

## O EVENTO DE SECA SEVERA DE 2010 INFLUENCIOU OS PADRÕES DE RESPOSTA DAS CARACTERÍSTICAS FOLIARES DOS CAFFEEIROS À DISPONIBILIDADE HÍDRICA NO SUL DE MINAS GERAIS?<sup>1</sup>

Vinicius Fernandes de Souza<sup>2</sup>, João Paulo Pennacchi<sup>2</sup>, André Moraes Reis<sup>3</sup>, Daniela Andrade<sup>3</sup>,  
João Paulo R. Alves Delfino Barbosa<sup>4</sup>, Ângela Maria Soares<sup>4</sup>, Giordane Augusto Martins<sup>5</sup>

<sup>1</sup> Financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG)

<sup>2</sup> Mestrando em Agronomia / Fisiologia Vegetal. UFLA Lavras – MG, [viniciusfernandes11@yahoo.com.br](mailto:viniciusfernandes11@yahoo.com.br)

<sup>3</sup> Graduando em Agronomia. UFLA Lavras – MG, [daniela\\_andrade@agronomia.ufla.br](mailto:daniela_andrade@agronomia.ufla.br),

<sup>4</sup> Professor Dr. – UFLA, Lavras, MG, [jp.barbosa@dbi.ufla.br](mailto:jp.barbosa@dbi.ufla.br), [amsoares@dbi.ufla.br](mailto:amsoares@dbi.ufla.br)

<sup>5</sup> Pesquisador da Rede Brasileira de Pesquisas em Mudanças Climáticas, [giordanemartins@yahoo.com.br](mailto:giordanemartins@yahoo.com.br)

**RESUMO:** Este trabalho teve como objetivo avaliar se o evento de seca severa do ano de 2010 foi capaz de alterar os padrões de resposta de características foliares dos cafeeiros (*Coffea arabica* L.) à disponibilidade de água no solo e na atmosfera. Foram avaliadas características relacionadas às trocas gasosas (Fotossíntese líquida, Eficiência de uso da água, Transpiração e Condutância estomática) em folhas maduras, do terço superior de plantas em produção, com auxílio de um IRGA (LCA-4 da ADC) em dias típicos das estações seca (entre maio e setembro de 2010) e da chuvosa (entre novembro de 2010 e março de 2011). Foram utilizadas plantas de diferentes cultivares (Mundo novo e Catuaí), em diferentes espaçamentos e em três municípios da região Sul de Minas: Lavras, Três Pontas e Carmo da Cachoeira. Os dados foram comparados a valores observadas na literatura, em condições semelhantes. Os resultados indicaram que o evento de seca severa de 2010 causou alterações significativas nos padrões de resposta de cafeeiros à disponibilidade de água no solo, em relação ao que se observa em termos de resposta a anos considerados próximos das condições climatológicas normais. Essas respostas indicam que o cafeeiro cultivado no sul de Minas Gerais é sensível a variações climáticas que causem eventos de seca severa, por ser aparentemente pouco hábil em controlar a perda de água via estômatos. Dessa forma, as alterações nos padrões de respostas foliares no ano de 2010 podem ser em geral, atribuídas a fatores não estomáticos.

**Palavras-chave:** *Coffea arabica* L., disponibilidade hídrica no solo, eficiência de uso da água, fotossíntese.

## DID THE DROUGHT EVENT OF 2010 INFLUENCE THE RESPONSE PATTERNS OF COFFEE LEAF TRAITS TO WATER AVAILABILITY IN THE SOUTH OF MINAS GERAIS?

**ABSTRACT:** This study aimed to evaluate whether the event of severe drought that took place in 2010 was able to modify the patterns of leaf characteristics of coffee (*Coffea arabica* L.) in response to soil and atmospheric water availability. We evaluated the characteristics related to the leaf gas exchange (net photosynthesis, water use efficiency, stomatal conductance and transpiration) in mature leaves, in the upper third part of producing plants, with an open IRGA (LCA-4 ADC) on typical days of the dry season (between May and September 2010) and of the rainy season (between November 2010 and March 2011). We used plants of different cultivars (Mundo Novo and Catuaí) at different stands on three municipalities in the Sul de Minas region: Lavras, Três Pontas and Carmo da Cachoeira. Data were compared to values found in literature under climatic conditions similar to normal. The results indicated that the event of severe drought of 2010 caused significant changes in the response patterns of the evaluated coffee leaf traits to water availability in soil in relation to what is observed in terms of years under normal weather conditions. These responses indicate that the coffee in southern Minas Gerais is sensitive to climatic changes causing abnormal drought events, especially because it is apparently not able to control water loss through stomata. Thus, the alterations in the leaf trait patterns of coffee observed in 2010 can be attributed, in general, to non-stomatal factors.

**Key words:** *Coffea arabica* L., photosynthesis, soil water content water use efficiency.

## INTRODUÇÃO

A ocorrência de eventos climáticos extremos, como os observados em anos de El Niño, pode causar danos nos processos fisiológicos de cafeeiros (*Coffea arabica* L.), afetando a produção. Vários estudos foram conduzidos para avaliar os efeitos da seca sob a assimilação de carbono em cafeeiros. Esses estudos apontam que as respostas dessas plantas à deficiência hídrica frequentemente conduzem para uma redução da fotossíntese foliar (Da Matta et al., 2003; Lin, 2007; Silva et al., 2006), e ao fechamento estomático, restringindo a difusão do CO<sub>2</sub> para o sítio de carboxilação da RUBISCO (Castrillo, 1992; Pinheiro et al., 2001; Simioni et al., 2004).

A limitação estomática é a principal causa da diminuição da fotossíntese durante os estágios iniciais de escassez de água. Contudo, durante períodos de seca severa, as reduções das taxas fotossintéticas podem estar

relacionadas à inativação e decréscimo do conteúdo da proteína RUBISCO, e a danos causados nas reações fotoquímicas (Kanechi et al., 1996; Simioni et al., 2004), sendo mais atribuída a fatores não estomáticos.

Essas respostas podem conduzir a um balanço negativo de carbono, a uma maior desuniformidade na floração e, conseqüentemente, na formação e maturação dos frutos, refletindo sobre a produtividade das lavouras e na qualidade dos grãos colhidos (Da Matta et al, 2003; Cai et al., 2005; Crisosto et. al., 1999). Da Matta et al. (2003), dentre outros, observaram que em anos de El Niño (extremo quente e seco) os cafeeiros podem produzir até 80% menos que em anos sem eventos climáticos extremos. Nessas condições, a fotossíntese é restringida e a respiração é aumentada, há decréscimo na eficiência de uso da água, devido à menor produção primária e maior consumo de água.

Entretanto, as respostas fotossintéticas são, em grande parte, definidas pela sua capacidade de ajuste plástico aos fatores ambientais mais limitantes. Dessa forma, o conhecimento das respostas das características relacionadas às trocas gasosas dos cafeeiros a eventos de seca severa, são importantes para previsões de cenários futuros de produção e de área de cultivo e para a implantação de técnicas de manejo e programa de melhoramento genético que visem a redução de impactos negativos do clima, elevando a capacidade de ajuste de processos fisiológicos das plantas às variações ambientais. Tal conhecimento pode ser adquirido através de observações em campo, em anos onde se verifica o comportamento das características foliares frente a eventos climáticos extremos, como a seca severa registrada no ano de 2010.

Diante disso, o objetivo do trabalho foi avaliar como o evento de seca severa, observado no ano de 2010, alterou as respostas de características foliares relacionadas às trocas gasosas de cafeeiros (*Coffea arabica* L.) em produção, cultivados em condições de campo no sul de Minas Gerais, em relação aos padrões de resposta relatados na literatura em períodos com condições normais próximas às normais.

## MATERIAL E MÉTODOS

### *Condições experimentais*

Foram realizadas campanhas de avaliação de características foliares relacionadas às trocas gasosas em plantas de café, de lavouras representativas de áreas produtoras da região Sul do Estado de Minas Gerais. Foram selecionadas parcelas de cafeeiros adultos, em plena produção, em condições diferentes de cultivo, em termos de porte (variedades Mundo Novo e Catuai) e de espaçamento (normal e adensado), em três áreas diferentes na região: duas parcelas no município de Lavras, duas parcelas no município de Três Pontas e duas parcelas no município de Carmo da Cachoeira, totalizando seis parcelas. As parcelas foram localizadas em uma mesma área nos diferentes municípios, para que fossem realizadas medidas nas duas parcelas, durante a mesma campanha de avaliação.

### *Características ambientais*

Foram utilizados dados climatológicos normais (1961 a 1990) e do ano de 2010, da estação climatológica convencional principal do INMET (Instituto Nacional de Meteorologia), localizada no município de Lavras para a comparação do armazenamento de água no solo nos dois períodos. A estação climatológica está localizada nas coordenadas 21°14 S de latitude, 45°00 W de longitude e 918,841 m de altitude. O clima da região Sul de Minas é do tipo **CWa**, apresentando duas estações bem definidas, com inverno seco e com temperaturas amenas, e verão quente e chuvoso, de acordo com a classificação de Köppen (Dantas et al., 2007). Os dados da estação de Lavras também foram utilizados para obtenção do conteúdo relativo de água no solo (CRAS) no ano de 2010. A disponibilidade de água na atmosfera foi obtida através dos dados fornecidos nas avaliações de características foliares de trocas gasosas.

### *Características foliares*

Foram avaliadas características relacionadas às trocas gasosas (Fotossíntese líquida, Eficiência de uso da água, Transpiração, Déficit de pressão de vapor na atmosfera e Condutância estomática) com o auxílio de um sistema portátil de análise de gases a infra-vermelho (IRGA LCA4 - ADC Instruments). Em cada avaliação, foram utilizadas, no mínimo, 20 plantas por parcela, uma folha por planta, do terço superior, madura, completamente expandida, exposta ao sol no momento da medida e sem vestígios de injúrias por pragas ou patógenos. As avaliações foram realizadas em dias típicos da estação seca (de maio a setembro de 2010) e da chuvosa (de novembro de 2010 a março de 2011), entre 09:00 e 11:00 horas.

### *Banco de dados publicados*

Além do banco de dados obtido por avaliações de campo, foi construído um banco de dados a partir de documentos disponíveis na literatura. Foram utilizados estudos publicados, conduzidos em condições semelhantes às experimentais, em anos sem registro de ocorrência de El Niño ou outro evento que pudesse causar alterações climatológicas significativas. Por meio dessa abordagem, foi possível construir um banco de dados de características que descrevem o funcionamento foliar de cafeeiros em relação à disponibilidade hídrica no solo em condições climatológicas mais próximas das normais.

### *Análise de dados*

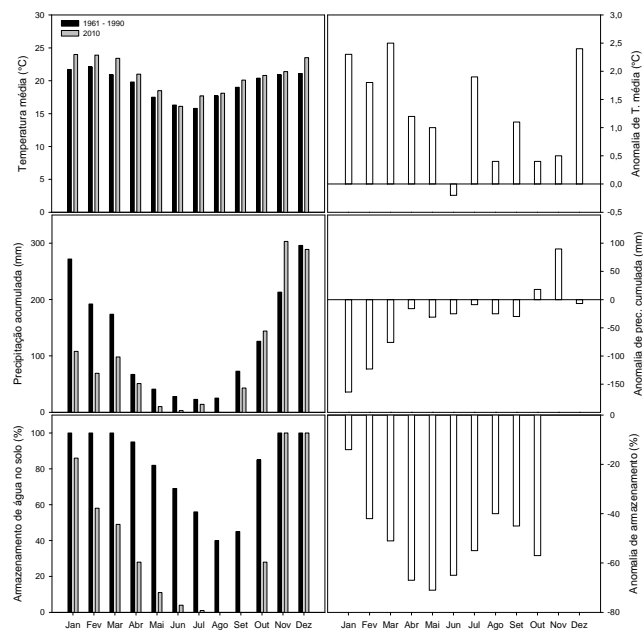
Foi calculada a anomalia de temperatura média, precipitação acumulada e armazenamento de água no solo para comparação entre dados climatológicos normais e observados em 2010, dada como a diferença entre o valor observado em 2010 e o valor normal (média de 1961 a 1990).

Para verificar os padrões de resposta dos cafeeiros às condições climáticas observadas em 2010, foi realizada primeiramente uma análise descritiva dos bancos de dados obtidos. As comparações entre as bases de dados (literatura e avaliações de 2010) foram realizadas através de uma análise de variância em ranques tipo Kruskal-Wallis, com  $P < 0,05$  para H, uma vez que as amostras são provenientes de populações diferentes, e não possuem variâncias iguais. Os valores médios dos grupos foram comparados pelo teste de Dunn, a  $P < 0,01$ .

As análises de regressão entre as características de trocas gasosas e a disponibilidade de água no solo (CRAS) e na atmosfera (DPV) foram realizadas utilizando os valores da média, mediana, e os 25 e 50 percentis da distribuição normal. As equações obtidas através das análises de regressão foram analisadas quanto a sua significância pelo teste t, a  $P < 0,05$ . Os pontos utilizados nas regressões foram plotados com barras representando o intervalo de confiança de 95%, dado por  $2 \times dp$ , sendo dp o desvio padrão de cada variável dentro dos bancos de dados utilizadas.

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

A comparação entre os valores mensais da temperatura média do ar, da precipitação acumulada e do armazenamento de água no solo entre o período de normais climatológicas e 2010 indicaram que o ano de 2010 pode ser considerado, de forma geral, como mais seco que o normal (Figura 1). Com exceção de junho, que apresentou temperatura média próxima ao valor normal, os outros meses apresentaram-se mais quentes. A estação seca de 2010 (maio a setembro) foi cerca de  $1,0^{\circ}\text{C}$  mais quente que o esperado pelas normais, com destaque para o mês de julho, que apresentou temperatura média  $1,9^{\circ}\text{C}$  maior que a normal. Com relação aos valores de precipitação acumulada, apenas os meses de outubro e novembro apresentaram maiores valores que as normais.



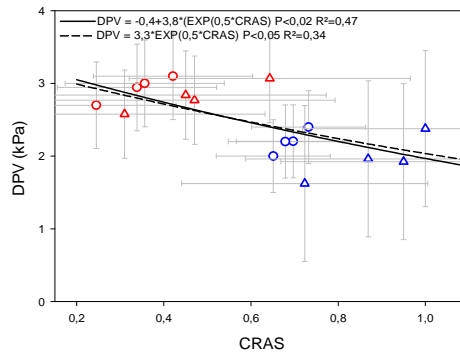
**Figura 1** - Valores médios mensais de temperatura, precipitação e armazenamento de água no solo do ano de 2010 e do período normal (1961-1990), e valores de anomalia, observados no município de Lavras-MG.

O incremento de temperatura resultou em maior evapotranspiração, que aliada à redução dos valores de precipitação, resultou em uma drástica redução no armazenamento de água no solo em relação às normais, chegando a ser nulo de agosto a setembro de 2010. No entanto, os padrões climatológicos observados em 2010, em relação aos dados normais, não causaram modificações na relação entre conteúdo relativo de água disponível no solo (CRAS) e o déficit de pressão de vapor na atmosfera (DPV), observados na através de dados da literatura e em 2010 (Figura 2). De forma semelhante, também não foram observadas modificações nos valores médios dessas duas variáveis, nos períodos em comparação (Figura 3)

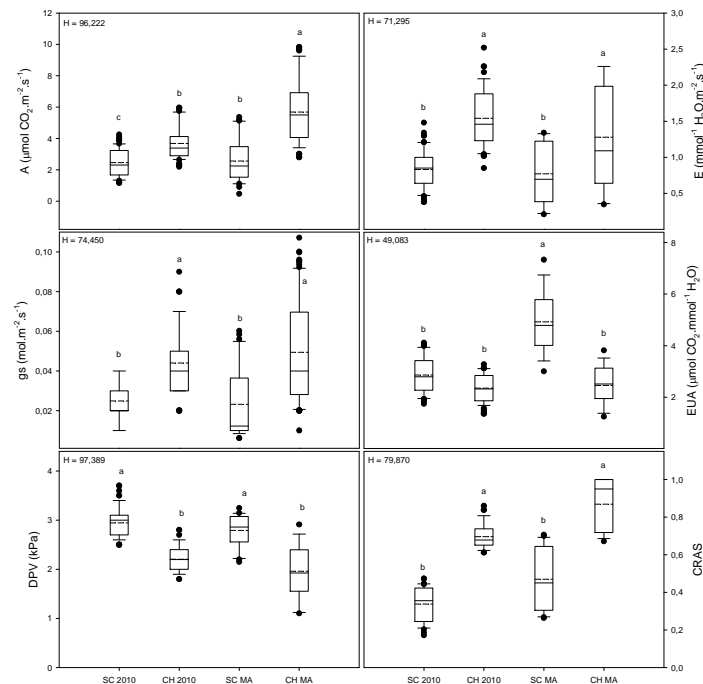
De forma geral, os dados publicados indicaram diferenças entre as estações seca e chuvosa para todas as características foliares estudadas (Figura 3). Esse padrão também foi observado em 2010, com exceção para a Eficiência de uso da água (EUA), que apresentou valores semelhantes entre as épocas seca e chuvosa de 2010. Vale destacar que mesmo a estação chuvosa de 2010 apresentou valores de precipitação menores que os normais, o que pode ter contribuído para essa constatação.

Observou-se diferença entre os dados de campo e da literatura, considerando-se as estações seca e chuvosa, para a fotossíntese (A) e para a eficiência do uso da água (EUA). Os valores de A nas épocas seca e chuvosa foram

maiores na literatura que nos dados obtidos em 2010. Os valores observados na época chuvosa de 2010 foram semelhantes aos observados na época seca nos dados da literatura. Os menores valores no período da seca provavelmente ocorreram em função da redução na condutância estomática (gs), corroborando com constatações de outros estudos, embora os valores de gs não tenham sido menores em 2010 do que os observados na literatura (Castrillo, 1992; Pinheiro et al., 2001; Simioni et al., 2004). No período de chuva de 2010, observou-se uma redução nos valores de fotossíntese mais acentuada em relação aos valores de condutância. Esses dados podem indicar que a queda na fotossíntese pode ter ocorrido por limitações dos processos bioquímicos da maquinaria fotossintética, e não por processos estomáticos (Amaral et al., 2006).



**Figura 2** – Regressão, valor de probabilidade (P) e coeficiente de determinação ( $R^2$ ) das características relacionadas à disponibilidade de água no solo (CRAS – conteúdo relativo de água no solo) e na atmosfera (DPV – déficit de pressão de vapor) observados durante as estações seca (símbolos vermelhos) e chuvosa (símbolos azuis) no ano de 2010 (círculos) e através de dados publicados na literatura (triângulos). As linhas contínuas representam as tendências dos padrões de comportamento dos dados da literatura junto aos dados de 2010 e as linhas pontilhadas apenas as tendências dos padrões de comportamento observados nos dados publicados.

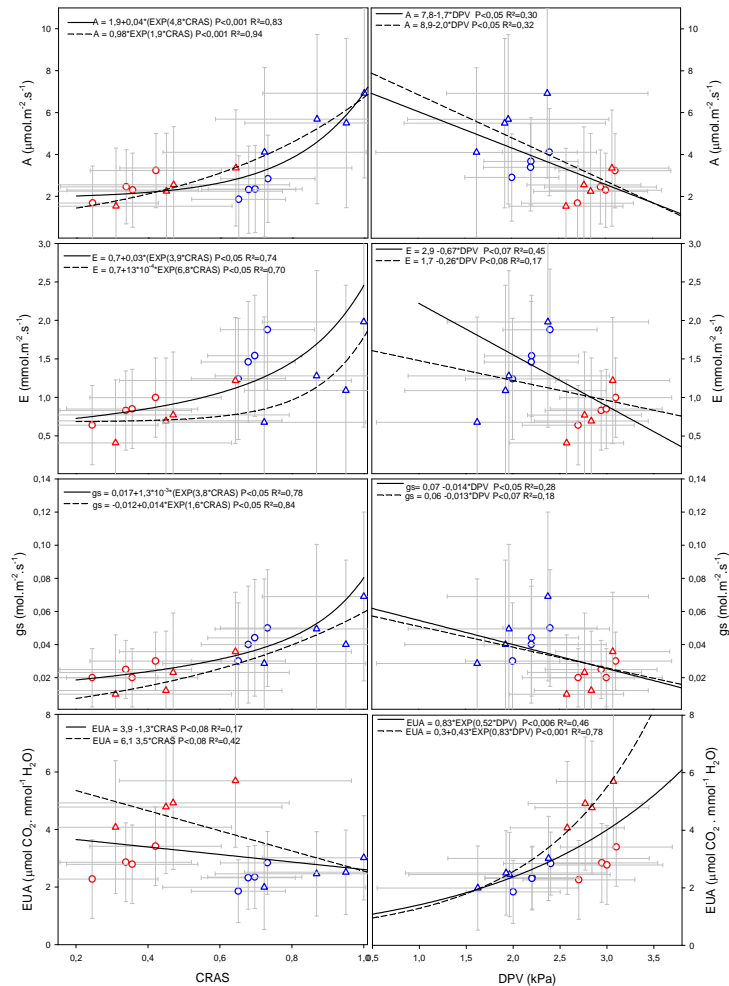


**Figura 3** – Box-plots dos valores das características foliares (A – fotossíntese líquida; E – transpiração; gs – condutância estomática; EUA – eficiência do uso da água instantânea) e das características relacionadas à disponibilidade de água no solo (CRAS – conteúdo relativo de água no solo) e na atmosfera (DPV – déficit de pressão de vapor) observados durante as estações seca (SC) e chuvosa (CH) no ano de 2010 e através de dados publicados (MA). Nas caixas, a linha contínua representa a mediana e a linha tracejada representa a média dos valores observados. Os valores foram submetidos a análise de variância Kruskal-Wallis em ranques, com valores de H mostrados em cada quadro. As caixas seguidas pelas mesmas letras, dentro de um mesmo quadro, não diferem entre si pelo teste de Dunn a  $P < 0,01$ .

Em relação a EUA, observou-se semelhança entre as estações de 2010 e a estação chuvosa dos dados publicados, que também apresentaram maiores valores de EUA na época seca em relação à chuvosa. Essa observação

pode confirmar o evento de seca atípica de 2010 e mostra a sensibilidade do cafeeiro à deficiência hídrica acentuada, não controlando a perda de água da folha para a atmosfera, acarretando em menor capacidade fotossintética, e uma maior perda de água por carbono assimilado em relação a condições registradas na literatura.

Apesar do evento de seca de 2010 ter afetado relativamente pouco as faixas de valores observados das características foliares relacionadas às trocas gasosas de cafeeiros no Sul de Minas Gerais, a análise de regressão entre essas características e a disponibilidade de água no solo e na atmosfera revelou que, de forma geral, a seca de 2010 afetou os padrões de resposta das plantas a variações de fatores do ambiente (Figura 4).



**Figura 4** – Regressões, valores de probabilidade (P) e do coeficiente de determinação (R<sup>2</sup>) das características foliares (A – fotossíntese líquida; E – transpiração; gs – condutância estomática; EUA – eficiência do uso da água instantânea) e das características relacionadas à disponibilidade de água no solo (CRAS – conteúdo relativo de água no solo) e na atmosfera (DPV – déficit de pressão de vapor) observados durante as estações seca (símbolos vermelhos) e chuvosa (símbolos azuis) no ano de 2010 (círculos) e através de dados publicados na literatura (triângulos). As linhas contínuas representam as tendências dos padrões de comportamento dos dados da literatura junto aos dados de 2010 e as linhas pontilhadas apenas as tendências dos padrões de comportamento observados nos dados publicados.

Os padrões das respostas de fotossíntese, transpiração, condutância estomática e eficiência do uso da água em função da disponibilidade de água no solo foram alterados pelo evento de seca de 2010. Houve uma diminuição da fotossíntese e um aumento dos valores da transpiração e condutância estomática no ano de 2010. Isto levou a uma redução dos valores de eficiência do uso da água, suportando a idéia que a diminuição da atividade fotossintética foi devida há uma limitação não estomática.

Há diversos relatos de que períodos de seca mais intensa diminuem a resistência do aparato fotossintético (Damour et al., 2009), podendo alterar o comportamento fisiológico do cafeeiro (Da Matta et al., 2003; Kanechi et al., 1996; CAI et al., 2005). O estresse hídrico pode levar a desestruturação das membranas do tilacóides devido a estresse oxidativo (Alonso et al., 2001). Isto pode resultar no declínio do conteúdo de clorofilas e aumento da relação carotenóides/clorofila (Kanechi et al., 1996; Z. -Q. CAI et al., 2005) e afetar toda a cadeia de transporte de elétrons (Ben et al., 1987; Bjorkman et al., 1981). Um dano na cadeia transportadora de elétrons pode causar decréscimos nas reações fotoquímicas podendo limitar a regeneração RuBP, em função da insuficiência nos níveis de ATP e NADPH necessários a essas reações (Kanechi et al., 1996; von Caemmerer e Farquhar, 1984).

Por sua vez, os padrões de resposta das características de trocas gasosas à disponibilidade de água na atmosfera foram, de forma geral, menos alterados pela seca de 2010 em relação aos padrões registrados na literatura. Apenas a transpiração sofreu uma modificação no padrão de resposta, reduzindo à medida que o DPV aumentou. Entretanto, a análise de regressão demonstrou que essas relações não foram significativas, podendo ser um indicativo de que o DPV exerceu pouca influência no padrão de resposta transpiratória, que pareceu ser mais definida em função da disponibilidade de água no solo, atendendo a uma regulação estomática de médio a longo prazo.

## CONCLUSÕES

Pode-se concluir que a seca de 2010 causou alterações significativas nos padrões de resposta de cafeeiros à disponibilidade de água no solo, em relação ao que se observa em termos de resposta fisiológica nos anos considerados próximos das condições climatológicas normais, registrados na literatura. Essas respostas indicam que o cafeeiro cultivado no sul de Minas Gerais é bastante sensível a variações climáticas que possam causar eventos de seca mais severa, em especial por ser aparentemente pouco hábil em controlar a perda de água pela via estomática. Dessa forma, as reduções acentuadas nas taxas fotossintéticas observadas no ano de 2010 podem ser atribuídas a fatores não estomáticos.

O conhecimento dos padrões de respostas das características fotossintéticas à disponibilidade de água no solo e na atmosfera é de grande importância para adequar o manejo visando medidas que elevem a resistência dos cafeeiros a eventos climáticos extremos, bem como para parametrizar modelos de base fisiológica, utilizados em exercícios de previsão de produção e uso da terra em cenários climáticos futuros.

## AGRADECIMENTOS

À FAPEMIG pelo apoio financeiro para participação no VII Simpósio de Pesquisa dos Cafés do Brasil.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.

- ALONSO, R., ELVIRA, S., CASTILLO, F.J., GIMENO, B.S.: Interactive effects of ozone and drought stress on pigments and activities of antioxidative enzymes in *Pinus halepensis*. – **Plant Cell Environ.** 24: 905-916, 2001.
- AMARAL, J.A.T.; RENA, B.A.; AMARAL, J.R.T. Crescimento vegetativo sazonal do cafeeiro e sua relação com fotoperíodo, frutificação, resistência estomática fotossíntese. *Pesq. agropec. bras.*, Brasília, 41 (3) 377-384, 2006.
- BEN, G.-Y., OSMOND, C.B. AND SHARKEY, T.D. Comparisons of photosynthetic responses of *Xanthium strumarium* and *Helianthus annuus* to chronic and acute water stress in sun and shade. **Plant Physiol.** 84: 476-482, 1987.
- BJORKMAN, O.; POWLES, S.B., FORK, D.C.; OQUIST, G. Interaction between high irradiance and water stress on photosynthetic reactions in *Nerium oleander*, *Carnegie Inst. Washington Yearb.* 80: 57-59, 1981.
- CAI, Z.Q.; CHEN, Y.J.; GUO, Y.H.; CAO, K.F. **Responses of two field-grown coffee species to drought and re-hydration.** *PHOTOSYNTHETICA* 43 (2): 187-193, 2005.
- CASTRILLO, M. Sucrose metabolism in bean plants under water deficit. **Journal of Experimental Botany** 43, 1557 - 1561; 1992.
- CRISOSTO, C.H.; GRANTZ, D.G.; MEINZER, F.C. Effects of water deficit on flower opening in coffee (*Coffea arabica* L.). **Tree Physiology** 10, 127-139, 1999.
- DAMATTA, F.M., CHAVES, A.R.M., PINHEIRO, H.A., DUCATTI, C., LOUREIRO, M.E.: Drought tolerance of two field-grown clones of *Coffea canephora*. – **Plant Sci.** 164: 111-117, 2003.
- DA MATTA, F.M.; MAETRI, M.; BARROS, R.S. Photosynthetic performance of two coffee species under drought. **Photosynthetic** 34(2); 257-264, 1997.
- DAMOUR, G.; VANDAME, M.; URBAN, L. Long-term drought results in a reversible decline in photosynthetic capacity in mango leaves, not just a decrease in stomatal conductance. **Tree Physiology** 29, 675–684, 2009.
- KANECHI, M.; UCHIDA, N.; YASUDA, T.; YAMAGUCHI, T. Non-Stomatal Inhibition Associated with Inactivation of Rubisco in Dehydrated Coffee Leaves under Unshaded and Shaded Conditions. **Plant Cell Physiol.** 37(4): 455-460, 1996.
- LIN, B. B. Agroforestry management as an adaptive strategy against potential microclimate extremes in coffee agriculture. **Agricultural and Forest Meteorology.** 144, 85–94. 2007.
- PINHEIRO, C.; CHAVES, M. M.; RICARDO, C. P. Alterations in carbon and nitrogen metabolism induced by water deficit in the stems and leaves of *Lupinus albus* L.. **Journal of experimental Botany** 52,. 1063 - 1070; 2001.
- SILVA, A.L.; ROVERATTI, R.; REICHARDT, K.; BACCHI, O.O.S.; TIMM, L.C.; BRUNO, I.P.; OLIVEIRA, J.C.M.; DOURADO NETO, D. Variability of water balance components in a coffee crop in Brazil. **Scientia Agricola**, 63, 105 114, 2006.
- SIMIONI, G.; LE ROUX, X.; GIGNOUX, J.; WALCROFT, A. Leaf gas exchange characteristics and water- and nitrogen-use efficiencies of dominant grass and tree species in a West African savanna. **Plant Ecology** 173,. 233 - 246; 2004.

VON CAEMMERER, S.; FARQUHAR, G.D. Effects of partial defoliation, changes of irradiance during growth, short-term water stress and growth at enhanced  $p(\text{CO}_2)$  on the photosynthetic capacity of leaves of *Phaseolus vulgaris* L. **Planta** 160: 320-329, 1984.