (Figuras 6c e 8). Esse resultado corrobora a sugestão de que o decréscimo em P_N nas plantas do tratamento P- também foi ocasionado pela menor atividade bioquímica da fotossíntese, confirmada pela menor eficiência aparente de carboxilação (P_N/C_I) (Figura 8a). Suprimentos inadequados de *Pi* afetam a fotossíntese através de decréscimos na capacidade de regeneração de RuBP e atividade da Rubisco (RAO & TERRY, 1989; JACOB & LAWLOR, 1991).

Os resultados revelaram alterações de g_S aparentemente associadas à disponibilidade de P (Figura 6a). Sabe-se que o P é responsável pela síntese e transporte de energia (ATP), sendo essa energia também necessária as bombas de prótons (H^+) ligadas à pressão de turgor das células guarda. Sendo assim, a menor síntese de ATP em função da falta de P dificultaria a abertura estomática nas plantas do tratamento P-. Todavia, o motivo da maior abertura estomática das plantas do tratamento P+ em relação ao PA não poderia ser explicado pela variação na síntese de ATP.

O efeito do ABA nos estômatos é mediado por uma fosfolipase, via produção de um ácido fosfatídico. Caso esse ácido ligue-se a uma fosfatase haverá fechamento estomático (MISHRA et al., 2006). Considerando que o fechamento estomático ocorre devido à sinalização proveniente do sistema radicular em condição de déficit hídrico, o aumento da concentração de P poderia inibir a ação das fosfolipases, reduzindo a concentração de ABA no xilema e consequentemente seu efeito sobre a abertura estomática (DAVIES & ZHANG, 1991). Ainda, o possível efeito de altas concentrações de P na folha sobre a atividade de fosfatases não poderia ser descartado.

Em relação à hidratação dos tecidos, as plantas apresentavam valores similares de Ψ_W (Figura 4a) e, portanto as variações de g_S não estariam relacionadas ao aspecto hidráulico. A regulação da abertura estomática também está relacionada à concentração de CO_2 intercelular (C_I), com uma redução em C_I estimulando a abertura estomática e vice-e-versa (LAMBERS et al., 1998). Nesse caso, a maior g_S nas plantas do tratamento P+ poderia ser explicada pelos valores de C_I no tratamento P+, que eram menores em relação à PA (Figuras 6a e 8b).

A maior g_S justifica em parte os valores superiores de P_N encontrados no tratamento P+ (CHAVES et al., 2002; SHARKEY, 1989). A fotossíntese também pode ser alterada pela variação da capacidade bioquímica (P_N/C_I) e/ou atividade fotoquímica (FARQUHAR & SHARKEY, 1982). A maior disponibilidade de P também induziu incremento significativo em P_N/C_I (Figura 8a), constituindo-se assim uma das causas aparentes do aumento de P_N. A disponibilidade de *Pi* afeta diretamente a ativação de algumas enzimas do ciclo de Calvin-Benson, tais como a ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), frutose-1,6-bisfosfatase e a sedoheptulose-1,7-bisfosfatase (BRAGWAT, 1981; LAING et al., 1981; PORTIS, 1992). Houve ainda maior $\Delta F/F_M'$ nas plantas do tratamento P+ (Figura 9b). $\Delta F/F_M'$ indica qual a proporção da luz canalizada para o FSII é utilizada em atividade fotoquímica (BAKER e ROSENQVST, 2004), sendo o principal fator determinante desta eficiência a habilidade com que os elétrons são removidos da quinona aceptora, que por sua vez é dependente do consumo de ATP e NADPH. O aumento em P_N/C_I no tratamento P+ (Figura 8a) provavelmente causou maior consumo de ATP e NADPH, o que poderia estimular (*up-regulation*) a atividade fotoquímica, como observado nesse estudo (Figura 9). Uma vez que mais energia era necessária para suportar o aumento na fixação de CO_2 nas plantas do tratamento P+ (Figura 6c), houve decréscimo de *NPQ* (Figura 9b,c). O alto valor de $\Delta F/F_M'$ associado com baixo *NPQ* indicam maior eficiência de utilização da energia luminosa.

A deficiência de fósforo no tratamento P- reduziu significativamente F_V/F_M (Figura 9a), indicando ocorrência de dano fotoquímico que pode ser uma consequência direta do excesso de energia nos fotossistemas. Ainda, *NPQ* aumentou significativamente nas plantas do tratamento P- (Figura 9c). Essa via de dissipação de energia ocorre em conseqüência da formação de um gradiente de pH transmembranar nos tilacóides dos cloroplastos e está relacionada à maior atividade do ciclo das xantofilas (CRITCHLEY, 1998). Portanto, os maiores valores de *NPQ* estão associados à dissipação do excesso de energia de excitação originado pelo menor consumo de elétrons por processos assimilatórios como a fotossíntese. A diminuição de $\Delta F/F_M'$ no tratamento P- confirmou a menor atividade fotoquímica sob pressão energética, portanto, associada à redução de P_N.

Embora haja redução de P_N no tratamento P-, os valores de q_P foram semelhantes entre os tratamentos, indicando que houve aumento no dreno alternativo de elétrons. Essa suposição é confirmada pelo maior ETR/P_N (Figura 9f). Embora a maior ETR/P_N e *NPQ* sejam respostas protetoras contra a fotoinibição (BAKER, 2008), as plantas do tratamento P- apresentaram redução excessiva da atividade fotoquímica.

As alterações na atividade fotoquímica podem também ser conseqüências da variação dos conteúdos de clorofila (JACOB & LAWLOR, 1991). A redução nos teores de pigmentos fotossintéticos nas plantas do tratamento P- (Figura 10) pode ser responsável pela menor captação de luz pelo FSII e conseqüente redução da transferência de elétrons na cadeia fotossintética (BUTLER, 1977), confirmada pelo menor *ETR* (Figura 9d). PLESNICAR et al. (1994) também reportaram que plantas jovens de girassol sob deficiência de P apresentaram decréscimos no conteúdo de clorofilas e carotenóides em relação às plantas sob condições de suprimento ótimo de P. Apesar das plantas do tratamento PA apresentarem menores valores de conteúdo de pigmentos em relação ao tratamento P+ (Figura 10), estes se encontram dentro da faixa observadas por PEDROSA et al. (2008) em cafeeiro arábica bem nutrido. Os maiores conteúdos de clorofila nas plantas do tratamento P+ (Figura 10) também estão relacionados à maior atividade fotoquímica (Figura 9). Além disso, houve incrementos significativos nos teores de Mg nas folhas do tratamento P+ (Tabela 3). Desde que esse elemento é um constituinte importante das moléculas de clorofila, o maior conteúdo foliar de Mg pode também ter contribuído para os maiores conteúdos de clorofila nas plantas do tratamento P+.

As alterações nos conteúdos de carboidratos foliares também nos ajudam a explicar as variações no crescimento das plantas. Aparentemente, o menor em *AM* no tratamento P+ pode ser explicado pelo maior hidrólise deste carboidrato durante a noite para o crescimento ou pela maior síntese de sacarose a ser direcionada para os drenos (Figura 11). O maior crescimento das plantas do tratamento P+ está relacionado ao maior conteúdo de carboidratos solúveis nas folhas (Figura 11), que por sua vez é uma conseqüência de maior P_N nas plantas submetidas à maior dose de P no solo (Figura 6c).

Desde que a ciclagem de *Pi* é determinada pela síntese de sacarose no citossol e de amido no estroma do cloroplasto (FOYER & GALTIER, 1996), pode-se considerar que o aumento em P_N (Figura 6c) concomitante ao incremento no conteúdo de *Sac* e redução de *AM* (Figura 11) indica maior ciclagem de *Pi*. Essa alteração metabólica mediada por variações no conteúdo de carboidratos poderia estimular P_N nas plantas supridas com maior concentração de P no solo (STEWART, 1971; QUICK et al., 1989).

A falta de P limitou a síntese de sacarose uma vez que o *Pi* requerido pelo cloroplasto é suprido pelo *Pi* liberado no citoplasma durante a síntese de sacarose e transportado a partir da troca por triose-P (SIVAK & WALKER, 1985). Deste modo, a produção de triose-P diminuiu e houve menor síntese de sacarose quando comparadas as plantas dos tratamentos PA e P+ (Figura 11). O menor conteúdo foliar de *AM* nas plantas do tratamento P+ (Figura

11) sugere maior exportação de triose-P do cloroplasto, a qual pode favorecer a atividade fotossintética (LEEGOOD, 1996).

A maior fotossíntese (Figuras 6c e 7a) e disponibilidade de carboidratos solúveis (Figura 11) nas plantas submetidas à maior dose de P causaram maior crescimento das plantas (Figuras 12 e 13). Esses resultados estão de acordo com GONÇALVES et al. (2004), que trabalhando com crescimento de cinco espécies de eucalipto e dois níveis de fósforo, constataram maior acúmulo de biomassa nas plantas submetidas a maior dose de P, sendo essa dose considerada acima do recomendado para plantas de eucalipto.

Em condição de baixa disponibilidade de P, o crescimento das plantas é tão sensível quanto à fotossíntese, havendo reduções na área foliar, no número de folhas, na matéria seca da parte aérea, na altura da planta, na razão entre a matéria seca da parte aérea e do sistema radicular (JACOB & LAWLOR, 1991; LYNCH et al., 1991). A redução na área foliar em função da deficiência de P (-74%) foi ocasionada, principalmente, pela menor expansão das folhas individuais (Figura 12a,b). A expansão das células epidérmicas das folhas parece ser um processo crítico na expansão do limbo foliar, sendo que concentrações de *Pi* na epiderme superior são drasticamente reduzidas com diminuição da oferta de P (RADIN & BOYER, 1982; RADIN & EIDENBOCK, 1984; RADIN & MATHEWS, 1989). Já o maior incremento na área foliar (Figura 12b) em função da alta disponibilidade de P (tratamento P+) pode ter ocorrido pelo (i) maior *KL* (Figura 4b), aumentando o transporte de água e consequentemente expansão celular da folha, embora o potencial de água na folha tenha sido semelhante entre os tratamentos; e também pela (ii) maior produção de fitomassa devido à maior fotossíntese por unidade de área das plantas do tratamento P+. Importante considerar que a baixa disponibilidade de P também pode diminuir a fixação de CO_2 fotossintético da planta em conseqüência da diminuição da expansão da superfície foliar, estando esse aspecto relacionado à menor produção de fitomassa.

De acordo com LOPEZ-BUCIO et al. (2005) e WILLIAMSON et al. (2001), a drástica redução no crescimento da raiz primária, bem como alterações na formação de raízes laterais são freqüentes sob deficiência de P. Isso não aconteceu nas plantas dos tratamentos PA e P+, as quais apresentaram maior relação raiz/parte aérea (Figura 13d).

Enfim, o aumento da disponibilidade de *Pi* em função do maior suprimento de P no tratamento P+ assegurou melhor desempenho fotossintético induzido pela maior abertura estomática (g_S), maior atividade bioquímica (P_N/C_I) e maior atividade fotoquímica (*ETR*). Essas respostas ocorreram provavelmente devido à maior entrada de *Pi* no cloroplasto associadas à maior disponibilidade de P e a modificações no metabolismo de sacarose e

amido, estando relacionadas ao maior crescimento das plantas do tratamento P+. Além de verificar os efeitos da alta disponibilidade de P na fisiologia e crescimento de cafeeiros jovens em condições hídricas não limitantes, outro objetivo desta etapa foi garantir que as respostas fisiológicas a serem constatadas nos experimentos com baixa disponibilidade hídrica (segunda parte da dissertação) fossem ocasionadas exclusivamente pelo P adicionado no solo.

5.2 Influência da alta disponibilidade de fósforo no metabolismo e no crescimento de cafeeiros sob condição de déficit hídrico

Em condições de déficit hídrico, a falta de água faz com que o fluxo de P do solo para a planta seja praticamente interrompido, o que explicaria a redução da concentração de P foliar nas plantas submetidas ao déficit hídrico (Figura 29a). Considerando que a análise química do conteúdo foliar foi realizada após a reidratação das plantas, pode-se notar que a reabsorção de P não foi capaz de elevar o conteúdo de P foliar nas plantas previamente estressadas. MOUAT & NES (1986) e ALAM (1999) também observaram menor conteúdo de *Pi* foliar em plantas sob deficiência hídrica.

Os menores valores de Ψ_{W13h} nas plantas do tratamento P+ sob déficit hídrico controlado (Figura 14) se deve indiretamente à maior g_S (Figura 18e-h), uma vez que a maior abertura estomática causou maior *E* nas plantas submetidas a maior dose de P (Figura 18i-l). Como as plantas transpiraram mais intensamente houve maior redução de Ψ_W, provavelmente por um desbalanço entre a absorção de água e a perda de vapor d'água para a atmosfera (JONES, 1998). Já no experimento com suspensão da rega, os valores de Ψ_W não variaram devido a disponibilidade de P no dia de máximo déficit hídrico (Figura 33a), contrariamente aos resultados apresentados por HUBHRA et al. (2004). Esses autores reportaram maior potencial da água nas plantas que receberam um suprimento extra de P. Aparentemente, a diferença em Ψ_W não encontrada nesse estudo em virtude do maior suprimento de P pode ser explicada pela maior demanda de água pelas plantas do tratamento P+ em relação às do tratamento PA, ficando as primeiras mais suscetíveis à falta de água.

No dia de máximo déficit hídrico, a redução de *CRA* em função da suspensão da rega foi maior no tratamento P+ quando comparado ao tratamento PA (Figura 34). Aparentemente, a maior disponibilidade de P nas plantas do tratamento P+ estaria agindo de forma protetora ao aparato fotossintético sob desidratação. Mesmo com *CRA* ao redor de 70%, as plantas do tratamento P+ apresentaram melhor desempenho fotossintético (P_N duas vezes maior) em relação às plantas do tratamento PA, as quais tinham *CRA* ao redor de 80% sob déficit

hídrico. A redução de *KL* nas plantas submetidas à suspensão da rega (Figura 33b) dificultou a reposição de água nos tecidos foliares, reduzindo Ψ_{W5h} e Ψ_{W13h} e, conseqüentemente, g_S e *CRA* (Figuras 33a, 34 e 36b). Já a resistência ao fluxo de água na planta era menor nas plantas do tratamento P+ em relação às do tratamento PA sob condição de déficit hídrico, como indicado pelo maior *KL* (Figura 33b).

O fluxo de água nas plantas é mediado por proteínas intrínsecas das membrana plasmáticas denominadas aquaporinas. A atividade dessas proteínas, responsáveis pelo aumento/redução da resistência ao fluxo da água na planta, regula a absorção de água do solo e também a condutividade hidráulica da planta (KRAMER, 1995). Aparentemente, a variação na atividade das aquaporinas é a primeira resposta ao estresse nas raízes (TOURNAIRE-ROUX et al., 2003). Reduções no pH da seiva induzidas pela seca podem bloquear a atividade dessas proteínas, reduzindo a capacidade de absorção de água e consequentemente *KL* (BOHNERT et al., 1995). Sob déficit hídrico (Figuras 15 e 33b), as plantas do tratamento P+ apresentaram maior *KL* do que as plantas do tratamento PA. 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 *KL* nas plantas do tratamento P+.

Plantas sob deficiência hídrica controlada frequentemente apresentam aumento na eficiência do uso da água, uma vez que a redução parcial da abertura estomática limita mais a transpiração do que a assimilação de CO_2 (CHAVES et al., 2002; KRON et al., 2008). Todavia, no dia de máximo déficit hídrico, o aumento de EUA_I ocorreu apenas nas plantas do tratamento P+ (Figura 37c), indicando que a maior disponibilidade de P favoreceu o metabolismo das plantas. Essa afirmação é atestada pelos maiores valores de P_N (Figuras 36a e 37a) e de produção de fitomassa (Figura 44) das plantas do tratamento P+.

Sob déficit hídrico controlado, as plantas tiveram maior *CRA* aos 50 dias de tratamento quando comparado aos 15 dias de tratamento, mesmo com Ψ_W sendo mais negativo aos 50 dias (Figura 14). Em relação à primeira avaliação (15 dias), houve incremento de 11% no *CRA* em ambos os tratamentos com P após 50 dias sob déficit hídrico (Figura 16b). Essa resposta aparentemente indica que houve ajustamento osmótico das plantas, no entanto, isso ocorreu de forma independente à disponibilidade de P no solo. O lento desenvolvimento da seca pode induzir ajuste osmótico em algumas espécies, resultando na manutenção da turgescência celular em baixos potenciais da água na folha. Este é um importante mecanismo de tolerância à seca, uma vez que permite a manutenção do crescimento das plantas (KUMAR & SINK, 1998).

Após 50 dias sob déficit hídrico controlado, os maiores valores de *KL* das plantas do tratamento P+ em relação à PA (Figura 15b) podem ter sido induzidos pela manutenção do pH do citossol e/ou menor acúmulo de ABA na folhas, aumentando *KL* e por conseqüência o transporte de água (KRAMER, 1995; BOHNERT et al., 1995; TOURNAIRE-ROUX et al., 2003). Aparentemente, houve aclimatação das plantas de ambos os tratamentos com P ao longo do experimento com restrição hídrica, visando menor resistência ao fluxo de água entre raiz e parte aérea. Essa aclimatação, maior nas plantas do tratamento P+, está possivelmente relacionada à permeabilidade das membranas e, portanto, à atividade de aquaporinas.

Interessante notar que após 50 dias sob restrição hídrica as plantas de ambos os tratamentos PA e P+ apresentaram aumentos em *EUA*, *KL* e *CRA* (Figuras 15, 16b e 21c-d) com redução de Ψ_{W5h} (Figura 14b), independente da disponibilidade de P. Essas respostas sugerem que houve tempo suficiente para que as plantas pudessem ativar mecanismos que aumentassem o desempenho sob condição hídrica limitante. Segundo PIMENTEL (2004), o déficit hídrico quando imposto lentamente é importante para a ativação dos mecanismos de tolerância à seca.

A redução de Ψ_W induziu decréscimo significativo de g_S devido ao déficit hídrico em ambos os experimentos e independente da disponibilidade de P (Figuras 14, 15e-h, 30 e 31). CHAVES et al. (2002) consideram que o fechamento estomático é a resposta inicial ao déficit hídrico e a limitação dominante à fotossíntese devido à restrição na disponibilidade de CO_2 nos sítios de carboxilação. Contudo, uma progressiva regulação ou inibição dos processos metabólicos torna-se dominante sob seca severa (BOTA et al., 2004). Esse tipo de inibição ocorreu sob restrição hídrica, quando havia menor P_N e maior C_I nas plantas estressadas, independente da disponibilidade de P (Figuras 31c,d e 36a). Segundo HENDRICKSON et al. (2004), a inibição metabólica poderia ser diminuída pelo suprimento extra de P, o que aparentemente ocorreu nesse estudo. De fato, a falta de fósforo devido ao dessecamento do solo pode agravar os efeitos da deficiência hídrica sobre a fotossíntese (HUBHRA et al., 2004; MOUAT & NES, 1986). A atenuação dos efeitos deletérios da seca em P_N nas plantas do tratamento P+ deve estar relacionada à maior entrada de *Pi* no cloroplasto, induzindo aumentos em P_N pela maior regeneração de RuBP e/ou atividade da Rubisco. A ocorrência desse mecanismo pode ser atestada pela maior P_N/C_I nas plantas supridas com a maior dose de P (Figuras 21e-h e 32), sendo esse incremento independente da disponibilidade hídrica.

Sob condições limitantes de água, SANTOS et al. (2004) também observaram que a maior disponibilidade de P (via aplicação foliar) minimizou os efeitos da deficiência hídrica na planta aumentando a disponibilidade de *Pi* para o translocador de triose-P, e assim levando

à maior atividade fotossintética. Sabe-se que o déficit hídrico reduz a absorção de P a partir do solo (LAWLOR & CORNIC, 2002; MOUAT & NES, 1986), reduzindo a disponibilidade de *Pi* para ser usado pelo translocador de *Pi*/triose-P e prejudicando então o metabolismo fotossintético (LEEGOOD, 1986; FLUGGE et al., 2003). Ao mesmo tempo, um aumento da concentração dos intermediários fosforilados pode ocorrer no citoplasma e no vacúolo, diminuindo os teores de *Pi* livre, o que representa uma limitação adicional ao metabolismo fotossintético. Esses resultados indicam que a alta disponibilidade de P melhora a capacidade da planta em manter alta a atividade bioquímica da fotossíntese, mesmo sob condições de deficiência hídrica.

A redução da fotossíntese também pode estar relacionada à restrição na produção de ATP e NADPH necessários na fixação de CO_2 no ciclo de Calvin (FARQUHAR & SHARKEY, 1982). O fato das plantas do tratamento PA não apresentarem recuperação nos valores de F_V/F_M aos 15 dias de tratamento hídrico pode estar relacionado com as condições ambientais mais severas para o cafeeiro (Figura 23a). A restrição hídrica no tratamento PA reduziu significativamente F_V/F_M (Figura 23), sendo esse um efeito direto da seca no funcionamento e estrutura do FSII ou indireto devido ao menor consumo de ATP com o comprometimento das reações de carboxilação (BAKER e ROSENQVST, 2004), como indicado pelo baixo P_N/C_I (Figuras 20e-h e 32). O decréscimo na eficiência de carboxilação em cafeeiros sob estresse hídrico resultou no menor consumo de elétrons sob alta pressão energética, levando ao aumento de *NPQ* e decréscimo em $\Delta F/F_M'$ (Figura 40b,d). Todavia, as plantas do tratamento P+ exibiram maiores valores de $\Delta F/F_M'$ e menor *NPQ*, o que sugere maior eficiência de utilização da energia luminosa em processos fotoquímicos.

Interessante notar que houve mais um indício de aclimatação nas plantas submetidas à restrição hídrica após 50 dias de tratamento hídrico, com aumento substancial dos valores de *NPQ* nas plantas estressadas e menor diferença de *ETR* entre plantas irrigadas e sob déficit hídrico. Outro aspecto interessante foi que em ambas as condições de disponibilidade hídrica as plantas do tratamento P+ foram mais eficientes, ou seja, a proporção de luz absorvida e utilizada nas reações fotoquímicas foi maior no tratamento P+. $\Delta F/F_M'$ decresceu com o aumento da radiação solar, refletindo em maior quantidade de Q_A reduzida e dissipação não fotoquímica de energia (BAKER, 2008). Esta queda em $\Delta F/F_M'$ ocorreu em todos os tratamentos em virtude do aumento da radiação solar ao longo do dia, porém de forma mais intensa nas plantas submetidas à dose recomendada de P no solo, independente da disponibilidade hídrica (Figura 24a-d).

Maior q_P revela que a extinção da fluorescência por processos fotoquímicos foi maior nas plantas com a maior dose de P, ou que mais energia foi extinta em processos fotoquímicos primários (KRAUSE & WEIS, 1991). Altos valores de q_P em situação de baixo P_N indicam aumento da participação de drenos alternativos de elétrons, como a fotorrespiração (SCHREIBER & BILGER, 1987; RIBEIRO et al., 2004). Portanto, se q_P das plantas do tratamento P+ e PA são semelhantes, mas as plantas desse último tratamento apresentam menor P_N, pode-se sugerir que os drenos alternativos de elétrons estão mais ativos nas plantas do tratamento PA. Na condição de déficit hídrico, ETR/P_N foi significativamente maior no tratamento PA em relação à P+ (Figuras 21i-l e 39b), indicando que a maior disponibilidade de P melhorou o desempenho fotossintético e determinou menor desvio de elétrons para drenos alternativos. Em situações em que a fixação de carbono é limitada, como nas plantas sob restrição hídrica, drenos alternativos como a fotorrespiração, reação de Mehler (ciclo água-água) e metabolismo de nitrogênio passam a ser mais ativos (BAKER et al., 2004; KRALL & EDWARDS, 1992). Nesse contexto, elevação de ETR/P_N indica maior proporção de elétrons direcionados a outros drenos (ex. fotorrespiração e reação de Mehler) que não a fotossíntese. De acordo, BOTA et al. (2004) relataram que *ETR* declina menos do que P_N sob déficit hídrico, devido a um aumento progressivo na fotorrespiração sob desidratação.

Após 15 dias da imposição dos regimes hídricos, as plantas do tratamento PA apresentaram um pico de respiração as 14:00 h, sendo essa resposta evidenciada em ambas condições de disponibilidade hídrica (Figura 22a). Esse aumento de *R* sugere que as plantas do tratamento PA necessitavam de mais energia para a manutenção dos tecidos uma vez que não apresentaram maior crescimento (Figura 28). A respiração de manutenção está relacionada com o fornecimento de energia para o transporte de moléculas orgânicas, a manutenção das estruturas de membranas e a troca de solutos (DICKSON, 1991). O pico de *R* ao redor do meio-dia aos 15 dias de tratamento foi estimulado pela alta temperatura do ar registrada no dia de avaliação (Figura 17). Com o prosseguimento da restrição hídrica, as plantas sob déficit hídrico apresentaram menor *R*, o que também justifica o menor crescimento das plantas de ambos os tratamentos com P em condições limitantes (Figura 22). Por outro lado, as plantas submetidas à maior disponibilidade de P apresentaram maior *R* ao entardecer no experimento com restrição hídrica e ao meio-dia no dia de máximo déficit hídrico no experimento com suspensão da rega (Figuras 21 e 37), estando essas respostas relacionadas à maior produção de fitomassa em relação às plantas do tratamento PA (Figuras 28 e 43). A maior respiração contribui para a produção de esqueletos de carbono, formação de parede celular e macromoléculas e também maior produção de ATP e poder redutor (NADH,

NADPH e $FADH_2$) necessários para as reações de biossíntese, processos esses que resultam em aumento de matéria seca (crescimento).

Em condições de déficit hídrico, o maior acúmulo de carboidratos nas folhas pode ser considerado como um mecanismo para manter a hidratação da parte aérea e também proteger enzimas e o sistema de membranas através da estabilização de proteínas e lipídios (LAWLOR, 2002; MCCREE et al., 1984; YORDANOV et al., 2003). Sob estresse hídrico controlado, houve redução significativa na concentração foliar de carboidratos apenas no tratamento P+ após 15 dias de tratamento (Figura 26a). Todavia, os menores valores de *AM* e *Sac* observados nas plantas do tratamento P+ sob déficit hídrico eram similares aos observados nas plantas do tratamento PA (Figura 26a). Após 50 dias sob déficit hídrico, o aumento dos teores de amido (*AM*) nas plantas de ambos os tratamentos com P indica a restrição do crescimento, associada à menor produção de sacarose (*Sac*) apenas em plantas do tratamento PA (Figura 26b). Isso poderia ser explicado por uma redução no transporte de fotoassimilados, que pode ser provocado pela redução no crescimento e também pelo menor P_N (PELLESCHI et al., 1997). Essas variações também são decorrentes do metabolismo noturno de reservas, uma vez que os menores teores de *Sac* podem sugerir que houve maior translocação nas plantas irrigadas ou menor síntese nas plantas sob seca com conseqüente síntese de *AM* (no tratamento PA).

Um ponto interessante foi a manutenção dos teores de *Sac* nas plantas do tratamento P+ sob seca, indicando síntese desse dissacarídeo mesmo com o aumento de *AM* (Figura 26). Aparentemente, a manutenção da síntese de *Sac* em condições de déficit hídrico no tratamento P+ teve a finalidade de manter o suprimento de fotoassimilados para as regiões em crescimento. O acúmulo de *AM* no tratamento P+ poderia ser interpretado como um mecanismo para a manutenção da homeostase metabólica através da partição de carbono de forma a aumentar o teor de carboidratos disponíveis no momento da reidratação das plantas. Todavia, esse mecanismo necessita de tempo para ser ativado, ocorrendo apenas no experimento com restrição hídrica. Em condições de suspensão da rega, as avaliações realizadas no dia de máximo déficit hídrico não revelaram qualquer alteração de *AM* nos tratamentos avaliados (Figura 42). Esses resultados diferem dos verificados no experimento com restrição hídrica (déficit hídrico controlado) e dos apresentados por alguns autores (STEWART, 1971; QUICK et al., 1989), os quais reportaram que em plantas submetidas ao déficit hídrico pode ocorrer degradação de *AM* como forma de manter ou aumentar os níveis de açúcares solúveis. Os menores conteúdos de *AS*, *Sac* e *AT* encontrados nas plantas do

tratamento P+ em relação à PA, podem estar relacionados ao maior consumo de fotoassimilados para manutenção do crescimento.

Interessante notar que houve efeito benéfico da maior disponibilidade de P nas plantas, com incremento significativo nos teores de carboidratos foliares após a reidratação quando comparadas às plantas do tratamento PA. O aumento dos teores de açúcares solúveis, à custa do consumo de *AM* (Figura 42), pode ser considerado como uma estratégia para aumentar a disponibilidade de energia e carbono às plantas do tratamento P+ após o estresse. O maior consumo de *AM* nas plantas do tratamento P+ após a reidratação causou também aumento de *Sac* e *AS*. Outro fator determinante para o maior consumo de *AM* nessas plantas (P+) foi a retomada de P_N. Portanto, além de beneficiar os cafeeiros durante o déficit hídrico, o maior suprimento de P afetou o metabolismo de carboidratos durante a reidratação das plantas, disponibilizando mais açúcares para a retomada do crescimento.

Independente da condição hídrica, as plantas do tratamento P+ apresentavam maiores valores para *NF*, *H*, *DC*, *AF* e *NRP* em relação às do tratamento PA (Figuras 27 e 43). A área foliar é uma característica estritamente relacionada à produção de fitomassa da planta, sendo a expansão foliar relacionada à expansão das células epidérmicas (MARSCHNER, 2002) e à concentração de P no tecido (LÓPEZ-BUCIO et al., 2002). A expansão foliar é reduzida pela deficiência hídrica e pela falta de P, estando ambos os aspectos relacionados à redução de *KL* (MARSCHNER, 2002).

O déficit hídrico reduziu *NRP* nas plantas do tratamento PA, não ocorrendo o mesmo efeito nas plantas do tratamento P+ (Figura 44f). Essa característica de maior *NRP* é importante uma vez que esses ramos são considerados os reprodutivos. Portanto, pode-se dizer que o maior número de ramos plagiotrópicos nas plantas do tratamento P+ induziria maiores produtividades caso esse efeito fosse propagado até a fase reprodutiva. Em ambos os experimentos de déficit hídrico, houve aumento da relação raiz/parte aérea devido à falta de água, independente da disponibilidade de P (Figuras 27 e 43). O aumento da razão raiz/parte aérea indica que a biomassa foi distribuída mais para as raízes do que para órgãos fotossintetizantes, permitindo maior absorção de água e nutrientes, estratégia que permitiria a manutenção da fotossíntese e transpiração (CLAUSSEN, 1996). Ainda, o sistema radicular mais desenvolvido levaria a uma maior capacidade de aclimatação em relação às plantas com raízes pouco desenvolvidas (CLAUSSEN, 1996).

Embora a relação raiz/parte aérea tenha sido menor no tratamento P+, as plantas tinham maior matéria seca das raízes em relação ao tratamento PA em condições de boa disponibilidade de água (Figuras 27c e 44c). Sendo assim, o maior crescimento de raízes nas

plantas do tratamento P+ seria um dos benefícios da alta disponibilidade de P em cafeeiros, o que poderia garantir melhor desempenho em condições de déficit hídrico das plantas no campo, em especial na fase de pré-floração que ocorre no inverno seco. Em geral, houve maior crescimento das plantas, dado pela matéria seca total (*MSF+MSC+MSR*), em função da maior dose de fósforo (P+), o que evidencia o efeito positivo desse nutriente nos cafeeiros. Independente da condição hídrica, houve maior teor de P foliar (Figura 29a) e maior P_N (Figuras 18a-d e 31c-d) nas plantas do tratamento P+, o que justificaria o maior crescimento observado em relação às plantas do tratamento PA.

Os efeitos positivos da maior disponibilidade de P ocorreram em ambas às condições de disponibilidade hídrica no solo e em geral foram intensificados com o déficit hídrico quando considerada a matéria seca das folhas, do caule e da raiz das plantas (Figura 45). O consumo de água pelas plantas do tratamento P+ foi maior em relação as plantas do tratamento PA, tornando-as mais suscetíveis à falta de água. No entanto, mesmo sendo mais afetadas pela seca, as plantas do tratamento P+ apresentaram melhor desempenho fotossintético e restrição similar no crescimento em relação à PA. Interessante notar que, mesmo sob déficit hídrico pela suspensão da rega, as plantas do tratamento P+ apresentaram acumulo de matéria seca superior as plantas controle (80%) do tratamento PA.

5 CONCLUSÃO

A alta disponibilidade de P promoveu melhor desempenho fotossintético de plantas jovens de cafeeiro, independente da disponibilidade hídrica. Essa resposta foi ocasionada pela maior atividade fotoquímica e bioquímica da fotossíntese e também pela maior abertura estomática.

Em condição de déficit hídrico, as plantas submetidas à alta disponibilidade de P apresentaram melhor aclimatação do metabolismo de carbono, com aumento na disponibilidade de açúcares solúveis após a reidratação. Tanto em condições de boa disponibilidade hídrica como sob déficit hídrico controlado ou suspensão da rega, as plantas do tratamento com alta disponibilidade de P exibiram maior produção de fitomassa, motivada pela maior atividade fotossintética.

Em relação à hipótese dessa pesquisa, a mesma foi parcialmente corroborada uma vez que o efeito benéfico da alta disponibilidade de P ocorreu de forma independente à condição hídrica do solo e o efeito do déficit hídrico na produção de matéria seca dos cafeeiros foi em geral similar com a variação da disponibilidade de P.

6 REFERÊNCIAS

ALAM, S. M. Nutrient uptake by plants under stress conditions. In: PESSARAKLI, M. (ed), **Handbook of plant and crop stress**. New York: Marcel Dekker, p. 285-313, 1999.

AMARAL, L.I.V.; COSTA, P.M.F.; AIDAR, M.P.M.; GASPAR, 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.

ANGELOCCI, L.R. **Água na planta e trocas gasosas/energéticas com a atmosfera**: introdução ao tratamento biofísico. Piracicaba: L.R. Angelocci, 2002. 268p.

BAKER, N.R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. **Annual Review of Plant Biology**, v.59, p. 89-113, 2008.

BAKER, N.R.; ROSENQVIST, E. Application of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. **Journal of Experimental Botany**, v.55, p. 1607-1621, 2004.

BARLOW, E.W.R. Water relations of expanding leaves. **Australian Journal of Plant Physiology**, v.13, p. 45-58, 1986.

BARROS, U.V. Recuperação de cafeeiros com aplicação corretiva de adubo fosfatado em plantas sem fósforo na cova de plantio. In: Congresso Brasileiro de Pesquisas Cafeeiras, 26. 2000, Marília. **Resumos expandidos...** 2000, p.64-66.

BASU, P.S.; SHARMA, A.; GARG, I.D.; SUKUMARAN, N.P. Tuber sink modifies photosynthetic response in potato tuber under water stress. **Environmental and Experimental Botany,** v.42, p. 25-39, 1999.

BATAGLIA, O.C.; FURLANI, A.M.C.; TEIXEIRA, J.P.F.; FURLANI, P.R.; GALLO, J.R. **Métodos de análise química de plantas**. Campinas: Instituto Agronômico, Campinas, 1983.41p. (Boletim Técnico, 78).

BEGG, J.E.; TURNER, N.C.; KRAMER, P.J. Morphological adaptations of leaves to water stress. In: TURNER, N.C., KRAMER, P.J. **Adaptation of plants to water and high temperature stress.** New York: John Wiley and Sons. p. 33-42, 1980.

BERRY, J.A.; DOWNTON, W.J.S. Environmental regulation of photosynthesis. In: GOVINDJEE, E. **Photosynthesis: development, carbon metabolism, and plant production**. v.2, p. 306-308, 1982.

BHAGWAT, A.S. Activation of spinach ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase by inorganic phosphate. **Plant Science Letters**, v.23, p. 197-206, 1981.

BIDDULPH, O.; WOODBRIDGE, C.G. The uptake of phosphorus by bean plants with particular reference to the effects of iron. **Plant Physiology**, v.27, p. 431-444, 1952.

BIELESKI, R.L.; TURNER, 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.

BILGER, W., SCHREIBER, U. & BOCK, M. Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. **Oecologia**, v.102, p. 425-432, 1995.

BOHNERT, H.J; NELSON, D.E.; JENSEN, R.G. Adaptations to environmental stresses. **Plant, Cell and Environment**, v.7, p. 1099-1111, 1995.

BOLHÀR-NORDENKAMPF HR, ÖQUIST GO. Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research. In: HALL, D.O.; SCURLOCK, J.M.O.; BOLHÀR-NORDENKAMPF. H.R.; LEEGOOD, R.C., LONG, S.P. (Ed.). **Photosynthesis and production in a changing environment: a field and laboratory manual**. London: Chapman e Hall, 1993. p.193-206.

BORGES, I.B.; LANA R.M.Q.; OLIVEIRA, S.A.; MELO B.; BORGES E.N. Estado nutricional de lavouras de café na região do Alto Paranaíba – MG. **Bioscience Journal**, v.20, p. 197-206, 2004.

BOTA, J.; MEDRANO, H.; FLEXAS, J. Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and RuBP content under progressive water stress? **New Phytologist**, v.162, p. 671-681, 2004.

BROOKS, A. Effect of phosphorus nutrition on ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activation, photosynthetic quantum yield and amounts of some Calvin cycle metabolites in Spinach leaves. **Australian Journal of Plant Physiology**, v.13, p. 221-237, 1986.

BUTLER, W.L. Chlorophyll fluorescence: a probe for electron transfer and energy transfer. In: TREBST, A.; AVRON, M. (Eds). **Encyclopedia of plant physiology**. New York : n.i.,. v.5, p.149-167, 1977.

CAI, C.T.; CAI, Z.Q.; YAO, T.Q.; QI, X. Vegetative growth and photosynthesis in coffee plants under different watering and fertilization managements in Yunnan, SW China. **Photosynthetica**, v.45, p. 455-461, 2007.

CAI, Z.Q.; CHEN, Y.J.; GUO, Y.H.; CAO, K.F. Responses of two field-grown coffee species to drought and re-hydration. **Photosynthetica**, v.43, p. 187-193, 2005.

CARLESSO, R. Absorção de água pelas plantas: água disponível versus extraível e a produtividade das culturas. **Ciência Rural**, v.25, p.183-188, 1995.

CHARLES, S.A.; HALLIWELL, B. Properties of freshly purified and thiol-treated spinach chloroplast fructose bisphosphatase. **Biochemical Journal**, v.185, p. 689-693, 1980.

CHAVES, M.M.; PEREIRA, J.S.; MAROCO, J.; RODRIGUES, M.L.; RICARDO, C.P.P., OSÓRIO, M.L.; CARVALHO, I.; FARIA, T.; PINHEIRO, C. How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. **Annals of Botany**, v.89, p. 907-916, 2002.

CHAVES, M.M. Effects of water deficit on carbon assimilation. **Journal of Experimental Botany**, v.42, p. 1-16, 1991.

CHAVES, M.M.; OLIVEIRA, M.M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. **Journal of Experimental Botany**, v.55, p. 2365-2384, 2004.

CLAUSSEN, J. W. Acclimation abilities of three tropical rainforest seedlings to an increase in light intensity. **Forest Ecology and Management**, v.80, p. 245:255, 1996.

CLEMENTE, F.M.V.T.; CARVALHO, J.G.; 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.

CORNIC, G. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture – not by affecting ATP synthesis. **Trends in Plant Science,** v.5, p. 187-188, 2000.

CORNIC, G.; GHASHGHAIE, J.; GENTY, B.; BRIANTAIS, J.M. Leaf photosynthesis is resistant to a mild drought stress. **Photosynthetica**, v.27, p. 295-309, 1992.

CORRÊA, J. B.; REIS JÚNIOR, R. A.; CARVALHO, J. G. de; GUIMARÃES, P. T. G. Avaliação da fertilidade do solo e do estado nutricional de cafeeiros do sul de Minas Gerais. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 25, p. 1279-1286, 2001.

COSGROVE, D.J. Expansive growth in plants cells. **Plant Physiology and Biochemistry,** v.38, p. 109-124, 2000.

CRITCHLEY, C. Photoinhibition. In: RAGHAVENDRA, A.S. **Photosynthesis**: **a comprehensive treatise**. Cambridge: Cambridge University Press. 1998. cap. 20, p. 264-272.

DAMATTA, F.M.; MAESTRI, M.; BARROS, R.S. Photosynthetic performance of two coffee species under drought. **Photosynthetica**, v.34, p. 257-264, 1997.

DAMATTA, F.M.; LOOS, R.A.; SILVA, E.A.; LOUREIRO, M.E. Limitations to photosynthesis in *Coffea canephora* as a result of nitrogen and water availability. **Journal of Plant Physiology**, v.159, p. 975-981, 2002a.

DAMATTA, F.M.; LOOS, R.A.; SILVA, E.A.; LOUREIRO, M.E, DUCATTI, C. Effects of soil water deficit and nitrogen nutrition on water relations and photosynthesis of pot-grown *Coffea canephora* Pierre. **Trees - Structure and Function.**, v.16, p. 555-558, 2002b.

DAMATTA, F.M.; CHAVES, A.R.M.; PINHEIRO, H.A.; DUCATTI, C.; LOUREIRO M.E. Drought tolerance of two field-grown clones of *Coffea canephora*. **Plant Science**, v.164, p. 111-117, 2003.

DAVIES, W.J.; ZHANG, J. Root signals and the regulation of growth and development of plant in drying soil. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.42, p. 55-76, 1991.

DEALMEIDA, A.A.F.; MAESTRI, M. Characteristics of slow chlorophyll fluorescence emission in four *Coffea arabica* genotypes submitted to water stress. **Photosynthetica**, v.32, p. 161-169, 1996.

DIAS, P.C.; ARAUJO, W.L.; MORAES, G.A.; BARROS, R.S.; DAMATTA, F.M. Morphological and physiological responses of two coffee progenies to soil water availability. **Journal of Plant Physiology**, v.164, p. 1639-1647, 2007.

DEMMIG, B.; BJÖRKMAN, O. Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77 K) and photon yield of O_2 evolution in leaves of higher plants. **Planta**, v.171, p. 171-184, 1987.

DICKSON, R.E. Assimilate distribution and storage. In: RAGHAVENDRA, A.S. (ed). **Physiology of trees**. John Wiley & Sons, p. 51-85, 1991.

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.

ESSIGMANN, B., GULER, S., NARANG, R.A., LINKE, D., BENNING, C. Phosphate availability affects the thylakoid lipid composition and the expression of SQD1, a gene required for sulfolipid biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v.95, p. 1950-1955, 1998.

FAGERIA, N.K.; BALIGAR, V.C.; JONES, C.A. **Growth and mineral nutrition of field crops**. New York: Marcel Dekker, 1997. 662p.

FAGERIA, N.K.; BARBOSA FILHO, M.P.; STONE, L.F. Nutrição de fósforo na produção de feijoiro. In: YAMADA, T.; ABDALLA, S.R.S. **Fósforo na agricultura brasileira**, Piracicaba: Potafos, p. 435-455, 2004.

FARQUHAR, G.D.; SHARKEY, T.D. Stomatal conductance and photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology**, v.33, p. 317-345, 1982.

FAZUOLI, LC; GALLO, PB; CERVELLINI, GS; 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; DeMARIA, I.C.; FURLANI, A.M.C. **Instruções agrícolas para as principais culturas econômicas**, Campinas: IAC, p.59-63, 1998 (Boletim nº. 200).

FLIEGE, R.; FLÜGGE, U.I.; WERDAN, K.; HELDT, H.W. Specific transport of inorganic phosphate, 3-phosphoglycerate and triosephosphates across the inner membrane of the envelope in spinach chloroplasts. **Biochimica et Biophysica Acta**, v.502, p. 232-247, 1978.

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.

FLUGGE, U.I. Physiological function and physical characteristics of the chloroplast phosphate translocator. In: J BIGGINS, **Progress in Photosynthesis Research**, Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers, v.3. p. 739-746, 1987.

FREDEEN, A.L.; RAO, I.M.; TERRY, N. Influence of phosphorus nutrition on growth and carbon partitioning in *Glycine max*. **Plant Physiology**, v.89, p. 225-230, 1989.

FOYER, C.H.; WALKER, D.A. Regulation of photosynthesis in isolated spinach chloroplasts during orthophosphate limitation. **Biochimica et Biophysica Acta**, v.894, p. 552-561, 1987.

FOYER, C.H.; GALTIER, N. Source-sink interaction and communication in leaves. In: ZAMSKI, E.; SCHAFFER, A.A. (ed). **Photoassimilate distribution in plants and crops:** source-sink relationships. New York, p. 311-340, 1996.

GNIAZDOWSKA, A.; SZAL, B.; RYCHTE, A.M. The effect of phosphate deficiency on membrane phospholipid composition of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) roots. **Acta Physiologiae Plantarum**, v.21, p. 263-269, 1999.

GOLBERG, A. D.; RENARD, C.; LANNOYE, R.; LEDENT, J. F. Effects and after-effects of water stress on chlorophyll fluorescence transientsin *Coffea canephora* Pierre and *Coffea arabusta* Capot and Aké Assi. **Café Cacao Thé**, v.32, p.11-16, 1988.

GONÇALVES, M. R. PASSOS. C, A, M. Crescimento de cinco espécies de eucalipto submetidas a déficit hídrico em dois níveis de fósforo, **Ciência Florestal**, v.10, p. 145-161, 2004.

GRANT, C. A.; FLATEN, D. N.; TOMASIEWICZ, D. J.; SHEPPARD, S. C. The importance of early season phosphorus nutrition. **Canadian Journal of Plant Science**, v.81, p. 211-224, 2001.

GUERRA, A.F. ROCHA, O. C.; RODRIGUES, G. C.; SANZONOWICZ, C.; MERA, A. C.; CORDEIRO, A. Aprimoramento do sistema de produção de café (*Coffea arabica* L.) irrigado do cerrado. In: Simpósio de Pesquisa dos Cafés do Brasil, 5., 2007, Águas de Lindóia, **Resumos expandidos...** CBP&D/Café, 2007, cd-rom.

GUIMARÃES, P.T.G.; GARCIA, A.W.R.; ALVAREZ V., V.H.; PREZOTTI, L.C.; VIANA, A.S.; MIGUEL, A.E.; MALAVOLTA, E.; CORRÊA, J.B.; LOPES,A.S.; NOGUEIRA, F.D.; MONTEIRO, A.V.C. Cafeeiro. In: RIBEIRO, A.C.; GUIMARÃES, P.T.G.; ALVAREZ V., V.H. (Eds.). **Recomendações para o uso de corretivos e fertilizantes em Minas Gerais** - 5ª Aproximação. Viçosa: Comissão de Fertilidade do Solo do Estado de Minas Gerais, p.289-302, 1999.

HALIM, R.A.; BUXTON, D.R.; HATTENDORF, M.J. Water stress effects on alfalfa forage quality after adjustment for maturity differences. **Agronomy Journal**, v. 81, p.189-194, 1989.

HART, A.L.; GREER, D.H. Photosynthesis and carbon export in white clover plants grown at various levels of phosphorus supply. **Plant Physiology**, v.73, p. 46-51, 1988.

HELDT, H.W.; CHON, C.J.; MARONDE, D.; HEROLD, A.; STANKOVIC, A.Z.; WALKER, D.A.; KRAMINER, A.; KIRK, M.R.; HEBER, U. Role of orthophosphate and other factors in the regulation of starch formation in leaves and isolated chloroplasts. **Plant Physiology,** v.59, p. 1146-1155, 1977.

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.

HOLBROOK, G.P.; KEYS, A.J. Evidence for recycling of inorganic phosphate by wheat chloroplasts during photosynthesis at air levels of CO_2 and O_2. **Journal of Plant Physiology**, v.160, p. 1351-1360, 2003.

HSIAO, T.C. Plant responses to water stress. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.24, p. 519-570, 1973.

HUBHRA, S.; 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. **Physiologia Plantarum**, v.48, p. 445-448, 2004.

JACOB, J.; LAWLOR, D.W. Stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in phosphate deficient sunflower, maize and wheat plants. **Journal of Experimental Botany**, v.42, p. 1003-1011, 1991.

JACOB, J.; LAWLOR, D.W. Dependence of photosynthesis of sunflower and maize leaves on phosphate supply, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase oxygenase activity, and ribulose-1,5-bisphosphate pool size. **Plant Physiology**, v.98, p. 801-807, 1992.

JACOB, J.; LAWLOR, D.W. *In vivo* photosynthetic electron transport does not limit photosynthetic capacity in phosphate-deficient sunflower and maize leaves. **Plant, Cell and Environment**, v.16, p. 785-795, 1993.

JIA, H.; LU, C. Effects of absisic acid on photoinhibition in maize plants. **Plant Science**, v.165, p.1403-1410, 2003.

JONES, H.G. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. **Journal of Experimental Botany**, v.49, p. 387-398, 1998.

KAISER, W.M. Effects of water deficit on photosynthetic capacity. **Physiologia Plantarum**, v.71, p. 142-149, 1987.

KANECHI, M.; UCHIDA, N.; YASUDA, T.; YAMAGUCHI, T. Non-stomatal inhibition associated with inactivation of Rubisco in dehydrated coffee leaves under unshaded and shaded conditions. **Plant and Cell Physiology**, v.37, p. 455-460, 1996.

KAUFMANN, M.R. Evaluation of the pressure chamber method for measurement of water stress in citrus. **Proceedings of the American Society for Horticultural Science**, v.93, p. 186-190, 1968.

KOZLOWSKI, T.T.; PALLARDY, S.G. **Physiology of woody plants**. San Diego: Academic Press, 1997, 427p.

KRALL, J.P.; EDWARDS, G.E. Relationship between photosystem II activity and CO2, fixation in leaves. **Physiologia Plantarum**, v.86, p. 180-187, 1992.

KRAMER, P.J.; BOYER, J.S. **Water relations of plants and soils**. San Diego: Academic Press, 495p, 1995.

KRAMER, P.J. Drought stress, and the origins of adaptations. In: TURNER, N.C.; KRAMER, P.J. (ed). **Adaptation of plants to water and high temperature stress**. New York, Wiley, p. 7-22, 1980.

KRAUSE, G.H.; WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 42, p. 313-349, 1991.

KRON, A.P.; SOUZA, G.M.; RIBEIRO, R.V. Water deficiency at different developmental stages of *Glycine max* can improve drought tolerance. **Bragantia**, v.67, p.43-49, 2008.

KUMAR, A.; SINGH, D.P. Use of physiological indices as a screening technique for drought to tolerance in oilseed Brassica species. **Annals of Botany**, v.81, p. 413-420, 1998.

LAING, W.A.; STITT, M.; HELDT, H.W. Control of CO_2 fixation. Changes in the activity of ribulosephosphate kinase and fructose and sedoheptulose-bisphosphatase in chloroplasts. **Biochimica et Biophysica Acta**, v.637, p. 348-359, 1981.

LAMBERS, H.; CHAPIN, F.S.; PONS, T.L. **Plant physiological ecology**. Springer-Verlag, New York, 1998, 356p.

LAWLOR, D.W. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. **Annals of Botany**, v.89, p. 871-885, 2002.

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.

LEEGOOD, R.C. Primary photosynthate production: physiology and metabolism. In: ZAMSKI E, SCHAFFER AA (eds), Photoassimilate distribution in plants and crops. **Source-sink relationships**, p. 21-42. Marcel Dekker, New York, 1996.

LEEGOOD, R.C.; FURBANK, R.T. Stimulation of photosynthesis by 2% oxygen at low temperatures is restored by phosphate. **Planta**, v.168, p. 84-93, 1986.

LICHTENTHALER, H.K.; WELLBURN, A.R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. **Biochemistry Society Transactions**, v.11, p. 591-592, 1983.

LIMA, A.L.S.; DA MATTA, F.M.; PINHEIRO, H.A.; TÓTOLA, M.R.; LOUREIRO, M.E. Photochemical responses and oxidative stress in two clones of *Coffea canephora* under water deficit conditions. **Environmental and Experimental Botany**, v.47, p. 239-247, 2002.

LIU, F.; JENSEN, C.R.; ANDERSEN, M.N. Hydraulic and chemical signals in the control of leaf expansion and stomatal conductance in soybean exposed to drought stress. **Functional Plant Biology**, v.30, p. 65-73, 2003.

LÓPEZ-BUCIO, J.L.; HERNANDEZ-ABREU, E.; SÁNCHEZ-CALDERÓN, L.; NIETO JACOBO, M.F.; SIMPSON, J.; HERRERA-ESTRELLA, L. Phosphate availability alters architecture and cause changes in hormone sensitivity in the *Arabidopsis* root system. **Plant Physiology**, v.129, p. 244-256, 2002.

LYNCH, J.; LÄUCHLI, A.; EPSTEIN, E. Vegetative growth of the common bean in response to phosphorus nutrition. **Crop Science**, v.31, p. 380-387, 1991.

MALAVOLTA, E. **Elementos de nutrição mineral de plantas**. Piracicaba: Editora Ceres, 1980. 251p.

MALAVOLTA, E. Nutrição, adubação e calagem para o cafeeiro. In: RENA, A.B.; MALAVOLTA, E.; ROCHA, M.; YAMADA, T. (Ed.). **Cultura do cafeeiro: fatores que afetam a produtividade**. Piracicaba: Potafos, 1986. p. 136-274.

MALAVOLTA, E.; VITTI, G.C.; OLIVEIRA, S.A. de. **Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações**. 2. ed. Piracicaba: Associação Brasileira para Pesquisa da Potassa e do Fosfato, 1997. 319 p.

MALAVOLTA, E.; YAMADA, T.; GUIDOLIN, J.A. **Nutrição e adubação do cafeeiro**. Piracicaba: Instituto da Potassa e Fosfato, 1981. 224p.

MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. London: Academic Press, 2002. 889p.

MARCUZZO, K.V.; MELO, B.; TEODORO, R.E.F.; LANA, R.M.Q.; GUIMARÃES, P.T.G.; SEVERINO, G.M. Fontes e doses de fósforo na fase de formação do cafeeiro, em solos sob vegetação de cerrado. In: Congresso Brasileiro de Pesquisas Cafeeiras, 28., 2002, Rio de Janeiro. **Trabalhos Apresentados**... Caxambu: Mapa/Procafé, 2002. p. 312-313.

MARTINEZ, H.E.P.; MENEZES, J.F.S.; SOUZA, R.B.; VENEGAS, V.H.A.; GUIMARÃES, P.T.G. Faixas críticas de macro e micronutrientes para o cafeeiro em diferentes regiões do Estado de Minas Gerais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 38, p. 703-713, 2003.

McCREE, K.J.; FERNÁNDEZ, C.J. Simulation model for studying physiological water stress responses of whole plants. **Crop Science**, v.29, p. 353-360, 1989.

MELO, B.; MARCUZZO, K.V.; TEODORO, R.E.F.; CARVALHO, H.P.; GONÇALVES, M.V. Concentrações de macronutrientes em folhas de cafeeiro, em função de fontes e doses de fósforo, em solo de cerrado de Patrocínio-MG. **Bioscience Journal**, v.21, p. 47-57, 2006.

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.

MENGEL, K.; KIRKBY, E.A. **Principles of plant nutrition**. London: Kluwer Academic, 2001, 849p.

MIMURA, T.; SAKANO, K.; SHIMMEN, T. Studies on the distribution, retranslocation and homeostasis of inorganic phosphate in barley leaves. **Plant, Cell and Environment**, v.19, p. 311-320, 1996.

MISHRA, G.; ZHANG, W.; DENG, F.; ZHAO, J.; WANG, X. A bifurcating pathway directs abscisic acid effects on stomatal closure and opening in *Arabidopsis*. **Science**, v.312, p. 264-266, 2006.

MOUATT, M.C.H.; NES, P. Influence of soil water content on the supply of phosphate to plants. **Australian Journal of Soil Research**, v.24, p. 435-440, 1986.

NAFZIGER, E.D.; KOLLER, H.R. Influence of leaf starch concentration on CO_2 assimilation in soybean. **Plant Physiology**, v.57, p. 560-563, 1976.

NAKANO, H.; MURAMATSU, S.; MAKINO, A.; MAE, T. Relationship between the suppression of photosynthesis and starch accumulation in the pod-removed bean. **Australian Journal Plant of Physiology**, v.27, p. 167-173, 2000.

NEUMANN, P.M. The role of cell wall adjustment in plant resistance to water deficits. **Crop Science**, v.35, p. 1258-1266, 1995.

NELSON, C.J.; MOSER, L.E. Plant factors affecting forage quality. In: FAHEY JR., G.C. (Ed.) **Forage quality, evaluation and utilization**. Madison: American Society of Agronomy. p. 115-154, 1994.

NOBEL, P.S. **Physicochemical and environmental plant physiology.** San Diego: Academic Press, 1999. 474p.

NOVAIS, R. F.; SMYTH, T. J. **Fósforo em solo e planta em condições tropicais**. Viçosa: UFV, 1999. 399p.

NUNES, F.N.; NOVAIS, R.F.; SILVA, I.R.; GEBRIM, F.O. SÃO JOSÉ, J.F.B. Fluxo difusivo de ferro em solos sob influência de doses de fósforo e de níveis de acidez e umidade. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v.28, p. 423-429, 2004

OUTLAW, W.H. Integration of cellular and physiological functions of guard cells. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v.22, p. 503-529, 2003.

PAIVA, R.; OLIVEIRA, L.E.M. **Fisiologia e Produção Vegetal**. Lavras. Ed. UFLA, 2006. 104 p.

PARRY, A.D. Abscisic acid metabolism. In: LEA, P.J. (ed.). **Enzymes of secondary metabolism**. London, Academic Press, p. 381-402, 1993.

PEDROSA, A.W. **Tolerância diferencial e eficiência nutricional de café arábica em relação à deficiência de zinco** - 2008. 117p. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia). Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.

PELLESCHI, S.; ROCHER, J.P.; PRIOUL, J.L. Effect of water restriction on carbohydrate metabolism and photosynthesis in mature maize leaves. **Plant, Cell and Environment**, v.20, p. 493-503, 1997.

PIETERS, A.J.; PAUL, M.J.; LAWLOR, D.W. Low sink demands limits photosynthesis under *Pi* deficiency. **Journal of Experimental Botany**, v.52, p. 1083-1091, 2001.

PIMENTEL, C.; HEBERT, G.; VIEIRA DA SILVA, J. Effects of drought on O2 evolution and stomatal conductance of beans at the pollination stage. **Journal of Experimental Botany**, v.42, p.155-162 1999.

PIMENTEL, C. **A relação da planta com a água**. Seropédica, Edur, 2004, 191p.

PINHEIRO, H.A.; DAMATTA, F.M.; CHAVES, A.R.M.; FONTES, E.P.B.; LOUREIRO, M.E. Drought tolerance in relation to protection against oxidative stress in clones of *Coffea canephora* subjected to long-term drought. **Plant Science**, v.167, p. 1307-1314, 2004.

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.

PLESNICAR, M.; KASTORI, R. PETROVIC, N.; PANKOVIC, D. Photosynthesis and chlorophyll fluorescence in sunflower (*Helianthus annuus* L.) leaves as affected by phosphorus-nutrition. **Journal of Experimental Botany**, v.45, p. 919-924, 1994.

POPOVA, L.P.; OUTLAW JR., W.H.; AGHORAM, K.; HITE, D.R.C. Abscisic acid - an intraleaf water-stress signal. **Physiologia Plantarum**, v.108, p. 376- 381, 2000.

PORTIS, A.R. Regulation of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase oxygenase activity. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.43, p. 415-437, 1992.

PRADO, R.M.; NASCIMENTO, V.M. Nutrição mineral. In: PRADO R.M. et al. **Manejo da adubação do cafeeiro no Brasil**. Ilha Solteira: FEIS/Unesp. 2003, p.13-39.

PRAXEDES, S.C.; DAMATTA, F.M.; LOUREIRO, M.E.; FERRÃO, M.A.G.; CORDEIRO, A.T. Effects of long-term soil drought on photosynthesis and carbohydrate metabolism in mature robusta coffee (*Coffea canephora* Pierre var. kouillou) leaves. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v.56, p. 263-273, 2006.

QUICK, W.P., SIEGL, G., FEIL, R. STILT, M. Short-term water stress leads to stimulation of sucrose synthesis by activating sucrose-phosphate synthase. **Planta**, v.177, p. 535–546, 1989.

QUICK, W.P.; STITT, M. An examination of the factors contributing to non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in barley leaves. **Biochimica et Biophysica Acta**, v.977, p. 287–296, 1989.

RADIN, J. W.; BOYER, J. S. Control of leaf expansion by nitrogen nutrition in sunflower plants: role of hydraulic conductivity and turgor. **Plant Physiology**, v.69, p. 771-775, 1982.

RADIN, J. W.; EIDENBOCK, M. P. Hydraulic conductance as a factor limiting leaf expansion of phosphorus-deficient cotton plants. **Plant Physiology**, v.75: 372-377, 1984

RADIN, J.W.; EIDENBOCK, M.P. Carbon accumulation during photosynthesis in leaves of nitriogen- and phosphorus-stressed cotton. **Plant Physiology**, v.82, p. 869-871, 1986.

RADIN, J.W.; MATTHEWS, M.A. Water transport properties of cortical cells in roots of nitrogen- and phosphorous-deficient cotton seedlings. **Plant Physiology**, v.89, 264-268, 1989.

RAGHOTHAMA, K.G. Phosphate acquisition. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.50, p. 665-693, 1999.

RAIJ, B.V; ANDRADE, J.C.; CANTARELLA, H.; QUAGGIO, J.A. **Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais.** Campinas: Instituto Agronômico, 2001. 284p.

RAO, I.M.; TERRY, N. Leaf phosphate status, photosynthesis, and carbon partitioning in sugar-beet. I. Changes in growth, gas-exchange, and Calvin cycle enzymes. **Plant Physiology**, v.90, p. 814-819, 1989.

REBELLE, F.; RICHARD, B.; ROLAND, D. Is the cytosolic *Pi* concentration a limiting factor of plant cell respiration? **Plant Physiology**, v.74, p. 355-359, 1984.

REIS JR., R.A.; MARTINEZ, H.E.P. Adição de Zn e absorção, translocação e utilização de Zn e P por cultivares de cafeeiro. **Scientia Agrícola**, v.59, p.537-542, 2002.

RENA, A.B.; MALAVOLTA, E. ROCHA, M.; YAMADA. **Cultura do cafeeiro: fatores que afetam a produtividade.** Piracicaba: Potafós, 1986, 447p.

RENA, A. B.; MAESTRI, M. Relações hídricas no cafeeiro. **ITEM**, v.48, p. 64-73, 2000.

REUTER, D.J.; ROBINSON, J.B. **Plant analysis**: an interpretation manual. 2a ed. Melboune: Inkata, 1988. 211p.

RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; OLIVEIRA, R.F. Growth and leaf temperature effects on photosynthesis of sweet orange plants infected with *Xylella fastidiosa*. **Plant Pathology**, v.53, p. 334-340, 2004.

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.49, p.215-222, 2009.

ROSSIELLO, R.O.P.; FERNANDES, M.S.; FLORES, J.P.O. Efeitos da deficiência hídrica sobre o crescimento e a acumulação de carboidratos solúveis de milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.16, p. 561-566, 1981.

RYCHTER, A.M.; RAO, I.M. Role of phosphorus in photosynthetic carbon metabolism. In: PESSARAKLI, M. **Handbook of photosynthesis.** Boca Raton: CRC Press. 2005, p.123-148.

SANTINATO, R.; FERNANDES, A.L.T.; FERNANDES, D.R.; **Irrigação na cultura do café**; 2ªed.; Belo Horizonte, 2008, 476p.

SANTOS, M.G. **Aplicação foliar de fósforo, metabolismo fotossintético e produtividade do feijoeiro comum sob déficit hídrico**. 2005. 74p. Tese (Doutorado em Fitotecnia) – Universidade de São Paulo, Piracicaba.

SANTOS, M.G.; RIBEIRO, R.V.; OLIVEIRA, R.F.; PIMENTEL, C. Gas exchange and yield response to foliar phosphorus supplying in *Phaseolus vulgaris* under drought. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.16, p. 171-179, 2004.

SANTOS, M.G.; RIBEIRO, R.V.; OLIVEIRA, R.F.; 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, 2006a.

SANTOS, M.G.; RIBEIRO, R.V.; TEIXEIRA, M.G.; OLIVEIRA, R.F.; PIMENTEL, C. Foliar phosphorus supply on CO_2 assimilation in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under water deficit. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.18, p. 407-411, 2006b.

SCHACHTMAN, D.P.; REID, R.J.; AYLING, S.M. Phosphorus uptake by plants: from soil to cell**. Plant Physiology**, v.116, p. 447-453, 1998.

SCHREIBER, U.; BILGER, W. Rapid assessment of stress effects on plant leaves by chlorophyll fluorescence measurements. In: TENHUNEN, J.D.; CATARINO, F.M.; LANGE O.L.; OECHEL, W.C. (Ed.). **Plant response to stress**. Berlin: Springer, 1987, p. 27-53.

SCHREIBER, U.; BILGER, W.; NEUBAUER, C. Chlorophyll fluorescence as a nonintrusive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In: SCHULZE, E.D.; CALDWELL, M.M. (Ed.). **Ecophysiology of photosynthesis**. Berlin: Springer, 1995. p. 49-70.

SHARKEY T.D. Evaluating the role of Rubisco regulation in photosynthesis of C3 plants. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, v.323, p. 435-448, 1989.

SILVA, V. A.; SANTINATO, R.; SERTÓTIO, R. A.; PUCCINELLI, L. F. R.; BERNARDES, C. R. Efeitos dos macro e micronutrientes (N, P, K, Ca, Mg, S, Zn, B, Cu, e Mn) na formação e produção do cafeeiro e solo latossolo vermelho amarelo fase arenosa (LVA) com cultivo anterior na região de Franca – SP. In: Congresso Brasileiro de Pesquisas Cafeeiras, 28., 2002, Rio de Janeiro. **Trabalhos Apresentados**... Caxambu: Mapa/Procafé, 2002. p. 130-132.

SIVAK, M.N.; WALKER, D.A. Photosynthesis *in vivo* can be limited by phosphate supply. **New Phytologist,** v.102, p. 499-512, 1986.

SMITH, F.W. The phosphate uptake mechanism. **Plant and Soil**, v.245, p. 105-114, 2002.

STEWART, C.R. Effect of wilting on carbohydrates during incubation of excised bean leaves in the dark. **Plant Physiology**, v.48, p. 792-794, 1971.

STITT, M. Fructose-2,6-bisphosphate as a regulatory molecule in plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.41, p. 153-185, 1990.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Plant Physiology**. 2.ed. Sunderland Massachusetts: Sinaver Associates, 1998. 792p.

TEZARA, W.; MITCHELL, V.J.; DRISCOLL, S.D.; LAWLOR, D.W. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. **Nature**, 401, 914–917, 1999.

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.

TURNER, N.C. Further progress in crop water relations. **Advances in agronomy**. Academic Press, New York, 1997, p. 293-337.

VAN HANDEL, E. Direct microdetermination of sucrose. **Analytical Biochemistry**, v.22, p. 280–283, 1968.

VAN KOOTEN, O.; SNEL, J.F.H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. **Photosynthesis Research**, v.25, p. 147-150, 1990.

VASSEY, T.L.; QUICK, W. P.; SHARKEY, T. D.; STITT, M. Water stress, carbon dioxide, and light effects on sucrose-phosphate synthase activity in *Phaseolus vulgaris*. **Physiologia Plantarum**, v.81, p. 37-44, 1991.

VASSEY, T.L.; SHARKEY, T.D. Mild water stress of *Phaseolus vulgaris* plants leads to reduced starch synthesis and extractable sucrose phosphate synthase activity. **Plant Physiology**, v.89, p. 1066-1070, 1989.

VON CAEMMERER, S. Biochemical Models of Leaf Photosynthesis, Techniques in Plant Sciences, **CSIRO Publishing**, Victoria, 165p, 2000.

VON CAEMMERER, S.; FARQUHAR, G.D. Some relationship between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. **Planta**, v.153, p. 376-387, 1981.

VU, J.C.V.; BAKER, J.T.; PENNANEN, A.H.; ALLEN JR., H.; BOWES, G.; BOOTE, K.J. Elevated CO_2 and water deficit effects on photosynthesis, ribulose bisphosphate carboxilase-oxygenase, and carbohydrate metabolism in rice. **Physiologia Plantarum**, v.103, p. 327-339, 1998.

WILLIAMSON, L.C.; RIBRIOUX, SP.; FITTER, A.H.; LEYSER, O.H.M. Phosphate availability regulates root system architecture in arabidopsis. **Plant Physiology**, v.126, p. 875-882, 2001.

WERTHERLEY, P. E. Studies in the water relations of cotton plant. I-The field measurement of water deficits in leaves. **New Phytologist**, v.49 p. 81-97, 1950.

YAMADA, T. **A nutrição mineral e a resistência das plantas às doenças**. Piracicaba: Potafós, 1995. 3 p. (Informações Agronômicas - Encarte Técnico, 72).

YORDANOV, I.; VELIKOVA, V.; TSONEV, T. Plant response to drought, acclimation, and stress tolerance. **Photosynthetica**, v.38, p. 171-186, 2000.

YORDANOV, I.; VELIKOVA, V.; TSONEV, T. Plant responses to drought and stress tolerance. **Bulgarian Journal of Plant Physiology,** Special Issue, p. 187-206, 2003.