



KAIO GONÇALVES DE LIMA DIAS

**NUTRIÇÃO, BIOQUÍMICA E FISIOLOGIA DE
CAFEIROS SUPRIDOS COM MAGNÉSIO**

**LAVRAS - MG
2015**

KAIO GONÇALVES DE LIMA DIAS

**NUTRIÇÃO, BIOQUÍMICA E FISIOLOGIA DE CAFEEIROS
SUPRIDOS COM MAGNÉSIO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo, área de concentração em Fertilidade do Solo e Nutrição de Plantas, para a obtenção do título de Doutor.

Orientador

Dr. Paulo Tácito Gontijo Guimarães

Coorientador

Dr. Antônio Eduardo Furtini Neto

**LAVRAS - MG
2015**

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Dias, Kaio Gonçalves de Lima.

Nutrição, bioquímica e fisiologia de cafeeiros supridos com
magnésio / Kaio Gonçalves de Lima Dias. – Lavras : UFLA, 2015.
118 p. : il.

Tese(doutorado)–Universidade Federal de Lavras, 2015.

Orientador(a): Paulo Tácito Gontijo Guimarães.

Bibliografia.

1. Nutrição do cafeeiro. 2. Escaldadura. 3. Fracionamento de
carboidratos. 4. Fotooxidação. 5. Trocas gasosas. I. Universidade
Federal de Lavras. II. Título.

KAIO GONÇALVES DE LIMA DIAS

**NUTRIÇÃO, BIOQUÍMICA E FISIOLOGIA DE CAFEEIROS
SUPRIDOS COM MAGNÉSIO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo, área de concentração em Fertilidade do Solo e Nutrição de Plantas, para a obtenção do título de Doutor.

APROVADA em 23 de fevereiro de 2015.

Dr. José Donizeti Alves UFLA

Dr^a. Adélia Azis Alexandre Pozza UFLA

Dr^a. Milene Alves de Figueiredo Carvalho UFLA

Orientador

Dr. Paulo Tácito Gontijo Guimarães

Coorientador

Dr. Antônio Eduardo Furtini Neto

**LAVRAS - MG
2015**

Aos meus avós Alarício e Sidinéia, que sempre ensinaram com exemplos o valor da simplicidade e humildade.

Aos meus pais, Silvio e Ligia por serem as pessoas que mais auxiliaram na formação de meu caráter e pela confiança depositada.

Aos meus irmãos, Breno Gonçalves de Lima Dias e Felipe Gonçalves de Lima Dias pelo auxílio e amizade.

A toda minha família em especial aos meus tios Selma e Tarcísio e ao meu primo Thiago pelos ensinamentos e exemplos de vida.

À minha namorada, Natália pelo apoio e compreensão.

Aos meus sobrinhos, Luiz Felipe e Miguel pela alegria e inspiração.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus, por sempre iluminar meu caminho e colocar nele pessoas especiais sem as quais não conseguiria esta conquista.

Ao Consórcio Pesquisa Café, à CAPES, ao CNPq e à FAPEMIG pelo apoio para a realização do presente trabalho.

Ao pesquisador Dr. Paulo Tácito Gontijo Guimarães, responsável direto por esta conquista, pela orientação na qual não mediu esforços e principalmente pela amizade e ensinamentos de vida.

Ao professor Dr. Antônio Eduardo Furtini Neto, pela co-orientação, oportunidade e confiança depositada.

Aos professores José Donizete Alves e Edson Pozza, pelo auxílio nos experimentos.

A todos os professores do Departamento de Ciência do Solo, pelos ensinamentos e contribuição para minha formação.

À Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais pelo apoio.

Ao gerente da Fazenda Experimental de Machado, Gilmar José Cereda, pelos ensinamentos e pela amizade.

Aos meus amigos, Davi, Bruno e Eduane pela amizade verdadeira.

A toda equipe da EPAMIG – Lavras, pelo auxílio e amizade.

Aos amigos Cesar, Helbert e Gustavo e a toda equipe do Laboratório de Fisiologia Vegetal pela ajuda nas coletas, avaliações e análises laboratoriais.

A todos os servidores e técnicos do DCS pela boa convivência e experiências.

Aos colegas de pós-graduação, pelo convívio, ajuda e troca de experiências por muitos momentos.

Muito Obrigado!

RESUMO GERAL

Sintomas de deficiência de magnésio têm sido cada vez mais frequentes em lavouras cafeeiras, principalmente naquelas que recebem adubações potássicas elevadas, evidenciados principalmente na face do sol poente, que recebe maiores irradiâncias. O presente trabalho foi realizado com o objetivo de avaliar os efeitos do magnésio (Mg) na nutrição mineral de mudas de cafeeiros (*Coffea arabica* L.) e sua relação com os processos fisiológicos, dinâmica de carboidratos e trocas gasosas sob diferentes níveis de irradiância. O experimento foi conduzido em condições controladas, em câmaras de crescimento, no Departamento de Fitopatologia da Universidade Federal de Lavras - UFLA. Foram utilizadas mudas de cafeeiros da cultivar Mundo Novo IAC 379/19. Os tratamentos consistiram na aplicação de cinco doses de Mg (0; 48; 96, 192 e 384 mg L⁻¹) e na exposição das mudas à dois níveis de irradiância (80 e 320 $\mu\text{mol f\u00f3ton m}^{-2} \text{s}^{-1}$). O delineamento experimental foi em blocos casualizados, em esquema fatorial 5x2, com 6 repetições sendo uma planta por unidade experimental, totalizando 60 parcelas. Houve grande restrição na absorção de K e Ca e maior absorção de P com o aumento das doses de Mg. As plantas que receberam as maiores doses de Mg apresentaram maior eficiência de absorção deste nutriente. Tanto a deficiência quanto o excesso de Mg causam aumentos nos teores de carboidratos, principalmente de sacarose nas folhas do cafeeiro. As folhas do cafeeiro apresentam maiores teores de sacarose, seguido pelos teores de frutose e glicose, os quais foram superiores aos de galactose. Em condições de deficiência ou excesso de Mg as folhas expostas às maiores irradiâncias acumulam mais carboidratos. O acúmulo de carboidratos nas folhas do cafeeiro causa aumento das atividades das enzimas antioxidantes, em função de uma maior produção de espécies reativas de oxigênio (EROs). Altos níveis de irradiância provocaram fotooxidação e sintomas de escaldadura nas folhas dos cafeeiros, de forma mais intensa nas plantas deficientes em Mg e naquelas que receberam doses excessivas deste nutriente. Estes sintomas de escaldadura apareceram somente em folhas velhas. Tanto as doses de Mg quanto os níveis de irradiância provocam alterações nas trocas gasosas do cafeeiro. Independente do nível de irradiância, a nutrição com Mg aumentou a produção de massa seca das plantas. O estudo mostrou que há uma relação íntima entre o complexo antioxidante do cafeeiro e o suprimento de Mg em função da irradiância a qual as plantas são submetidas, onde Mg funciona como agente atenuante do estresse oxidativo em condições de estresse causado pelo aumento da irradiância.

Palavras-chave: Nutrição do cafeeiro. Irradiância. Escaldadura. Fracionamento de carboidratos. Fotooxidação. Trocas gasosas.

GENERAL ABSTRACT

Magnesium deficiency symptoms have been increasingly frequent in coffee plantations, especially in those receiving high potassium fertilizing, evidenced mainly on the side of the setting sun, which receives higher irradiance. The present work was conducted with the objective of evaluating the effects of magnesium (Mg) over the mineral nutrition of coffee seedlings (*Coffea arabica* L.) and its relations with physiological processes, carbohydrate dynamics and gas exchanges with different levels of irradiance. The experiment was conducted under controlled conditions in growth chambers at the Department of Plant Pathology of the Universidade Federal de Lavras (UFLA). We used coffee seedlings of cultivar Mundo Novo IAC 379/19. The treatments consisted of the application of five doses of Mg (0, 48, 96, 192 and 384 mg L⁻¹) and the exposure of the plants to two levels of irradiance (80 and 320 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$). The experimental design was in randomized blocks using a 5x2 factorial arrangement, with six replicates and one plant per experimental unit, totalizing 60 plots. There was great restriction on the absorption of K and Ca, and higher absorption of P with the increasing in the doses of Mg. The plants that received the highest doses of Mg presented higher efficiency in absorbing this nutrient. Both deficiency and excess of Mg cause increases in the contents of carbohydrates, especially sucrose, in coffee leaves. The coffee leaves presented higher contents of sucrose, followed by the contents of fructose and glucose, which were superior to those of galactose. In conditions of Mg deficiency or excess, the leaves exposed to higher irradiances accumulate more carbohydrates. The accumulation of carbohydrates in coffee leaves causes increase in the activity of antioxidant enzymes, due to a higher production of reactive oxygen species (ROS). High levels of irradiance caused photo-oxidation and sun scald symptoms on the leaves, in a more intense manner on plants with Mg deficiency and on those that received excessive doses of this nutrient. These sun scald symptoms appeared only on old leaves. Both Mg doses and irradiance levels cause changes in gas exchange of the coffee plant. Independent of the irradiance level, nutrition with Mg increased plant production of dry mass. The study showed that there is a close relation between the antioxidant complex of the coffee plant and the supply of Mg in function of irradiance to which the plants are subjected, on which the Mg acts as a mitigating agent of oxidative stress under stressful conditions with the increasing in irradiance.

Keywords: Coffee nutrition. Irradiance. Sun scald. Carbohydrates partition. Photo-oxidation. Gas exchange.

SUMÁRIO

CAPÍTULO 1 INTRODUÇÃO GERAL.....	10
1 REFERENCIAL TEÓRICO.....	13
1.1 Aspectos ecofisiológicos do cafeeiro cultivado sob diferentes irradiâncias.....	13
1.2 Fotossíntese: Fotoinibição e Fotooxidação.....	17
1.3 Importância e disponibilidade do magnésio em lavouras cafeeiras.....	19
CAPÍTULO 2 ASPECTOS NUTRICIONAIS DE MUDAS DE CAFEEIROS SUBMETIDAS A DOSES DE MAGNÉSIO SOB DOIS NÍVEIS DE IRRADIÂNCIA.....	27
1 INTRODUÇÃO.....	30
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	32
3 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	35
3.1 Teores de nutrientes.....	35
3.2 Conteúdo de magnésio.....	42
3.3 Eficiência nutricional.....	43
3.4 Produção de massa seca.....	45
4 CONCLUSÕES.....	48
REFERÊNCIAS.....	49
CAPÍTULO 3 EFICIÊNCIA NUTRICIONAL DO MAGNÉSIO NA DINÂMICA DE CARBOIDRATOS E NO METABOLISMO ANTIOXIDANTE DE CAFEEIROS SUBMETIDOS A DOIS NÍVEIS DE IRRADIÂNCIA.....	56
1 INTRODUÇÃO.....	59
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	61
2.1 Carboidratos.....	63
2.2 Enzimas antioxidantes.....	64
2.3 Análises estatísticas.....	67
3 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	68
3.1 Teores de carboidratos.....	68
3.2 Particionamento de carboidratos.....	72
3.3 Metabolismo antioxidante.....	76
4 CONCLUSÕES.....	84
REFERÊNCIAS.....	85
CAPÍTULO 4 INFLUÊNCIA DO MAGNÉSIO NAS TROCAS GASOSAS DO CAFEEIRO EM DIFERENTES NÍVEIS DE IRRADIÂNCIA.....	92
1 INTRODUÇÃO.....	95
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	97
3 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	100
3.1 – Condutância estomática e temperatura foliar.....	100

3.2 Trocas gasosas.....	102
3.3 Eficiência de uso da água e eficiência instantânea de carboxilação.....	107
4 CONCLUSÕES.....	110
REFERÊNCIAS.....	111
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	117

CAPÍTULO 1 INTRODUÇÃO GERAL

Em seu centro de origem, o cafeeiro teve evolução natural em condições de sub-bosques, como uma planta obrigatoriamente de sombra. Sendo assim, a maior parte das progênies de populações naturais de *Coffea arábica* é severamente afetada quando cresce em condições não sombreadas. Entretanto, praticamente todas as cultivares atuais descendem de cafeeiros introduzidos e que foram submetidos, durante vários anos, a um ecossistema relativamente seco e sem sombreamento. A maior parte destas cultivares ainda preserva atributos fisiológicos de plantas sombreadas, mas pode tolerar a uma seca moderada e ao sol pleno (DAMATTA et al., 2007).

No Brasil e em diversos países produtores, houve uma drástica redução no cultivo de cafeeiros sombreados devido às baixas produtividades. A queda de produtividade nessas condições é resultado da excessiva competição entre as espécies por recursos minerais e em especial por água. O excessivo sombreamento reduz a assimilação de carbono e favorece o crescimento vegetativo em detrimento do crescimento reprodutivo (GOMES et al., 2008; STEIMAN; BITTENBENDER; IDOL, 2007; DAMATTA et al., 2004).

Estresses provocados por irradiâncias bem superiores ao ponto de saturação da cultura, têm sido frequentes sob condições tropicais, uma vez que, as cultivares atuais ainda preservam atributos fisiológicos de plantas sombreadas (RONQUIM, 2007). A exposição prolongada à luz solar plena, particularmente em folhas nas quais o metabolismo fotossintético tenha sido inibido por outros estresses, como altas temperaturas ou estresse hídrico, pode levar à fotoinibição crônica e à fotooxidação devido à maior geração de espécies reativas de oxigênio (EROs), que danificam o aparelho fotossintético. Os danos fotooxidativos, manifestados em folhas e em outros órgãos fotossintetizantes, como os frutos verdes, são conhecidos como escaldadura ou queima de sol. A

escaldadura vem se tornando um sério problema para cafeeiros cultivados a pleno sol, resultando em significativa redução na capacidade fotossintética das plantas e em perda de produtividade (OLIVEIRA et al., 2012; ROCHA et al., 2009; DAMATTA et al., 2007), o que vem sendo agravado pelas mudanças climáticas observadas mais recentemente.

Algumas espécies de plantas apresentam suficiente plasticidade de desenvolvimento para responder a uma gama de regimes de luz, porém mesmo para estas espécies existe um limite possível de aclimação da fotossíntese a diferentes níveis de irradiância. Características morfológicas e bioquímicas contrastantes controlam a absorção de luz em cafeeiros cultivados sob condições de sombreamento e a pleno sol (POMPELLI et al., 2010; DAMATTA et al., 2007; DAMATTA, 2004). Grande parte da proteção contra danos fotooxidativos se deve ao efetivo funcionamento de mecanismos fotoprotetores. Esses mecanismos são responsáveis, principalmente, por dissipar com segurança o excesso de energia luminosa absorvida, antes que ela danifique o organismo. As plantas possuem ainda, um sistema antioxidante, que reparam os danos causados no aparelho fotossintético, devido ao aumento na produção de espécies reativas de oxigênio (EROs) sob excesso de energia luminosa (POMPELLI et al., 2010). No entanto, o efetivo funcionamento destes mecanismos, em especial a fração da energia luminosa dissipada, depende da espécie, do nível de irradiância, das condições de crescimento, da temperatura do ambiente e do estado nutricional da planta (TAIZ; ZEIGER, 2009).

O magnésio (Mg) é um dos principais nutrientes minerais envolvidos na ativação enzimática. Numerosos processos fisiológicos e bioquímicos críticos para o crescimento e o desenvolvimento das plantas, são adversamente afetados pelo Mg. Resultados recentes de pesquisa demonstraram que plantas deficientes em Mg acumulam carboidratos na folhas e são mais susceptíveis aos danos fotooxidativos, dessa forma, sob níveis elevados de irradiância as plantas

possuem alto requerimento fisiológico de Mg (CAKMAK; YAZICI, 2010; CAKMAK; KIRKBY, 2008). No entanto, as deficiências de Mg têm sido comumente observadas em lavouras cafeeiras e associadas a solos ácidos (sem calagem) ou em situações que provocam desequilíbrio na relação entre Ca, Mg e K. Em adição, devido à baixa solubilidade e mobilidade no solo do calcário dolomítico, principal fonte de Mg utilizada na agricultura brasileira, os benefícios são obtidos à longo prazo e apenas na camada superficial do solo. O uso de fontes de Mg mais solúveis e com movimentação mais acentuada pode ser fundamental para o adequado fornecimento do nutriente.

Informações a respeito do papel da nutrição com Mg na fisiologia de cafeeiros expostos a diferentes níveis de irradiância, em particular do seu efeito sobre as características associadas ao processo fotossintético e à tolerância ao estresse por luz, permitiriam determinar se a deficiência do nutriente atua como fator de estresse que afeta mecanismos fotoprotetores e antioxidantes, bem como na capacidade fotossintética e a produtividade dos cafeeiros, e poderiam auxiliar na tomada de decisão quanto ao melhor manejo em relação ao Mg para a cultura cafeeira.

Esta pesquisa foi realizada com o objetivo de avaliar os efeitos do Mg na nutrição mineral de mudas de cafeeiros (*Coffea arabica* L.) e sua relação com processos fisiológicos, dinâmica de carboidratos e trocas gasosas sob diferentes níveis de irradiância.

1 REFERÊNCIAL TEÓRICO

1.1 Aspectos ecofisiológicos de cafeeiros cultivados sob diferentes irradiâncias

O cultivo de cafeeiros a pleno sol se tornou prática regular em diversas regiões, uma vez que o sombreamento excessivo, normalmente, reduz a taxa de assimilação de carbono e a produtividade (DAMATTA et al., 2007). Entretanto, o cafeeiro possui a menor assimilação líquida de CO₂ registrada para espécies lenhosas C₃ cultivadas sob clima tropical, que variam tipicamente de 4-11 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (LARCHER, 2000). Isso ocorre, principalmente, devido às limitações à fotossíntese impostas pelo suprimento de CO₂ (DAMATTA et al., 2007). A baixa capacidade fotossintética do cafeeiro constitui em um atributo fisiológico característico de plantas adaptadas geneticamente à sombra crescendo sob irradiância plena (RONQUIM, 2007). Sendo assim, as folhas do cafeeiro são saturadas por irradiâncias relativamente baixas, que variam de 300 a 700 $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Os frutos verdes do cafeeiro também se comportam de maneira semelhante às folhas, sendo a fotossíntese saturada por irradiâncias próximas a 500 $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (DAMATTA et al., 2007). As folhas externas dos cafeeiros recebem altas intensidades de irradiância, acima do ponto de saturação da fotossíntese. Em contrapartida, conforme se avança no interior do docel das plantas, as irradiâncias incidentes sobre as folhas é inferior ao ponto de saturação da fotossíntese, compensando a fotoinibição existente nas folhas externas. Isto também acontece em lavouras sombreadas ou adensadas.

O fluxo de fótons, em dias límpidos, pode atingir aproximadamente 2000 $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ no período da tarde (RONQUIM, 2007; LARCHER, 2000), sendo, portanto, comum a ocorrência de irradiâncias acima do ponto de saturação da fotossíntese. Normalmente, condições de alta irradiância ocorrem

em conjunto com elevadas temperaturas e alto déficit de pressão de vapor da atmosfera (DPV). Devido a essa grande sensibilidade estomática, a condutância estomática e conseqüentemente a taxa de assimilação de carbono, acompanha o progresso do DPV no decorrer do dia e ao longo do ano. Altos valores de DPV, como na estação seca em função da baixa precipitação e de temperaturas mais elevadas, causam déficit hídrico na planta e induzem o fechamento estomático para impedir a excessiva perda de água através da transpiração. Isso restringe o fluxo de CO₂ nas folhas, potencializando a ocorrência de fotoinibição e fotooxidação (TAIZ; ZEIGER, 2009), principalmente em dias claros e no período da tarde, quando o DPV e os níveis de irradiância atingem valores máximos (DAMATTA et al., 2007). É importante destacar que a escaldadura ocorre notadamente na face da linha de plantio voltada para o “sol da tarde” e de maneira mais intensa em regiões do cerrado (OLIVEIRA et al., 2012).

Maiores valores de fotossíntese, geralmente, são verificados em cafeeiros cultivados a pleno sol, quando o maior fluxo de fótons está associado ao menor DPV, como acontece na estação chuvosa (GOMES et al., 2008). Entretanto, mesmo na estação chuvosa sob condições mais favoráveis de DPV em relação à estação seca, a taxa de assimilação de carbono pode ser limitada pelo conjunto de condições climáticas adversas que ocorrem em dias claros. Ronquin (2007) em estudo conduzido na época das chuvas em lavoura cafeeira no estado de São Paulo, observou que dias mais claros, em comparação com dias nublados, apresentaram maiores temperaturas (27-33 °C), maiores valores DPV (2,5-3,5 KPa), níveis de irradiância mais elevados (1250 -2000 $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e menor condutância estomática.

Altas irradiâncias atuam como fator de estresse para o cafeeiro, visto que reduzem a eficiência fotoquímica do fotossistema II, causada pelo estresse em função do excesso de luz (fotoinibição), principalmente próximo ao meio dia, quando a irradiância e o DPV atingem o pico (RONQUIM, 2007). A

fotoinibição ocorre normalmente nesse horário em cafeeiros a pleno sol, quando as folhas ficam expostas a quantidades máximas de luz. Mesmo com redução dos níveis de irradiância ao final da tarde, o efeito acumulativo da depressão diária nas taxas fotossintéticas, causada pela fotoinibição, pode diminuir consideravelmente o acúmulo de biomassa ao final da estação de crescimento (TAIZ; ZEIGER, 2009).

Assim como o DPV, as altas temperaturas, normalmente acompanhadas de níveis elevados de irradiância, têm grande impacto sobre a assimilação de carbono e a transpiração. Temperaturas médias consideradas satisfatórias para a cafeicultura estão entre 18-22°C (CAMARGO, 1985). Temperaturas entre 28-33°C afetam a integridade de membranas em cloroplastos e aumentam a perda de carbono através da fotorrespiração, levando ao decréscimo geral na fotossíntese do cafeeiro (DAMATTA et al., 2007; RONQUIM, 2007; DRINNAN; MENZEL, 1995). Em adição, a redução na transpiração devido ao fechamento estomático como resultado do aumento do DPV sob temperaturas mais elevadas (ASSAD et al., 2004), impede o esfriamento evaporativo das folhas e a manutenção de temperaturas foliares adequadas sob condições de luz solar plena. Em lavouras irrigadas, a transpiração e, portanto, a evaporação de água pelas folhas é alta, porém em lavouras sob estresse hídrico, o fechamento estomático reduz o esfriamento evaporativo das folhas, intensificando os efeitos adversos do aumento na temperatura foliar sobre a assimilação de carbono.

A cafeicultura irrigada tem possibilitado a obtenção de produções satisfatórias em temperaturas médias anuais mais altas, entre 22-26°C (MATIELLO et al., 2010), permitindo a expansão da cultura para regiões com condições de temperatura antes consideradas marginais. Assim, as respostas dos cafeeiros às elevadas temperaturas possuem importantes implicações frente ao cenário de mudanças climáticas futuras, no qual é previsto o aumento da temperatura. Segundo Assad et al. (2004), se mantidas as atuais características

genéticas e fisiológicas das cultivares, o zoneamento para o cafeeiro no Brasil será modificado, mesmo considerando a irrigação e o aumento de 15% na precipitação pluvial. Regiões produtoras como Minas Gerais, Goiás, Paraná e São Paulo diminuirão a área apta ao cultivo em 73,4%, 35,4%, 45,2%, 72,7%, respectivamente, para uma expectativa de aumento da temperatura em até 5°C.

Com o aumento no sombreamento a produtividade do cafeeiro é reduzida em função da menor taxa de assimilação de carbono, limitada pelos baixos níveis de irradiância, e do maior estímulo ao crescimento vegetativo em detrimento do crescimento reprodutivo (DAMATTA et al., 2007; CHAVES et al., 2005; MORAIS et al., 2003). Cafeeiros sombreados apresentam, em geral, diminuição de pelo menos 20% na produtividade em relação a cafeeiros a pleno sol (GOMES et al., 2008). No entanto, o sombreamento diminui a possibilidade de ocorrer danos fotooxidativos, uma vez que diminui o fluxo de fótons, e contribui para a manutenção de outros fatores ambientais que podem beneficiar as trocas gasosas. Efeitos importantes do sombreamento sobre a fisiologia dos cafeeiros estão associados com a redução na velocidade do vento e nas flutuações de temperatura, e ao aumento na umidade relativa do ar. Estas alterações diminuem o DPV (DAMATTA et al., 2007) principalmente na estação seca e de maneira geral, mantêm menores valores de DPV ao longo do ano (GOMES et al., 2008).

Baixos valores de DPV permitem a manutenção da abertura estomática e favorecem a assimilação de CO₂, sem aumento proporcional na taxa de transpiração (DAMATTA et al., 2007), o que resulta em aumento na eficiência do uso de água (EUA) da planta (razão entre a fotossíntese e a transpiração) e induz um rápido ganho fotossintético (LEAKEY et al., 2002). Em adição, a redução na transpiração observada em cafeeiros sob condições sombreadas prolonga a disponibilidade de água no solo e melhora a condição hídrica da planta (RIGHI, 2005). Assim, o sombreamento (sistema agroflorestal) em níveis

que conciliem produtividades satisfatórias e a efetiva proteção das plantas, tem sido recomendado para áreas marginais com condições climáticas adversas que podem limitar o desempenho da lavoura cafeeira (VAN KANTEN; VAAST, 2006).

1.2 Fotossíntese: Fotoinibição e Fotooxidação

Quando as folhas são expostas a quantidades excessivas de luz, o centro de reação do fotossistema II (FSII) é inativado e frequentemente danificado. As clorofilas em seu estado excitado, devido à absorção de um excesso de energia luminosa, podem reagir com o oxigênio molecular e levar à produção de espécies reativas de oxigênio (EROs). Tais como superóxidos, oxigênio singlete e peróxidos, que danificam o aparelho fotossintético (TAIZ; ZEIGER, 2009).

A Fotoinibição ou inibição da fotossíntese por luz em excesso, envolve um conjunto complexo de processos moleculares e pode ser reversível nos estágios iniciais. Sob moderado excesso de luz, observa-se a fotoinibição dinâmica, na qual mecanismos fotoprotetores dissipam o excesso de energia luminosa absorvida na forma de calor, reduzindo a eficiência quântica (fração de fótons absorvidos que participam na fase fotoquímica) (ARAÚJO; DEMINICIS, 2009). Tal redução é temporária e em geral de curto prazo, uma vez que, a eficiência quântica pode retornar ao seu valor inicial mais alto quando o fluxo de fótons decresce abaixo dos níveis de saturação (ARAÚJO; DEMINICIS, 2009).

Embora mecanismos de fotoproteção envolvendo os carotenoides sejam efetivos, fotoprodutos tóxicos, como as EROs, podem ser formados, sendo necessários mecanismos adicionais para reparar o sistema. A proteção contra danos fotooxidativos pode ocorrer em função da maior atividade do sistema antioxidativo. Este sistema é formado por enzimas antioxidantes que removem

os radicais livres, como a superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT), ascorbato peroxidase (APX) e glutatona redutase (GR), além da participação de moléculas antioxidantes hidrofílicas (ascorbato e glutatona) e lipofílicas (α -tocoferol e β -caroteno) (CHAVES et al., 2005). No entanto, estas defesas bioquímicas utilizadas pelas plantas parecem ser insuficientes quando ocorre exposição prolongada à alta luminosidade. Dessa maneira, a inibição prolongada ou a exposição a níveis excessivos de luz, resulta em danos ao FSII, desencadeando a fotoinibição crônica, associada à perda e à substituição da proteína D1, envolvida na transferência de elétrons entre P680 (Centro de reação do FSII) e PQ (Plastoquinona). A fotoinibição crônica representa o dano presente aos cloroplastos e seus efeitos são de duração relativamente longa, persistindo por semanas ou meses (TAIZ; ZEIGER, 2009).

A SOD está presente em todos os compartimentos celulares susceptíveis ao estresse oxidativo. Esta é a primeira enzima do sistema antioxidante enzimático, sendo responsável por remover o radical superóxido ($O_2^{\cdot-}$), e capaz de controlar outras EROs (BOWLER; VAN MONTAGU; INZE, 1992).

As EROs são inevitavelmente formadas em compartimentos celulares. O radical superóxido é gerado pelo sistema de transporte de elétrons em plastídios e mitocôndrias e é dismutado pela SOD, formando H_2O_2 . Este, por sua vez, é produzido também por processos de β -oxidação em glioxissomas e por fotorrespiração em peroxissomas. Nestes casos, o H_2O_2 é, principalmente, detoxificado pela CAT, enquanto, em outros compartimentos subcelulares, ele pode também, fazer parte da reação da APX. Sendo assim, o nível de H_2O_2 na célula é regulado enzimaticamente por um arranjo de catalases e peroxidases (peroxidase do ascorbato, APX e peroxidase do guaiacol, POD) localizadas em quase todos os compartimentos celulares (ASADA, 1997; ASADA, 1999; WILLEKENS et al., 1995). A CAT localiza-se, predominantemente, em peroxissomas, entretanto, pode ser encontrada também no citosol, em

mitocôndrias ou em cloroplastos, nos quais sua atividade é baixa (CAKMAK; STRBAC; MARSCHNER, 1993; NEMOTO; OTSUKA; ARAKAWA, 1996; WILLEKENS et al., 1995). Essa enzima foi identificada entre os polipeptídios sintetizados em anaerobiose (ZHANG et al., 2005).

A APX tem alta afinidade pelo H_2O_2 , sendo capaz de detoxificar baixas concentrações deste composto (WILLEKENS et al., 1995). Essa enzima pode ser encontrada em cloroplastos, mitocôndrias, perixossomas e citosol (CAKMAK; STRBAC; MARSCHNER, 1993). A principal diferença entre a APX e a SOD está em suas propriedades moleculares. Elas determinam suas diferentes funções fisiológicas, pois utilizam como substrato, além do H_2O_2 , ascorbato e compostos fenólicos, respectivamente (ASADA, 1992; MEHLHORN et al., 1996; TAKAHAMA; ONIKI, 1997).

Folhas adaptadas à ambientes de sol e de sombra apresentam características bioquímicas e morfológicas contrastantes. De maneira geral, as folhas de sombra têm mais clorofila por centro de reação, a razão entre clorofila *b* e clorofila *a* é mais alta e geralmente elas são mais finas do que as folhas de sol. Estas adaptações parecem aumentar a absorção de luz e a transferência de energia em ambientes de sombra. Já as folhas de plantas desenvolvidas originariamente sob sol, possuem maior concentração de rubisco e maior reservatório de componentes do ciclo da xantofila (carotenoides) do que as folhas de sombra. Outras modificações na anatomia foliar e na orientação das folhas também permitem controlar a absorção de luz (DAMATTA et al., 2004). Embora algumas espécies apresentem certa plasticidade de desenvolvimento para responder a uma gama de regime de luz, permitindo que cresçam em ambientes em constante mudança, existem limites possíveis de aclimação.

1.3 Importância e disponibilidade do magnésio em lavouras cafeeiras

O Mg é o quarto nutriente exigido em maior quantidade pelos cafeeiros e atua em diversos processos fisiológicos e bioquímicos críticos nas plantas. Sua deficiência leva à prejuízos no crescimento e na produção (CAKMAK; YAZICI, 2010).

A função do Mg como átomo central da molécula de clorofila é a função mais bem conhecida e documentada deste nutriente na planta. O desenvolvimento de clorose foliar, tipicamente internerval é associado à deficiência do Mg. O Mg exerce grande influência sobre a fotofosforilação (como a formação de ATP nos cloroplastos); fixação fotossintética do CO₂; síntese proteica; formação de clorofila; geração de EROs, fotooxidação nos tecidos foliares e particionamento de massa seca e de carboidratos entre parte aérea e raízes. Uma das primeiras reações do estresse por deficiência de Mg é o aumento na razão parte área/raiz, o qual está associado ao acúmulo expressivo de carboidratos em folhas (fonte), especialmente de sacarose e amido. O elevado acúmulo de carboidratos nas folhas deficientes em Mg, acompanhado pelo aumento na razão parte aérea/raiz, são indicativos de severa inibição na exportação de fotoassimilados (açúcares) no floema (CAKMAK; YAZICI, 2010; CAKMAK; KIRKBY, 2008).

Estudos realizados em feijão e beterraba demonstraram que o Mg exerce papel fundamental no carregamento de sacarose no floema. No primeiro estágio da deficiência de Mg, a exportação de sacarose no floema é severamente inibida. Este efeito ocorre antes de quaisquer alterações no crescimento da parte aérea, na concentração de clorofila ou na atividade fotossintética. O reabastecimento do Mg em plantas deficientes resulta em rápida recuperação da exportação de sacarose das fontes para os drenos (CAKMAK; KIRKBY, 2008). Em adição, as plantas respondem ao estresse por deficiência de Mg com acentuado aumento na capacidade antioxidativa das folhas, especialmente sob alta intensidade de luz (CAKMAK; MARSCHNER, 1992). A formação de EROs é portanto estimulada

pela deficiência de Mg nos cloroplastos. Assim, plantas deficientes em Mg são mais susceptíveis à danos fotooxidativos, pois a deficiência do nutriente inibe o carregamento de carboidratos via floema, induzindo ao acúmulo, principalmente, de sacarose nas folhas e à inibição da fixação de CO₂. Isto pode resultar em excessiva redução na cadeia de transporte de elétrons e potencializar a geração de espécies reativas de oxigênio, principalmente sob alta intensidade de luz (CAKMAK; KIRKBY, 2008).

Deficiências de Mg são comumente observadas em lavouras cafeeiras. A avaliação da fertilidade do solo em lavouras irrigadas do oeste baiano com diferentes níveis de produtividade demonstrou que em 100% dos talhões de baixa produtividade, os teores de Mg estavam abaixo das concentrações adequadas cafeeiros (ALMEIDA; LIMA; AMARAL, 2006). Resultados de análises de solos e de folhas, de amostras recebidas no Laboratório de Análises da Fundação Procafé (Varginha-MG) oriundas de diversas regiões cafeeiras, também confirmam que o Mg constitui o nutriente mais em falta nas lavouras cafeeiras, verificando-se níveis baixos do nutriente tanto no solo quanto nas plantas.

Grande parte das lavouras cafeeiras encontram-se implantadas em solos ácidos, com baixa disponibilidade de cálcio (Ca) e Mg, o que destaca a necessidade de calagem. Entretanto, esta prática nem sempre é empregada e em algumas lavouras cafeeiras, onde as deficiências de Mg são frequentemente associadas a solos ácidos (sem calagem). Por outro lado, em muitas regiões cafeeiras, onde a calagem constitui uma prática de uso generalizado, ainda persistem questionamentos sobre as doses recomendáveis, efeito residual e localização ideal de aplicação do corretivo. Em adição, o calcário tem sido o principal corretivo de pH e a fonte mais usual e econômica de fornecimento de Ca e Mg. Porém, muitos calcários apresentam baixos teores de Mg, baixa reatividade e solubilidade, limitando o fornecimento imediato do nutriente às

planta. E ainda baixa mobilidade no perfil do solo, restringindo o fornecimento de Mg à camada superficial do solo (0-20 cm), visto que em lavouras adultas o calcário só pode ser aplicado em cobertura.

Situações que provocam desequilíbrio na relação entre Ca, Mg e potássio (K), como o excesso de adubação potássica ou o maior uso de fontes de Ca (calcário calcítico, superfosfato simples e gesso), também são apontadas como causa das deficiências de Mg em lavouras cafeeiras. O Ca, o Mg e o K competem por sítios de absorção nas raízes, o excesso de um pode inibir por antagonismo, a absorção do outro (MALAVOLTA, 1996). O problema do desequilíbrio do Mg com o K tem sido muito frequente e associado ao uso de doses constantes e elevadas de adubos potássicos sem a aplicação de Mg. Em lavouras cafeeiras no oeste baiano, a elevada deficiência de Mg é acompanhada por teores excessivos de K no solo (ALMEIDA; LIMA; AMARAL, 2006).

O manejo inadequado da fertilidade do solo tem sido uma das causas da redução na produtividade de lavouras cafeeiras em áreas de baixa fertilidade natural como as do cerrado (MATIELLO et al., 2010). Entretanto, apesar do papel bem conhecido do Mg em diversas funções críticas na planta, de maneira geral, são escassas as pesquisas relacionadas ao papel da nutrição com Mg em regiões com diferentes níveis de irradiância na produção e qualidade agrícola.

REFERÊNCIAS

ALMEIDA, F. P.; LIMA, F. J.; AMARAL, R. N. S. Avaliação da fertilidade do solo em lavouras cafeeiras do cerrado da Bahia. **Bahia Agrícola**, Salvador, v. 7, n. 2, p. 73-75, abr. 2006.

ARAÚJO, S. A. C.; DEMINICIS, B. B. Fotoinibição da fotossíntese. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 7, n. 4, p. 463-472, out./dez. 2009.

ASADA, K. Ascorbate peroxidase-a hydrogen peroxide-scavenging enzyme in plants. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 85, n. 2, p. 235-241, June 1992.

ASADA, K. The role of ascorbate peroxidase and monodehydroascorbate reductase in H₂O₂ scavenging in plants. In: SCANDALIOS, J. G. (Ed.). **Oxidative stress and the molecular biology of antioxidant defenses**. Nova York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1997. p. 715-35.

ASADA, K. The water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 50, p. 601-639, June 1999.

ASSAD, E. D. et al. Impacto das mudanças climáticas no zoneamento agroclimático do café no Brasil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 39, n. 11, p. 1057-1064, abr. 2004.

BOWLER, C.; VAN MONTAGU, M.; INZE, D. Superoxide dismutase and stress tolerance. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 43, p. 83-116, June 1992.

CAKMAK, I.; KIRKBY, E. A. Role of magnesium in carbon partitioning and alleviating photooxidative damage. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 133, n. 4, p. 692-704, Aug. 2008.

CAKMAK, I.; MARSCHNER, H. Magnesium deficiency and high light intensity enhance activities of superoxide dismutase, ascorbate peroxidase e

glutathione reductase in bean leaves. **Plant Physiology**, Washington, v. 98, n. 6, p. 1222-1227, Oct. 1992.

CAKMAK, I.; STRBAC, D.; MARSCHNER, H. Activities of hydrogen peroxide- scavenging enzymes in germination wheat seeds. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 44, n. 260, p. 127-132, Mar. 1993.

CAKMAK, I.; YAZICI, A.M. Magnesium: a forgotten element in crop production. **Better Crops with Plant Food**, Norcross, v. 94, n. 2, p. 23-25, 2010.

CAMARGO, A. P. O clima e a cafeicultura no Brasil. **Informe Agropecuário**, Belo Horizonte, v. 11, n. 126, p. 13-26, jun. 1985.

CHAVES, A. R. M. et al. Fotossíntese e mecanismos de proteção da escaldadura em *Coffea arabica* L., cultivado em campo sob dois níveis de irradiância. In: SIMPOSIO DE PESQUISAS DOS CAFÉS DO BRASIL, 4., 2005, Londrina. **Anais...** Brasília: Embrapa Café, 2005.

DAMATTA, F. M. et al. Ecophysiological constraints on the production of shaded and unshaded coffee: a review. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 86, n. 2, p. 99-114, Mar. 2004.

DAMATTA, F. M. et al. Ecophysiology of coffee growth and production. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Piracicaba, v. 19, n. 4, p. 485-510, Nov. 2007.

DRINNAN, J. E.; MENZEL, C. M. Temperature affects vegetative growth and flowering of coffee (*Coffea arabica* L.). **Journal of Horticultural Science**, London, v. 70, n. 1, p. 25-34, Jan. 1995.

GOMES, I. A. C. et al. Alterações morfofisiológicas em folhas de *Coffea arabica* L. cv "Oeiras" sob influência do sombreamento por *Acacia mangium* Willd. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 38, n. 1, p. 109-115, Jan. 2008.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: Rima, 2000.

LEAKEY, A. D. B. et al. Relative enhancement of photosynthesis and growth at elevated CO₂ is greater under sunflecks than uniform irradiance in tropical rain forest tree seedling. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 25, n. 12, p. 1701-1714, Dec. 2002.

MALAVOLTA, E. Informação agrônômica sobre nutrientes para as culturas. **Nutrifatos**, Piracicaba, p. 1-24, 1996. (Arquivo do Agrônomo, 10).

MATIELLO, J. B. et al. **Cultura de café no Brasil**: manual de recomendações. Rio de Janeiro: Mapa, 2010.

MEHLHORN, H. et al. Ascorbate is the natural substrate for plant peroxidases? **FEBS Letters**, Amsterdam, v. 378, n. 3, p. 203-206, Jan. 1996.

MORAIS, H. et al. Características fisiológicas e de crescimento de cafeeiro sombreado com guandu e cultivado a pleno sol. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 38, n. 10, p. 1131-1137, out. 2003.

NEMOTO, S.; OTSUKA, M.; ARAKAWA, N. A positive correlation between catalase activity and ascorbate uptake in the tissues of guinea pigs and cultured cells of mammals. **Journal of Nutritional Science and Vitaminology**, Tokyo, v. 42, n. 5, p. 387-395, Oct. 1996.

OLIVEIRA, K. M. G. et al. Modelagem para estimativa da orientação de linhas de plantio de cafeeiros. **Engenharia Agrícola**, Jaboticabal, v. 32, n. 2, p. 293-305, mar./abr. 2012.

POMPELLI, M. F. et al. Photosynthesis, photoprotection and antioxidant activity of purging nut under drought deficit and recovery. **Biomass and Bioenergy**, Oxford, v. 34, n. 8, p. 1207-1215, Mar. 2010.

RIGHI, C. A. **Avaliação ecofisiológica do cafeeiro (*Coffea arabica* L.) em sistema agroflorestal e em monocultivo**. 2005. 101 p. Tese (Doutorado em Fitotecnia) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, 2005.

ROCHA, V. P. C. et al. Avaliação da escaldadura de sol em cultivares de café plantado em diferentes espaçamentos. In: SIMPOSIO DE PESQUISAS DOS CAFÉS DO BRASIL, 6., 2009, Vitoria. **Anais...** Brasília: Embrapa Café, 2009.

RONQUIM, J. C. **Assimilação de carbono e fluorescência da clorofila do cafeeiro (*Coffea arabica* L.) sob condições contrastantes de irradiância, temperatura e disponibilidade de CO₂**. 2007. 76 p. Tese (Doutorado em Ciências) – Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 2007.

STEIMAN, S. R.; BITTENBENDER, H. C.; IDOL, T. W. Analysis of kaolin particle film use and its application on coffee. **HortScience**, Alexandria, v. 42, n. 7, p. 1605-1608, Dec. 2007.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 2009.
TAKAHAMA, U.; ONIKI, T. A peroxide/phenolics/ascorbate system can scavenge hydrogen peroxide in plant cells. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 101, n. 4, p. 845-852, Dec. 1997.

VAN KATEN, R.; VAAST, P. Transpiration of arabica coffee and associated shade tree species in sub-optimal, low-altitude conditions of Costa Rica. **Agroforestry Systems**, Dordrecht, v. 67, n. 2, p. 187-202, June 2006.

WILLEKENS, H. et al. Catalase in plants. **Molecular Breeding**, Oxford, v. 1, n. 3, p. 207-228, Sept. 1995.

ZHANG, Z. X. et al. DNA microarray analysis of early response to submerging stress in zea mays roots. **Russian Journal of Plant Physiology**, New York, v. 52, n. 1, p. 43-49, Jan./Feb. 2005.

**CAPÍTULO 2 ASPECTOS NUTRICIONAIS DE MUDAS DE
CAFEIROS SUBMETIDAS A DOSES DE
MAGNÉSIO SOB DOIS NÍVEIS DE IRRADIÂNCIA**

RESUMO

Sintomas de deficiência de magnésio têm sido cada vez mais frequentes em lavouras cafeeiras, principalmente naquelas que recebem adubações potássicas elevadas, evidenciados principalmente na face do sol poente, que recebe os maiores níveis de irradiância. O presente trabalho foi realizado com o objetivo de avaliar os efeitos do Mg na nutrição de mudas de *Coffea arabica* L., cultivadas em solução nutritiva, sob dois níveis de irradiância. O experimento foi conduzido em condições controladas, em câmaras de crescimento, no Departamento de Fitopatologia da Universidade Federal de Lavras - UFPA. Foram utilizadas mudas de cafeeiros da cultivar Mundo Novo IAC 379/19. Os tratamentos consistiram na aplicação de cinco doses de Mg (0; 48; 96, 192 e 384 mg L⁻¹) e na exposição das mudas à dois níveis de irradiância, (80 e 320 μmol fóton m⁻² s⁻¹). O delineamento experimental foi em blocos casualizados, em esquema fatorial 5x2, com 6 repetições sendo uma planta por unidade experimental, totalizando 60 parcelas. Houve grande restrição na absorção de K e Ca e maior absorção de P com o aumento das doses de Mg. Tanto os teores foliares quanto o conteúdo de Mg, aumentaram em função das doses de Mg; este comportamento foi dependente da irradiância. A eficiência de utilização de Mg decresceu em função das doses deste nutriente, de forma mais intensa entre a testemunha e 48 mg L⁻¹ de Mg. As plantas que receberam as maiores doses de Mg apresentaram maior eficiência de absorção de Mg. Os sintomas de escaldadura foram mais evidentes nos extremos de fornecimento de Mg, e apareceram somente nas folhas velhas. Independente do nível de irradiância, o aumento das doses de Mg aumentou a produção de massa seca das plantas. Os teores foliares de Mg entre 6,9 e 8,64 e entre 5,54 e 6,34 g kg⁻¹ foram correspondentes a maior produção de massa seca e a 90% da máxima produção, respectivamente. A dose de 240 mg L⁻¹ de Mg proporcionou maior produção de massa seca do cafeeiro.

Palavras-chave: Nutrição do cafeeiro. Equilíbrio nutricional. Irradiância.

ABSTRACT

Magnesium deficiency symptoms have been increasingly frequent in coffee plantations, especially in those receiving high potassium fertilizing, evidenced mainly on the side of the setting sun, which receive the highest levels of irradiance. The present work was conducted with the objective of evaluating the effects of Mg over the nutrition of *Coffea arabica* L. seedlings, cultivated in nutrient solution, under two levels of irradiance. The experiment was conducted under controlled conditions in growth chambers at the Department of Plant Pathology of the Universidade Federal de Lavras (UFLA). We used coffee seedlings of cultivar Mundo Novo IAC 379/19. The treatments consisted of the application of five doses of Mg (0, 48, 96, 192 and 384 mg L⁻¹) and of the exposure of the seedlings to two levels of irradiance (80 and 320 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$). The experimental design was in randomized blocks, in a 5x2 factorial arrangement with six replicates and one plant per experimental unit, totalizing 60 plots. There was great restriction on the absorption of K and Ca, and higher absorption of P with the increasing in the doses of Mg. Both the foliar content and the Mg content increased in function of the doses of Mg; this behavior was dependent of the irradiance. The efficiency in the use of Mg decreased in function of the doses of this nutrient in a more intense manner between the control and 48 mg L⁻¹ of Mg. Plants that received the highest doses of Mg presented higher efficiency in absorbing the nutrient. Sun scald symptoms were more evident in the extremes of Mg supplement and appeared only on older leaves. Independent of the irradiance level, the increase in the doses of Mg increased plant production of dry mass. The foliar contents of Mg between 6.9 and 8.64 and between 5.54 and 6.34 g kg⁻¹ corresponded to the highest production of dry mass and to 90% of the maximum production, respectively. The dose of 240 mg L⁻¹ of Mg provided the highest production of dry matter.

Keywords: Coffee nutrition. Nutritional balance. Irradiance.

1 INTRODUÇÃO

O magnésio (Mg) é o quarto nutriente mais exigido pelo cafeeiro, para cada saca de café produzida são necessários 1,9 Kg de MgO (MATIELLO et al., 2010). O Mg tem várias funções-chave nas plantas e muitos processos fisiológicos e bioquímicos críticos, são adversamente afetados pela sua deficiência, levando a prejuízos no crescimento e na produção (MARSCHNER, 2012). Incluem entre os processos metabólicos e as reações particularmente influenciadas pelo Mg a fotofosforilação (como a formação de ATP nos cloroplastos), a fixação fotossintética do CO₂, a síntese proteica, a formação de clorofila, o carregamento de fotossintatos via floema; a separação e utilização de fotoassimilados, a geração de espécies reativas de oxigênio (EROs) e a fotooxidação nos tecidos foliares. Alguns exemplos de enzimas ativadas pelo Mg são as ATPases, a ribulose 1,5-bifosfato carboxilase (Rubisco), RNapolimerase e as quinases (CAKMAK; YAZICI, 2010).

A deficiência de Mg tem sido comumente observada em lavouras cafeeiras. Situações que provocam desequilíbrio na relação entre cálcio (Ca), Mg e potássio (K), como o excesso de adubação potássica ou o maior uso de fontes de Ca (calcário calcítico, superfosfato e gesso), também são apontadas como causas das deficiências de Mg nessa cultura. O Ca, o Mg e o K competem por sítios de absorção nas raízes, o excesso de um pode inibir, por antagonismo, a absorção dos outro (MALAVOLTA, 1996).

Além disso, as mudanças climáticas observadas, especialmente na última década e a expansão constante das fronteiras agrícolas, podem estar agravando a problemática da nutrição com Mg no cafeeiro. As plantas que crescem em condições de alta intensidade de luz, parecem ter maior exigência em Mg (CAKMAK; KIRB, 2008). Neste sentido, o estudo detalhado se faz necessário, relacionando o Mg na nutrição do cafeeiro em função da irradiância.

O presente trabalho foi realizado com o objetivo de avaliar os efeitos do Mg na nutrição de mudas de *Coffea arabica L.* em solução nutritiva, sob dois níveis de irradiância.

2 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido sob condições controladas, em câmaras de crescimento e cultivo em solução nutritiva, no Departamento de Fitopatologia da Universidade Federal de Lavras - UFLA. Os tratamentos consistiram da aplicação de cinco doses de Mg [0; 48 (dose central de da solução de HOAGLAND; ARNON, 1950); 96, 192 e 384 mg L⁻¹] e na exposição das mudas à dois níveis de irradiância (80 e 320 $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{s}^{-1}$), o primeiro simulando condições de baixa intensidade fotossintética, como no interior do dossel das plantas, em cafeeiros sombreados ou em cafeeiros em plantios adensados; o segundo nível (320 $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{s}^{-1}$) simula condições de produção plena de fotossíntese.

O experimento foi conduzido em três câmaras de crescimento, sendo que cada câmara continha 20 vasos com capacidade de três litros. O delineamento experimental foi em blocos casualizados num arranjo fatorial 5x2, com 6 repetições e uma planta por unidade experimental, totalizando 60 parcelas.

Foram utilizadas mudas de cafeeiro da cultivar Mundo Novo IAC 379/19 com 4 pares de folhas definitivas, produzidas na Fazenda Experimental da EPAMIG de Machado, sendo que no substrato original destas não foi feita calagem. O solo das raízes foi retirado com cuidado para não danificá-las. Posteriormente as mudas foram colocadas em bandejas contendo água deionizada por 10 dias, quando começaram a soltar raízes novas. Esse procedimento foi realizado com a finalidade de retirar o restante de resíduos de solo e nutrientes das raízes e para que as mudas emitissem raízes novas. Após esses procedimentos, as mudas foram transferidas para vasos com capacidade de três litros contendo solução básica de Hoagland e Arnon (1950), a 50% da força iônica mas sem o Mg, onde permaneceram por 15 dias sob aeração contínua,

realizada através de um conjunto constituído por um compressor, conectado a mangueiras acopladas nos vasos contendo a solução nutritiva.

Após esse período, as mudas foram submetidas à solução completa de Hoagland e Arnon (1950), exceto Mg, utilizando-se como fontes de nutrientes: NH_4NO_3 ; $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$; KNO_3 ; KCl ; KH_2PO_4 ; $\text{CaCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$; H_3BO_3 ; $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$; $\text{MnSO}_4 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$; $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$; $\text{H}_2\text{MoO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ e solução de Fe-EDTA. O Mg foi aplicado separadamente a fim de atingirem-se as concentrações propostas em cada tratamento (0; 48; 96, 192 e 384 mg L^{-1}), sendo que a fonte utilizada foi o $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$. Foi mantida aeração contínua da solução nutritiva. O pH da solução foi monitorado diariamente, mantido entre 5,0 e 5,5, com a adição de HCl 0,1 mol L^{-1} ou NaOH 0,1 mol L^{-1} . Quando necessário, o volume dos vasos foi completado com água deionizada. A troca da solução foi realizada nos diferentes tratamentos quando a depleção atingia 70% da concentração inicial.

A iluminação foi fornecida por lâmpadas fluorescentes tubulares do tipo luz do dia especial (Osram 20 W). A variação da irradiância foi controlada a partir da distância entre as plantas e a fonte de luz, a qual foi regulada por prateleiras em diferentes alturas. As plantas foram submetidas a um fotoperíodo de 12 horas de luz e 12 horas de escuro. Os níveis de irradiância, nas diferentes alturas, foram medidos utilizando-se um analisador de gás por infravermelho (LI-6400XT Portable Photosynthesis System, LI-COR, Lincoln, USA) (IRGA).

Aos 90 dias após a aplicação dos tratamentos as plantas foram expostas à pleno sol, onde a irradiância atingiu o valor máximo de 1500 $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Após três dias em pleno sol, as plantas foram colhidas. Coletou-se separadamente folhas, caule e raízes das plantas para análise nutricional. Posteriormente o material vegetal foi lavado em água deionizada, acondicionado em sacos de papel e seco em estufa, a 60°C, até atingirem peso constante. Após secagem, foi realizada a pesagem e a moagem do material seco de folhas, caule e

raízes das plantas. Para a determinação de macronutrientes as amostras foram submetidas à digestão nitroperclórica. Os teores de K, Ca e Mg foram determinados seguindo metodologia descrita por Malavolta, Vitti e Oliveira, (1997). As concentrações de Ca e Mg foram determinadas por espectrofotometria de absorção atômica; de K por espectrofotometria de chama e de fósforo (P) por colorimetria (MALAVOLTA; VITTI; OLIVEIRA, 1997).

Foi calculado o conteúdo de Mg nas diferentes partes da planta, multiplicando-se os teores pela massa seca. O conteúdo total foi obtido pelo somatório do conteúdo nas diferentes partes das plantas.

Para auxiliar na avaliação da eficiência das doses de Mg foram feitos os seguintes cálculos:

- a) Eficiência de utilização (EU), descrito por Siddiqi e Glass (1981), onde:

$$EU = (\text{Massa seca total})^2 / \text{Conteúdo na Massa seca total}$$

- b) Eficiência de absorção (EA) (SWIADER; CHYAN; FREIJI, 1994), onde:

$$EA = \text{Conteúdo total absorvido} / \text{Massa seca da raiz}$$

Os dados foram avaliados mediante análise de variância pelo teste 'F'; quando significativo, realizou-se análise de regressão para as doses de Mg e níveis de irradiância. Fez-se o desdobramento das doses dentro de cada nível de irradiância para as variáveis respostas onde a interação foi significativa. Utilizou-se para as análises o software Sisvar (FERREIRA, 2011) e para confecção dos gráficos o SigmaPlot 11.0. Os pontos de máximo e mínimo das funções quadráticas foram obtidos pela derivada de primeira ordem, igualando-se a mesma a zero.

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 Teores de nutrientes

A aplicação de Mg influenciou os teores foliares de P, Ca e K, onde a interação entre doses de Mg e os níveis de irradiância foi significativa (Figura 1).

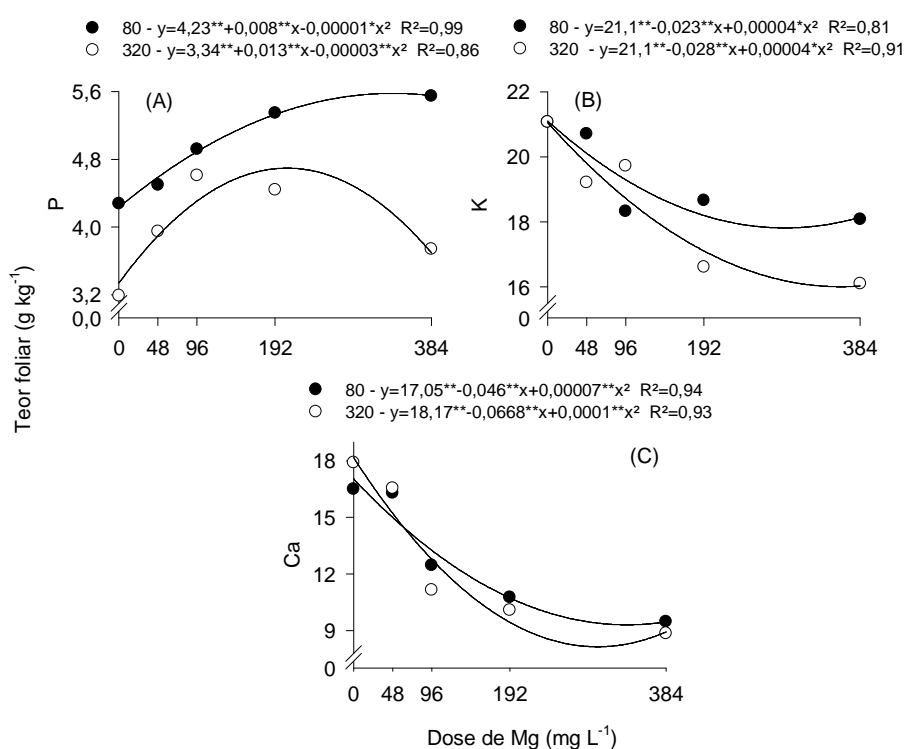


Figura 1 Teores foliares de fósforo (A), potássio (B) e cálcio (C) em mudas de cafeeiros em função da aplicação de diferentes doses de Mg em dois níveis de irradiância. Significativo, pelo teste de t, a 5% (*) e 1% (**)

O comportamento dos teores foliares de P, em função das doses de Mg foi quadrático crescente nos dois níveis de irradiância estudados (Figura 1A). O aumento nos teores de P em função das doses de Mg está relacionado ao efeito sinérgico entre este nutrientes. O Mg tem relação com o transporte de P e de

carboidratos nas plantas, sendo que, sua presença aumenta a absorção de P (GUIMARÃES; MENDES, 1997). A absorção do H_2PO_4^- é máxima na presença do Mg^{2+} ; esse papel de “carregador do fósforo”, se explica pela sua participação na ativação de ATPases de membrana, importantes na absorção iônica e na própria geração do ATP na fotossíntese e na respiração. A falta de Mg também inibe a fixação do CO_2 , pois é exigido em reações de fotofosforilação e em outras da fase escura do processo (Rubisco, por ex.) (MALAVOLTA, 2006).

Todos os teores foliares de P observados encontraram-se acima da faixa considerada ideal para mudas de cafeeiro ($2,2 - 2,5 \text{ g kg}^{-1}$) (GONÇALVES et al., 2009). Os maiores teores de P foram observados nas doses de 400 e 216 mg L^{-1} de Mg, nos níveis de irradiância 80 e 320 $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente. As reduções nos teores foliares de P a partir dessas doses estão relacionadas com o desequilíbrio causado pelo excesso de Mg, com prejuízos na absorção dos nutrientes.

Houve redução nos teores foliares de K com o aumento das doses de Mg (Figura 1B). Esta redução se deve ao efeito antagônico entre estes nutrientes. De maneira geral, o aumento da quantidade absorvida de um cátion pode resultar na redução da absorção de outro cátion (MARSCHNER, 2012). Segundo Mengel e Kirkby (2001), o transporte de Mg através do tonoplasto é mediado pela difusão facilitada, através de canais específicos para o transporte do nutriente. A competição com outros cátions em excesso, principalmente o K, ocorre em função da competição por cargas negativas no citosol. De acordo com Malavolta, Vitti e Oliveira (1989) ocorre uma inibição competitiva entre estes nutrientes, ou seja, há competição pelo mesmo sítio do “carregador” na membrana.

A relação antagônica entre o Mg e o K já foi observada em diversos experimentos com a cultura do milho (FONSECA; MEURER, 1995), em gramíneas forrageiras (DEJOU; MOUNTARD, 1982), em soja perene (BULL,

1986), em plantas soja (VENTURA, 1987), em capim colômbio (FAQUIN; FERRARI NETO; EVANGELISTA, 1994), no capim braquiária (RODRIGUES; ROSSIELLO, 1995; MATTOS; MONTEIRO, 1998) e no cafeeiro (NAGAI; IGUE; HIROCE, 1975).

O inverso do observado neste experimento em solução nutritiva ocorre com frequência em condições de campo, devido à elevada exigência em K pela cultura do cafeeiro e à utilização de formulações ricas nesse nutriente. De acordo com Van Raij (1991), a inibição da absorção de Mg pelo excesso de K ocorre com maior frequência em culturas que necessitam de grandes quantidades de K para obtenção de elevadas produtividades, como o cafeeiro.

Foi observada redução nos teores foliares de K, abaixo do nível crítico estabelecido para mudas de cafeeiros (25,9 a 29,2 g kg⁻¹- GONÇALVES et al., 2009). O equilíbrio na absorção dos cátions é fundamental para se obter produtividades adequadas.

Os teores foliares de Ca decresceram de forma quadrática com o aumento das doses de Mg (Figura 1C). Assim como ocorreu com o K, houve um nítido efeito antagônico entre o Mg e o Ca. Esses dois nutrientes também competem pelo mesmo sítio de absorção; desta forma o excesso de um prejudica a absorção do outro (FAQUIN, 2005). Inclusive no xilema, também pode haver competição entre K, Ca e Mg (MALAVOLTA, 2006). Tal efeito no desequilíbrio nutricional resulta na diminuição no desenvolvimento vegetal (ROSOLEM; MACHADO; BRINHOLI, 1984). Clark et al. (1997) observaram redução na concentração de Ca na parte aérea, com o aumento da aplicação de Mg na cultura do milho. Em ensaios com aplicação de gesso agrícola em cafeeiros observou-se o inverso. Marques, Faquin e Guimarães (1999) observaram redução dos teores foliares de Mg em função da aplicação de gesso agrícola.

A maioria dos autores considera valores dentro da faixa de 10 a 15 g kg⁻¹ como teores foliares de Ca adequados para a cultura do cafeeiro (MALAVOLTA, 1993; MALAVOLTA; VITTI; OLIVEIRA, 1997; MATIELLO, 2010; GUIMARÃES et al., 1999; MARTINEZ et al., 2003; CLEMENTE et al., 2008). No entanto, mesmo com o aumento das doses de Mg, os teores foliares de Ca permaneceram acima da faixa adequada para mudas de cafeeiros (6,9 – 7,6 g kg⁻¹ -GONÇALVES et al., 2009).

Muito se fala a respeito da relação Ca:Mg, provavelmente esta seja relação mais discutida e conhecida do ponto de vista agrônomo. Ela é importante por haver competição entre Ca e Mg pelos sítios de adsorção no solo (MOREIRA; CARVALHO; EVANGELISTA, 1999), o que pode afetar o desenvolvimento das plantas. A relação ideal para o cafeeiro deve variar entre 3 e 4:1 (GUIMARÃES ; MENDES; 1997; MARTINEZ et al. 2003; RICCI et al., 2005). Entretanto, na dose que proporcionou maior produção de massa seca (240 mg L⁻¹) (Figura 6), a relação Ca:Mg foi próxima de 1:1. Segundo Furtini Neto et al. (2001), a relação Ca:Mg não é tão crítica, desde que o pH esteja na faixa adequada e que os valores deste dois nutrientes não estejam abaixo do nível crítico.

Houve aumento nos teores de Mg tanto nas folhas quanto nas raízes em função das doses aplicadas (Figura 2). Os máximos teores foliares de Mg foram de 8,78 e 6,9 g kg⁻¹, obtidos com a aplicação de 285 e 250 mg L⁻¹ de Mg, nos níveis de irradiância 80 e 320 μmol fóton m⁻² s⁻¹, respectivamente (Figura 2A). Os teores foliares de Mg considerados adequados para mudas de cafeeiros variam de 1,1 a 1,2 g Kg⁻¹ (GONÇALVES et al., 2009). Os teores de observados Mg na testemunha foram próximos a 2,5 g kg⁻¹, acima do nível crítico estabelecido para mudas.

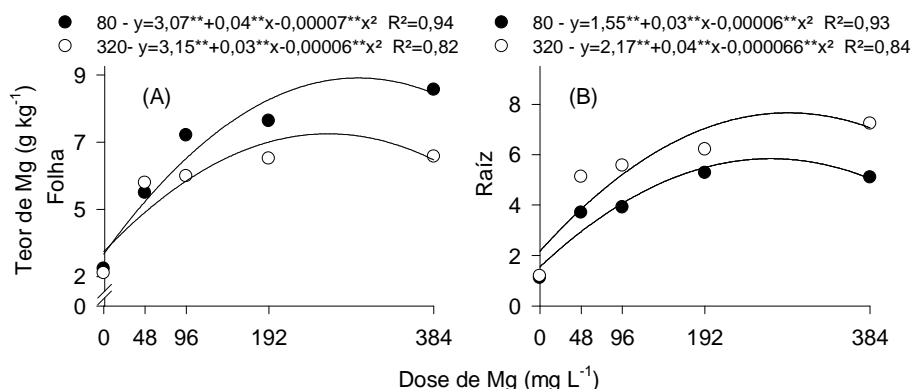


Figura 2 Teores de Mg em folhas (A) e raízes (B) de mudas de cafeeiros em função da aplicação de diferentes doses de Mg em dois níveis de irradiância. Significativo, pelo teste de t, a 5% (*) e 1% (**)

É importante destacar que mesmo na testemunha, as mudas de cafeeiro não apresentaram sintomas visuais de deficiência enquanto permaneceram na câmara de crescimento. Após colocadas por três dias a pleno sol, os sintomas visuais típicos da deficiência apareceram, juntamente com sintomas de escaldadura, que apareceram de forma mais intensa na testemunha e na maior dose de Mg, em função da restrição na absorção de K.

Observa-se na figura 3 que a parte da folha mais velha que foi sombreada pela folha mais nova permaneceu verde, enquanto a parte que foi exposta a irradiância plena apresentou sintomas de escaldadura. Nota-se ainda que a folha mais nova que foi totalmente exposta a irradiância plena, mesmo apresentando menor proteção física, permaneceu verde. Isso ocorreu pois a escaldadura não se trata de um processo puramente físico, e provavelmente o Mg e o K, que são móveis na planta, possuem papel importante na proteção das folhas contra a escaldadura. Relata-se que até 35% do total de Mg em plantas se encontra nos cloroplastos (CAKMAK; YAZICI, 2010). No entanto, o aparecimento de sintomas visíveis de deficiência de Mg é altamente dependente da intensidade da luminosa. Segundo Cakmak e Kirkby (2008), em altos valores

de intensidade da luz aumenta-se o desenvolvimento de clorose, em conjunto com algumas manchas avermelhadas sobre a lâmina de folha. Segundo esses autores, as partes das folhas que não receberam a luminosidade total não apresentaram sintomas de deficiência de Mg, enquanto as partes das mesmas folhas que receberam luminosidade total apresentaram sintomas típicos da deficiência. De acordo com os autores, plantas em condições de alta intensidade de luz parecem ter maior exigência em Mg comparadas às plantas cultivadas sob baixa intensidade luminosa.



Figura 3 Muda de cafeeiro cultivada em solução nutritiva sem fornecimento de Mg e exposta por 3 dias a irradiância plena. Observando-se ausência de escaldadura na folha nova e na parte sombreada da folha velha.

Os teores de Mg variaram entre 5,2 e 5,5 g kg⁻¹ com a aplicação da dose central da solução de Hoagland e Arnon (1950) (48 mg L⁻¹). Estes valores encontram-se acima da faixa considerada adequada para mudas de cafeeiros (1,1 – 1,2 g kg⁻¹ - GONÇALVES et al., 2009). Entretanto, a maior produção de massa seca foi alcançada na dose de 240 mg L⁻¹ (Figura 6), os teores foliares de

Mg equivalentes a esta dose foram de 8,64 e 6,9 g kg⁻¹, nos níveis de irradiância 80 e 320 $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente. Estes teores estão próximos dos encontrados por Clemente et al. (2008), que estabeleceram os valores de 8,26 a 8,97 g kg⁻¹ como faixa crítica para o cafeeiro após o primeiro ano de plantio.

As reduções nos teores foliares de Mg a partir da dose 285 e 250 mg L⁻¹ nos níveis de irradiância 80 e 320 $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente, estão relacionadas ao desequilíbrio causado pelo excesso deste nutriente na solução. Um dos fatores possíveis foi a redução nos teores foliares de K abaixo do nível crítico. O substrato para ATPases é o Mg-ATP, portanto a máxima atividade de ATPases necessita da presença do K. A síntese da ATP pelo processo da fosforilação (ADP+Pi= ATP) tem essencial requerimento de Mg para ligação entre o ADP e a enzima. Isto explica a alta concentração de Mg nos cloroplastos e nas mitocôndrias, onde ocorrem as reações de síntese de ATP pela fotofosforilação e fosforilação oxidativa (FAQUIN, 2005).

O comportamento dos teores de Mg nas raízes em função da aplicação de Mg foi quadrático nos dois níveis de irradiância estudados (Figura 2B). Os máximos teores de Mg nas raízes foram de 5,3 e 7,7 g kg⁻¹, observados nas doses de 250 e 303 mg L⁻¹, nos níveis de irradiância 80 e 320 $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente.

Observou-se que os aumentos nos teores de Mg nas raízes foram mais pronunciados até a dose de 48 mg L⁻¹ de Mg. Aumentos nos teores de Mg nas raízes em função do suprimento com Mg foram observados por Ding e Xu (2011) em plantas de arroz cultivadas em solução nutritiva.

Os teores de Mg nas raízes aumentaram de forma quadrática em função dos níveis de irradiância (Figura 2B).

3.2 Conteúdo de magnésio

Houve aumento no conteúdo de Mg tanto na parte aérea quanto nas raízes em função das doses de Mg (Figura 4).

A partir da dose 96 mg L⁻¹ de Mg, o maior nível de irradiância proporcionou maior acúmulo de Mg nas raízes, sugerindo maior absorção de Mg. Contudo, os conteúdos de Mg na parte aérea e total não apresentaram diferença em função do nível de irradiância.

Os maiores conteúdos de Mg foram alcançados nas doses 262 e 250 nos níveis de irradiância 80 e 320 $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente. Estes valores se aproximam da dose que proporcionou maior produção de massa seca (240 mg L⁻¹). A redução no conteúdo total a partir das doses citadas, assim como ocorreu com os teores de Mg, reflete um desequilíbrio causado pelo excesso de Mg na solução.

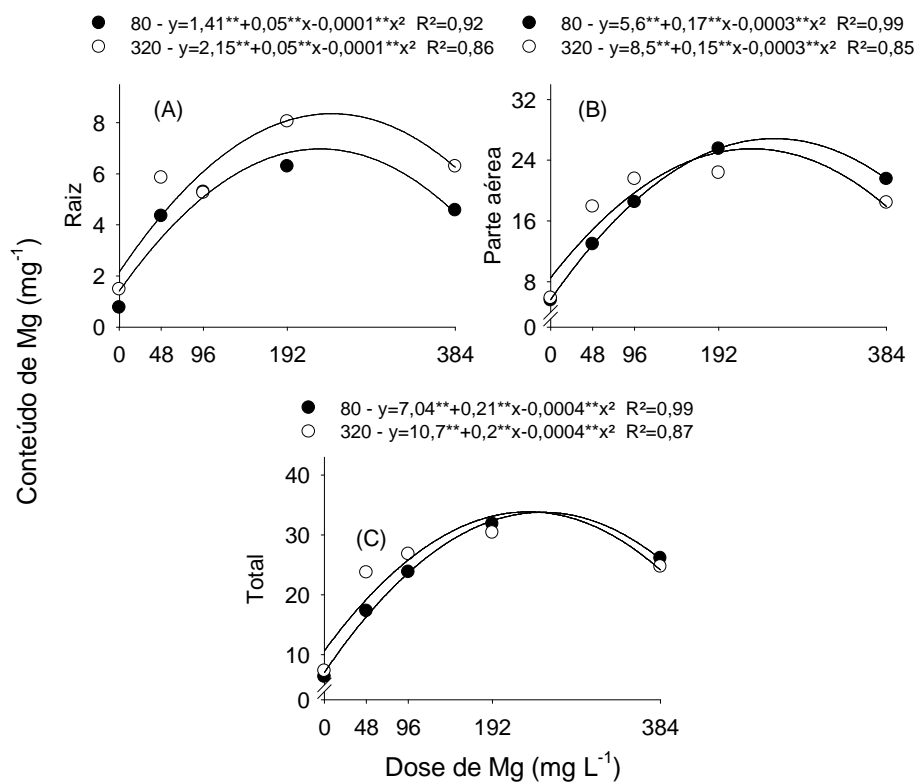


Figura 4 Conteúdos de Mg em raízes (A), parte aérea (B) e total (C) de mudas de cafeeiros em função da aplicação de diferentes doses de Mg em dois níveis de irradiância. Significativo, pelo teste de t, a 5% (*) e 1% (**)

3.3 Eficiência nutricional

A eficiência nutricional e o crescimento das plantas variam em função da sua eficiência de absorção, de translocação e de uso dos nutrientes (SANDS; MULLIGAN, 1990; DUCAN; BALIGAR, 1990).

A eficiência de absorção (EA) aumentou de forma quadrática em função das doses de Mg, nos dois níveis de irradiância (Figura 5A). O aumento na EA indica incremento no conteúdo total de Mg proporcionalmente maior do que o

aumento na massa seca da raiz, em função do aumento das doses de Mg. Isso ocorre devido a relação positiva entre a concentração do elemento no meio e o processo da absorção (MALAVOLTA; VITTI; OLIVEIRA, 1997).

A eficiência de utilização (EU) é definida como a capacidade de utilização de nutrientes para a síntese de biomassa (SOUZA, 1994). Segundo Pozza et al. (2009), a EU é tão importante quanto a eficiência de absorção (EA), quando se avalia a produção de biomassa em relação ao suprimento de nutrientes.

A eficiência de utilização do Mg decresceu com o aumento das doses de Mg (Figura 5B). O comportamento foi quadrático e a interação entre doses de Mg e níveis de irradiância foi significativa. Entretanto, observa-se que o maior decréscimo ocorreu entre as doses 0 (testemunha) e 48 mg L⁻¹, a partir desta dose houve uma tendência de estabilização.

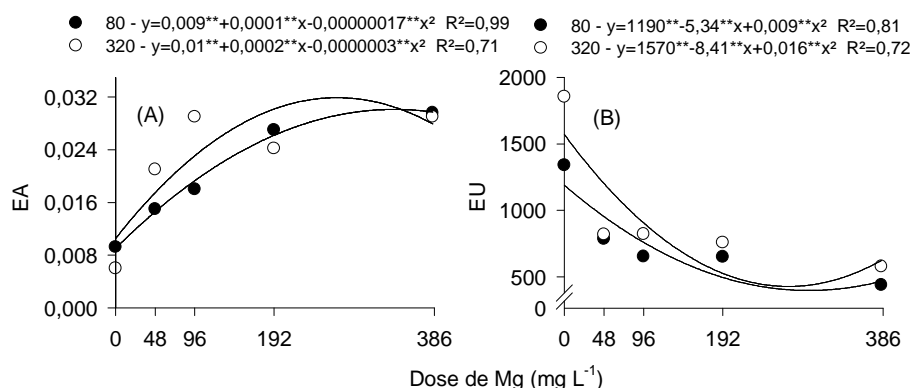


Figura 5 Eficiência de absorção (EA) (A) e eficiência de utilização (EU) (B) de Mg em mudas de cafeeiros em função da aplicação de diferentes doses de Mg em dois níveis de irradiância. Significativo, pelo teste de t, a 5% (*) e 1% (**)

Segundo Araújo (2000) a EU pode contribuir para minimizar a restrição ao crescimento vegetal, em condições de limitação do suprimento de determinado nutriente. Além disso, o aumento expressivo na produção de massa

seca das plantas proporcionou redução da EU. Pozza et al. (2009) observaram maior EU para Mg e P quando comparados aos outros nutrientes, em diferentes cultivares de cafeeiros. Isso ocorre em função do menor conteúdo destes nutrientes quando comparados a N, K e Ca. Fernandes et al. (2005) observaram redução na EU de N com o aumento da dose deste nutriente na cultura do milho. Decréscimos na eficiência de utilização de Zn na cultura do milho submetida a doses de Zn foram observados por Furlani et al. (2005) e por Prado, Mouro e Natale (2007).

Para Marschner (2012), a eficiência nutricional pode estar relacionada à demanda de nutrientes à nível celular, à compartimentalização, utilização na parte aérea, no transporte a curta e a longa distância, na afinidade do sistema de absorção (km), concentração mínima (C_{min}) e nas modificações na rizosfera.

3.4 Produção de massa seca

A nutrição mineral é um dos principais fatores que influenciam o desenvolvimento e a produção das culturas (MEURER, 2007). Neste contexto, o Mg é particularmente importante, pois tem grande impacto sobre a produção, transporte e utilização de fotossintatos (CAKMAK; KINBY, 2008).

Independente do nível de irradiância, as doses de Mg aumentaram a massa seca das plantas. Houve comportamento quadrático no peso de massa seca da raiz, do caule, da folha e no total (Figura 6).

A menor produção de massa seca das raízes foi observada na testemunha. Também houve maior relação massa seca da parte aérea/raiz na testemunha (2,54) quando comparada com a dose 48 mg L⁻¹ (2,47). Essa condição se relaciona com o menor transporte de carboidratos, ocasionado pela deficiência de Mg. O acúmulo de carboidratos nas folhas e a redução no crescimento das raízes, são alguns dos primeiros sintomas da deficiência de Mg

(HERMANS et al., 2005; ÇAKMAK; YAZICI, 2010). Segundo Marschner (2012) plantas deficientes em Mg têm maior acúmulo de massa seca nas folhas, indicando que a fotossíntese é afetada mais tardiamente nessa situação de estresse, quando comparada à degradação de amido, ao transporte de açúcares através das células e ao carregamento de sacarose via floema. Silva et al. (2014), observaram maior relação massa seca parte aérea/raiz em mudas de cafeeiro deficientes em Mg, e constataram efeito mais expressivo na cultivar Catuaí do que na Acaíá.

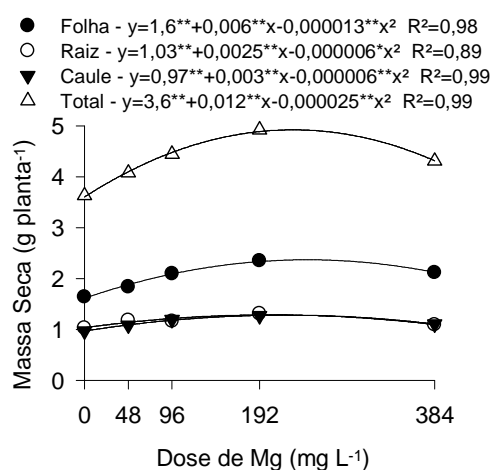


Figura 6 Produção de massa seca nas diferentes partes de mudas de cafeeiros em função da aplicação de diferentes doses de Mg em dois níveis de irradiância. Significativo, pelo teste de t, a 5% (*) e 1% (**)

A maior produção de massa seca total foi de 5 g por planta, obtida na dose de 240 mg L⁻¹. Ressalta-se que os teores foliares de Mg calculados nesta dose, os quais proporcionaram a máxima produção física, estão entre 6,9 e 8,64 g kg⁻¹. Já a dose correspondente a máxima produção econômica (90% da máxima produção física) foi de 99 mg L⁻¹, nesta dose os teores foliares de Mg variaram de 5,54 a 6,34 g kg⁻¹.

O nível crítico de um determinado nutriente na planta é definido como o valor da concentração que separa a zona de deficiência da zona de suficiência Martinez et al. (2003), acima dele a resposta obtida pela adição do nutriente é baixa (SMITH, 1988). Geralmente este teor associa-se a 90% da máxima produção física (CANTARUTTI et al., 2007).

Os níveis críticos de Mg encontrados na literatura para cafeeiros em produção variam de 2,9 g kg⁻¹ (MARTINEZ et al., 2003) a 4 g kg⁻¹ (GUIMARÃES et al., 1999) e para mudas o nível crítico foi de 1,1 g kg⁻¹ (GONÇALVES et al., 2009). Observa-se que os valores encontrados neste trabalho (5,54 a 6,34 g kg⁻¹), estão acima dos valores estabelecidos por estes autores. Entretanto, Clemente et al. (2008) em trabalho com cafeeiros após o primeiro ano de plantio, encontrou de 8,26 g kg⁻¹ como nível crítico.

Tanto a deficiência quanto o excesso de Mg têm efeitos prejudiciais sobre a fotossíntese das plantas (SHABALA; HARIADI, 2005) resultando em crescimento anormal ou restrito (SHAUL, 2002). A redução no acúmulo de massa seca a partir da dose 240 mg L⁻¹, está relacionada, principalmente, ao desequilíbrio causado pelo excesso desse elemento, conforme já discutido.

Estes resultados apontam a importância da nutrição do cafeeiro com magnésio e a necessidade de estudos mais detalhados em campo e em diferentes regiões.

4 CONCLUSÕES

O Mg proporciona aumentos na absorção de P e reduções na absorção de K e Ca. O nível de irradiância apresenta influência sobre teores foliares de P, K, Ca e Mg.

Os teores foliares de Mg entre 6,9 e 8,64 e entre 5,54 e 6,34 g kg⁻¹ foram correspondentes a maior produção de massa seca e a 90% da máxima produção, respectivamente.

O aumento das doses de Mg proporciona acréscimos na produção de massa seca do cafeeiro. A dose de 240 proporcionou maior produção de massa seca, independentemente do nível de irradiância.

REFERÊNCIAS

ARAÚJO, A. P. Eficiência vegetal de absorção e utilização de fósforo, com especial referência ao feijoeiro. In: NOVAIS, R. F.; ALVAREZ, V. H.; SCHAEFER, C. E. G. R. **Tópicos em ciência do solo**. Viçosa: SBCS, 2000. p. 163-212.

BULL, L. T. **Influência da relação K/(Ca + Mg) do solo na produção de massa seca e na absorção de potássio por gramínea e leguminosa forrageiras**. 1986. 107 p. Tese (Doutorado) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 1986.

CAKMAK, I.; KIRKBY, E. A. Role of magnesium in carbon partitioning and alleviating photooxidative damage. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 133, n. 4, p. 692-704, Aug. 2008.

CAKMAK, I.; YAZICI, A.M. Magnesium: a forgotten element in crop production. **Better Crops with Plant Food**, Norcross, v. 94, n. 2, p. 23-25, 2010.

CANTARUTTI, R. B. et al. Avaliação da fertilidade do solo e recomendação de fertilizantes. In: NEVES, J. C. L. et al. (Eds.). **Fertilidade do solo**. Viçosa: SBCS, 2007. p. 769-850.

CLARK, R. B. et al. Maize growth and mineral acquisition on acid soil amended with flue gas desulfurization byproducts and magnesium. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, New York, v. 28, n. 16, p. 1441-1459, Nov. 1997.

CLEMENTE, F. M. V. T. et al. Faixas críticas de teores foliares de macronutrientes no cafeeiro em pós-plantio: primeiro ano. **Coffee Science**, Lavras, v. 3, n. 1, p. 47- 57, jan./jun. 2008.

DEJOU, J.; MONTARD, F. X. Efecto positivo que ejercen los abonados potássio y magnésio em suelos vulcânicos Del Maazo Central francés. Evaluación de K⁺ em el suelo y em la planta al final de cinco años de cultivo de ballico perene. **Revista de la Potassa**, Berna, v. 7, n. 3, p. 1-10, Oct. 1982.

DING, Y.; XU, G. Low magnesium with high potassium supply changes sugar partitioning and root growth pattern prior to visible magnesium deficiency in leaves of Rice (*Oryza sativa* L.). **American Journal of Plant Sciences**, Amsterdam, v. 2, n. 2, p. 601–608, Oct. 2011.

DUNCAN, R. R.; BALIGAR, V. C. Genetics and physiological basis of nutrient uptake and use efficiency. In: BALIGAR, V. C.; DUNCAN, R. R. (Ed.). **Crops as enhancers of nutrient use**. New York: Academic Press, 1990. p. 3-35.

FAQUIN, V. **Nutrição mineral de plantas**. 2005. 100 p. Monografia (Especialização Fertilidade do solo e Nutrição de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2005.

FAQUIN, V.; FERRARI NETO, J.; EVANGELISTA, A. R. Limitações nutricionais do colômbio (*Panicum maximum* Jacq.), e da brachiaria (*Brachiaria decumbens*, Staff) em amostras de um latossolo do noroeste do Paraná: II Nutrição mineral em macro e micronutrientes. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 23, n. 4, p. 552-564, out. 1994.

FERNANDES, F. C. S. et al. Doses, eficiência e uso de nitrogênio por seis cultivares de milho. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 4, n. 2, p. 195-204, 2005.

FERREIRA, D. F. SISVAR: a computer statistical analysis system. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 35, n. 6, p. 1039-1042, nov./dez. 2011.

FONSECA, J. A.; MEURER, E. J. Antagonismo entre potássio e magnésio em plantas de milho. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE CIÊNCIA DO SOLO, 25., 1995, Viçosa. **Anais...** Viçosa: SBCS, 1995. p. 1034-1035.

FURLANI, A. M. C. et al. Eficiência de cultivares de milho na absorção e utilização de zinco. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 62, n. 3, p. 264-273, maio 2005.

FURTINI NETO, A. E. et al. **Fertilidade do solo**. Lavras: Editora da UFLA, 2001.

GONÇALVES, M. S. et al. Faixas críticas de teores foliares de nutrientes em mudas de café (Coffea arabica L.) produzidas em tubetes. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 33, n. 3, p. 743-752, maio/jun. 2009.

GONÇALVES, M. S. **Faixas críticas de teores foliares de nutrientes em mudas de café (Coffea arabica L.) produzidas em tubetes**. 2005. 82 p. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2005.

GUIMARÃES, P. T. G. et al. Café. In: RIBEIRO, A. C.; GUIMARÃES, P. T. G.; ALVAREZ-VENEGAS, V. H. **Recomendações para o uso de corretivos e fertilizantes em Minas Gerais: 5ª aproximação**. Viçosa: CFSEMG, 1999. p. 289-302.

GUIMARÃES, R. J.; MENDES, A. N. G. **Nutrição mineral do café**. Lavras: Editora da UFLA, 1997.

HERMANS, C. et al. Magnesium deficiency in sugar beet alters sugar partitioning and phloem loading in Young mature leaves. **Planta**, Berlin, v. 220, n. 4, p. 541-549, Feb. 2005.

HOAGLAND, D. R.; ARNON, D. I. **The water-culture method for growing plants without soil**. California: Califórnia Agricultural Experiment Station, 1950.

MALAVOLTA, E. Informação agrônômica sobre nutrientes para as culturas. **Nutrifatos**, Piracicaba, p. 1-24, 1996. (Arquivo do Agrônomo, 10).

MALAVOLTA, E. **Manual de nutrição mineral de plantas**. Piracicaba: Agronômica Ceres, 2006.

MALAVOLTA, E. **Nutrição mineral e adubação do cafeeiro**: colheitas econômicas máximas. São Paulo: Agronômica Ceres, 1993.

MALAVOLTA, E.; VITTI, G. C.; OLIVEIRA, S. A. **Avaliação do estado nutricional das plantas**: princípios e aplicações. 2. ed. Piracicaba: Potafos, 1997.

MALAVOLTA, E.; VITTI, G. C.; OLIVIERA, S. A. de. **Avaliação do estado nutricional de plantas**. Piracicaba: Associação Brasileira para a Pesquisa da Potassa e do Fosfato, 1989.

MARQUES, E. S.; FAQUIN, V.; GUIMARÃES, P. T. G. Teores foliares de nutrientes no cafeeiro (*Coffea arabica* L.) em resposta a calcário e gesso. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 23, n. 1, p. 140-151, jan./mar. 1999.

MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. 3. ed. London: Academic Press, 2012.

MARTINEZ, H. E. P. et al. Faixas críticas de concentrações de nutrientes e avaliação do estado nutricional de cafeeiros em quatro regiões de Minas Gerais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 38, n. 6, p. 703-713, jun. 2003.

MATIELLO, J. B. et al. **Cultura de café no Brasil**: manual de recomendações. Rio de Janeiro: Mapa, 2010.

MATTOS, W. T.; MONTEIRO, F. A. Respostas de *Brachiaria brizantha* a doses de potássio. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 55, n. 3, p. 428-437, ago. 1998.

MENGEL, K.; KIRKBY, E. A. **Principles of plant nutrition**. 5th ed. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2001.

MEURER, E. J. Fatores que influenciam a crescimento e desenvolvimento das plantas. In: NOVAIS, R. F. et al. (Eds). **Fertilidade do solo**. Viçosa: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2007, p. 65-90.

MOREIRA, A.; CARVALHO, J. G. de; EVANGELISTA, A. R. Influência da relação cálcio: magnésio do corretivo na nodulação, produção e composição mineral da alfafa. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 34, n. 2, p. 249-255, fev. 1999.

NAGAI, V.; IGUE, T.; HIROCE, R. Estudo comparativo das relações entre os nutrientes dosados em folhas de café, citros e milho. **Bragantia**, Campinas, v. 34, n. 6, p. 23-27, 1975.

POZZA, A. A. A. et al. Suprimento do silicato de cálcio e a eficiência nutricional de variedades de cafeeiro. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, 33, n. 6, p. 1705-1714, nov./dez. 2009.

PRADO, R. M.; MOURO, M. C.; NATALE, W. Crescimento inicial e nutrição de milho cultivar P30K75 submetido à fertilização de zinco via semente. **Revista Brasileira de Agrocência**, Pelotas, v. 13, n. 4, p. 495-501, out./dez. 2007.

RICCI, M. S. F. et al. Growth rate and nutritional status of an organic coffee cropping system. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 62, n. 2, p. 138-144, Mar./Apr. 2005.

RODRIGUES, A.C. G.; ROSSIELLO, R. O. P. Crescimento, absorção de K, Ca, e Mg de forrageiras tropicais em função da adubação potássica. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE CIÊNCIA DO SOLO, 25., 1995, Viçosa. **Anais...** Viçosa: SBCS, 1995. p. 1252-1254.

ROSOLEM, C. A.; MACHADO, J. K.; BRINHOLI, O. Efeito das relações Ca/Mg, Ca/K e Mg/K do solo na produção de sorgo sacarino. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 19, n. 12, p. 1443-1448, dez. 1984.

SANDS, R.; MULLIGAN, D. R. Water and nutrient dynamics and tree growth. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 30, n. 1, p. 91-111, Feb. 1990.

SHABALA, S.; HARIADI, Y. Effects of Magnesium Availability on the Activity of Plasma Membrane Ion Transporters and Light-Induced Responses from Broad Bean Leaf Mesophyll," **Planta**, Berlin, v. 221, n. 1, p. 56-65, Apr. 2005.

SHAUL, O. Magnesium transport and function in plants: the tip of the iceberg. **Biomaterials**, London, v. 15, n. 3, p. 309-323, Sept. 2002.

SIDDIQI, M. Y.; GLASS, A. D. M. Utilisation index: a modified utilisation efficiency in plants. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 4, n. 3, p. 289-302, Nov. 1981.

SILVA, D. M. et al. Physiological and biochemical impacts of magnesium-deficiency in two cultivars of coffee. **Plant and Soil**, The Hague, v. 328, n. 2, p. 133-150, 2014.

SMITH, F. W. Interpretation of plant analysis: concepts and principles. In: REUTER, D. J.; ROBSON, J. B. (Ed.). **Plant analysis: an interpretation manual**. Melbourne: Inkata, 1988. p. 1-12.

SOUZA, M. E. **Correlação adulto juvenil para eficiência nutricional e comportamento de clones de Eucalyptus grandis em dois níveis de fertilidade do solo**. 1994. 102 p. Tese (Doutorado em Solos e Nutrição de Plantas) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 1994.

SWIADER, J. M.; CHYAN, Y.; FREIJI, F. G. Genotypic differences in nitrate uptake and utilization efficiency in pumpkin hybrids. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 17, n. 10, p. 1687-1699, Oct. 1994.

VAN RAIJ, B. **Fertilidade do solo e adubação**. São Paulo: Ceres, 1991.

VENTURA, C. A. O. **Níveis de potássio, cálcio e magnésio em solução nutritiva influenciando o crescimento e composição da soja [*Glycine max (L.) Merrill*], cultivar Paraná**. 1987. 65 p. Tese (Doutorado em Solos e Nutrição de Plantas) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queros", Piracicaba, 1987.

**CAPÍTULO 3 EFICIÊNCIA NUTRICIONAL DO MAGNÉSIO NA
DINÂMICA DE CARBOIDRATOS E NO
METABOLISMO ANTIOXIDANTE DE CAFEIROS
SUBMETIDOS A DOIS NÍVEIS DE IRRADIÂNCIA**

RESUMO

O objetivo deste trabalho foi verificar os impactos fisiológicos e a dinâmica de carboidratos em mudas de *Coffea arabica* L. cultivadas em solução nutritiva, em função da aplicação de doses crescentes de magnésio (Mg) sob o efeito de dois níveis de irradiância. O experimento foi conduzido em condições controladas, em câmaras de crescimento e em solução nutritiva, no Departamento de Fitopatologia da Universidade Federal de Lavras - UFPA. Foram utilizadas mudas de cafeeiros da cultivar Mundo Novo IAC 379/19. Os tratamentos consistiram na aplicação de cinco doses de Mg (0; 48; 96, 192 e 384 mg L⁻¹) e na exposição das mudas à dois níveis de irradiância (80 e 320 $\mu\text{mol f\u00f3ton m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). O delineamento experimental foi em blocos casualizados, arranjado em um fatorial 5x2, com 6 repetições e uma planta por unidade experimental, totalizando 60 parcelas. A nutrição com Mg influencia a dinâmica de carboidratos nas folhas do cafeeiro. Tanto a deficiência quanto o excesso de Mg causaram aumentos nos teores de carboidratos, principalmente de sacarose nas folhas do cafeeiro. As folhas do cafeeiro apresentaram maiores teores de sacarose, seguido pelos teores de frutose e glicose, os quais foram superiores aos de galactose. Em condições de deficiência ou excesso de Mg as folhas expostas às maiores irradiâncias acumularam mais carboidratos. O acúmulo de carboidratos nas folhas do cafeeiro causou aumento das atividades das enzimas antioxidantes, em função de uma maior produção de espécies reativas de oxigênio (EROs). Altos níveis de irradiância provocaram fotooxidação e sintomas de escaldadura em folhas de cafeeiros, de forma mais intensa nas plantas deficientes em Mg e naquelas que receberam doses excessivas deste nutriente. O estudo mostrou que há uma relação íntima entre o complexo antioxidante do cafeeiro e o suprimento de Mg em função da irradiância a qual as plantas são submetidas, onde Mg funciona como agente atenuante do estresse oxidativo em condições de estresse causado pelo aumento da irradiância.

Palavras-chave: Fracionamento de carboidratos. Estresse oxidativo. Atividade enzimática. Escaldadura.

ABSTRACT

The objective of this work was to verify the physiological effects and the carbohydrate dynamics on *Coffea arabica* L. seedlings cultivated in nutrient solution, in function of the application of increasing doses of Mg under the effect of two levels of irradiance. The experiment was conducted under controlled conditions in growth chambers and nutrient solution at the Department of Plant Pathology of the Universidade Federal de Lavras (UFLA). We used coffee seedlings of cultivar Mundo Novo IAC 379/19. The treatments consisted of the application of five doses of Mg (0, 48, 96, 192 and 384 mg L⁻¹) and the exposure of the seedlings to two levels of irradiance (80 and 320 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$). The experimental design was in randomized blocks, arranged in a 5x2 factorial scheme, with six replicates and one plant per experimental unit, totalizing 60 plots. Nutrition with Mg influences carbohydrate dynamics on coffee leaves. Both deficiency and excess of Mg caused increases in the contents of carbohydrates, especially sucrose, in coffee leaves. The coffee leaves presented higher contents of sucrose, followed by the contents of fructose and glucose, which were superior to those of galactose. In conditions of deficiency or excess of Mg, the leaves exposed to higher irradiances accumulated more carbohydrates. The accumulation of carbohydrates in coffee leaves caused the increase in the activity of antioxidant enzymes, due to a higher production of reactive oxygen species (ROS). High irradiance levels caused photo-oxidation and sun scald symptoms on coffee leaves, more intensely in plants with Mg deficiency and on those that received excessive doses of this nutrient. The study showed that there is a close relation between the antioxidant complex of the coffee plant and the supplement of Mg in function of irradiance to which plants are subjected, on which Mg acts as mitigating agent of oxidative stress under stressful conditions caused by the increase in irradiance.

Keywords: Carbohydrates fractioning. Oxidative stress. Enzymatic activity. Sun scald.

1 INTRODUÇÃO

O magnésio (Mg) desempenha um grande número de funções chave no metabolismo das plantas, conseqüentemente, sua deficiência afeta diversos processos bioquímicos e fisiológicos, levando a reduções no crescimento e rendimento das culturas.

Estudos recentes mostraram que o Mg possui papel fundamental no transporte de carboidratos, principalmente sacarose, em diversas espécies. O acúmulo de carboidratos nas folhas parece ser um dos primeiros sintomas da deficiência de Mg (CALMAK; HENGELER; MARSCHNER, 1994a; CALMAK; HENGELER; MARSCHNER, 1994b; RIGA; ANZA, 2003; SILVA et al., 2014). Esse elevado acúmulo de carboidratos nas folhas de plantas deficientes em Mg, acompanhado pelo aumento na razão entre a massa da parte aérea e da raiz, são indicativos de severa inibição na exportação de fotoassimilados (açúcares) no floema (CAKMAK; YAZICI, 2010; CAKMAK; KIRKBY, 2008). Com a redução no transporte de carboidratos e, conseqüentemente no crescimento das raízes, há menor absorção de água e nutrientes, prejudicando assim a produtividade das culturas. Em adição, o acúmulo de carboidratos nas folhas pode estimular a produção de espécies reativas de oxigênio (EROs), tóxicas aos organismos vegetais (MARSCHNER, 2012; MENGEL; KIRKBY, 2001).

Além do Mg, os níveis de irradiância também influenciam os processos bioquímicos e fisiológicos, onde este nutriente está envolvido, refletindo em sintomas visuais típicos de deficiência, na redução no transporte de carboidratos, no crescimento das raízes (CAKMAK; KIRKBY, 2008) e, conseqüentemente, reduções na produtividade das culturas.

Sendo assim, a capacidade antioxidante das plantas é considerada um fator importante para a sua proteção contra diferentes estresses ambientais

(BARTOSZ, 1997). A diferença fundamental entre plantas sensíveis e resistentes ao estresse oxidativo, está na capacidade em reduzir os danos causados pelos radicais livres produzidos durante o estresse (NOCTOR et al., 1998).

As espécies reativas de oxigênio (EROs), como superóxido, peróxido de hidrogênio e radical hidroxila, tem um aumento na sua produção a partir de diferentes estresses sofridos pelas plantas (RESENDE; SALGADO; CHAVES, 2003). A produção desses radicais torna-se prejudicial ao organismo quando há um aumento excessivo na sua produção ou diminuição de agentes antioxidantes, resultando em estresse oxidativo (RESENDE; SALGADO; CHAVES, 2003).

O aumento de EROs é comumente observado sob determinadas condições de estresse, quando o equilíbrio da sua formação e detoxificação não pode ser mantido. A degradação eficiente das EROs requer a ação conjunta de diferentes enzimas do sistema antioxidante enzimático das plantas, principalmente composto pela dismutase do superóxido (SOD), catalase (CAT) e peroxidase do ascorbato (APX) (PASTORI; FOYER, 2002; APEL; HIRT, 2004; NEILL et al., 2008). Apesar da presença de um eficiente sistema antioxidante, danos oxidativos ainda ocorrem nas células vegetais, quer devido à produção descontrolada ou remoção ineficiente das EROs.

Com as mudanças climáticas observadas, especialmente na última década e a expansão constante das fronteiras agrícolas um estudo detalhado relacionado à nutrição com Mg na cultura do cafeeiro em função da irradiância se faz necessário.

Diante do exposto, o objetivo deste trabalho foi verificar os impactos fisiológicos e a dinâmica de carboidratos em mudas de *Coffea arabica* L. cultivadas em solução nutritiva, em função da aplicação de doses crescentes de Mg sob o efeito de diferentes níveis de irradiância.

2 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido sob condições controladas, em câmaras de crescimento e cultivo em solução nutritiva, no Departamento de Fitopatologia da Universidade Federal de Lavras - UFLA. Os tratamentos consistiram da aplicação de cinco doses de Mg [0; 48 (dose central de da solução de HOAGLAND; ARNON, 1950); 96, 192 e 384 mg L⁻¹] e na exposição das mudas à dois níveis de irradiância (80 e 320 $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{s}^{-1}$), o primeiro simulando condições de baixa intensidade fotossintética, como no interior do dossel das plantas, em cafeeiros sombreados ou em cafeeiros em plantios adensados; o segundo nível (320 $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{s}^{-1}$) simula condições de produção plena de fotossíntese.

O experimento foi conduzido em três câmaras de crescimento, sendo que cada câmara continha 20 vasos com capacidade de três litros. O delineamento experimental foi em blocos casualizados num arranjo fatorial 5x2, com 6 repetições e uma planta por unidade experimental, totalizando 60 parcelas.

Foram utilizadas mudas de cafeeiro da cultivar Mundo Novo IAC 379/19 com 4 pares de folhas definitivas, produzidas na Fazenda Experimental da EPAMIG de Machado, sendo que no substrato original destas, não foi feita calagem. O resíduo de solo nas raízes foi retirado com cuidado para não danificá-las. Posteriormente as mudas foram colocadas em bandejas contendo água deionizada por 10 dias, quando começaram a soltar raízes novas. Esse procedimento foi realizado com a finalidade de retirar o restante de resíduos de solo e nutrientes das raízes e para que as mudas emitissem raízes novas. Após esses procedimentos, as mudas foram transferidas para vasos com capacidade de três litros contendo solução básica de Hoagland e Arnon (1950), a 50% da força

iônica mas sem o Mg. Aí permaneceram por 15 dias sob aeração contínua, realizada através de um conjunto constituído por um compressor, conectado a mangueiras acopladas aos vasos contendo a solução nutritiva.

Após esse período, as mudas foram submetidas à solução completa de Hoagland e Arnon (1950), exceto Mg, utilizando-se como fontes de nutrientes: NH_4NO_3 ; $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$; KNO_3 ; KCl ; KH_2PO_4 ; $\text{CaCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$; H_3BO_3 ; $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$; $\text{MnSO}_4 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$; $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$; $\text{H}_2\text{MoO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ e solução de Fe-EDTA. O Mg foi aplicado separadamente a fim de atingirem-se as concentrações propostas em cada tratamento (0; 48; 96, 192 e 384 mg L^{-1}), sendo que a fonte utilizada foi o $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$. Foi mantida a aeração contínua da solução nutritiva. O pH da solução foi monitorado diariamente, mantido entre 5,0 e 5,5, com a adição de HCl 0,1 mol L^{-1} ou NaOH 0,1 mol L^{-1} . Quando necessário, o volume dos vasos foi completado com água deionizada. A troca da solução foi realizada nos diferentes tratamentos quando a depleção atingia 70% da concentração inicial.

A iluminação foi fornecida por lâmpadas fluorescentes tubulares do tipo luz do dia especial (Osram 20 W). A variação da irradiância foi controlada a partir da distância entre as plantas e a fonte de luz, a qual foi regulada por prateleiras em diferentes alturas. As plantas foram submetidas a um fotoperíodo de 12 horas de luz e 12 horas de escuro. Os níveis de irradiância, nas diferentes alturas, foram medidos utilizando-se um analisador de gás por infravermelho (LI-6400XT Portable Photosynthesis System, LI-COR, Lincoln, USA) (IRGA).

Aos 90 dias após a aplicação dos tratamentos foi coletada uma folha nova, totalmente expandida, por planta, para se fazer as análises fisiológicas. Após coletado o material foi imediatamente congelado em nitrogênio líquido e posteriormente armazenado em ultrafreezer à -80°C . Posteriormente as plantas foram expostas à pleno sol, onde a irradiância atingiu o valor máximo de 1500 $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Após 3 dias, à pleno sol, coletou-se mais uma amostra por planta para procederem-se as análises fisiológicas, seguindo o mesmo procedimento das anteriores. Posteriormente o experimento foi colhido. Coletaram-se separadamente folhas, caule e raízes das plantas para análise nutricional. O material vegetal foi lavado em água deionizada, acondicionado em sacos de papel e seco em estufa, a 60°C, até atingirem peso constante. Após secagem, foi realizada a pesagem e a moagem do material seco das folhas, caule e raízes das plantas. Parte deste material seco das folhas foi destinada à análise de carboidratos.

2.1 Carboidratos

As análises foram realizadas no Laboratório de Química da Universidade Federal de Lavras – UFLA. Para a extração dos carboidratos foram pesados 25 mg do material de folhas secas de mudas de cafeeiros em um tubo de microcentrífuga de 2 mL, posteriormente foram extraídas em 1,0 mL de água tipo I, através de ultrassonificação a 60°C por 15 min. Deste extrato, uma alíquota de 500 µL foi transferida para outro tubo de 1,5 mL e então centrifugados a 5.500 rpm por 5min. O sobrenadante foi diluído e filtrado em membrana de PES, com 0,22µm de poro (MELLINGER, 2006).

Para as análises foram utilizados os seguintes padrões: Glicose e Galactose – Sigma-Aldrich (St. Louis, MO, EUA); Sacarose e Frutose – Fluka (St. Louis, MO). A fase móvel foi preparada a partir da solução de NaOH 50-52% Sigma-Aldrich (St. Louis, MO). Todas as soluções foram preparadas utilizando água tipo I, obtida em sistema Milli-Q biocel - Milipore (Billerica, MA, EUA).

As amostras foram analisadas em HPLC Shimadzu (Kyoto, Japão), acoplado a um detector Antec DECADE II (Zoeterwoude, Holanda), sendo a

cela eletroquímica equipada com eletrodo de ouro. O sistema de HPLC, controlado por CBM-20A e com toda a tubulação “em peek”, foi configurado para fluxo isocrático da solução de NaOH 20mM previamente degaseificado em DGU-A₅ e fornecido a 0,2 mL.min⁻¹ por bomba LC-10Ai. Um volume de 20µL das amostras foi injetado (injetor Rheodyne modelo 7725i), sendo a separação realizada por uma coluna DIONEX CarboPac PA1 250mmx4mm d.i. (Sunnyvale, CA), equipada com pré-coluna e mantida a 44°C. Os sacarídeos foram analisados através de detecção amperométrica pulsada, sendo as condições de detecção E₁ = +0,05V, t₁= 500ms, t_s = 60ms; E₂ = +0,75V, t₂= 130ms; E₃ = -0,80V, t₃= 120ms (MARTINS et al., 2005).

Os teores de açúcares solúveis totais (AST) foram calculados pela soma dos teores de sacarose, frutose, glicose e galactose.

2.2 Enzimas antioxidantes

As análises da atividade das enzimas antioxidantes foram realizadas no Laboratório de Fisiologia Vegetal da Universidade Federal de Lavras – UFLA. O extrato enzimático foi obtido pela maceração em nitrogênio líquido de 0,1g de folhas, às quais foram adicionados 1,5 mL do tampão de extração contendo: 1,47 mL de tampão fosfato de potássio 0,1 M (pH 7,0), 15 µL de EDTA 0,1 M (pH 7,0), 6 µL de DTT 0,5 M, 12 µL de PMSF 0,1 M, ácido ascórbico 0,001 M e 22 mg de PVPP. O extrato foi centrifugado a 12.000 g por 10 minutos a 4°C e o sobrenadante foi coletado e armazenado a -20°C durante o período das análises. Os sobrenadantes coletados foram utilizados nas análises enzimáticas: dismutase do superóxido (SOD), catalase (CAT) e peroxidase do ascorbato (APX) (BIEMELT; KEETMAN; ALBRECHT, 1998).

a1) Catalase (CAT)

A CAT foi avaliada usando-se uma alíquota de 5 μL , que foi adicionada a 950 μL do meio de incubação contendo fosfato de potássio 200 mM (pH 7,0) e H_2O_2 12,5 mM, incubado a 28°C. A atividade foi determinada pelo decréscimo na absorvância a 240 nm, a cada 15 segundos, durante 3 minutos, monitorado pelo consumo do peróxido de hidrogênio (HAVIR; MCHALE, 1987).

a2) Dismutase do superóxido (SOD)

A atividade da SOD foi avaliada pela capacidade da enzima em inibir a fotorredução do azul de nitrotetrazólio (NBT) (GIANNOPOLITIS; RIES, 1977) em um meio de incubação composto por fosfato de potássio 50 mM, pH 7,8, metionina 14 mM, EDTA 0,1 μM , NBT 75 μM e riboflavina 2 μM . Os tubos com o meio de reação e a amostra foram iluminados, por 7 minutos, através de uma lâmpada fluorescente de 20W. Para o controle, o mesmo meio de reação sem a amostra foi iluminado. O branco foi mantido no escuro. As leituras foram realizadas a 560 nm e o cálculo da enzima foi feito com a seguinte equação: % de inibição = $(A_{560} \text{ amostra com extrato enzimático} - A_{560} \text{ controle sem enzima}) / (A_{560} \text{ controle sem enzima})$. Uma unidade da SOD corresponde à quantidade de enzima capaz de inibir em 50% a fotorredução do NBT nas condições do ensaio.

a3) Peroxidase do ascorbato (APX)

A atividade da APX foi determinada pelo acompanhamento da taxa de oxidação do ascorbato a 290 nm, a cada 15 segundos, por 3 minutos. Uma alíquota de 5 μL do extrato enzimático foi adicionada a 950 μL de tampão de incubação composto por 500 μL de fosfato de potássio 200 mM (pH 7,0), 50 μL de ácido ascórbico 10 mM e 50 μL de peróxido de hidrogênio 2 mM (NAKANO; ASADA, 1981). O coeficiente de extinção molar utilizado foi de 2,8 $\text{mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$.

Após realizadas as coletas do material vegetal para as análises fisiológicas, com as mudas que permaneceram 3 dias em pleno sol, o experimento foi colhido, coletaram-se, separadamente, folhas, caules e raízes das plantas para análise nutricional.

2.3 Análises estatísticas

Para as análises estatísticas, após a realização de análise de variância, foram estimadas equações de regressão para doses de Mg. Foram feitos testes de média (Scott-Knott) para verificar as diferenças dos níveis de irradiância dentro de cada dose de Mg. As análises foram feitas utilizando-se o programa SISVAR (FERREIRA, 2011). Os pontos de máximo e mínimo das funções quadráticas foram obtidos pela derivada de primeira ordem, igualando a mesma a zero.

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 Teores de carboidratos

Diversos trabalhos apontam o acúmulo de carboidratos nas folhas, principalmente de sacarose, como um dos primeiros sintomas da deficiência de Mg (CALMAK; HENGELER; MARSCHNER, 1994a; CALMAK; HENGELER; MARSCHNER, 1994b; RIGA; ANZA, 2003; SILVA et al., 2014). Essa deficiência na exportação de sacarose via floema, provoca drástica redução no crescimento das raízes (CALMAK; HENGELER; MARSCHNER, 1994a; CALMAK; HENGELER; MARSCHNER, 1994b; HERMANS et al., 2006; CAKMAK; YAZICI, 2010; SILVA et al., 2014) e conseqüentemente, reduções na absorção de água e nutrientes, prejudicando assim, o crescimento e produtividade das culturas.

Os teores de sacarose, açúcares redutores (frutose, glicose e galactose) e açúcares solúveis totais (AST) foram influenciados pelo magnésio (Mg) (Figura 1). A interação entre as doses de Mg e os níveis de irradiância foi significativa para sacarose (Figura 1A), frutose (Figura 1B), glicose (Figura 1C), galactose (Figura 1D) e AST (Figura 1E).

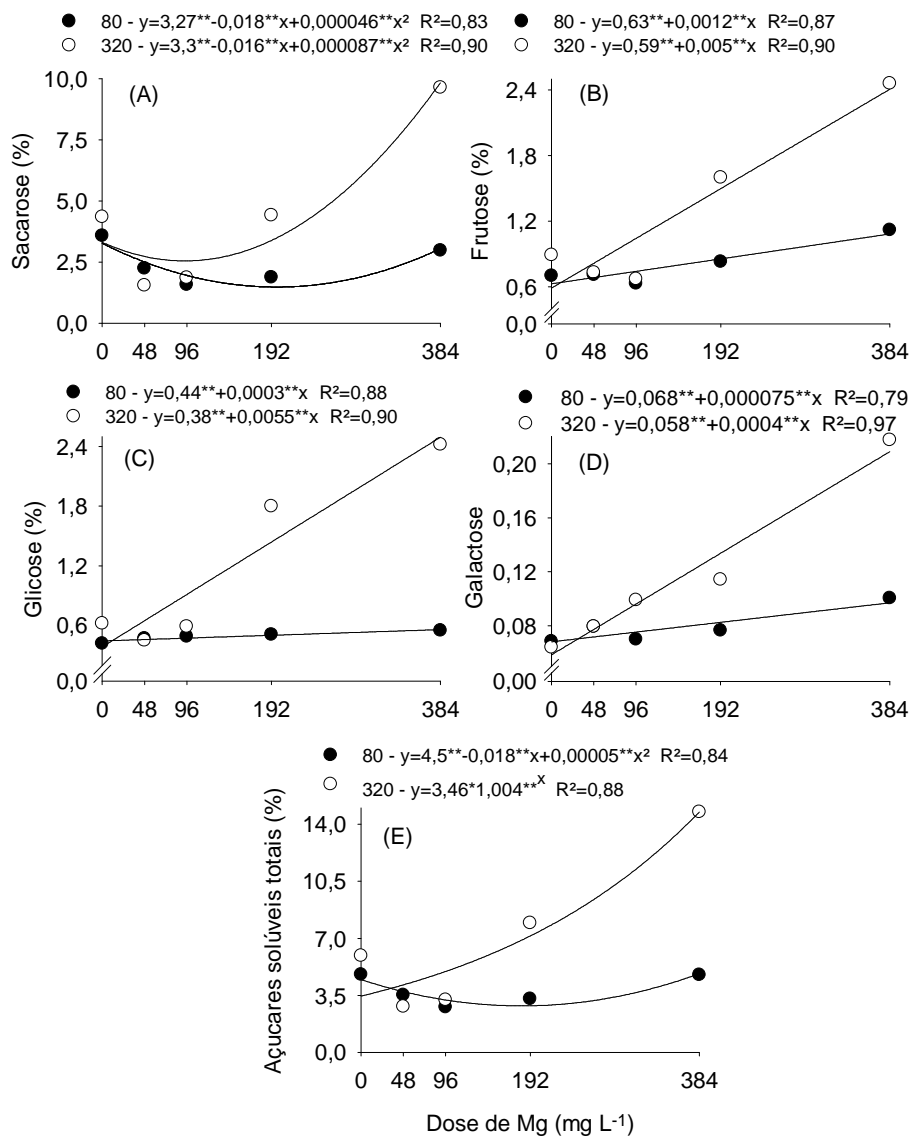


Figura 1 Teores de sacarose (A), frutose (B), glicose (C), galactose (D) e açúcares solúveis totais (AST) (E) em folhas de mudas de cafeeiros em função da aplicação de diferentes doses de Mg em dois níveis de irradiância. Significativo, pelo teste de t, a 5% (*) e 1% (**)

As folhas do cafeeiro apresentaram maiores teores de sacarose, quando comparados com os teores de outros carboidratos. Em quase todas as plantas superiores, os principais produtos da fotossíntese são a sacarose e o amido (DING; XU, 2011). Observou-se redução nos teores de sacarose até as doses de 196 e 92 mg L⁻¹ de Mg, nos níveis de irradiâncias 80 e 320 $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente. O maior acúmulo de sacarose nas folhas das plantas deficientes em Mg, está relacionado a redução no seu transporte via floema.

A influência da redução na fotossíntese sobre o menor transporte de sacarose via floema é pouco provável, uma vez que, a diminuição da taxa fotossintética ocorre em fases posteriores da deficiência de Mg (CAKMAK; KIRKBY, 2008). O acúmulo de carboidratos, juntamente com baixos teores de Mg nas folhas, parece resultar em prejuízos na atuação de genes envolvidos na fotossíntese, como o gen responsável pela codificação das clorofilas a e b (HERMANS; VERBRUGGEN, 2005), o que é responsável, em parte, pelo declínio nos teores de clorofila e no desempenho fotoquímico, em fases mais avançadas da deficiência de Mg (CAKMAK; HENGELER; MARSCHNER, 1994a; HERMANS et al., 2006; HERMANS; VERBRUGGEN, 2005). Neste sentido, o Mg possui um efeito direto sobre o carregamento de carboidratos, especialmente sacarose, via floema (CAKMAK; KIRKBY, 2008; CAKMAK; HENGELER; MARSCHNER, 1994a).

A função que o Mg desempenha no transporte de carboidratos, pode estar relacionada a uma diminuição da atividade metabólica dos órgãos fonte (FISCHER, et al., 1998). Entretanto, o mais provável é estar relacionada a queda na concentração de Mg-ATP nos locais de carregamento do floema (HERMANS et al., 2006; HERMANS; VERBRUGGEN, 2005; CAKMAK; KIRKBY, 2008). Esse transporte, dependendo da espécie, pode ocorrer de forma ativa e seletiva (via simplástica), necessitando, portanto, de energia na forma de ATP, para o cotransporte via membrana plasmática (H⁺) (TAIZ; ZEIGER, 2009).

Os aumentos nos teores de sacarose, a partir das doses já citadas, provavelmente estão relacionados com uma redução na absorção de K, em função de um excesso de Mg na solução. A deficiência de K provoca redução no transporte e utilização de fotoassimilados (MARSCHNER, 2012; MENGEL; KIRKBY, 2001). Cakmak, Hengeler e Marschner, (1994b) observaram maiores concentrações de sacarose e açúcares redutores em folhas de feijoeiro deficientes em Mg e K. A atuação do K no transporte de carboidratos é comprovada pelo fato de que, além do acúmulo de carboidratos nas folhas, as raízes de plantas deficientes em K têm concentrações inferiores de sacarose, quando comparadas com raízes de plantas com suprimento adequado deste nutriente (CAKMAK; HENGELER; MARSCHNER, 1994a; CAKMAK; HENGELER; MARSCHNER, 1994b). Havendo, portanto, necessidade de K para que o transporte de carboidratos via floema, principalmente de sacarose, seja eficiente (PILOT et al., 2003; DEEKEN et al., 2002).

Segundo Hermans et al. (2006) reduções na fotossíntese observadas em plantas deficientes em K, podem ocorrer como consequência do acúmulo de sacarose nas folhas. Essa redução na fotossíntese, provoca acúmulo excessivo de energia luminosa e equivalentes redutores nos cloroplastos, que por sua vez, levam a ativação de oxigênio molecular, formação de EROs e danos ao cloroplasto (CAKMAK, 2005).

Nas maiores doses de Mg, houve maior acúmulo de sacarose (Figura 1A), frutose (Figura 1B), glicose (Figura 1C) e AST (Figura 1E) nas plantas submetidas ao maior nível de irradiância ($320 \mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Isto indica que, provavelmente, plantas que crescem sob altos níveis de irradiância, necessitam de um maior suprimento de K para manterem o transporte de carboidratos via floema em taxas normais.

Dentre os açúcares redutores, a frutose e a glicose (precursores da sacarose), apresentaram maiores teores do que a galactose. O comportamento foi

linear para os teores de frutose, glicose e galactose nos dois níveis de irradiância estudados (Figuras 1B, 1C e 1D).

Os teores dos AST em função das doses de Mg se comportaram de forma quadrática no menor nível de irradiância e exponencial em $320 \mu\text{mol f\u00f3ton m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de irradiância.

Nas plantas deficientes em Mg, houve tamb\u00e9m aumento nos teores de frutose (Figura 1B) e glicose (Figura 1C) no maior n\u00edvel de irradi\u00e2ncia e AST (Figura 1E) nos dois n\u00edveis de irradi\u00e2ncia, indicando que o Mg tamb\u00e9m desempenha papel no transporte desses a\u00e7\u00facares e, ou nas rea\u00e7\u00f5es de transforma\u00e7\u00e3o da sacarose. Silva et al. (2014) observaram aumentos nos teores de sacarose, a\u00e7\u00facares redutores e AST em fun\u00e7\u00e3o da defici\u00eancia de Mg em mudas de cafeeiros. Entretanto, o efeito do excesso de Mg sobre os teores dos a\u00e7\u00facares redutores (frutose, glicose e galactose) (Figuras 1B, 1C e 1D) foi mais expressivo. Talvez o K tenha papel mais importante no transporte e, ou transforma\u00e7\u00e3o desses a\u00e7\u00facares. A s\u00edntese de carboidratos \u00e9 dependente de enzimas de clivagem da sacarose, a sacarose sintetase (SuSy) e as invertases, as quais tamb\u00e9m influenciam a velocidade de transporte no floema na dire\u00e7\u00e3o fonte/dreno, algumas destas enzimas s\u00e3o ativadas pelo K (TAIZ; ZEIGER, 2009).

De modo geral, nos extremos de fornecimento de Mg (0 e 384 mg L^{-1}), houve maior ac\u00famulo de carboidratos no maior n\u00edvel de irradi\u00e2ncia, provavelmente em fun\u00e7\u00e3o da maior taxa fotossint\u00e9tica.

3.2 Particionamento de carboidratos

As doses de Mg tamb\u00e9m alteraram o particionamento de carboidratos nas folhas do cafeeiro, ou seja, a rela\u00e7\u00e3o dos teores de cada carboidrato em rela\u00e7\u00e3o ao total (AST) (Figura 2).

O comportamento foi quadrático decrescente para a sacarose, quadrático crescente para os açúcares redutores.

A maior porcentagem de sacarose em relação aos demais açúcares foi observada na testemunha, indicando que, proporcionalmente, a deficiência de Mg tem mais influência sobre o acúmulo de sacarose.

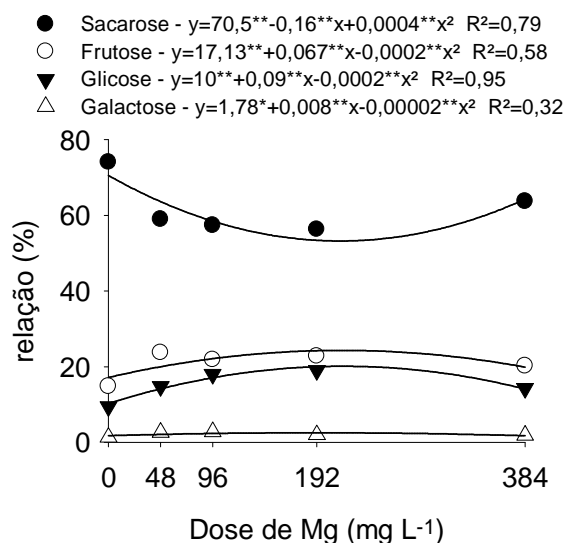


Figura 2 Particionamento de carboidratos em folhas de mudas de cafeeiros em função da aplicação de diferentes doses de Mg e de dois níveis de irradiância. Significativo, pelo teste de t, a 5% (*) e 1% (**)

Independente da dose de Mg, a sacarose foi o açúcar em maior concentração nas folhas, seguido pela frutose, glicose e depois pela galactose, a qual apresentou valores bem abaixo dos demais. Ressalta-se que os níveis de irradiância não tiveram influência sobre o particionamento de carboidratos.

A relação entre os teores dos carboidratos nas diferentes doses foram as seguintes:

- 0 g L⁻¹ de Mg – sacarose – (74%), frutose – (14,8%), glicose – (9,5%), galactose – (1,3%).

- 48 g L⁻¹ de Mg – sacarose – (59%), frutose – (23,7%), glicose – (14,77%), galactose – (2,6%).

- 96 g L⁻¹ de Mg – sacarose – (57,3%), frutose – (21,9%), glicose – (18%), galactose – (2,8%).

- 192 g L⁻¹ de Mg – sacarose – (56,3%), frutose – (22,8%), glicose – (19%), galactose – (1,99%).

- 384 g L⁻¹ de Mg – sacarose – (63,6%), frutose – (20,2%), glicose – (14,3%), galactose – (1,9%).

A sacarose possui papel fundamental no metabolismo vegetal, atuando como fonte de carbono e energia, principalmente para tecidos não fotossintéticos (BASSON et al., 2010). A redução das taxas de síntese de sacarose ou aumentos na sua degradação afetam a fisiologia das plantas, o desenvolvimento de raízes e a qualidade dos frutos. (KÜHN; GROF, 2010). As principais enzimas que catalisam as reações relacionadas à dinâmica da sacarose são: a sacarose sintetase (SuSy), a sacarose fosfato sintetase (SPS) e as invertases (invertase alcalina e a invertase ácida). A SPS atua no controle da biossíntese e acúmulo de sacarose e desempenha um papel importante na translocação e distribuição de fotoassimilados em plantas superiores (TAIZ; ZEIGER, 2009; WANG et al., 2013). A sacarose sintetase e a invertase alcalina são localizadas principalmente no citosol, enquanto a invertase ácida é encontrada, principalmente, associada às paredes celulares e aos vacúolos (locais em que o pH fica próximo de 5,0) (TAIZ; ZEIGER, 2009).

As equações catalisadas são:

Sacarose sintetase: Sacarose + UDP \longleftrightarrow Frutose + UDP-Glucose

Sacarose fosfato sintetase: Sacarose + UDP \longleftrightarrow Frutose + UDPG

Invertase: Sacarose + H₂O \longleftrightarrow Frutose + Glucose

Além das reações apresentadas a SPS ainda poderia converter sacarose-6-fosfato em sacarose de forma irreversível (CHEN; HAJIREZAEI; BNRNKE, 2005).

A importância destas enzimas depende do local onde a sacarose está sendo metabolizada. É provável que a sacarose sintetase, seja a principal enzima que degrada sacarose em órgãos que estocam amido (semente em desenvolvimento, tubérculos) e em tecidos em rápido crescimento, os quais necessitam da sacarose translocada no processo de respiração, para produção de energia e esqueletos de carbono. No entanto, quando o descarregamento do floema ocorre de forma passiva (via apoplasto), a invertase ácida, por estar presente na parede celular, pode converter a sacarose em hexoses (frutose e glicose) antes de entrarem na célula. No caso de células maduras, a invertase citosólica pode ter importância na degradação de sacarose, fornecendo glicose e frutose para a respiração (HOPKINS, 2000).

A SPS é uma enzima-chave na dinâmica dos carboidratos nas plantas, sendo a principal responsável pela participação da sacarose nos processos fisiológicos de diferentes metabolismos. Trabalhos em diferentes culturas, encontraram correlação entre o acúmulo de sacarose com aumentos da atividade SPS e, ou diminuição da atividade das invertases (HIROTSU; KASHIWAGI; MADOKA, 2007; ISHIMARU; HIROTSU; KASHIWAGI, 2008; ZHANG et al, 2010).

A relação entre a sacarose e a frutose e, entre a sacarose e glicose foram inversamente proporcionais, indicando que o Mg e, ou K, tenham participação nas atividades dessas enzimas. Sabe-se que o K tem relação com a atividade da sintetase da sacarose (TAIZ; ZEIGER, 2009). Com relação ao Mg, é possível que tenha relação com a atividade das invertases, uma vez que a atividade dessas enzimas, geralmente, é inversamente proporcional ao acúmulo de sacarose.

Entretanto mais investigações sobre o papel desses nutrientes na atividade dessas enzimas são necessárias.

3.3 Metabolismo antioxidante

O aumento das concentrações de Mg na solução reduziu as atividades das enzimas do sistema antioxidante da planta (SOD, CAT e APX). O comportamento foi quadrático decrescente para as três enzimas estudadas (Figuras 3 e 4).

A SOD é responsável pela dismutação do O_2^- para formar H_2O_2 e O_2 , sendo considerada a primeira linha de defesa contra as EROs (GRATÃO et al., 2005). A CAT e a APX são enzimas que catalisam a conversão do H_2O_2 à água e O_2 (IGAMBERDIEV; LEA, 2002).

Para a atividade da SOD a interação entre as doses de Mg e a irradiância não foi significativa, o comportamento da atividade desta enzima em função das doses foi quadrático decrescente (Figura 3). O aumento das doses de Mg até 245 mg L^{-1} causou redução na atividade da SOD, a partir desse ponto houve um aumento na atividade desta enzima.

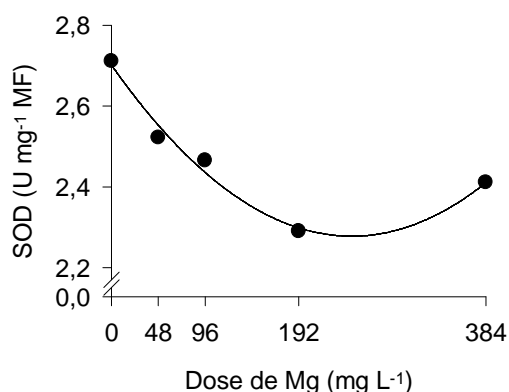


Figura 3 Atividade da enzima dismutase do superóxido (SOD) em função da aplicação de diferentes doses de Mg. Significativo, pelo teste de t, a 5% (*) e 1% (**)

Aumentos na atividade do sistema antioxidante em função da deficiência de Mg foram observados nas culturas da amoreira (TEWARI; KUMAR; SHARMA, 2006), *Mentha sp.* (CANDAN; TARHAN, 2003), arroz (CHOU et al., 2011), Feijão (CAKMAK; MARSCHNER, 1992) e cafeeiro (SILVA et al., 2014).

Silva et al. (2014), observaram maiores atividades das enzimas SOD, CAT e APX em mudas de cafeeiro deficientes em Mg quando comparadas àquelas com suprimento adequado deste nutriente.

A atuação das enzimas do complexo antioxidante da planta, antes do aparecimento do sintoma visual da deficiência de Mg, retarda os danos fotooxidativos causados pelas EROs e a inativação de enzimas fotossintéticas, fazendo com que a atividade fotossintética seja reduzida somente nas fases mais avançadas da deficiência (KAISER, 1976).

A interação entre as doses de Mg e os níveis de irradiância foi significativa para as atividades da APX e da CAT. O comportamento das atividades dessas enzimas em função das doses de Mg foi quadrático decrescente dentro de cada nível de irradiância, tanto nas amostragens dentro da câmara de crescimento quanto nas amostragens à pleno sol (Figura 4). A interação significativa indica que o comportamento das atividades dessas enzimas em função das doses de Mg depende da irradiância.

As atividades da CAT e da APX foram maiores nas doses mais baixas de Mg. De acordo com Cakmak e Marschner (1992) elevados níveis de componentes do metabolismo antioxidante constituem em uma resposta fisiológica das plantas aos efeitos da deficiência de Mg.

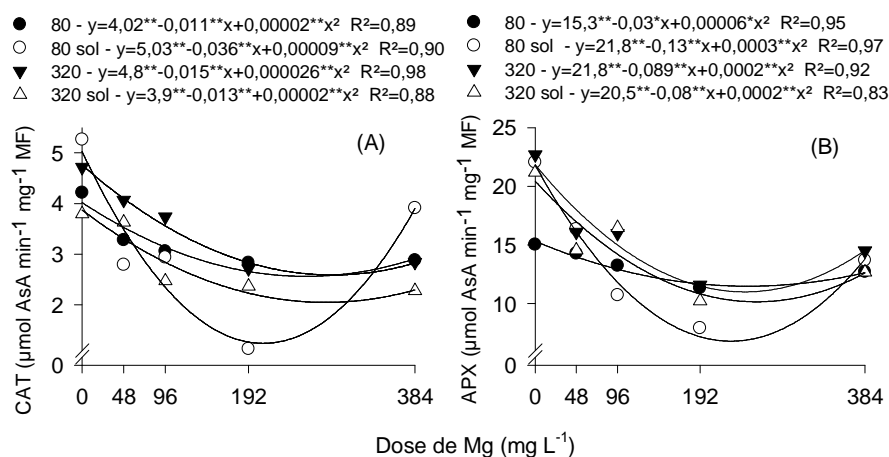


Figura 4 Atividade das enzimas catalase (CAT) (A) e peroxidase do ascorbato (APX) (B) em mudas de cafeeiro em função da aplicação de diferentes doses de Mg e diferentes níveis de irradiância, em amostras coletadas dentro da câmara de crescimento e fora da câmara de crescimento, após exposição a pleno sol (sol) Significativo, pelo teste de t, a 5% (*) e 1% (**)

De acordo com Silva et al. (2014), é provável que a ativação do metabolismo antioxidante, em condições de deficiência de Mg, ocorra nos cloroplastos, pois é onde há a redução do O_2^- e do H_2O_2 , como resultado do restrito consumo de potencial redutor na fixação de CO_2^- .

Assim como a deficiência, o excesso de Mg também causou aumento das atividades das enzimas do sistema antioxidante (Figuras 3 e 4). Este fato provavelmente ocorreu em função das desordens fisiológicas causadas pelo excesso deste nutriente em si, pela redução na absorção de outros nutrientes, principalmente de K e pelo aumento na concentração salina da solução.

Diversos estudos têm demonstrado o papel dos mecanismos antioxidantes enzimáticos na proteção contra o estresse oxidativo induzido pela salinidade (BANDEOGLU et al., 2004; BEN AMOR et al., 2005; RUBIO et al., 2009). Em arroz (LIN; KAO, 2001), tomate (MITTOVA et al., 2004), milho

(AZEVEDO-NETO et al., 2006) e feijão caupi (CAVALCANTI et al., 2007). O aumento da atividade de enzimas, como a SOD, a APX e a CAT, está associado com a manutenção dos níveis de peroxidação de lipídios sob estresse salino.

De acordo com Cakmak (2005), a deficiência de K pode aumentar a produção de EROs, sobretudo em condições de estresse ambiental, como a seca, alta intensidade de luz, calor e limitações nutricionais. De acordo com o autor, a melhoria da nutrição potássica pode reduzir consideravelmente a produção de EROs pela redução da atividade da NADPH oxidase e pela manutenção do transporte de elétrons. A deficiência de K provoca redução na fixação fotossintética de CO₂ e prejuízos no transporte e utilização de fotoassimilados. Tais distúrbios podem resultar em excesso de elétrons, estimulando assim a produção de EROs (MARSCHNER, 2012; MENGEL; KIRKBY, 2001).

Além dos teores de Mg, a intensidade luminosa também influencia os processos bioquímicos e fisiológicos, onde este nutriente está envolvido, refletindo em sintomas visuais típicos de deficiência, na redução do transporte de carboidratos e crescimento das raízes (CAKMAK; KIRKBY, 2008) e consequentemente reduções na produtividade das culturas.

As irradiâncias de saturação da fotossíntese do cafeeiro são relativamente baixas (300 a 700 $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (DAMATTA et al., 2004). Irradiâncias superiores àquelas necessárias para saturar o complexo fotossintético, podem causar fotoinibição da fotossíntese. Além disso, frequentemente acarretam em decréscimos na taxa de transporte de elétrons através do fotossistema II (FSII), e em incrementos na taxa de giro de D1, o principal polipeptídeo dos centros de reação do FSII (MALKIN; NIYOGI, 2000).

É importante observar que, de modo geral, na amostragem dentro da câmara, onde a irradiância foi controlada, o maior nível de irradiância (320 $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{s}^{-1}$) desencadeou maiores atividades da CAT e da APX na dose 0 mg

L^{-1} de Mg. Com o aumento das doses de Mg, as atividades dessas enzimas sob o maior ($320 \mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e sob o menor ($80 \mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) nível de irradiância tenderam a se igualar (Figura 4). O efeito da irradiância na atividade das enzimas antioxidantes ficou ainda mais evidente nas plantas que saíram da menor irradiância ($80 \mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e foram colocadas à pleno sol, onde a irradiância atingiu $1500 \mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Esta mudança de ambiente provocou um estresse que aumentou as atividades da CAT e da APX na testemunha, entretanto houve maior redução as atividades em função do aumento das doses de Mg.

Cakmak e Marschner (1992) observaram que plantas de feijoeiro com deficiência de Mg, apresentaram um rápido aumento nos mecanismos antioxidantes, especialmente àquelas submetidas a intensidades luminosas elevadas.

De acordo Drinnan e Menzel (1994), há um aumento na formação de EROs, quando a absorção de energia luminosa captada pela planta ultrapassa a capacidade de utilização durante a fotossíntese. Essas EROs em excesso são tóxicas às células, destroem a clorofila, as membranas, DNA e outras organelas. Sob condições normais de crescimento, o acúmulo de EROs nas células é baixo. Entretanto, fatores ambientais adversos que perturbam a homeostase celular, induzem a produção de EROs, levando ao estresse oxidativo (FIDALGO et al., 2004; ANZA; RIGA; GARBISU, 2005).

Em adição, relata-se que mesmo na testemunha, as mudas de cafeeiro não apresentaram sintomas visuais típicos da deficiência enquanto permaneceram na câmara de crescimento. Após colocadas por três dias a pleno sol, os sintomas visuais típicos da deficiência apareceram, juntamente com sintomas de escaldadura, que apareceram de forma mais intensa na testemunha e na maior dose de Mg, em função da restrição na absorção de K.

Observa-se na figura 5 que a parte da folha mais velha que foi sombreada pela folha mais nova permaneceu verde, enquanto a parte que foi exposta a irradiância plena apresentou sintomas de escaldadura. Nota-se ainda que a folha mais nova que foi totalmente exposta a irradiância plena, mesmo apresentando menor proteção física, permaneceu verde (Figuras 5 e 6). Isso ocorreu pois a escaldadura é causada por danos fotooxidativos e não se trata de um processo puramente físico. Provavelmente o Mg e o K, que são móveis na planta, possuem papel importante na proteção das folhas contra a escaldadura.



Figura 5 Mudanças de cafeeiros cultivadas em solução nutritiva sem fornecimento de Mg expostas por 3 dias à pleno sol. (Foto: Kaio Dias, 2014)



Figura 6 Mudanças de cafeeiro cultivadas em solução nutritiva com alto fornecimento de Mg (Baixo teor foliar de K) expostas por 3 dias à pleno sol. (Foto: Kaio Dias, 2014)

Cakmak e Kirkby (2008), observaram que em altos valores de intensidade da luz aumenta-se o desenvolvimento de clorose, em conjunto com algumas manchas avermelhadas sobre a lâmina de folha, e que as partes das folhas que não receberam a luminosidade total não apresentaram sintomas. De acordo com os autores, plantas que crescem em condições de alta intensidade de luz parecem ter uma maior exigência para o Mg do que as plantas cultivadas sob baixa intensidade luminosa.

O maior estresse oxidativo observado em função da deficiência de Mg, de forma mais acentuada nas plantas expostas aos maiores níveis de irradiância, pode estar ligados a alguns fatores:

- Com o início do estresse causado pela deficiência de Mg houve um acúmulo de carboidratos nas folhas (Figura 1), fato observado por diversos autores (CAKMAK; HENGELER; MARSCHNER, 1994a; RIGA, ANZA; 2003; SILVA et al., 2014). Este acúmulo de carboidratos altera o metabolismo fotossintético e reduz o uso da energia luminosa absorvida na fotossíntese, induzindo uma saturação da cadeia de transporte de elétrons com acúmulo de NADPH (HERMANS; VERBRUDGEN, 2005). Altos níveis de equivalentes redutores e componentes da cadeia de elétrons saturados oferecem condições favoráveis para a formação de EROs (BIEMELT; KEETMAN; ALBRECHT, 1998; MITTLER, 2002).

-O Mg afeta também a atividade de ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco). Sendo que a ligação desta enzima com o Mg aumenta a afinidade pelo CO₂ e duplica a velocidade máxima de reação (SUGIYAMA; NAKAYAMA; AKAZAWA, 1968). Portanto em condições de deficiência de Mg a taxa fotossintética será reduzida, podendo assim gerar um acúmulo de oxigênio e equivalentes redutores, causando a geração de EROs e consequentemente desencadeando um estresse oxidativo. Este fato é mais grave

em condições de alta irradiância, pois neste caso a geração de equivalentes redutores e absorção de água são maiores.

Os resultados mostraram que há uma relação íntima entre o complexo antioxidante do cafeeiro e o suprimento de Mg em função da irradiância a qual as plantas são submetidas. O Mg parece funcionar como agente atenuante do estresse oxidativo, em condições de estresse causado pelo aumento da irradiância. Os resultados indicam a necessidade de estudos regionais à campo, visto que o cafeeiro é cultivado em diversas regiões do Brasil e em outros países, com diferentes níveis de irradiância e a nutrição com o Mg não deve ser a mesma para essas diferentes condições.

4 CONCLUSÕES

A nutrição com Mg influencia a dinâmica de carboidratos nas folhas do cafeeiro. Tanto a deficiência quanto o excesso de Mg causam aumentos nos teores de carboidratos, principalmente de sacarose nas folhas do cafeeiro. As folhas do cafeeiro apresentam maiores teores de sacarose, seguido pelos teores de frutose e glicose, os quais foram superiores aos de galactose.

Esse acúmulo de carboidratos nas folhas do cafeeiro é dependente da irradiância à qual as plantas são submetidas. Em condições de deficiência ou excesso de Mg as folhas expostas às maiores irradiâncias acumulam mais carboidratos.

O acúmulo de carboidratos nas folhas do cafeeiro causou aumentos das atividades das enzimas antioxidantes, em função de uma maior produção de ERO's.

Altos níveis de irradiância provocam fotooxidação e sintomas de escaldadura em folhas de cafeeiros, de forma mais intensa nas plantas com menor suprimento de Mg e K.

O estudo mostrou que há uma relação íntima entre o complexo antioxidante do cafeeiro e o suprimento de Mg em função da irradiância a qual as plantas são submetidas, onde Mg funciona como agente atenuante do estresse oxidativo em condições de estresse causado pelo aumento da irradiância.

3 REFERÊNCIAS

ANZA, M.; RIGA, P.; GARBISU, C. Time course of antioxidant responses of *Capsicum annuum* L. subjected to a progressive magnesium deficiency. **Annals of Applied Biology**, Warwick, v. 146, n. 1, p. 123-134, Feb. 2005.

APEL, K.; HIRT, H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 55, n. 1, p. 373-399, Jan. 2004.

AZEVEDO-NETO, A. D. D. et al. Effect of salt stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of salt-tolerant and salt-sensitive maize genotypes. **Environmental and Experimental Botany**, Elmsford, v. 56, n. 1, p. 87-94, Jan. 2006.

BANDEOGLU, E. et al. Antioxidant responses of shoots and roots of lentil to NaCl-salinity stress. **Plant Growth Regulation**, New York, v. 42, n. 1, p. 69-77, Jan. 2004.

BARTOSZ, G. Oxidative stress in plants. **Acta Physiologia Plantarum**, Warsaw, v. 19, n. 1, p. 47-64, Jan. 1997.

BASSON, C. E. et al. Sugar and acid-related quality attributes and enzyme activities in strawberry fruits: invertase is the main sucrose hydrolysing enzyme. **Food Chemistry**, London, v. 121, n. 4, p. 1156-1162, Aug. 2010.

BEN AMOR, N. et al. Physiological and antioxidant responses of the perennial halophyte *Crithmum maritimum* to salinity. **Plant Science**, Limerick, v. 168, n. 4, p. 889-899, Apr. 2005.

BIEMELT, S.; KEETMAN, U.; ALBRECHT, G. Re-aeration following hypoxia or anoxia leads to activation of the antioxidative defense system in roots of wheat seedlings. **Plant Physiology**, Washington, v. 116, n. 2, p. 651-658, Feb. 1998.

CAKMAK, I. The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, Oxford, v. 168, n. 4, p. 521–530, Aug. 2005.

CAKMAK, I.; HENGELER, C.; MARSCHENER, H. Changes in phloem export of sucrose in leaves in response to phosphorus, potassium and magnesium deficiency in bean plants. **Journal of Expert Botany**, London, v. 45, n. 9, p. 1251–1257, Sept. 1994a.

CAKMAK, I.; HENGELER, C.; MARSCHNER, H. Partitioning of shoot and root dry matter and carbohydrates in bean plants suffering from phosphorus, potassium and magnesium deficiency. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 45, n. 9, p. 1245-1250, Sept. 1994b.

CAKMAK, I.; KIRKBY, E. A. Role of magnesium in carbon partitioning and alleviating photooxidative damage. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 133, n. 4, p. 692-704, Aug. 2008.

CAKMAK, I.; MARSCHENER, H. Magnesium deficiency and high light intensity enhance activities of superoxide dismutase, ascorbate peroxidase and glutathione reductase in bean leaves. **Plant Physiology**, Washington, v. 98, n. 6, p. 1222–1227, Oct. 1992.

CAKMAK, I.; YAZICI, A.M. Magnesium: a forgotten element in crop production. **Better Crops with Plant Food**, Norcross, v. 94, n.2, p. 23-25, 2010.

CANDAN, N.; TARHAN, L. Relationship among chlorophyllcarotenoid content, antioxidant enzyme activities and lipid peroxidation levels by Mg²⁺ deficiency in the *Mentha pulegium* leaves. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v. 41, n. 1, p. 35–40, Jan. 2003.

CAVALCANTI, F. R. et al. Roots and leaves display contrasting oxidative response during salt stress and recovery in cowpea. **Journal of Plant Physiology**, New York, v. 164, n. 5, p. 591-600, May 2007.

CHEN, S.; HAJIREZAEI, M.; BNRNKE, F. Differential expression of sucrose-phosphate synthase isoenzymes in tobacco reflects their functional specialization during dark-governed starch mobilization in source leaves. **Plant Physiology**, Washington, v. 139, n. 3, p. 1163-1174, Nov. 2005.

CHOU, T. S. et al. Effect os magnesium deficiency on antioxidante status and cádmium toxicity in rice seedlings. **Journal of Plant Physiology**, New York, v. 168, n. 10, p. 1021–1030, July 2011.

DAMATTA, F. M. et al. Ecophysiological constraints on the production of shaded and unshaded coffee: a review. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 86, n. 2, p. 99-114, Mar. 2004.

DEEKEN, R. et al. Loss of the AKT2/3 potassium channel affects sugar loading into the phloem of Arabidopsis. **Planta**, Berlin, v. 216, p. 334–344, 2002.

DING, Y.; XU, G. Low magnesium with high potassium supply changes sugar partitioning and root growth pattern prior to visible magnesium deficiency in leaves of Rice (*Oryza sativa* L.). **American Journal of Plant Sciences**, Amsterdam, v. 2, n. 2, p. 601–608, Oct. 2011.

DRINNAN, J. E.; MENZEL, C. M. Synchronization of anthesis and enhancement of vegetative growth in coffee (*coffea arábica* L) following water-stress during flora initiation. **Fournal of Horticultural Science, Journal of Horticultural Science**, London, v. 60, n. 1, p. 841-849, Jan. 1994.

FERREIRA, D. F. SISVAR: a computer statistical analysis system. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 35, n. 6, p. 1039-1042, nov./dez. 2011.

FIDALGO, F. et al. Effects of long-term salt stress on antioxidant defence systems, leaf water relations and chloroplast ultrastructure of potato plants. **Annals of Applied Biology**, Warwick, v. 145, n. 2, p. 185-192, Oct. 2004.

FISCHER, E. S. et al. Magnesium deficiency results in accumulation of carbohydrates and amino acids in source and sink leaves of spinach. **Plant Physiology**, Washington, v. 102, n. 1, p. 16–20, Jan. 1998.

GIANNOPOLITIS, C. N.; RIES, S. K. Superoxide dismutases: I. occurrence in higher plants. **Plant Physiology**, Washington, v. 59, n. 2, p. 309–314, Feb. 1977.

GRATAO, P. L. et al. Making the life of heavy metal-stressed plants a little easier. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 32, n. 1, p. 481–494, Jan. 2005.

HAVIR, E. A.; MCHALE, N. A. Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalase in tobacco leaves. **Plant Physiology**, Washington, v. 84, n. 2, p. 450–455, June 1987.

HERMANS, C. et al. “How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation?” **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 11, n. 12, p. 610–617, Dec. 2006.

HERMANS, C.; VERBRUGGEN, N. Physiological characterization of Mg deficiency in *Arabidopsis thaliana*. **Journal of Expert Botany**, London, v. 56, n. 6, p. 2153–2161, June 2005.

HIROTSU, N.; KASHIWAGI T.; MADOKA, Y. Strategies to improve plant height for the production of biomass energy in rice. **Japanese Journal of Crop Science**, Tokyo, v. 76, n. 4, p. 501–507, June 2007.

HOAGLAND, D.; ARNON, D. I. **The water culture method for growing plants without soil**. Berkeley: California Agricultural Experiment Station, 1950.

HOPKINS, W. G. **Introduction to plant physiology**. 2nd ed. New York: John Wiley & Sons, 2000.

IGAMBERDIEV, A. U.; LEA, P. J. The role of peroxisomes in the integration of metabolism and evolutionary diversity of photosynthetic organism. **Phytochemistry**, Oxford, v. 60, n. 7, p. 651-674, Aug. 2002.

ISHIMARU, K.; HIROTSU, N.; KASHIWAGI, T. Over-expression of a maize SPS gene improves yield characters of potato under field conditions. **Plant Production Science**, Oxford, v. 11, n. 1, p. 104-107, Jan. 2008.

KAISER, M. W. The effect of hydrogen peroxide on CO₂ fixation of isolated chloroplast. **Biochimica Biophysica Acta**, Amsterdam, v. 440, n. 3, p. 476-482, Sept. 1976.

KÜHN, C.; GROF, C. P. Sucrose transporters of higher plants. **Current Opinion in Plant Biology**, Amsterdam, v. 13, n. 3, p. 288-298, June 2010.

LIN, C. C.; KAO, C. H. Cell wall peroxidase activity, hydrogen peroxide level and NaCl-inhibited root growth of rice seedlings. **Plant and Soil**, The Hague, v. 230, n. 1, p. 135-143, Mar. 2001.

MALKIN, R.; NIYOGI, K. Photosynthesis. In: BUCHANAN, B.; GRUISSEM, W.; JONES, R. (Ed.). **Biochemistry & molecular biology of plants**. Rockville: American Society of Plant Physiologists, Rockville, 2000. p. 568-628.

MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. 3. ed. London: Academic Press, 2012.

MARTINS, M. C. M. et al. Carboidratos na bebida do café preparado sob diferentes processos. **Ciência e Tecnologia de Alimentos**, Campinas, v. 25, n. 2, p. 382-386, abr./jun. 2005.

MELLINGER, C. G. **Caracterização estrutural e atividade biológica de carboidratos de *Phyllanthus niruri* (quebra-pedra)**. 2006. 138 p. Tese (Doutorado em Ciências) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2006.

MENGEL, K.; KIRKBY, E. A. **Principles of plant nutrition**. 5th ed. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2001.

MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends Plant Science**, Oxford, v. 7, n. 9, p. 405–410, Sept. 2002.

MITTOVA, V. et al. Salinity up-regulates the antioxidative system in root mitochondria and peroxisomes of the wild salt-tolerant tomato species *Lycopersicon pennellii*. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 55, n. 399, p. 1105-1113, Mar. 2004.

NAKANO, Y.; ASADA, K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v. 22, n. 5, p. 867–880, Sept. 1981.

NEILL, S. et al. Nitric oxide, stomatal closure, and abiotic stress. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 59, n. 2, p. 165–176, Apr. 2008.

NOCTOR, G. et al. Glutathione: biosynthesis, metabolism and relationship to stress tolerance explored in transformed plants. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 49, n. 321, p. 623-647, Apr. 1998.

PASTORI, G. M.; FOYER, C. H. Common components, networks, and pathways of cross-tolerance to stress. The central role of "redox" and abscisic acid-mediated controls. **Plant Physiology**, Washington, v. 129, n. 2, p. 460-468, June 2002.

PILOT, G. et al. Regulated expression of Arabidopsis Shaker K⁺ channel genes involved in K⁺ uptake and distribution in the plant. **Plant Molecular Biology**, Dordrecht, v. 51, n. 5, p. 773–787, Mar. 2003.

RESENDE, M. L. V.; SALGADO, S. M. L.; CHAVES, Z. M. Espécies ativas de oxigênio na resposta de defesa de plantas a patógenos. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 28, n. 2, p. 123-130, mar./abr. 2003.

RIGA, P.; ANZA, M. Effect of magnesium deficiency on pepper growth parameters: implications for the determination of Mg critical value. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 26, n. 8, p. 1581–1593, Aug. 2003.

RUBIO, M. C. et al. Effects of salt stress on the expression of antioxidant genes and proteins in the model legume *Lotus japonicus*. **New Phytologist**, Cambridge, v. 181, n. 4, p. 851-859, Mar. 2009.

SILVA, D. M. et al. Physiological and biochemical impacts of magnesium-deficiency in two cultivars of coffee. **Plant and Soil**, The Hague, v. 328, n. 2, p. 133-150, Sept. 2014.

SUGIYAMA, T.; NAKYAMA, N.; AKASAWA, T. Structure and function of chloroplast proteins. V. Homotropic effect of bicarbonate in RuBP carboxylase relation and the mechanism of activation by magnesium ions. **Archives of Biochemistry and Biophysics**, New York, v.126, n. 3, p.734-745, Sept. 1968.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 2009.

TEWARI, R. K.; KUMAR, P.; SHARMA, P. N. Magnesium deficiency induced oxidative stress and antioxidant responses in mulberry plants. **Science Horticulture**, London, v. 108, n. 1, p. 7–14, Mar. 2006.

WANG, L. et al. Research advance of sucrose phosphate synthase (SPS) in higher **International Journal of Agriculture & Biology**, v. 15, n. 6, p. 1221–1226, June 2013.

ZHANG, X. M. et al. Cloning and expression of pineapple sucrose phosphate synthase gene during fruit development. **African Journal of Biotechnology**, Bowie, v. 9, n. 49, p. 8296-8303, Dec. 2010

**CAPÍTULO 4 INFLUÊNCIA DO MAGNÉSIO NAS TROCAS GASOSAS
DO CAFEIRO EM DIFERENTES NÍVEIS DE
IRRADIÂNCIA**

RESUMO

Os elevados níveis de irradiância observados no campo têm gerado problemas de fotoinibição e em casos mais graves de fotooxidação, culminando em sintomas de escaldadura e perdas de produtividade na cultura do cafeeiro. O magnésio (Mg), em função dos diversos processos em que está envolvido, parece aumentar a eficiência dos mecanismos de fotoproteção da planta. O presente trabalho foi realizado com o objetivo de verificar os efeitos do Mg nas trocas gasosas de mudas de *Coffea arabica* L., cultivadas em solução nutritiva, sob o efeito de diferentes níveis de irradiância. O experimento foi conduzido em condições controladas, em câmaras de crescimento e em solução nutritiva, no Departamento de Fitopatologia da Universidade Federal de Lavras - UFLA. Foram utilizadas mudas de cafeeiros da cultivar Mundo Novo IAC 379/19. Os tratamentos consistiram na aplicação de cinco doses de Mg (0; 48; 96, 192 e 384 mg L⁻¹) e na exposição das mudas à quatro níveis de irradiância (80, 160, 240 e 320 $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{s}^{-1}$). O delineamento experimental foi em blocos casualizados, arranjado em um fatorial 5x4, com 6 repetições e uma planta por unidade experimental, totalizando 120 parcelas. Tanto as doses de Mg quanto os níveis de irradiância provocam alterações nas trocas gasosas do cafeeiro. O comportamento linear da fotossíntese em relação aos níveis de irradiância mostra que estes foram baixos para a cultura. A maior taxa de assimilação de CO₂, menor transpiração e maior eficiência de uso da água foram observados na dose de 250 mg L⁻¹ aproximadamente, sugerindo ser a dose ótima para os níveis de irradiância fornecidos.

Palavras-chave: Nutrição do cafeeiro, fotoinibição, fotoproteção, escaldadura.

ABSTRACT

The high levels of irradiance observed in the field have generated photo-inhibition issues and, in more severe cases, of photo-oxidation, culminating in sun scald symptoms and productivity losses of the coffee culture. Because of the many processes in which magnesium (Mg) is involved, its use seems to increase the efficiency of the plant's photo-protection mechanisms. The present work was conducted with the objective of verifying the effects of Mg over gas exchange of *Coffea arabica* L. seedlings cultivated in nutrient solution, under the effect of different levels of irradiance. The experiment was conducted under controlled conditions in growth chambers and in nutrient solution at the Department of Plant Pathology of the Universidade Federal de Lavras (UFLA). We used coffee seedlings of cultivar Mundo Novo IAC 379/19. The treatments consisted of the application of five doses of Mg (0, 48, 96, 192 and 384 mg L⁻¹) and the exposure of the seedlings to four levels of irradiance (80, 160, 240 and 320 μmol photons m⁻² s⁻¹). The experimental design was of randomized blocks, arranged in a 5x4 factorial scheme, with six replicates and one plant per experimental unit, totalizing 120 plots. Both the Mg doses and the irradiance levels cause changes in gas exchange of the coffee plant. The linear behavior of photosynthesis in relation to the irradiance levels shows that these levels were low for the culture. The highest rate of CO₂ assimilation, lower transpiration and higher water use efficiency were observed at a dose of 250 mg L⁻¹ approximately, suggesting that it is the optimal dose for the provided irradiance levels.

Keywords: Coffee nutrition. Photo-inhibition. Photo-protection. Sun scald.

1 INTRODUÇÃO

O cafeeiro é originalmente uma planta de sub-bosque, entretanto o cultivo a pleno sol é a principal modalidade praticada no Brasil (DAMATTA et al., 2007). A cultura exhibe as menores taxas de assimilação líquida de CO₂, registradas para espécies lenhosas C₃, cultivadas sob clima tropical (LARCHER, 2000). A baixa capacidade fotossintética do cafeeiro constitui-se em um atributo fisiológico característico de plantas hereditariamente adaptadas à sombra, mas crescendo sob irradiância plena (RONQUIM, 2007). Por indução do amplo controle estomático sobre a fotossíntese, as folhas do cafeeiro são saturadas por irradiâncias relativamente baixas, que variam de 300 a 700 $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (DAMATTA et al., 2004).

Em um dia límpido (sem nuvens), o fluxo de fótons pode atingir aproximadamente 2000 $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ no período da tarde (RONQUIM, 2007; LARCHER, 2000). Portanto, é comum a ocorrência de irradiâncias acima do ponto de saturação da fotossíntese. Quando as folhas são expostas a uma quantidade de luz maior do que podem utilizar, o centro de reação do fotossistema II (FSII) é inativado e, frequentemente, é danificado. As clorofilas em seu estado excitado, devido à absorção de excesso de energia luminosa, podem reagir com o oxigênio molecular e levar à produção de espécies reativas de oxigênio (EROs), que danificam o aparelho fotossintético (TAIZ; ZEIGER, 2009).

Esse estresse gerado pelo excesso de luz é conhecido como fotoinibição, que pode, em casos mais graves, gerar a fotooxidação com danos visíveis no tecido foliar. Sintomas de fotooxidação, conhecidos na cafeicultura como escaldadura, têm sido cada vez mais frequentes, principalmente na face frontal da linha de plantio (voltada para o “sol da tarde”) em regiões do cerrado (OLIVEIRA et al., 2012).

A expansão da cafeicultura para as áreas de cerrado e as mudanças climáticas observadas, como estiagens prolongadas com ondas de calor pouco toleráveis e aumento nos picos de irradiância (SALATI; SANTOS; NOBRE, 2012), têm agravado o problema.

O sombreamento da lavoura, não é uma boa opção em larga escala, pois apesar de reduzir os problemas de fotoinibição, normalmente causa reduções na produtividade do cafeeiro (DAMATTA et al., 2007). Isso ocorre em função da menor taxa de assimilação de CO₂, do maior estímulo vegetativo, prejudicando a emissão de botões florais (CANNEL, 1976), do menor número de nós e menor vingamento das flores por nó existente (MONTROYA; SYLVAIN; UMANA, 1961; CASTILLO; LOPEZ, 1966). Além disso, áreas sombreadas apresentam maiores restrições à mecanização, elevando o custo de produção.

Numerosos processos fisiológicos e bioquímicos, fundamentais para o crescimento e o desenvolvimento das plantas, são adversamente afetados pela deficiência de Mg. Resultados recentes de pesquisa demonstraram que plantas deficientes em Mg são mais susceptíveis aos danos fotooxidativos, sugerindo que, sob níveis elevados de irradiância, as plantas possuem alto requerimento fisiológico de Mg (CAKMAK; YAZICI, 2010; CAKMAK; KIRKBY, 2008).

Sendo assim, este trabalho foi realizado com o objetivo de verificar os efeitos do Mg nas trocas gasosas de mudas de *Coffea arabica* L. em solução nutritiva, sob o efeito de diferentes níveis de irradiância.

2 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido sob condições controladas, em câmaras de crescimento e em cultivo com solução nutritiva, no departamento de Fitopatologia da Universidade Federal de Lavras - UFLA. Os tratamentos consistiram da aplicação de cinco doses de Mg (0; 48 (dose central de da solução de HOAGLAND; ARNON, 1950); 96, 192 e 384 mg L⁻¹) e na exposição das mudas à quatro níveis de irradiância (80, 160, 240 e 320 $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{s}^{-1}$). O nível de irradiância mais baixo simula condições de baixa intensidade fotossintética, como no interior do dossel das plantas, em cafeeiros sombreados ou em cafeeiros em plantios adensados; o mais alto (320 $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{s}^{-1}$) simula condições de produção plena de fotossíntese. As outras duas irradiâncias intermediárias (160 e 240 $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{s}^{-1}$) simulam um gradiente de incidência de luz que existe nas plantas e foram medidas para possibilitar o ajuste de equações de regressão.

Foram utilizadas três câmaras de crescimento, foram utilizados vasos com capacidade de três litros. O delineamento experimental foi em blocos casualizados num arranjo fatorial 5x4, com 6 repetições e uma planta por unidade experimental, totalizando 120 parcelas.

Foram utilizadas mudas de cafeeiro da cultivar Mundo Novo IAC 379/19 com 4 pares de folhas definitivas, produzidas na Fazenda Experimental da EPAMIG de Machado, sendo que no substrato original não foi feita calagem. Foi retirado o resíduo de solo das raízes com cuidado para não danificá-las. Posteriormente as mudas foram colocadas em bandejas contendo água deionizada, onde permaneceram por 10 dias, quando começaram a soltar raízes novas. Esse procedimento foi realizado com a finalidade de retirar o restante de resíduos de solo e nutrientes das raízes e para quando as mudas fossem submetidas aos tratamentos já tivessem raízes novas, podendo assim ter maior

absorção dos nutrientes da solução. Após esses procedimentos, as mudas foram transferidas para vasos com capacidade de três litros contendo solução básica de Hoagland e Arnon (1950), a 50% da força iônica, mas sem o nutriente Mg, onde permaneceram por 15 dias, para adaptação. Foi realizada uma aeração contínua da solução, através de um conjunto constituído por um compressor, conectado a mangueiras acopladas nos vasos contendo a solução nutritiva.

Após esse período, as mudas foram submetidas à solução completa de Hoagland e Arnon (1950), exceto Mg, utilizando-se como fontes de nutrientes: NH_4NO_3 ; $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$; KNO_3 ; KCl ; KH_2PO_4 ; $\text{CaCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$; H_3BO_3 ; $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$; $\text{MnSO}_4 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$; $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$; $\text{H}_2\text{MoO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ e solução de Fe-EDTA. O Mg foi aplicado separadamente a fim de atingirem-se as concentrações propostas em cada tratamento (0; 48; 96, 192 e 384 mg L^{-1}), sendo que a fonte utilizada foi o $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$. Foi mantida aeração contínua da solução nutritiva. O pH da solução foi monitorado diariamente, mantido entre 5,0 e 5,5, com a adição de HCl 0,1 mol L^{-1} ou NaOH 0,1 mol L^{-1} . Quando necessário, o volume dos vasos foi completado com água deionizada. A troca da solução foi realizada nos diferentes tratamentos quando a depleção atingia 70% da concentração inicial.

A iluminação foi fornecida por lâmpadas fluorescentes tubulares do tipo luz do dia especial (Osram 20 W). A variação da irradiância foi controlada a partir da distância entre as plantas e a fonte de luz, a qual foi regulada por prateleiras em diferentes alturas. As plantas foram submetidas a um fotoperíodo de 12 horas de luz e 12 horas de escuro. Os níveis de irradiância, nas diferentes alturas, foram medidos utilizando-se um analisador de gás por infravermelho (LI-6400XT Portable Photosynthesis System, LI-COR, Lincoln, USA) (IRGA).

Aos 90 dias após a aplicação dos tratamentos foi feita a avaliação com o IRGA. Para as avaliações ecofisiológicas utilizou-se o analisador de gás por infravermelho (LI-6400XT Portable Photosynthesis System, LI-COR, Lincoln,

USA) (IRGA) em folhas completamente expandidas, onde determinaram-se as seguintes variáveis: Concentração interna de CO₂ (C_i μmol m⁻² s⁻¹), transpiração (E mmol de H₂O m⁻² s⁻¹), condutância estomática (g s mol de H₂O m⁻² s⁻¹), déficit pressão de vapor (DPV kPa) e taxa de assimilação de CO₂ (Fotossíntese) (A μmol m⁻² s⁻¹).

Após a coleta dos dados foram quantificadas a eficiência intrínseca do uso da água (EUA) (A/E) [(μmol m⁻² s⁻¹) (mol H₂O m⁻² s⁻¹)⁻¹] e a eficiência instantânea da carboxilação (EIC_i) (A/C_i) (JAIMEZ et al., 2005; KONRAD et al., 2005; MELO et al., 2009).

As avaliações foram realizadas uma hora após o início do fotoperíodo na câmara de crescimento. Utilizou-se fonte artificial de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) em câmara fechada fixada em 1500 μmol de fótons m⁻² s⁻¹ (Blue + Red LED LI-6400-02B, LI-COR, Lincoln, USA), a radiação foi fixada nos diferentes níveis em que as mudas foram expostas, sendo que a radiação incidente foi de 320 μmol de fótons m⁻² s⁻¹ na linha quatro, 240 μmol de fótons m⁻² s⁻¹ na linha três, 160 μmol de fótons m⁻² s⁻¹ na linha dois e 80 μmol de fótons m⁻² s⁻¹ na linha um. A taxa de assimilação de CO₂ na câmara foi medida com a concentração ambiente de CO₂ que foi de 453,1 ± 40 μmol CO₂ mol⁻¹.

Os dados médios das variáveis foram avaliados mediante análise de variância pelo teste 'F'; quando significativo, realizou-se análise de regressão para os fatores doses de Mg e níveis de irradiância. Fez-se o desdobramento das doses dentro de cada nível de irradiância para as variáveis respostas onde a interação foi significativa. Utilizou-se para as análises o software Sisvar (FERREIRA, 2011) e para confecção dos gráficos o SigmaPlot 11.0. Os pontos de máximo e mínimo das funções quadráticas foram obtidos pela derivada de primeira ordem, igualando a mesma a zero.

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 – Condutância estomática e temperatura foliar

Houve interação significativa entre as doses de Mg e os níveis de irradiância para a condutância estomática (gs) (Figura 1A). Observou-se redução na gs com o aumento das doses de Mg em todos os níveis de irradiância, com tendência de estabilização a partir de 192 mg L⁻¹ de Mg. Este comportamento se relaciona com a redução da disponibilidade de K, em função do aumento das doses de Mg. De acordo com Cakmak (2005), o K pode conferir uma dinâmica adequada da condutância estomática às plantas, seu acúmulo e liberação pelas células-guarda dos estômatos leva à mudanças em seu turgor e resulta na abertura e fechamento estomático (TAIZ; ZEIGER, 2009).

Outro fator que influenciou na redução da condutância estomática foi o déficit de pressão de vapor (DPV) (Figura 1B). A diferença de pressão de vapor entre a folha e o ar leva ao movimento estomático e depende diretamente da taxa de transpiração total da folha e do gradiente de potencial hídrico entre as células guardas e outras células epidérmicas (YONG; WONG; FARQUHAR, 1997). Entretanto, altos valores de DPV, podem induzir o fechamento estomático para impedir a excessiva perda de água através da transpiração (TAIZ; ZEIGER, 2009).

De acordo com Cavatte et al. (2008), o cafeeiro apresenta valores médios de 0,108 mmol m⁻²s⁻¹ de condutância estomática (gs). Os baixos valores de gs encontrados provavelmente estão relacionados aos baixos níveis de irradiância.

A maior gs observada no menor nível de irradiância (80 μmol fóton m⁻² s⁻¹), principalmente na dose 0 mg L⁻¹ de Mg, portanto isento da competição Mg x K, onde a absorção de K não foi prejudicada, está relacionada as menores

temperaturas foliares observadas neste nível de irradiância (Figura 1D). Temperaturas foliares maiores que a do ar podem causar fechamento de estômatos, reduzindo a g_s (LAW; CRAFTS-BRANDNER, 1999).

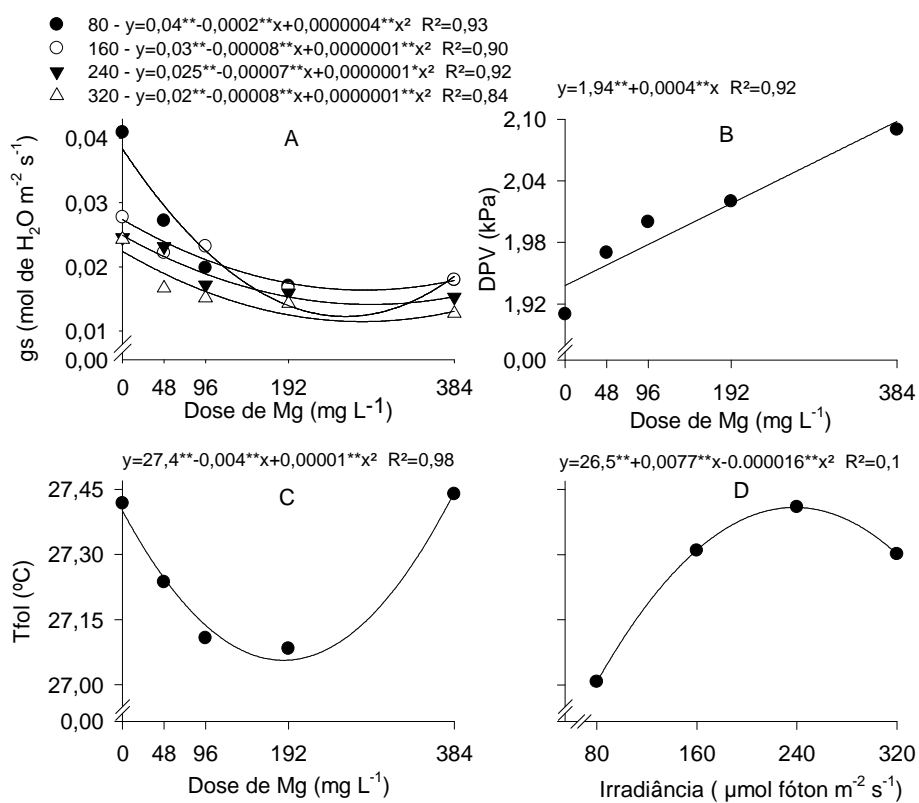


Figura 1 Condutância estomática (g_s) (mol de H_2O $m^{-2} s^{-1}$) (A), déficit de pressão de vapor (DPV) (kPa) (B) e temperatura foliar (Tfol) ($^{\circ}C$) (C e D) em mudas de cafeeiro em função da aplicação de diferentes doses de Mg, e de diferentes níveis de irradiância. Significativo, pelo teste de t, a 5% (*) e 1% (**)

3.2 Trocas gasosas

Não houve interação entre as doses de Mg e os níveis de irradiância para concentração interna de CO₂ (Ci), transpiração (E) e fotossíntese (A) (Figura 2).

A Ci decresceu linearmente com o aumento das doses de Mg e o comportamento foi quadrático decrescente para os níveis de irradiância (Figuras 2A e 2B). O decréscimo na Ci em função das doses de Mg ocorreu em função da melhor utilização do CO₂, em consequência da maior eficiência do aparato fotossintético (Figura 2E). Numa situação onde a taxa fotossintética é considerada maior, a concentração de CO₂ tende a ser menor, existindo uma relação inversamente proporcional entre Ci e taxa fotossintética (CONCENÇO et al., 2008). A ligação do Mg com a Rubisco aumenta a afinidade pelo CO₂ e duplica a velocidade máxima de reação (SUGIYAMA; NAKAYAMA; AKAZAWA, 1968).

Os menores valores de Ci observados nos níveis de irradiância intermediários, podem estar relacionados às maiores temperaturas foliares observadas nestes níveis de irradiância (Figura 1D). De acordo Damatta et al., (2007) o aumento na temperatura foliar em cafeeiros pode ocasionar aumento progressivo na fotorrespiração e na concentração interna de CO₂.

Para a transpiração (E), o comportamento foi quadrático decrescente com o aumento das doses de Mg (Figura 2C). De acordo com Mariano et al. (2009), a taxa de transpiração nas folhas é determinada especialmente pela radiação, déficit de saturação e pela condutância estomática (gs). A redução da transpiração até o valor de 0,324 mmol de H₂O m⁻² s⁻¹ com a aplicação de 250 mg L⁻¹ de Mg, pode estar relacionada com a gs que apresentou comportamento quadrático decrescente em função da aplicação de Mg (Figura 1A). Corroborando com resultados encontrados por Assad et al. (2004), que observaram redução na transpiração devido ao fechamento estomático como

resultado do aumento do DPV. Em trabalho realizado à campo, Gutiérrez & Meinzer (1994) atribuíram a redução na transpiração de cafeeiros ao fechamento de estômatos induzido por temperaturas e DPV elevados.

Observou-se redução na E a partir de $125 \mu\text{mol f\u00f3ton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de irradi\u00e2ncia (Figura 2D). Em n\u00edveis elevados de irradi\u00e2ncia as esp\u00e9cies tendem a restringir a transpir\u00e1\u00e7\u00e3o e aumentar a capacidade fotossint\u00e9tica, atrav\u00e9s do aumento da massa foliar espec\u00edfica (raz\u00e3o entre a massa e a \u00e1rea foliar) (LEE et al. 1996). Em discord\u00e2ncia, redu\u00e7\u00f5es na transpir\u00e1\u00e7\u00e3o do cafeeiro em fun\u00e7\u00e3o da redu\u00e7\u00e3o da irradi\u00e2ncia foram observadas em experimentos com cafeeiros sombreados (MORAIS et al., 2003; DAMATTA et al., 2004; BALIZA et al., 2012). No entanto vale ressaltar que os n\u00edveis de irradi\u00e2ncia observados no campo s\u00e3o superiores aos alcan\u00e7ados neste experimento.

Assim como o d\u00e9ficit de press\u00e3o de vapor da atmosfera (DPV), as altas temperaturas, que normalmente acompanham n\u00edveis elevados de irradi\u00e2ncia, t\u00eam grande impacto sobre a assimila\u00e7\u00e3o de carbono e a transpir\u00e1\u00e7\u00e3o (DAMATTA et al., 2007). Em adi\u00e7\u00e3o, a redu\u00e7\u00e3o na transpir\u00e1\u00e7\u00e3o devido ao fechamento estom\u00e1tico como resultado do aumento do DPV sob temperaturas mais elevadas (ASSAD et al., 2004), impede o resfriamento evaporativo das folhas e a manuten\u00e7\u00e3o de temperaturas foliares sob n\u00edveis de radia\u00e7\u00e3o mais elevados (Figura 2D).

A fotoss\u00edntese (A) apresentou comportamento quadr\u00e1tico crescente para as doses de Mg, o ponto de m\u00e1ximo foi de $5,25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ obtido com a aplica\u00e7\u00e3o de 250mg L^{-1} de Mg. Em rela\u00e7\u00e3o aos n\u00edveis de irradi\u00e2ncia o comportamento foi linear, conforme aumentaram os n\u00edveis de irradi\u00e2ncia a fotoss\u00edntese tamb\u00e9m aumentou (Figuras 2E e 2F).

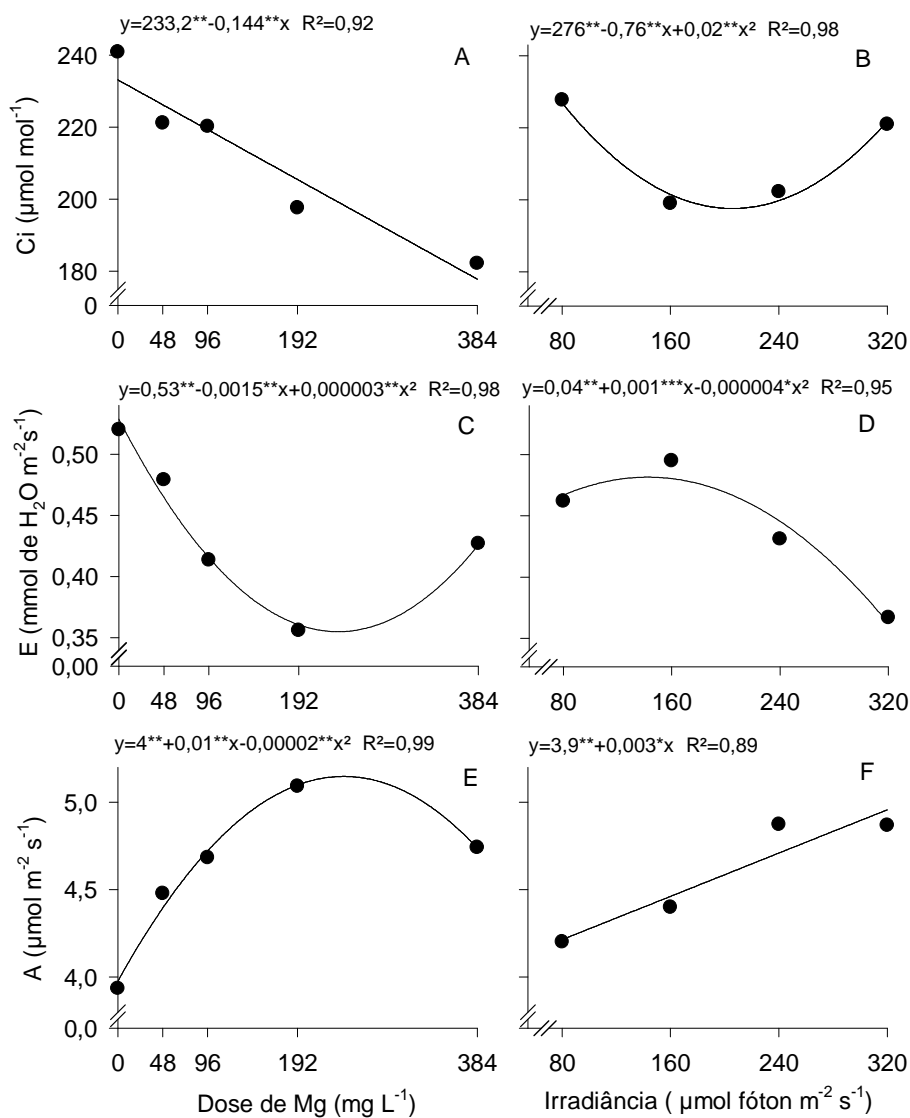


Figura 2 Concentração interna de CO_2 (Ci) ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) (A e B), transpiração (E) ($\text{mmol de H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) (C e D) e taxa de assimilação de CO_2 (Fotossíntese) (A) ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) (E e F), em mudas de cafeeiro em função da aplicação de diferentes doses de Mg, e de diferentes níveis de irradiância. Significativo, pelo teste de t, 5% (*) e 1% (**)

O Aumento da fotossíntese com a aplicação das doses de Mg, está relacionado às diversas funções-chave que este nutriente desempenha e, ou regula na planta, como: fotofosforilação (formação de ATP nos cloroplastos); fixação fotossintética do CO₂; síntese proteica; formação de clorofila; carregamento do floema; separação e utilização de fotoassimilados; geração de espécies reativas de oxigênio (EROs), fotooxidação nos tecidos foliares e ativação enzimática. O Mg é o nutriente que ativa mais enzimas no reino vegetal. Alguns exemplos de enzimas ativas pelo Mg são as ATPases e a Rubisco (CAKMAK; YAZICI, 2010). Com o início do estresse causado pela deficiência de Mg há acúmulo de carboidratos nas folhas (CALMAK; HENGELER; MARSCHNER, 1994; RIGA; ANZA, 2003; SILVA et al., 2014), o que pode alterar o metabolismo fotossintético e reduzir o uso da energia luminosa absorvida na fotossíntese.

O decréscimo da fotossíntese a partir da dose 250 mg L⁻¹ de Mg, pode estar relacionado ao desequilíbrio causado pelo excesso de Mg, principalmente pela redução na absorção de K. Segundo Prado (2008), o K é extremamente importante na ativação da função carboxilase da Rubisco. Aumentos nas taxas fotossintéticas em função do suprimento adequado de K têm sido atribuídos a esta função (JIA et al., 2008; CATUCHI et al., 2011).

Em plantas C3 as taxas de fotossíntese geralmente variam de 10 a 20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (TAIZ; ZEIGER 2009). Entretanto, devido às limitações à fotossíntese impostas pelo suprimento de CO₂, os cafeeiros exibem baixas taxas de assimilação líquida de CO₂, de 4-11 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (DAMATTA et al., 2007). Nesse sentido, os valores de 4 a 6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, obtidos neste trabalho, podem ser considerados normais para a cultura, mesmo com os baixos níveis de irradiância fornecidos e com os baixos valores de gs observados (Figura 1A). Em diversos outros trabalhos com cafeeiros foram observados valores de fotossíntese entre 4 e 10 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, corroborando com os resultados aqui

encontrados (MACHADO et al., 2002; JIFON; SYVERTSEN, 2003; MATTOS JUNIOR; GOMIDE; HUAMAN, 2005).

Chaves et al. (2005) encontraram à campo valores de fotossíntese em torno de $2,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Segundo estes autores as folhas do cafeeiro apresentam plasticidade para se adaptarem em ambientes com diferentes níveis de luminosidade. Entretanto elevados níveis de irradiância, além do exigido para a fotossíntese, podem resultar em desequilíbrio energético que muitas vezes leva a um processo de fotoinibição. Essa condição de estresse pode ser definida como um complexo conjunto de processos moleculares que promovem a inibição de fotossíntese através do excesso de luz (ALMENARA, 1998).

A exposição prolongada de plantas ou organelas ao excesso de luz pode resultar na fotodestruição dos pigmentos fotossintéticos, uma vez que a descoloração desses é dependente do oxigênio e da luz. Esse fenômeno é normalmente denominado de fotooxidação, podendo levar à morte da célula ou do organismo. Na grande maioria dos casos, a fotooxidação é um fenômeno secundário, ocorrendo após uma fase distinta lenta, durante a qual há um declínio da fotossíntese dependente da intensidade da luz e do tempo de exposição (fotoinibição), sem ocorrer mudanças na composição do reservatório dos pigmentos (ARAÚJO; DOMINICIS, 2009). O processo de fotoinibição da fotossíntese não é consequência da destruição do reservatório de pigmentos, mas ao contrário, a descoloração dos pigmentos ocorre depois que dado grau de fotoinibição ocorreu separando, assim, em dois fenômenos distintos (HENDREY; HOUGHTON; BROWN, 1987). Este processo de fotooxidação, provavelmente é responsável pelo aparecimento dos sintomas de escaldadura em cafeeiros. De acordo com Logan et al., 2006, o processo de fotoinibição leva a produção de EROs, com início ao estresse oxidativo (fotooxidação), caso o complexo antioxidante da planta não seja capaz de remover as EROs geradas.

Em várias regiões produtoras de café, sintomas de escaldadura têm sido observados. O processo de fotoinibição, antecedente a fotooxidação, deve ser ainda mais comum, uma vez que, o fluxo de fótons geralmente varia de 800-1200 $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ do início da manhã até o meio dia e pode atingir 2000 $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ no período da tarde (RONQUIM, 2007; LARCHER, 2000) e as folhas do cafeeiro são saturadas por irradiâncias relativamente baixas, que variam de 300 a 700 $\mu\text{mol fóton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (DAMATTA et al., 2007). A fotorrespiração consiste em um mecanismo efetivo contra a fotoinibição. O Mg atua diretamente neste processo, onde ocorre a dissipação do excesso de ATP e NADPH produzidos durante a fase fotoquímica da fotossíntese (WU; NEIMANIS; HEBER, 1991). A transferência de energia das clorofilas para alguns carotenoides do ciclo da xantofila leva à dissipação de energia na forma de calor, que ocorre no complexo coletor de luz do FSII (DEMMIG-ADAMS; ADAMS, 1992).

Apesar da taxa fotossintética ter aumentado com o aumento da irradiância (Figura 2F), o aumento da atividade da SOD (Figura 3, capítulo 4) e da APX (Figura 4, capítulo 4), indicam que os maiores níveis de irradiância deram início a um processo de estresse oxidativo, mas não suficiente para causar redução na fotossíntese. De acordo com Kaiser (1976), a atuação das enzimas do complexo antioxidante da planta, antes do aparecimento do sintoma visual da deficiência de Mg, retarda os danos fotooxidativos causados pelas EROs e a inativação de enzimas fotossintéticas, fazendo com que a atividade fotossintética seja reduzida somente nas fases mais avançadas da deficiência.

3.3 Eficiência de uso da água e eficiência instantânea de carboxilação

A eficiência de uso da água (EUA) (razão entre a fotossíntese e a transpiração) apresentou comportamento quadrático crescente em função das

doses de Mg, com ponto de máxima observado na dose de 245 mg L⁻¹ (Figura 3A). Este aumento foi devido a maior eficiência do aparato fotossintético e à redução da transpiração com a aplicação do Mg. As reduções da EUA observadas nas doses mais altas estão relacionadas ao desequilíbrio causado pelo excesso do nutriente com prejuízos nas taxas fotossintéticas.

Houve aumento linear na EUA em função dos níveis de irradiância (Figura 3B). Este ocorreu em função do aumento da taxa fotossintética (Figura 2F) e da redução da transpiração (Figura 2D). Em experimentos de campo com cafeeiros sombreados a maior EUA foi observada quando se utilizou 0% e 50% de sombreamento (CARELLI et al., 1999; BALIZA et al., 2012).

A eficiência instantânea de carboxilação (EICi), razão entre a fotossíntese e a concentração interna de CO₂, possui estreita relação com a concentração intracelular de CO₂ e com a taxa de assimilação de dióxido de carbono (MACHADO et al., 2005). A EICi se comportou de forma quadrática crescente, tanto para as doses de Mg quanto para os níveis de irradiância (Figura 3A e 3B). O aumento da EICi em função das doses de Mg e dos níveis de irradiância está relacionado ao aumento da taxa fotossintética (Figura 2E e F) e redução na concentração de carbono interno (2A e 2B).

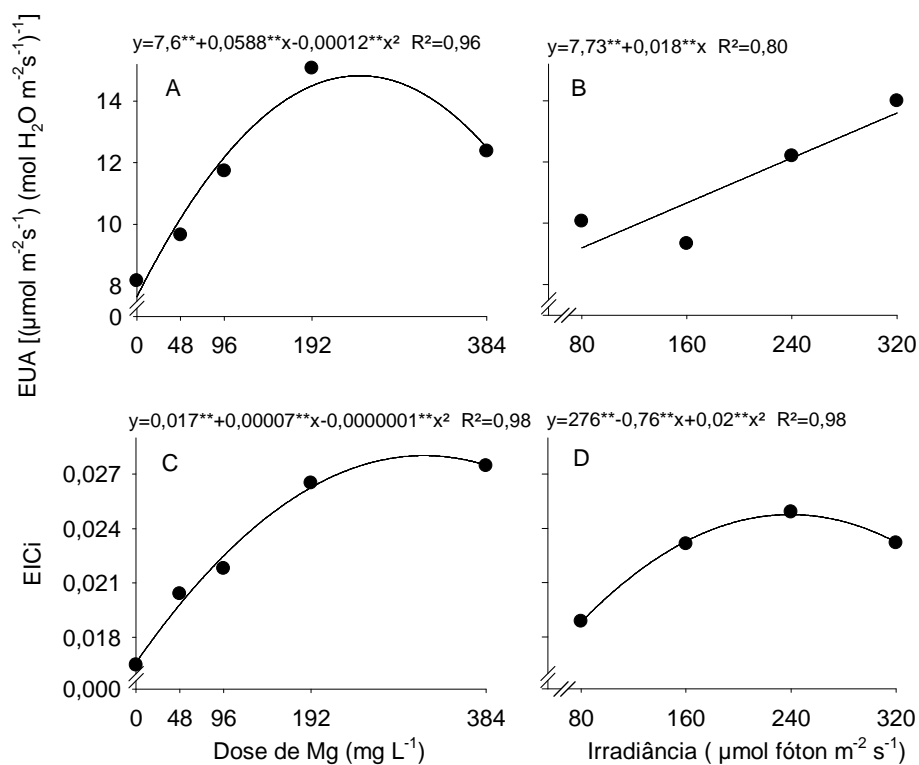


Figura 3 Eficiência de uso da água (EUA) (A e B) e a Eficiência Instantânea de Carboxilação (EICi) (C e D) em mudas de cafeeiro em função da aplicação de diferentes doses de Mg, e de diferentes níveis de irradiância. Significativo, pelo teste de t, a 5% (*) e 1% (**)

A maior taxa de assimilação de CO₂, menor transpiração e maior eficiência de uso da água foram observados aproximadamente na dose de 250 mg L⁻¹, sugerindo ser a dose ótima para os níveis de irradiância fornecidos.

4 CONCLUSÕES

Tanto as doses de Mg quanto os níveis de irradiância provocam alterações nas trocas gasosas do cafeeiro.

O comportamento linear da fotossíntese em relação aos níveis de irradiância mostra que estes foram baixos para a cultura.

A maior taxa de assimilação de CO₂, menor transpiração e maior eficiência de uso da água foram observados na dose de 250 mg L⁻¹ aproximadamente, sugerindo ser a dose ótima para os níveis de irradiância fornecidos.

REFERÊNCIAS

- ALMENARA, M. R. **Definição e ocorrência da fotoinibição**. [S.l.]: LEAF, 1998. Disponível em: <<http://server2.iq.ufrj.br/~almenara/fotoinibicao.htm>>. Acesso em: 15 maio 2014.
- ARAÚJO, S. A. C.; DEMINICIS, B. B. Fotoinibição da fotossíntese. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 7, n. 4, p. 463-472, out./dez 2009.
- ASSAD, E. D. et al. Impacto das mudanças climáticas no zoneamento agroclimático do café no Brasil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 39, n. 11, p. 1057-1064, abr. 2004.
- BALIZA, D. P. et al. Trocas gasosas e características estruturais adaptativas de cafeeiros cultivados em diferentes níveis de radiação. **Coffee Science**, Lavras, v. 7, n. 3, p. 250-258, set./dez. 2012.
- CAKMAK, I. The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, Amsterdam, v. 168, n. 4, p. 521-530, Aug. 2005.
- CAKMAK, I.; HENGELER, C.; MARSCHENER, H. Changes in phloem export of sucrose in leaves in response to phosphorus, potassium and magnesium deficiency in bean plants. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 45, p. 1251-1257, 1994.
- CAKMAK, I.; KIRKBY, E. A. Role of magnesium in carbon partitioning and alleviating photooxidative damage. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 133, n. 4, p. 692-704, Aug. 2008.
- CAKMAK, I.; YAZICI, A. M. Magnesium: a forgotten element in crop production. **Better Crops with Plant Food**, Norcross, v. 94, n. 2, p. 23-25, 2010.

CANNEL, M. G. R. Crop physiological aspects os coffee bean yield:a review. **Kenya Coffee**, Nairobi, v. 41, p. 245-253, 1976.

CARELLI, M. L. C. et al. Carbon isotope discrimination and gas exchange in Coffea species grown under diferente irradiance regimes. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Brasília, v. 11, n. 2, p. 63-68, Aug. 1999.

CASTILLO, Z. J.; LÓPEZ, A. R. Nota sobre el efecto de la intensidad de la luz en la floracion del café. **Cenicafé**, Chinchina, v. 17, n. 2, p. 51– 60, maio 1966.

CATUCHI, T.A. et al. Tolerance to water deficiency between two soybean cultivars: transgenic versus conventional. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.31, n. 3, p.373-378, mar. 2011.

CAVATTE, P. C. et al. Physiological responses of two coffee (*Coffeacanephora*) genotypes to soil water déficit. In: SANCHEZ, J. M. (Ed.). **Droughts: causes, effects and predictions**. New York: Nova Science Publishers, 2008. p. 306-330.

CHAVES, A. R. M. et al. Fotossíntese e mecanismos de proteção da escaldadura em *Coffea arábica* L., cultivado em campo sob dois níveis de irradiância. In: SIMPOSIO DE PESQUISAS DOS CAFÉS DO BRASIL, 4., 2005, Londrina. **Anais...** Brasília: Embrapa Café, 2005.

CONCENÇO, G. et al. Fotossíntese de biótipos de azevém sob condição de competição. **Planta Daninha**, Viçosa, v. 26, n. 3, p. 595-600, jun. 2008.

DAMATTA, F. M. Ecophysiological constraints on the production of shaded and unshaded coffee: a review. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 86, n. 2, p. 99-114, Mar. 2004.

DAMATTA, F. M. et al. Ecophysiology of coffee growth and production. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Piracicaba, v. 19, n. 4, p. 485-510, Nov. 2007.

DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS, W.W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v.43, n. 3, p.599-626, June 1992.

FERREIRA, D. F. SISVAR: a computerstatisticalanalysis system. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 35, n. 6, p. 1039-1042, nov./dez. 2011.

GUTIERREZ, M. V.; MEINZER, F. C. Carbon isotope discrimination and photosynthetic gas exchange in coffee hedgerows during canopy development. **Australian Journal of Plant Physiology**, Melbourne, v. 21, n. 2, p. 207-219, Mar. 1994.

HENDREY, G. A. F.; HOUGHTON, J. D.; BROWN, S. B. The degradation of chorophyl: a biological enigma. **New Phytologist**, Cambridge, v. 107, n. 2, p. 255-302, Oct. 1987.

HOAGLAND, D. R.; ARNON, D. I. **The water-culture method for growing plants without soil**. California: Agricultural Experiment Station, 1950. (Circular, 347).

JAIMEZ, R. E. et al. Seasonal variations in leaf gas exchange of plaitain cv. Hartón (Musa AAB) under different soil water conditions in a humid tropical region. **ScientiaHorticulturae**, Amsterdam, v.104, n.1, p.79-89, Mar. 2005.

JIA, Y. et al. Effects of potassium deficiency on chloroplast ultrastructure and chlorophyll fluorescence in inefficient and efficient genotypes of rice. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v.31, n. 12, p.2105-2118, Nov. 2008.

JIFON, J. L.; SYVERTSEN, J. P. Moderate shade can increase net gas exchange and reduce photoinhibition in citrus leaves. **Tree Physiology**, Oxford, v. 23, n. 2, p. 119-127, May 2003.

KAISER, M. W. The effect of hydrogen peroxide on CO₂ fixation of isolated chloroplast. **Biochimica et Biophysica Acta**, Amsterdam, v. 440, n. 3, p. 476–482, Sept. 1976.

KONRAD, M. L. F. et al. Trocas gasosas e fluorescência da clorofila em seis cultivares de cafeeiro sob estresse de alumínio. **Bragantia**, Campinas, v.64, n.3, p.339-347, Aug. 2005.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: Rima, 2000.

LAW, R. D.; CRAFTS-BRANDNER, S. J. Inhibition and acclimation of photosynthesis to heat stress is closely correlated with activation of Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. **Plant Physiology**, Washington, v. 120, n. 1, p. 173-182, May 1999.

LEE, D.W. et al. Irradiance and spectral quality affect Asian tropical rain forest tree seedling development. **Ecology**, Durham, v. 77, n. 2, p. 568-580, Mar. 1996.

LOGAN, B.A. et al. The role of antioxidant enzymes in photoprotection. **Photosynthesis Research**, Dordrecht, v. 88, n. 2, p. 119–132, Apr. 2006.

MACHADO, E. C. et al. Respostas da fotossíntese de três espécies de citros a fatores ambientais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 40, n. 12, p. 1161-1170, dez. 2005.

MACHADO, E. C. et al. Variação sazonal da fotossíntese, condutância estomática e potencial da água na folha de laranjeira ‘Valência’. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 59, n. 1, p. 53-58, fev. 2002.

MARIANO, K. R. et al. Fotossíntese e tolerância protoplasmática foliar em Myracrodruon urundeuva fr. All. submetida ao déficit hídrico. **Caatinga**, Mossoró, v. 22, n.4, p. 72-77, out./dez. 2009.

MATTOS JUNIOR, L. S.; GOMIDE, J. A.; HUAMAN, C. A. M. Crescimento de espécies do gênero *Brachiaria*, sob déficit hídrico, em casa de vegetação. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 34, n. 3, p. 746-754, 2005.

MELO, A. S. et al. Alterações das características fisiológicas da bananeira sob condições de fertirrigação. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.39, n.3, p. 733-741, maio/jun. 2009.

MONTOYA, L. A.; SYLVAIN, P. G.; UMANA, R. Effect of light intensity and nitrogen fertilization upon growth differentiation balance in *Coffea arabica* L. **Coffee**, New York, v. 3, n. 1, p. 97–104, June 1961.

MORAIS, H. et al. Características fisiológicas e de crescimento de cafeeiro sombreado com guandu e cultivado a pleno sol. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.38, n.10, p. 1131-1137, out. 2003.

OLIVEIRA, K. M. G. et al. Modelagem para estimativa da orientação de linhas de plantio de cafeeiros. **Engenharia Agrícola**, Jaboticabal, v.32, n.2, p. 293-305, Mar./Apr. 2012.

PRADO, R. M. **Nutrição de plantas**. São Paulo: Editora da Unesp, 2008.

RIGA, P.; ANZA, M. Effect of magnesium deficiency on pepper growth parameters: implications for the determination of Mg critical value. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 26, n. 8, p. 1581–1593, Aug. 2003.

RONQUIM, J. C. **Assimilação de carbono e fluorescência da clorofila do cafeeiro (*Coffea arabica* L.) sob condições contrastantes de irradiância, temperatura e disponibilidade de CO₂**. 2007. 76 p. Tese (Doutorado em Ciências) – Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 2007.

SALATI, E.; SANTOS, A. A.; NOBRE, C. **As mudanças climáticas globais e seus efeitos nos ecossistemas brasileiros**. [S.l.: s.n.], 2012. Disponível em:

<www.comciencia.br/reportagens/clima/clima14.htm>. Acesso em: 13 jan. 2015.

SILVA, D. M. et al. Physiological and biochemical impacts of magnesium-deficiency in two cultivars of coffee. **Plant and Soil**, The Hague, v. 128, n. 2, p. 133-50, Sept. 2014.

SUGIYAMA, T.; NAKYAMA, N.; AKASAWA, T. Structure and function of chloroplast proteins. V. Homotropic effect of bicarbonate in RuBP carboxylase relation and the mechanism of activation by magnesium ions. **Archives of Biochemistry and Biophysics**, New York, v.126, n. 3, p.734-745, Sept. 1968.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 2009.

WU, J.; NEIMANIS, S.; HEBER, U. Photorespiration is more effective than the Mehler reaction in protecting the photosynthetic apparatus against photoinhibition. **Botanica Acta**, Stuttgart, v.104, p.283-291, 1991.

YONG, J. W. H.; WONG, S. C.; FARQUHAR, G. D. Stomatal responses to changes in vapour pressure difference between leaf and air. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 20, n. 10, p. 1213-1216, Oct. 1997.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As variações no fornecimento de Mg causaram alterações nos teores foliares desse nutriente. Com o início do estresse causado pela deficiência de Mg, houve um acúmulo de carboidratos, principalmente sacarose, nas folhas, o que ocasionou redução no crescimento das raízes. Esse acúmulo de carboidratos, em conjunto com os baixos teores de Mg para formação de clorofila, alteraram o metabolismo fotossintético e causam uma redução no uso da energia luminosa absorvida na fotossíntese, o que provavelmente induziu uma saturação da cadeia de transporte de elétrons com acúmulo de NADPH.

Altos níveis de equivalentes redutores e componentes da cadeia de elétrons saturados oferecem condições favoráveis para a formação de espécies reativas de oxigênio (EROs). O aumento das EROs nas plantas deficientes em Mg, foi verificado pelas maiores atividades das enzimas do sistema antioxidante (SOD, APX e CAT).

Assim como a deficiência, o excesso de Mg também provocou desordens no metabolismo do cafeeiro. As maiores doses de Mg causaram reduções na absorção de K e Ca. Em adição, os teores de carboidratos nas folhas, os quais haviam se apresentado menores nas doses intermediárias (48 mg L⁻¹ para os açúcares redutores e 48 e 96 mg L⁻¹ para a sacarose), com a aplicação das maiores doses voltaram a aumentar, apresentando os máximos teores na maior dose de Mg (384 mg L⁻¹ de Mg). Esse acúmulo provavelmente ocorreu em função da redução na absorção de K, que também possui papel importante na síntese e transporte de carboidratos.

O acúmulo de carboidratos nas folhas, nas maiores doses de Mg, também ocasionou reduções no crescimento radicular e aumentos na atividade das enzimas antioxidantes, indicando aumentos na produção de EROs. Tanto o Mg quanto o K são importantes para plena atividade da Rubisco, o que

provavelmente também influenciou para a redução da taxa de assimilação líquida de CO₂ nos extremos de fornecimento de Mg e, conseqüentemente para um aumento na geração de EROs.

A maior produção de massa seca ocorreu na dose de 240 mg L⁻¹ de Mg, a qual correlacionou-se com teores foliares de Mg entre 6,9 e 8,64 g kg⁻¹, que variaram em função da irradiância, e apresentaram-se acima dos citados na literatura como ideais.

Ressalta-se que os teores dos nutrientes e carboidratos e, as atividade das enzimas antioxidantes, de um modo geral, apresentaram comportamentos distintos em cada nível de irradiância em função das doses de Mg. Mostrando que há uma relação específica entre a dinâmica de carboidratos e o complexo antioxidante do cafeeiro com suprimento de Mg, a qual parece ser dependente do nível de irradiância a qual as plantas são submetidas.

Sob elevados níveis de irradiância, os sintomas visuais típicos da escaldadura apareceram de forma mais intensa na testemunha e na maior dose de Mg, em função da restrição na absorção de K. As folhas mais novas que foram totalmente expostas a irradiância plena, mesmo apresentando menor proteção física, permaneceram verdes, enquanto as folhas mais velhas apresentaram sintomas de escaldadura. Isso ocorreu pois a escaldadura é causada por danos fotooxidativos e não se trata de um processo puramente físico. Provavelmente o Mg e o K, que são móveis na planta, possuem papel importante na proteção das folhas contra a escaldadura.

Estes resultados indicam a necessidade de estudos regionais em nível de campo, visto que o cafeeiro é cultivado em diversas regiões do Brasil e em outros países, com diferentes níveis de irradiância e a nutrição com o Mg não deve ser a mesma para essas diferentes condições.