

WATER RELATIONS AND PHOTOSYNTHESIS OF YOUNG COFFEE PLANTS UNDER TWO WATER REGIMES AND DIFFERENT N AND K DOSES

RELACIONES HÍDRICAS Y FOTOSÍNTESIS DE LAS PLANTAS JÓVENES DE CAFÉ BAJO DOS REGÍMENES HÍDRICOS Y DIFERENTES DOSIS DE N Y K

Marcela A. Frois de Andrade¹, Paulo A. Ramos-Cairo^{2*}, Jerffson L. Santos¹

¹Sowthwest Bahia State University, Vitória da Conquista, Bahia, Brazil. ²Sowthwest Bahia State University, Department of Phytotechny and Zootechny, Post Office 95, Zip Code 45083-900, Vitória da Conquista, Bahia, Brazil. (pcairo@uol.com.br)

ABSTRACT

Nitrogen (N) and potassium (K) are the major nutrients required for coffee plants growth and development. Soil water deficit reduces nutrients uptake, causing negative effects on photosynthesis and water relations of plants. Within certain limits, the increase in N and K concentration in soil solution could result in higher nutrient uptake, softening physiological disturbs caused by the water deficit. This study aimed to evaluate water relations and photosynthesis of young coffee plants grown in 16 L pots in a greenhouse. Treatments were three N and three K doses: conventional (urea 12 g plant⁻¹ and KCl 4 g plant⁻¹), doubled and tripled; and two water regimes: irrigated (soil at field capacity) and non-irrigated. Thus, treatments were arranged in a factorial 3 x 3 x 2, with three replicates in a completely randomized design. Water stress effects on leaf water potential and relative water content are softened by increase in N and K doses. However, transpiration, stomatal conductance and net photosynthesis are decreased by water stress, regardless of N and K doses. Increase in K doses reduces transpiration and stomatal conductance, regardless of water regime. This study suggests that increases in N and K could partially protect young coffee plants against the water stress, as they contribute to mitigate negative effects in plant water status; however, they do not prevent a decrease in net photosynthesis.

Key words: *Coffea arabica*, water stress, mineral nutrition.

INTRODUCTION

Nitrogen (N) and potassium (K) are the major nutrients required for growth and development of coffee plants. Soil moisture

* Author for correspondence ♦ Autor responsable.
Received: October, 2014. Approved: February, 2015.
Published as ARTICLE in *Agrociencia* 49: 153-161. 2015.

RESUMEN

El nitrógeno (N) y el potasio (K) son los principales nutrientes requeridos para el crecimiento y el desarrollo de las plantas de café. El déficit hídrico reduce la absorción de nutrientes, causando efectos negativos en la fotosíntesis y las relaciones hídricas de las plantas. Dentro de ciertos límites, el aumento en la concentración de N y K en la solución del suelo podría resultar en una mayor absorción de nutrientes, suavizando las perturbaciones fisiológicas causadas por el déficit del agua. El objetivo de estudio fue evaluar las relaciones hídricas y la fotosíntesis de plantas jóvenes de café cultivadas en macetas de 16 L en un invernadero. Los tratamientos fueron tres dosis de N y tres dosis de K: convencional (urea 12 g planta⁻¹ y KCl 4 g planta⁻¹), doble y triple; y dos regímenes hídricos: con irrigación (suelo a capacidad de campo) y sin irrigación. Así, los tratamientos se organizaron en un arreglo factorial de 3 x 3 x 2 con tres réplicas en un diseño completamente aleatorio. Los efectos del estrés hídrico en el potencial hídrico de la hoja y en el contenido relativo de agua se suavizan con el aumento en las dosis de N y K. Pero la transpiración, la conducción estomática y la fotosíntesis neta se reducen con el estrés hídrico, sin importar la dosis de N y K. El aumento en dosis de K reduce la transpiración y la conducción estomática, independientemente del régimen hídrico. Este estudio sugiere que el aumento en N y K podría proteger parcialmente a las plantas jóvenes de café contra el estrés hídrico, ya que contribuye a mitigar los efectos negativos en el estado hídrico de la planta; pero no evita una disminución en la fotosíntesis neta.

Palabras clave: *Coffea arabica*, estrés hídrico, nutrición mineral.

INTRODUCCIÓN

El nitrógeno (N) y el potasio (K) son los nutrientes principales requeridos para el crecimiento y el desarrollo de las plantas de café.

affects either nutrients availability in soil solution as ion uptake by plant roots (Pérez-Zamora *et al.*, 2004). Thus, drought stress decreases nutrient uptake by crops (Prado, 2008). Low supply of these nutrients causes negative effects on photosynthesis and water relations of plants and coffee yield is seriously affected (Clemente *et al.*, 2008).

Maize leaf photosynthetic capacity and N concentration show a significant positive correlation; thus, most of the N is used for synthesis of components in photosynthesis (Sugiharto *et al.*, 1990). Limited levels of N supply decrease the absolute capacity and quantum yield of photosynthesis (Khamis *et al.*, 1990). Besides the direct effects on the structure of the photosynthetic apparatus, N-deprivation reduces the amount of Calvin cycle enzymes, which, at the same time, lowers the C assimilation capacity (Terashima and Evans, 1988). Rubisco enzyme plays a major role in C assimilation and is strongly affected by N deficiency (Seemann *et al.*, 1987).

Plants suffering from drought stress enhanced need for K, since this nutrient is required for maintenance of photosynthetic CO₂ fixation (Waraich *et al.*, 2011). Drought stress is associated with stomatal closure and thereby with decreased CO₂ fixation (Marschner, 1995).

Rubi 1192 coffee plants, under different NPK doses and water regimes, during the first year after transplantation, alter plant shoot dry matter partitioning, increasing buds/fruit mass ratio in non-irrigated treatments (Nazareno *et al.*, 2003). If N doses are increased, amount of fruit, length of internodes and crown diameter of young coffee plants are also increased (Fahl *et al.*, 2001). According to Jessi (2011), plant response to N fertilization is affected by water stress and there is a positive interaction between water regimes and P and K fertilization. Proper plant nutrition is a good strategy to enhance water use efficiency and productivity in crop plants (Waraich *et al.*, 2011). Within certain limits, the increase in N and K concentration in soil solution could result in higher nutrient uptake (Marschner, 1995).

Therefore, this study aimed to evaluate water relations and photosynthesis of young coffee plants growing in a greenhouse, with three N and K doses (conventional, doubled and tripled) and two water regimes (irrigated and non-irrigated).

La humedad del suelo afecta la disponibilidad de nutrientes en la solución del suelo, como absorción de iones por las raíces de la planta (Pérez-Zamora *et al.*, 2004). Así, el estrés por sequía reduce la absorción de nutrientes por los cultivos (Prado, 2008). Un bajo suministro de estos nutrientes causa efectos negativos en la fotosíntesis y en las relaciones hídricas de las plantas, y el rendimiento del café es afectado seriamente (Clemente *et al.*, 2008).

La capacidad fotosintética de la hoja de maíz y la concentración de N muestran una correlación positiva significativa; por ende, la mayor parte del N se utiliza para sintetizar componentes en la fotosíntesis (Sugiharto *et al.*, 1990). Niveles limitados de N disminuyen la capacidad absoluta y el rendimiento cuántico de la fotosíntesis (Khamis *et al.*, 1990). Además de los efectos directos sobre la estructura del aparato fotosintético, la privación de N reduce la cantidad de enzimas del ciclo de Calvin, lo cual, al mismo tiempo, disminuye la capacidad de asimilación de C (Terashima y Evans, 1988). La enzima RuBisCo tiene una función importante en la asimilación de C y es muy afectado por la deficiencia de N (Seemann *et al.*, 1987).

Las plantas que sufren estrés por sequía necesitan más K, porque este nutriente es requerido para el mantenimiento de la fijación de CO₂ por fotosíntesis (Waraich *et al.*, 2011). El estrés por sequía está asociado con el cierre estomático y, de este modo, con una menor fijación de CO₂ (Marschner, 1995).

Bajo distintas dosis de NPK y regímenes hídricos, durante el primer año después del trasplante, las plantas de café Rubi 1192 alteran la división de la materia seca de brotes vegetales, aumentando la tasa capullo/masa del fruto en tratamientos sin irrigación (Nazareno *et al.*, 2003). Si se aumentan las dosis de N, la cantidad del fruto, la longitud de los internodos y el diámetro de la corona de plantas jóvenes de café también aumentan (Fahl *et al.*, 2001). Según Jessi (2011), la respuesta de las plantas a la fertilización con N es afectada por el estrés hídrico y hay una interacción positiva entre los regímenes hídricos y la fertilización con P y K. Una nutrición adecuada de la planta es una buena estrategia para mejorar la eficiencia de uso del agua y la productividad en plantas de cultivo (Waraich *et al.*, 2011). Dentro de ciertos límites, el aumento en la concentración de N y K en la solución del suelo podría resultar en una mayor absorción de nutrientes (Marschner, 1995).

MATERIALS AND METHODS

The study started in October 2010, in a greenhouse of the State University of Southwest Bahia, Vitoria da Conquista, Brazil. After leaving the nursery, coffee (Catuaí Red IAC 144) 6 months old seedlings were prepared in plastic bags with the following composition for each m³ of substrate: soil 700 L, cattle manure 300 L, P₂O₅ 1.0 kg and K₂O 0.3 kg (Ribeiro *et al.*, 1999). The coffee seedlings acclimation in the greenhouse was 5 d with 40 % sunlight restriction, followed by 5 d with 20 % sunlight restriction and 5 d full sunlight. Afterwards, coffee seedlings were transferred from plastic bags to 16 L pots (one plant pot⁻¹) containing yellow oxisol, sandy-clay texture. NPK fertilization was adopted according to Van Raij *et al.* (1997) recommendations.

Treatments were arranged in a factorial 3 x 3 x 2 (three N doses, three K doses and two water regimes), with three replicates in a completely randomized design. Three N and K doses were: conventional, doubled and tripled. Conventional N and K doses were urea 12 g plant⁻¹ and KCl 4 g plant⁻¹, respectively, and applied at 30, 60, 90 and 120 d after planting.

The water regimes were irrigated and non-irrigated. Irrigated regime was soil at field capacity, determined by direct gravimetric method. For determining the soil water content, four 16 L pots without plants containing the same substrate of the experimental pots were moistened to saturation; then, the saturated soils were drained completely for 24 h. The soil water content was determined based on the average of four pots. Non-irrigated regime was no irrigation at all.

Water regimes started 30 d after N and K last application. Ten days after stopping irrigation, plants began to show visible symptoms of water stress, such as wilting and curling of the leaves and the following variables were evaluated: leaf water potential (Y_w), relative water content (RWC), transpiration (E), stomatal conductance (g_s) and net photosynthesis (A). For Y_w and RWC measurements, fully expanded leaves from middle third of each plant were collected at 05:00 h and a pressure camera (Model 1000, PMS) was used for Y_w measurement (Scholander *et al.*, 1965). For RWC measurements, 10 foliar discs were collected from leaf blade (main veins were discarded) and the weight of fresh mass (FM) was recorded. Thereafter, foliar discs were immersed in distilled water for 24 h and the weight of turgid mass (TM) was recorded; then, foliar discs were placed in a kiln 48 h at 70 °C and the weight of dry mass (DM) was recorded. FM, TM and DM were used for this formula: $RWC = [(FM - DM) / (TM - DM)] * 100$. For E , g_s and A measurements, a portable photosynthesis meter, infra-red gas analyzer type (Infra-red Gas Analyzer. IRGA LI-6400, LI-COR®, Nebraska / USA) was used.

Por lo tanto, este estudio tuvo el objetivo de evaluar las relaciones hídricas y la fotosíntesis de plantas jóvenes de café cultivadas en un invernadero, con tres dosis de N y K (convencional, doble y triple) y dos regímenes hídricos (con irrigación y sin irrigación).

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio comenzó en octubre del 2010, en un invernadero en la Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Vitoria da Conquista, Brasil. Después de salir del vivero, plántulas de café de 6 meses de edad (Catuaí Red IAC 144) se prepararon en bolsas de plástico con la siguiente composición por cada m³ de sustrato: suelo 700 L, abono de bovino 300 L, P₂O₅ 1.0 kg y K₂O 0.3 kg (Ribeiro *et al.*, 1999). La aclimatación de las plántulas de café en el invernadero fue de 5 d con restricción de luz solar de 40 %, 5 d con restricción de luz solar de 20 % y 5 d de luz solar completa. Después, las plántulas de café se transfirieron de bolsas de plástico a macetas de 16 L (una planta maceta⁻¹) con oxisol amarillo, de textura arena-arcillosa. La fertilización NPK se adoptó con base en las recomendaciones de Van Raij *et al.* (1997).

Los tratamientos se organizaron en un factorial 3 x 3 x 2 (tres dosis de N, tres dosis de K y dos regímenes hídricos), con tres réplicas, en un diseño completamente aleatorio. Las tres dosis de N y K fueron: convencional, doble y triple. Las dosis de N y K convencionales fueron urea 12 g planta⁻¹ y KCl 4 g planta⁻¹, respectivamente, y se aplicaron a los 30, 60, 90 y 120 d después de la siembra.

Los regímenes hídricos fueron con irrigación y sin irrigación. El régimen con irrigación fue del suelo a capacidad de campo, determinado por el método gravimétrico directo. Para determinar el contenido de agua del suelo, cuatro macetas de 16 L sin plantas que contenían el mismo sustrato de las macetas experimentales se humedecieron hasta saturación; entonces, los suelos saturados se drenaron completamente durante 24 h. El contenido de agua en el suelo se determinó con base en el promedio de cuatro macetas. El régimen sin irrigación no tuvo irrigación.

Los regímenes hídricos comenzaron 30 d después de la última aplicación de N y K. Diez d después de suspender la irrigación, las plantas comenzaron a mostrar síntomas visibles de estrés hídrico, como marchitamiento y doblado de las hojas, y se evaluaron las siguientes variables: potencial hídrico de la hoja (Y_w), contenido hídrico relativo (RWC), transpiración (E), conducción estomática (g_s) y fotosíntesis neta (A). Para las medidas de Y_w y RWC, se recolectaron hojas completamente expandidas del tercio medio de cada planta, a las 05:00 h y se usó una cámara de presión (Modelo 1000, PMS) para medir Y_w (Scholander *et al.*, 1965). Para medir RWC, se recolectaron 10 discos foliares de la

Data were used for an analysis of variance, based on F test. When necessary, data were transformed using $\sqrt{(x)}$, to attain a normal distribution. Mean comparisons were performed using SAEG program, version 9.1. When mean comparisons were significantly different, regression was performed and F test ($p \leq 0.05$) was utilized.

RESULTS AND DISCUSSION

In non-irrigated plants, Y_w was lower than in irrigated ones (Table 1). Decreases in leaf Y_w are common when plants are subjected to water deficit, due to increase in solute concentration in leaf tissues, which results in decrease in solute potential (Y_s) (DaMatta, 2000b; DaMatta *et al.*, 2003; Silva *et al.*, 2013). Furthermore, leaf Y_w became significantly lower when N and K doses were increased (Figures 1A and 1B). When leaf Y_w decreases slowly, it generates a gradient between internal and external Y_w which may mitigate plant water loss and promote water uptake from soil to roots (Morgan, 1984).

Premachandra *et al.* (1991) reported that K is the major nutrient for osmotic regulation in maize under water stress. Meinzer *et al.* (1990) observed changes both in cell wall elasticity as in Y_w , in five coffee cultivars during dry season. In tomato plant, Garcia *et al.* (2007) showed that increases in N doses also cause changes in cell wall elasticity. According to Saneoka *et al.* (2004), higher N doses may increase drought tolerance of plants, since this nutrient prevents damages to cell membrane.

According to the analysis of variance (data not shown), the interaction between N doses and water regimes was significant, both in relation to Y_w (Figure 1C) as to RWC (Figure 1E). The interaction between

lámina de la hoja (se descartaron las venas principales) y se registró el peso de la masa fresca (FM). Después los discos foliares se sumergieron 24 h en agua destilada, se registró el peso de la masa turgente (TM), los discos foliares se colocaron 48 h en un horno a 70 °C y se registró el peso de la masa seca (DM). Se usaron FM, TM y DM para la fórmula: $RWC = [(FM-DM) / (TM-DM)] * 100$. Para las medidas de E , g_s y A , se usó un medidor portátil de fotosíntesis, de tipo analizador de gas infrarrojo (Infra-red Gas Analyzer. IRGA LI-6400, LI-COR®, Nebraska, USA).

Con los datos se realizó análisis de varianza, basado en la prueba F. Cuando fue necesario, los datos se transformaron usando $\sqrt{(x)}$, para lograr una distribución normal. Las comparaciones de medias se realizaron con el programa SAEG, versión 9.1. Para las comparaciones de medias significativamente diferentes, se efectuó regresión, usando la prueba F ($p \leq 0.05$).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El Y_w fue menor en plantas no irrigadas que en irrigadas (Cuadro 1). Las disminuciones en Y_w de hojas son comunes cuando las plantas se someten a déficit hídrico, debido al aumento en la concentración de solutos en los tejidos de la hoja, que resultan en una disminución en el potencial del soluto (Y_s) (DaMatta, 2000b; DaMatta *et al.*, 2003; Silva *et al.*, 2013). Además, el Y_w de la hoja bajó significativamente al aumentar las dosis de N y K (Figuras 1A y 1B). Cuando el Y_w de la hoja disminuye lentamente, genera un gradiente entre el Y_w interno y externo que puede mitigar la pérdida hídrica de la planta y promover la absorción de agua del suelo a las raíces (Morgan, 1984).

Premachandra *et al.* (1991) reportaron que el K es el nutriente principal para la regulación osmótica en el maíz bajo estrés hídrico. Meinzer *et al.* (1990)

Table 1. Leaf water potential (Ψ_w) and relative water content (RWC) in young coffee plants growing in a greenhouse, under two water regimes (irrigated and non-irrigated) and three N doses.

Cuadro 1. El potencial hídrico (Y_w) y el contenido de agua relativo (RWC) de las hojas en plantas jóvenes de café cultivadas en un invernadero, bajo dos regímenes hídricos (con irrigación y sin irrigación) y tres dosis de N.

N doses (g plant ⁻¹)	Ψ_w (MPa)		RWC (%)	
	Irrigated	Non irrigated	Irrigated	Non irrigated
N1 (12)	-0.89 a	-1.12 b	73.51 a	68.22 b
N2 (24)	-1.16 a	-1.26 b	74.80 a	69.16 b
N3 (36)	-1.26 a	-1.36 b	73.62 a	70.92 b

Means with different letters in a row are statistically different (F test; $p \leq 0.05$) ♦ Las medias con distintas letras en una fila son estadísticamente diferentes (Prueba F; $p \leq 0.05$).

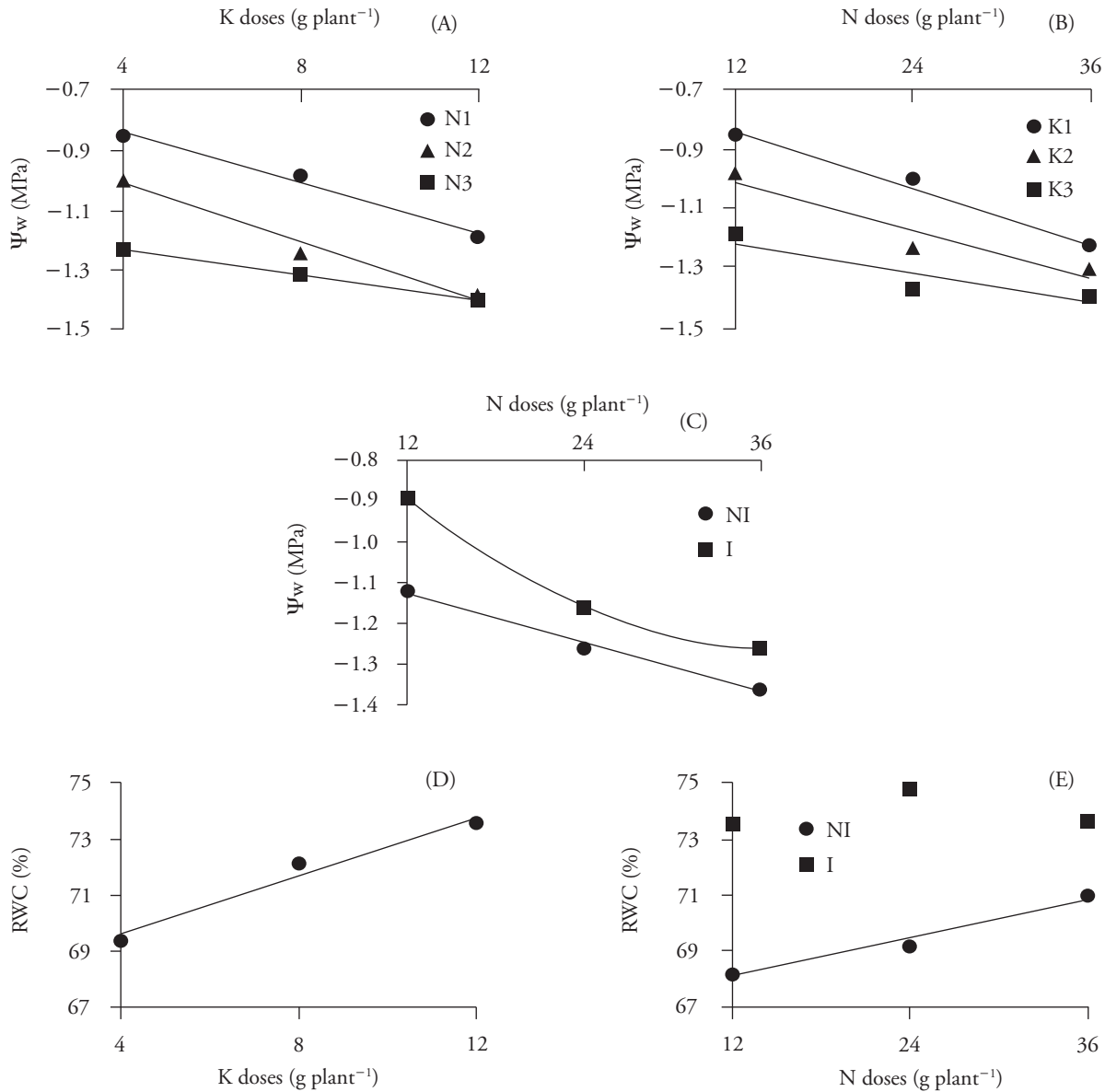


Figure 1. Interaction effects between: (A) K doses and Y_w ; (B) N doses and Y_w ; (C) water regimes (I=irrigated; NI=non-irrigated), N doses and Y_w ; (D) K doses and RWC; and (E) water regimes, N doses and RWC. Young coffee plants were grown in a greenhouse, under two water regimes and three N and K doses.

Figura 1. Efectos de interacción entre: (A) dosis de K y Y_w ; (B) dosis de N y Y_w ; (C) regímenes hídricos (I=irrigado; NI=no-irrigado), dosis de N y Y_w ; (D) dosis de K y RWC; y (E) regímenes hídricos, dosis de N y RWC. Las plantas jóvenes de café se cultivaron en un invernadero, bajo dos regímenes hídricos y tres dosis de N y K.

K doses and water regimes was not significant, indicating that the effects of this nutrient on these two variables are similar, both in irrigated as in non-irrigated plants.

In non-irrigated plants, RWC was lower than in irrigated ones (Table 1), as is usual in plants under water deficit. Nevertheless, data suggest a possible

observaron cambios en la elasticidad de la pared celular y en el Y_w , en cinco variedades de café durante la temporada de sequía. En plantas de jitomate, García *et al.* (2007) mostraron que el aumento en dosis de N también causa cambios en la elasticidad de la pared celular. De acuerdo con Saneoka *et al.* (2004), dosis de N más altas pueden incrementar la tolerancia a la

occurrence of osmoregulation in non-irrigated plants affected by N doses, since the difference in RWC between irrigated and non-irrigated plants became lower with increases in N doses, despite of decrease in Y_w (Figure 1E). According to DaMatta *et al.* (2002a), N supply effects on drought tolerance capacity are related to increase in cell wall rigidity, allowing osmotic adjustment. Increments in K doses contributed to osmoregulation and its effect on maintaining cell turgor (Figure 1D), independently of water regime. In most instances, cell extension is the consequence of the accumulation in the cells of K^+ , which is required for both stabilizing the pH in the cytoplasm and decreasing the osmotic potential in the vacuoles (Marschner, 1995). Therefore, plants with adequate supply of K are less susceptible to water stress.

Water deficit caused decrease in E , g_s and A , independently of N and K doses (Table 2). In plants under water stress, photosynthesis rate is highly regulated by stomatal closure, with aim to reduce transpiration, but this closure also compromises CO_2 influx into substomatal chamber (Cornic, 2000). Miguel *et al.* (2007) reported that a decrease in stomatal conductance is the major cause for a drop in net photosynthesis rate in young rubber tree. In *Coffea canephora* water stress also leads to a decrease in

sequía de las plantas, dado que este nutriente evita los daños a la membrana celular.

Con base en el análisis de varianza (datos no mostrados), la interacción entre las dosis de N y los regímenes hídricos fue significativa, tanto en relación con Y_w (Figura 1C) como con RWC (Figura 1E). La interacción entre las dosis de K y los regímenes hídricos no fue significativa, indicando que los efectos de este nutriente sobre estas dos variables son similares, tanto en plantas irrigadas como no irrigadas.

El RWC fue menor en plantas no irrigadas que en irrigadas (Cuadro 1), como es usual en plantas bajo déficit hídrico. No obstante, los datos sugieren una posible ocurrencia de osmorregulación en plantas no irrigadas afectadas por las dosis de N, dado que la diferencia en RWC entre plantas irrigadas y no irrigadas fue menor con aumentos en dosis de N, a pesar de la disminución en Y_w (Figura 1E). De acuerdo con DaMatta *et al.* (2002a), los efectos del suministro de N en la capacidad de tolerancia a la sequía están relacionados con mayor rigidez de la pared celular, permitiendo el ajuste osmótico. Aumentos en dosis de K contribuyeron a la osmorregulación y su efecto en mantener la turgencia de la célula (Figura 1D), independientemente del régimen hídrico. En la mayoría de los casos, la extensión celular es consecuencia de la acumulación de K^+ en las células, el cual se requiere para estabilizar el pH en el citoplasma y para disminuir el potencial osmótico en las vacuolas (Marschner, 1995). Por lo tanto, las plantas con un suministro suficiente de K son menos susceptibles al estrés hídrico.

El déficit hídrico causó una disminución en E , g_s y A , independientemente de las dosis de N y K (Cuadro 2). En plantas bajo estrés hídrico, la tasa de fotosíntesis está altamente regulada por el cierre estomático, con el fin de reducir la transpiración, pero este cierre también compromete el influjo de CO_2 a la cámara estomática (Cornic, 2000). Miguel *et al.* (2007) reportaron que una disminución en la conducción estomática es la causa principal de la caída en la tasa neta de fotosíntesis en árbol del hule joven. En *Coffea canephora* el estrés hídrico también lleva a una disminución en la fotosíntesis neta, pero no tan intensa como en la conducción estomática, sin importar la dosis de N (DaMatta *et al.*, 2002b).

Aumentos en las dosis de K redujeron la conducción estomática y la transpiración, independiente del régimen hídrico (Figuras 2A y 2B). La acumulación

Table 2. Stomatal conductance (g_s), transpiration (E) and net photosynthesis (A) responses to water regimes. Young coffee plants were grown in a greenhouse, under irrigated and non-irrigated regimes.

Cuadro 2. Respuestas de conducción estomática (g_s), transpiración (E) y fotosíntesis neta (A) a los regímenes hídricos. Las plantas jóvenes de café se cultivaron en un invernadero, bajo regímenes con irrigación y sin irrigación.

	Water regimes	
	Irrigated	Non-irrigated
g_s (mmol m ⁻² s ⁻¹) [†]	0.22 a	0.18 b
E (mmol m ⁻² s ⁻¹) [†]	0.93 a	0.79 b
A (μmol m ⁻² s ⁻¹)	3.43 a	2.59 b

Means with different letters in a row are statistically different (F test; $p \leq 0.05$) ♦ Las medias con distintas letras en una fila son estadísticamente diferentes (prueba F; $p \leq 0.05$).

[†]Original data, in mmol m⁻² s⁻¹, were transformed using $\sqrt{(x)}$, to attain a normal distribution ♦ Los datos originales, en mmol m⁻² s⁻¹, se transformaron usando $\sqrt{(x)}$, para lograr una distribución normal.

net photosynthesis, but not as intense as in stomatal conductance, regardless of N dose (DaMatta *et al.*, 2002b).

Increments in K doses led to a decrease in stomatal conductance and transpiration, regardless of water regime (Figures 2A and 2B). Accumulation of K⁺ in guard cells and its release causes oscillation in cell turgor, which leads to stomatal opening and closing (Taiz and Zeiger, 2013). Abscisic acid stimulates K⁺ release from guard cells, causing stomatal closure and decrease in transpiration (Assmann and Shimazaki, 1999).

Increases in K (Figure 2C) and N (Figure 2D) doses led to decrease in photosynthetic rates. In *C. canephora*, water deficit lead to a decrease in photosynthesis, even when N availability is increased (DaMatta *et al.*, 2002a). Given that 70 % of N

de K⁺ en células guardia y su liberación causa oscilación en la turgencia celular, lo cual lleva a la apertura y cierre estomáticos (Taiz y Zeiger, 2013). El ácido abscísico estimula la liberación de K⁺ de las células guardia, causando el cierre estomático y la reducción en transpiración (Assmann y Shimazaki, 1999).

Incrementos en dosis de K (Figura 2C) y N (Figura 2D) llevaron a una disminución en las tasas fotosintéticas. En *C. canephora*, el déficit hídrico llevó a una disminución en la fotosíntesis, incluso cuando la disponibilidad de N aumentó (DaMatta *et al.*, 2002a). Dado que 70 % del contenido de N en los tejidos de la hoja están en los cloroplastos, puede haber una correlación positiva entre el contenido de N de la hoja y la fotosíntesis (Marengo y Lopes, 2009), sobre todo cuando el contenido de N en las plantas es el adecuado (Matiello *et al.*, 2010).

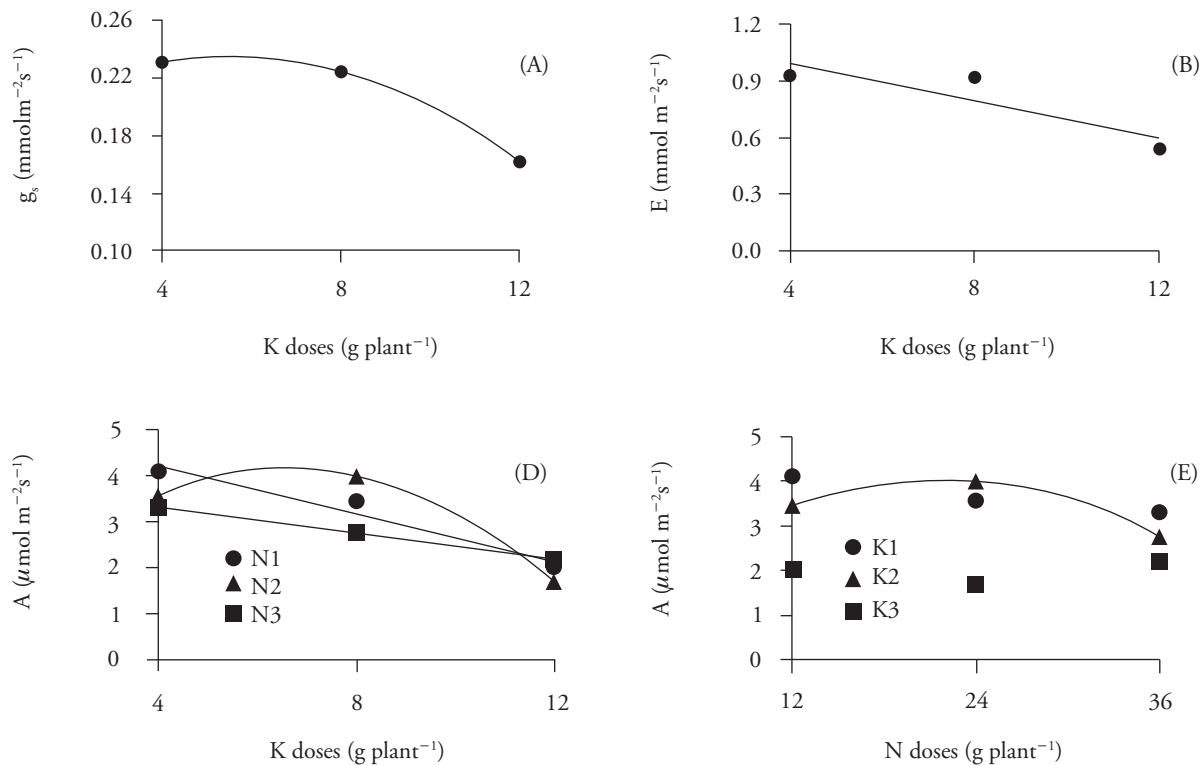


Figure 2. Potassium effects in stomatal conductance (A) and transpiration (B), and interaction effect between net photosynthesis and potassium (C) and nitrogen (D) doses. Original data ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) were transformed using $\sqrt{(x)}$, to attain a normal distribution. Young coffee plants were grown in a greenhouse, under two water regimes and three N and K doses.

Figura 2. Efectos del potasio en la conducción estomática (A) y la transpiración (B), y efecto de interacción entre la fotosíntesis neta y las dosis de potasio (C) y nitrógeno (D). Los datos originales ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) se transformaron usando $\sqrt{(x)}$, para lograr una distribución normal. Las plantas jóvenes de café se cultivaron en un invernadero, bajo dos regímenes hídricos y tres dosis de N y K.

content in leaf tissues are found in chloroplasts, there may be a positive correlation between leaf N content and photosynthesis (Marengo and Lopes, 2009), mostly when N content in plants are adequate (Matiello *et al.*, 2010).

CONCLUSIONS

Water stress effects on leaf Y_w and RWC are softened by increase in N and K doses. However, E , g_s and A are decreased by water stress, regardless of N and K doses. Increase in K doses reduces E and g_s , regardless of water regime. This study suggests that increases in N and K could partially protect young coffee plants against water stress, as they contribute to mitigate negative effects in plant water status, despite do not prevent a decrease in A .

LITERATURE CITED

- Assmann, S. M., and K. Shimazaki. 1999. The multisensory guard cell stomatal responses to blue light and abscisic acid. *Plant Physiol.* 119: 809-815.
- Clemente, F. M. V. T., J. G. de Carvalho, R. J. Guimarães, and A. N. G. Mendes. 2008. Faixas críticas de teores foliares de macronutrientes no cafeeiro em pós-plantio – primeiro ano. *Coffee Sci.* 3: 47-57.
- Cornic, G. 2000. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture: not by affecting ATP synthesis. *Trends Plant Sci.* 5: 187-188.
- DaMatta, F. M., A. R. Chaves, H. A. Pinheiro, C. Ducatti and M. Loureiro. 2013. Drought tolerance of two field-grown clones of *Coffea canephora*. *Plant Sci.* 164: 111-117.
- DaMatta, F. M., A. R. Loos, E. A. Silva, C. Ducatti, and M. Loureiro. 2002a. Effects of soil water deficit and nitrogen nutrition on water relations and photosynthesis of pot-grown *Coffea canephora* Pierre. *Trees* 16: 555-558.
- DaMatta, F. M., R. A. Loos, E. A. Silva, and M. Loureiro. 2002b. Limitations to photosynthesis in *Coffea canephora* as a result of nitrogen and water availability. *J. Plant Physiol.* 159: 975-981.
- Fahl, J. I., M. L. C. Carelli, H. C. Menezes, P. B. Gallo, and P. C. O. Trivelin. 2001. Gas exchange, growth, yield and beverage quality of *Coffea arabica* cultivars grafted on to *C. canephora* and *C. congensis*. *Exp. Agric.* 37: 241-252.
- García, A. L., L. Marcelis, F. García-Sánchez, N. Nicolas, and V. Martínez. 2007. Moderate water stress affects tomato leaf water relations in dependence on the nitrogen supply. *Biol. Plant.* 51: 707-712.
- Jessi, M. D. 2011. Potassium management in plantation crops with special reference to tea, coffee and rubber. *Karnataka J. Agric. Sci.* 24: 67-74.
- Khamis, S., T. Lamaze, Y. Lemoine, and C. Foyer. 1990. Adaptation of the photosynthetic apparatus in maize leaves as a result of nitrogen limitation. *Plant Physiol.* 94: 1436-1443.
- Marengo, R. A., and N. F. Lopes. 2009. *Fisiologia Vegetal: Fotossíntese, Respiração, Relações Hídricas e Nutrição Mineral*. 3 ed. Viçosa, Editora UFV. 486 p.
- Marschner, H. 1995. *Mineral Nutrition of Higher Plants*. 2 ed. New York, Academic Press. 889 p.
- Matiello, J. B., R. Santinato, A. W. R. Garcia, S. R. Almeida, and D. R. Fernandes. 2010. *Cultura do Café no Brasil: Novo Manual de Recomendações*. Rio de Janeiro, MAPA/PROCAFÉ. 438 p.
- Meinzer, F. C., D. A. Grantz, G. Goldstein, and N. Z. Saliendra. 1990. Leaf water relations and maintenance of gas exchange in coffee cultivars grown in drying soil. *Plant Physiol.* 94: 1781-1787.
- Miguel, A. A., L. E. M. Oliveira, P. A. R. Cairo, and D. M. Oliveira. 2007. Photosynthetic behaviour during the leaf ontogeny of rubber tree clones [*Hevea brasiliensis* (Wild. ex. Adr. de Juss.) Muell. Arg.], in Lavras, MG. *Ciênc. Agrotecnol.* 31: 91-97.
- Morgan, J. M. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35: 299-319.
- Nazareno, R. B., C. A. da S. Oliveira, C. Sanzonowicz, J. B. R. Sampaio, J. C. P. da Silva, and A. F. Guerra. 2003. Crescimento inicial do cafeeiro rubi em respostas a doses de N, P e K e a regimes hídricos. *Pesq. Agropec. Bras.* 38: 903-910.
- Pérez-Zamora, O. Ma. R. Cigales-Rivero, M. Orozco-Santos, y K. G. Pérez-Castro. 2004. Tensión de humedad del suelo y fertilización nitrogenada en melón Cantaloupe: segunda parte. *Agrociencia* 38: 261-272.
- Prado, R. M. 2008. *Nutrição de Plantas*. São Paulo, Editora Unesp. 407 p.
- Premachandra, G. S., H. Saneoka, and S. Ogata. 1991. Cell membrane stability and leaf water relations as affected by potassium nutrition of water-stressed maize. *J. Exp. Bot.* 42: 739-745.

CONCLUSIONES

Los efectos del estrés hídrico en el Y_w de la hoja y en el RWC se suavizan con el incremento en las dosis de N y K. Sin embargo, E , g_s y A disminuyen por el estrés hídrico, independientemente de las dosis de N y K. Incrementos en dosis de K reducen E y g_s , sin importar el régimen hídrico. Este estudio sugiere que los aumentos en N y K podrían proteger parcialmente a las plantas jóvenes de café contra el estrés hídrico, ya que contribuyen a mitigar los efectos negativos en el estado hídrico de la planta, a pesar de no evitar un descenso de A .

—Fin de la versión en Español—



- Ribeiro, A. C., P. T. G. Guimarães, and V. H. A. Venegas. 1999. Comissão de Fertilidade do Solo de Minas Gerais. Recomendações para o Uso de Corretivos e Fertilizantes em Minas Gerais: 5ª Aproximação. Viçosa, CFSEMG. 359 p.
- Saneoka, H., R. E. A. Moghaieb, G. S. Premachandra, and K. Fujita. 2004. Nitrogen nutrition and water stress effects on cell membrane stability and leaf water relations in *Agrostis palustris* Huds. *Environ. Exp. Bot.* 52: 131-138.
- Scholander, P. F., H. T. Hammel, E. D. Bradstreet, and E. A. Hemmingsen. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* 148(3668): 339-46.
- Seemann, J. R., T. D. Sharkey, J. T. Wang, and C. B. Osmond. 1987. Environmental effects on photosynthesis, nitrogen use efficiency, and metabolite pools in leaves of sun and shade plants. *Plant Physiol.* 84: 796-802.
- Silva, P. E. M., P. C. Cavatte, L. E. Morais, E. F. Medina, and F. M. Da Matta. 2013. The functional divergence of biomass partitioning, carbon gain and water use in *Coffea canephora* in response to the water supply: Implications for breeding aimed at improving drought tolerance. *Environ. Exp. Bot.* 87: 49-57.
- Sugiharto, B., K. Miyata, H. Nakamoto, H. Sakakawa, and T. Sugiyama. 1990. Regulation of expression of carbon-assimilating enzymes by nitrogen in maize leaf. *Plant Physiol.* 92: 963-969.
- Taiz, L., and E. Zeiger. 2013. *Fisiologia Vegetal*. 5 ed. São Paulo, Artmed. 954 p.
- Terashima, I., and J. R. Evans. 1988. Effects of light and nitrogen nutrition on the organization of the photosynthetic apparatus in spinach. *Plant Cell Physiol.* 29: 143-155.
- Van Raij, B., H. Cantarella, J. A. Quaggio, and A. M. C. Furlani. 1997. *Recomendações de Adubação e Calagem para o Estado de São Paulo*. Boletim Técnico 100. 2 ed. Campinas, Instituto Agronômico de Campinas. 283 p.
- Waraich, E. A., R. Ahmad, Saifullah, M. Y. Ashraf, and Ehsanullah. 2011. Role of mineral nutrition in alleviation of drought stress in plants. *Austr. J. Crop Sci.* 5: 764-777.