

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
FACULDADE DE ENGENHARIA AGRÍCOLA

COMPORTAMENTO ECOFISIOLÓGICO DE CLONES DE
Eucalyptus

KELLY CRISTINA TONELLO

CAMPINAS
MARÇO DE 2010

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
FACULDADE DE ENGENHARIA AGRÍCOLA

COMPORTAMENTO ECOFISIOLÓGICO DE CLONES DE
Eucalyptus

Tese submetida à banca examinadora para obtenção
do título de Doutor em Engenharia Agrícola, na área
de concentração Água e Solo.

KELLY CRISTINA TONELLO

Orientador: Prof. Dr. José Teixeira Filho

CAMPINAS
MARÇO DE 2010

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DA ÁREA DE ENGENHARIA E ARQUITETURA - BAE -
UNICAMP

T612c Tonello, Kelly Cristina
Comportamento ecofisiológico de clones de
Eucalyptus / Kelly Cristina Tonello. --Campinas, SP:
[s.n.], 2010.

Orientador: José Teixeira Filho.
Tese de Doutorado - Universidade Estadual de
Campinas, Faculdade de Engenharia Agrícola.

1. Plantas - Transpiração. 2. Ecofisiologia vegetal. 3.
Plantas florestais - Ecofisiologia - Técnica. 4. Eucalipto
- Cultivo - Brasil. 5. Plantas - Relações hídricas. I.
Teixeira Filho, José. II. Universidade Estadual de
Campinas. Faculdade de Engenharia Agrícola. III.
Título.

Título em Inglês: Ecophysiological behavior of Eucalyptus clones

Palavras-chave em Inglês: Plants - Transpiration, Plant physiological ecology,
Forest plants - Ecophysiology - Technique,
Eucalyptus - Cultivation - Brazil, Plants - Water
relations

Área de concentração: Água e Solo

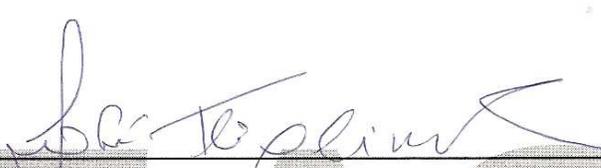
Titulação: Doutor em Engenharia Agrícola

Banca examinadora: Walter de Paula Lima, Maria José Brito Zakia, Maria
Ângela Fagnani, Zigomar Menezes de Souza

Data da defesa: 23/03/2010

Programa de Pós Graduação: Engenharia Agrícola

Este exemplar corresponde à redação final da **Tese de Doutorado** defendida por **Kelly Cristina Tonello**, aprovada pela Comissão Julgadora em 23 de março de 2010, na Faculdade de Engenharia Agrícola da Universidade Estadual de Campinas.



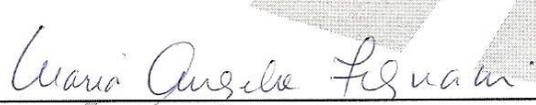
Prof. Dr. José Teixeira Filho – Presidente e Orientador
Feagri/Unicamp



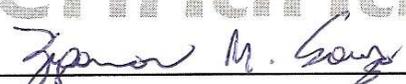
Prof. Dr. Walter de Paula Lima - Membro Titular
Esalq/USP



Prof^a. Dr^a. Maria José Brito Zákia - Membro Titular
Praxis Socioambiental



Prof^a. Dr^a. Maria Angela Fagnani - Membro Titular
Feagri/Unicamp



Prof. Dr. Zigomar Menezes de Souza - Membro Titular
Feagri/Unicamp

*Se, ao subir uma montanha na direção de uma estrela,
o viajante se deixar absorver demais pelos problemas da subida,
ele se arrisca a esquecer qual é a estrela que o guia.*

Antoine de Saint-Exupéry

*Eu sempre sentia que não tinha alcançado o que tinha imaginado.
Sempre achei que podia melhorar.
E este foi o meu maior incentivo.*

Virginia Wade

Aos meus pais, João e Maria,
Aos meus sogros, Edna e Alcides,
Ao Henrique,

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Ao Professor José Teixeira Filho pela orientação, amizade, incentivo, confiança e descontração ao longo desses anos.

À Faculdade de Engenharia Agrícola - UNICAMP, pela oportunidade de realização do curso.

À CAPES – Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, pela concessão da bolsa de estudos em parte do período de estudo.

Ao Henrique, pelo carinho, estímulo, dedicação, companheirismo, paciência (e muita!!), e presença constante em todos os momentos.

Aos funcionários da FEAGRI, Toninho, Dona Laura (Vó), Jamilson, Carlos, Freire, João, Mivaldo, Gelson e ao Geógrafo Sérgio Lopes pela ajuda no campo, constante estímulo, pelos almoços e, em especial, pelos cafezinhos imprescindíveis depois das medições de potencial hídrico foliar antemanhã.

Aos estagiários Marcel Christofolletti, Júlio Baratelli e João Paulo, pelo apoio, compromisso e revezamentos dos “turnos” durante a coleta de dados no campo.

À FIBRIA CELULOSE S.A. por todo apoio, fornecimento de dados e informações essenciais para o andamento deste trabalho.

À Zezé por muitas coisas...

Ao Prof. Herly da Universidade Federal de Viçosa, sempre presente como professor e amigo.

À Universidade Federal de São Carlos pelo apoio para o término do trabalho.

Aos amigos da UFSCar campus Sorocaba, em especial os professores do curso de Engenharia Florestal, pelas palavras positivas, constante apoio, incentivo e agradáveis momentos de descontração e de trabalho.

Às amigas super poderosas Aline e Rojane pela amizade e agradável convivência.

Aos amigos sempre presentes, Camilla, Milena e Renato.

À Socorro e Rosângela pela competência e palavras de amizade.

Aos colegas do curso de pós-graduação pela troca de experiências.

A Deus. Aos anjos.

A todos que, de alguma forma, contribuíram para a realização deste trabalho.

SUMÁRIO

LISTA DE SÍMBOLOS	viii
RESUMO	x
ABSTRACT	xi
1. INTRODUÇÃO GERAL	1
2. HIPÓTESES	8
3. OBJETIVOS	8
3.1. Objetivo geral.....	8
3.2. Objetivos específicos.....	8
4. DISCUSSÃO	9
5. CONCLUSÃO.....	17
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	18
Apêndice 1. Transpiração foliar e condutância estomática de dois clones de <i>Eucalyptus grandis</i> x <i>Eucalyptus urophylla</i> sob diferentes condições de radiação global e disponibilidade hídrica.....	21
Apêndice 2. Efeito das variáveis ambientais no comportamento ecofisiológico de dois clones de <i>Eucalyptus grandis</i> x <i>Eucalyptus urophylla</i> cultivados em vaso sob diferentes regimes hídricos	40
Apêndice 3. Efeito das variáveis ambientais no comportamento ecofisiológico de dois clones de <i>Eucalyptus grandis</i> x <i>Eucalyptus urophylla</i>: condições de campo ..	63
Apêndice 4. Comportamento ecofisiológico de indivíduos adultos de <i>Eucalyptus grandis</i> x <i>Eucalyptus urophylla</i> na microbacia Santa Marta, Igaratá, SP - Brasil.....	85
Apêndice 5. Mudança de escala da transpiração foliar e condutância estomática de dois clones de <i>Eucalyptus grandis</i> x <i>Eucalyptus urophylla</i> em resposta às variáveis ambientais	101
Apêndice 6. Mudança de escala da transpiração foliar e condutância estomática de um clone de <i>Eucalyptus grandis</i> x <i>Eucalyptus urophylla</i> em resposta às variáveis ambientais	126

LISTA DE SÍMBOLOS

Símbolo	Descrição
A	Fotossíntese líquida, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
E	Transpiração, $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
E_{max}	Transpiração máxima, $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
E_{total}	Transpiração acumulada, $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
Gs	Condutância estomática, $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
G_{smax}	Condutância estomática máxima, $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
G_{smed}	Condutância estomática média, $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
G_{stotal}	Condutância estomática acumulada, $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
WUE	Eficiência instantânea do uso da água, $\mu\text{mol mmol}^{-1}$
WUEi	Eficiência intrínseca do uso da água, $\mu\text{mol. mol}^{-1}$
DPV	Déficit de pressão de vapor da atmosfera, kPa
DPV_{max}	Déficit de pressão de vapor da atmosfera máximo, kPa
Qleaf	Radiação fotossinteticamente ativa, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
Q_{leafmax}	Radiação fotossinteticamente ativa máxima, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
Rg	Radiação global, W m^{-2}
R_{gtotal}	Radiação global acumulada, kW m^{-2}
R_{gmax}	Radiação global máxima, W m^{-2}
es	Pressão de vapor de saturação, kPa
ea	Pressão parcial de vapor, kPa
Ψ_{pd}	Potencial hídrico foliar antemanhã, MPa
Tar	Temperatura do ar, °C
UR	Umidade relativa do ar, %
E_v	Equação de $E = f(Q_{\text{leaf}})$ ou $E = f(DPV)$ para escala vaso, a ser explicitada para cada clone

G_{SV}	Equação de $G_s = f(Qleaf)$ ou $G_s = f(DPV)$ para escala vaso, a ser explicitada para cada clone
E_P	Equação de $E = f(Qleaf)$ ou $E = f(DPV)$ para escala parcela, a ser explicitada para cada clone
G_{SP}	Equação de $G_s = f(Qleaf)$ ou $G_s = f(DPV)$ para escala parcela, a ser explicitada para cada clone
E_B	Equação de $E = f(Qleaf)$ ou $E = f(DPV)$ para escala bacia hidrográfica
G_{SB}	Equação de $G_s = f(Qleaf)$ ou $G_s = f(DPV)$ para escala bacia hidrográfica
β_1 e β_1'	Coefficiente do modelo $E = f(Qleaf)$ a ser explicitado para cada escala e clone
β_2 e β_2'	Coefficiente do modelo $G_s = f(Qleaf)$ a ser explicitado para cada escala e clone
β_3 e β_3'	Coefficiente do modelo $E = f(DPV)$ a ser explicitado para cada escala e clone
β_4 e β_4'	Coefficiente do modelo $G_s = f(DPV)$ a ser explicitado para cada escala e clone
k	Coefficiente angular do modelo a ser explicitado para cada escala e clone
E_P'	Mudança de escala de vaso para parcela de $E = f(Qleaf)$ ou $E = f(DPV)$ para cada clone
G_{SP}'	Mudança de escala de vaso para parcela de $G_s = f(Qleaf)$ ou $G_s = f(DPV)$ para cada clone
E_B''	Mudança de escala de parcela para bacia hidrográfica de $E = f(Qleaf)$ ou $E = f(DPV)$
G_{SB}''	Mudança de escala de parcela para bacia hidrográfica de $G_s = f(Qleaf)$ ou $G_s = f(DPV)$
E_B'	Mudança de escala de vaso para bacia hidrográfica de $E = f(Qleaf)$ ou $E = f(DPV)$
G_{SB}'	Mudança de escala de vaso para bacia hidrográfica de $G_s = f(Qleaf)$ ou $G_s = f(DPV)$

RESUMO

O crescimento e o desenvolvimento dos vegetais é consequência de vários processos fisiológicos controlados pelas condições ambientais e características genéticas de cada espécie vegetal. Este estudo teve por objetivo caracterizar o comportamento ecofisiológico da transpiração (E) e condutância estomática (Gs) de dois clones de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla* (C041 e P4295) sob diferentes condições de disponibilidade hídrica no solo e em função de variáveis ambientais como radiação global (Rg), radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf) e déficit de pressão de vapor da atmosfera (DPV). As aferições foram realizadas ao longo do período de fevereiro de 2007 a agosto de 2008 em três escalas de estudo designadas como vaso, parcela e bacia hidrográfica. Medidas de potencial hídrico antemanhã (Ψ_{pd}) foram realizadas para o acompanhamento das disponibilidades hídricas no solo. Após o conhecimento do comportamento ecofisiológico dos clones em função das variáveis ambientais e Ψ_{pd} , buscou-se relacionar as respostas obtidas na escala vaso com as escalas parcela e bacia hidrográfica por meio de modelos ecofisiológicos desenvolvidos para a mudança de escala ao nível de folha. De acordo com os resultados, as variáveis ecofisiológicas estiveram diretamente associadas às variáveis ambientais e ao Ψ_{pd} tanto para o clone C041 quanto para o clone P4295. Foram observados entre os clones comportamentos ecofisiológicos distintos quando associados à Qleaf, DPV e Ψ_{pd} . Os clones apresentaram-se diferentes na amplitude de resposta de E e Gs em função de Qleaf e DPV entre as escalas, porém, observou-se a mesma tendência de comportamento, com exceção da relação Gs x DPV para o clone C041, entre escala vaso e parcela/bacia hidrográfica. Os modelos propostos para a mudança de escala de folha para folha mostraram-se satisfatórios, principalmente nas relações envolvendo a radiação fotossinteticamente ativa. Contudo, não apresentaram bons resultados para a extrapolação das respostas ecofisiológicas de Gs em função do DPV.

Palavras-chave: transpiração, condutância estomática, porometria, relação solo-planta-atmosfera, mudança de escala.

ABSTRACT

The growth and development of plants is a consequence of several physiological processes controlled by environmental conditions and genetic characteristics of each plant species. This study aimed to characterize the ecophysiological behavior of transpiration (E) and stomatal conductance (Gs) of two clones of *Eucalyptus grandis x urophylla* (C041 and P4295) under different soil water conditions and according to environmental variables such as global radiation (Rg), photosynthetic active radiation (Qleaf) and a vapor pressure deficit of the atmosphere (VPD). The measurements were performed during the period February 2007 to August 2008 on three scales of study designated as a pot, plot and watershed. Predawn leaf water potential (Ψ_{pd}) measurements were performed to monitor water availability in the soil. After the knowledge of the ecophysiological behavior of the clones on the basis of environmental variables and Ψ_{pd} , sought to link the responses obtained in the pots scale with pot and watershed through ecophysiological models developed for scaling up leaf from leaf. According to the results, the ecophysiological behavior were directly associated with environmental variables and the Ψ_{pd} both to the C041 as for P4295. Were observed among different clones ecophysiological behavior when associated with Qleaf, VPD and Ψ_{pd} . The clones were different in amplitude of E and Gs as function of Qleaf and VPD between the scales, however, showed the same pattern of behavior, except for Gs x VPD for clone C041 between pot and plot / watershed scale. The proposed models for the scaling up from leaf to leaf were satisfactory, especially in relationships involving the Qleaf. However, they not provided good results for the extrapolation of ecophysiological responses of Gs as a function of VPD.

Key-words: transpiration, stomatal conductance, porometer, continuum soil-plant-atmosphere, scaling up.

1. INTRODUÇÃO GERAL

O eucalipto é uma espécie florestal nativa da Austrália e ilhas circunvizinhas, que em função de características como crescimento rápido e capacidade de resistir ao estresse hídrico tem sido introduzido em diversos países, dentre os quais o Brasil onde ocupam atualmente 4.259.704 hectares (ABRAF, 2009). Além de ganhos na produtividade em virtude da tecnologia silvicultural e fatores ambientais, o eucalipto encontra no Brasil uma menor rotação de suas florestas o que propicia também a diminuição dos custos dessa produção. O menor preço da madeira proveniente desse cultivo no Brasil, em relação aos demais países do Hemisfério Norte, tem criado importantes vantagens comparativas e competitivas na cadeia de produtos florestais.

Paralelo ao sucesso das florestas plantadas existe uma crescente pressão por uma política florestal ambientalmente sustentável que requer melhor entendimento quanto à fisiologia do crescimento e as relações hídricas das espécies florestais (Lima, 1996), o que vem atraindo atenção considerável de diversos pesquisadores nas últimas décadas.

A produtividade das plantações florestais é resultado da interação entre genótipo, manejo e fatores ambientais. A alta produtividade das florestas está diretamente relacionada à eficiência no uso de recursos naturais, como água, nutrientes do solo e exposição à luz durante o crescimento da planta. Portanto, para melhor compreender o crescimento, o desenvolvimento e o impacto hidrológico de uma plantação de eucalipto, faz-se necessário conhecer os fatores que controlam as interações no sistema solo-planta-atmosfera (Whitehead & Beadle, 2004). Conhecer estas interações faz parte da Ecofisiologia Florestal, que visa compreender o crescimento por meio do entendimento dos processos que o governam, de modo a permitir o manejo das florestas em sintonia com o uso dos recursos naturais. Tais conhecimentos podem então ser utilizados nos chamados modelos processuais que se baseiam no conhecimento da fisiologia da planta e da física do ambiente para fornecer informações sobre não somente a produtividade potencial dos sítios, os efeitos do clima sobre o crescimento da floresta (Almeida et al., 2004), mas também sobre a hidrologia das plantações e os efeitos das práticas silviculturais.

Dentre tais processos que governam o crescimento, são de destaque aqueles que ocorrem ao nível foliar, relacionados com a captura do carbono (fotossíntese) e a perda de água pela planta (transpiração) (Larcher, 2003). A fotossíntese e a transpiração estão

intimamente relacionadas por meio dos estômatos, pois ao mesmo tempo em que os estômatos oferecem resistência à difusão do vapor d'água de dentro da folha para a atmosfera, constituem-se em uma barreira para a aquisição de CO₂. Portanto, reduções na condutância estomática com o intuito de diminuir a perda de água também reduzem as taxas fotossintéticas (Pearcy & Pftisch, 1991).

Os principais fatores ambientais que causam variações na condutância estomática são a luz e a umidade tanto do solo quanto do ar (Landsberg, 2003). A deficiência de água no solo diminui o potencial hídrico, fazendo com que os estômatos se fechem para que possa ser mantido um potencial de água da folha acima de um valor crítico. A umidade do ar afeta o déficit de pressão de vapor (DPV), ao qual o estômato é sensível (Barnard & Ryan, 2003).

Portanto, um melhor entendimento das respostas fisiológicas às mudanças ambientais é fundamental para prever não somente o crescimento da floresta em termos de produção, mas, também, conhecer o comportamento fisiológico do material genético utilizado e seu impacto na hidrologia de uma bacia hidrográfica. Estudos de transferência de fluxo de água podem ser efetuados em diferentes níveis de escala, onde cada nível apresenta aspectos particulares. Esses estudos podem ser conduzidos em níveis de folha, cobertura vegetal, bacia hidrográfica ou regional (Jarvis & McNaughton, 1986).

Na silvicultura, os estudos sobre a seleção genética e cultivo das árvores demandam um tempo maior do que uma geração de pesquisadores (Inoue, 1989). O estudo de material genético de eucalipto é de interesse em sítios com acentuada variação de disponibilidade de água no solo e a sua seleção em diferentes condições de água pode ser realizada por meio de testes de campo (Gomes, 1994; Leles et al., 1998), o que demanda um longo prazo até a avaliação final. É possível, no entanto, que a análise de características ecofisiológicas de plantas, ainda no estágio juvenil, produza resultados igualmente confiáveis, encurtando a extensão desses testes de campo.

Recentemente, várias empresas têm aumentado esforços no sentido de investigar a contribuição dos componentes do balanço hídrico na produtividade do eucalipto com a necessidade de integrar os efeitos do clima e práticas de manejo na produção de madeira de florestas plantadas de *Eucalyptus*. O estudo ecofisiológico detalhado da perda de água por transpiração pode enriquecer a elaboração do balanço hídrico de uma dada bacia hidrográfica a partir do momento em que essa vegetação esteja presente na mesma.

Nesse sentido, este estudo teve por objetivo caracterizar, ao nível foliar as propriedades ecofisiológicas intrínsecas de dois clones híbridos de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla* em função de variáveis ambientais e disponibilidade hídrica do solo, visando relacionar o comportamento ecofisiológico em diferentes escalas, a fim de integrar as informações das escalas inferiores a uma escala superior. Para tanto, as escalas foram denominadas como: vaso, parcela e bacia hidrográfica.

1.1. Escalas de estudo

Escala Vaso: Os clones foram produzidos pelo método de mini-estaquia em tubetes plásticos em viveiro clonal e com aproximadamente 120 dias, quando atingiram as condições de expedição para campo, os indivíduos foram destinados para a escala vaso (Figura 1a) na área experimental da Faculdade de Engenharia Agrícola da Universidade Estadual de Campinas - FEAGRI/UNICAMP (22°53'20"S de latitude, 47°04'40" W de longitude, altitude média de 640 m). Segundo a classificação de Köppen, a região possui clima de transição entre os tipos Cwa e Cfa, caracterizado como clima tropical de altitude com inverno seco e verão úmido. Os indivíduos dos clones foram transplantados para vasos de 100 dm³ dotados de orifícios em suas faces laterais e inferior, de modo a permitir melhor aeração das raízes e escoamento do excesso de água. O substrato utilizado foi composto por vermiculita, fibra de côco e casca de arroz. O estudo ecofisiológico teve início 120 dias após o plantio nos vasos e as medições horárias de transpiração, condutância estomática, radiação fotossinteticamente ativa e déficit de pressão de vapor atmosférico, assim como do potencial hídrico foliar antemanhã foram realizadas no período de fevereiro de 2007 a junho de 2008.

Escala Parcela: Os clones foram produzidos pelo método de mini-estaquia em tubetes plásticos em viveiro clonal e com aproximadamente 120 dias, quando atingiram as condições de expedição para campo, os indivíduos foram transportados para a área experimental FEAGRI/UNICAMP e plantados em espaçamento 3 x 2 m, constituindo um povoamento clonal. O solo predominante da área experimental é classificado como Latossolo Vermelho distroférico típico (Embrapa, 1999). O estudo ecofisiológico teve início aos 240 dias após plantio e para auxiliar a aquisição dos dados, foi necessária a implantação de uma torre de

medição de 3 metros de altura disposta entre as linhas de plantio para o alcance da copa das árvores (Figura 1b). O monitoramento ecofisiológico da transpiração, condutância estomática, radiação fotossinteticamente ativa e déficit de pressão de vapor atmosférico em intervalos horários, assim como do potencial hídrico foliar antemanhã, foram realizados ao longo de janeiro a julho de 2008.

Escala bacia hidrográfica: Conduzido na Fazenda Santa Marta, localizada no município de Igaratá-SP entre as coordenadas 23°°10'22" S de latitude e 46°06'50" W e 745 m de altitude. O clima é do tipo Cwa de acordo com a classificação de Köppen, sendo caracterizado como um clima tropical de altitude com inverno seco e verão quente. Pela divisão geomorfológica do Estado de São Paulo, segundo o Instituto de Pesquisas Tecnológicas - IPT (1981), a área de estudo situa-se no planalto atlântico que se caracteriza como uma região de terras altas, constituída predominantemente por rochas cristalinas pré-cambrianas, cortadas por intrusivas básicas e alcalina mesozóico-terciárias. O relevo da região da bacia é denominado de relevo de morros, onde predominam amplitudes locais de 100 a 300 metros e declividades médias a altas – acima de 15%, com drenagem de alta densidade, vales fechados a abertos e planícies aluvionares interiores restritas (IPT, 1981). O solo do talhão de interesse é do tipo Cambissolo Háplico Tb distrófico, latossólico, com textura argilosa. Para o acompanhamento do comportamento ecofisiológico, as aferições foram realizadas em povoamento clonal do híbrido de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla*, 60 meses após o plantio em espaçamento 3 x 2 m com o auxílio de uma plataforma elevatória com o alcance de 18 metros de altura aproximadamente (Figura 1c). O monitoramento ecofisiológico da transpiração, condutância estomática, radiação fotossinteticamente ativa e déficit de pressão de vapor atmosférico em intervalos horários, assim como potencial hídrico foliar antemanhã, foram realizados ao longo do mês de agosto de 2008.

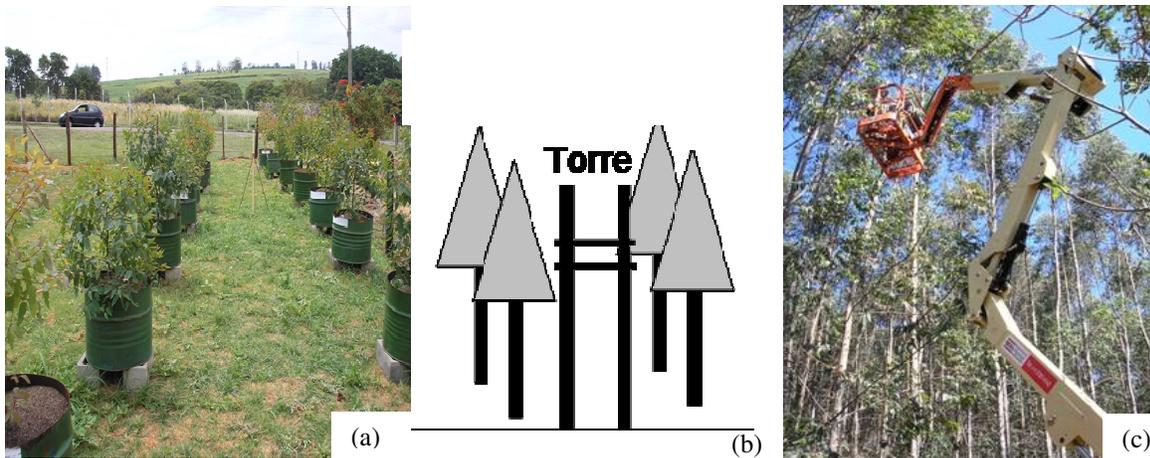


Figura 1. Escalas de estudo: (a) Escala vaso, (b) Escala parcela e (c) Escala bacia hidrográfica: plataforma elevatória utilizada para observação das variáveis ecofisiológicas no plantio clonal da Fazenda Santa Marta, Igaratá-SP, Brasil.

1.2. Mudança de escala

Após a caracterização do comportamento ecofisiológico dos clones nas três situações descritas acima, procedeu-se com a estruturação dos modelos ecofisiológicos contemplando as informações obtidas ao nível de folha para cada escala (vaso, parcela e bacia hidrográfica). Para a simulação da transpiração e condutância estomática em função da radiação fotossinteticamente ativa, déficit de pressão de vapor da atmosfera e potencial hídrico foliar antemanhã considerou-se a escala de tempo horária ao longo do período de estudo, de acordo com metodologia proposta por Teixeira Filho (2005).

A calibração do modelo ecofisiológico para a mudança de escala das informações de uma escala inferior para outra superior foi obtida por meio do ajuste do modelo da escala inferior pelo coeficiente angular gerado pela razão entre as equações dessas duas escalas. Isto é, entre escala vaso e parcela, vaso e bacia hidrográfica ou parcela e bacia hidrográfica, dependendo do objetivo da mudança.

1.3. Artigos gerados

Para melhor interpretação da relação entre as variáveis ecofisiológicas e as ambientais, de forma a facilitar a proposição e aplicação da metodologia para mudança de escala das informações obtidas em nível foliar, o trabalho foi conduzido em etapas de detalhamento dos resultados, sendo apresentado assim em Apêndices propostos para publicação, como segue:

Apêndice 1 – Transpiração foliar e condutância estomática de dois clones de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla* sob diferentes condições de radiação global e disponibilidade hídrica

Buscou-se avaliar o efeito da intensidade de radiação global ao longo dos meses de outono, inverno e verão sob as trocas gasosas por transpiração e condutância estomática de dois clones de eucalipto na escala vaso, assim como identificar situações de comportamentos diferentes entre eles. Para isso, foram obtidas informações sobre o potencial hídrico foliar antemanhã com auxílio da bomba de Scholander, monitoramento em escala horária da transpiração e condutância estomática com o Li-Cor 1600 e radiação global pela estação meteorológica automática instalada próxima ao local de estudo. Modelos de regressão foram elaborados para simular a transpiração e condutância estomática em função da disponibilidade energética por classe de potencial hídrico foliar antemanhã para cada clone, assim como verificar o ponto de saturação lumínica para cada situação.

Apêndice 2 – Efeito das variáveis ambientais no comportamento ecofisiológico de dois clones de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla* cultivados em vaso sob diferentes regimes hídricos

Dois clones de eucaliptos cultivados na escala vaso foram submetidos a potenciais hídricos foliares antemanhã entre 0 a -3,0 MPa e seus fluxos de transpiração e condutância estomática foram monitorados em escala horária e associados à radiação fotossinteticamente ativa e déficit de pressão de vapor da atmosfera. Para verificar o grau de relação entre os pares de variáveis fisiológicas e ambientais, trabalhou-se com correlações lineares simples. Procedeu-se com a análise de variância para identificar diferenças ou semelhanças do comportamento ecofisiológico entre os clones.

Apêndice 3 – Efeito das variáveis ambientais no comportamento ecofisiológico de dois clones de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla*: condições de campo

A transpiração, condutância estomática, fotossíntese e potencial hídrico foliar antemanhã de dois clones de eucaliptos foram monitorados na escala parcela e associados à radiação fotossinteticamente ativa e déficit de pressão de vapor da atmosfera. Correlações

lineares simples foram realizadas para verificar o grau de relação entre os pares de variáveis fisiológicas e ambientais. De forma a comparar a resposta ecofisiológica entre os clones face às variáveis ambientais e potencial hídrico foliar antemanhã realizou-se a análise de variância.

Apêndice 4 – Comportamento ecofisiológico de indivíduos adultos de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla* na microbacia Santa Marta, Igaratá, SP – Brasil

Este estudo foi desenvolvido na escala bacia hidrográfica, onde se avaliou a transpiração, condutância estomática, fotossíntese e eficiência do uso da água e potencial hídrico foliar antemanhã apenas do clone C041, devido à dificuldade de acesso ao local de plantio do clone P4295. Os comportamentos das variáveis fisiológicas foram relacionados à radiação fotossinteticamente ativa e déficit de pressão de vapor da atmosfera por meio de correlações lineares simples.

Apêndice 5 – Mudança de escala foliar da transpiração e condutância estomática de dois clones de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla* em resposta às variáveis ambientais

A partir do conhecimento das interações entre as variáveis fisiológicas e ambientais em função do potencial hídrico foliar antemanhã detalhadas pelos Apêndices 1, 2 e 3, realizou-se a estruturação, calibração e validação da mudança de escala do comportamento ecofisiológico entre vaso e parcela para dois clones de eucalipto. A mudança de escala entre vaso e parcela foi realizada pelo ajuste do modelo ecofisiológico desenvolvido na escala vaso por meio do coeficiente angular obtido pela razão entre as equações geradas para escala vaso e parcela. Para testar a sensibilidade dos modelos propostos com os dados observados foram realizadas análises de regressão linear com transpiração e condutância estomática como variável dependente e radiação fotossinteticamente ativa, déficit de pressão de vapor da atmosfera e potencial hídrico foliar antemanhã como independente.

Apêndice 6 – Mudança de escala da transpiração foliar e condutância estomática de um clone de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla* em resposta às variáveis ambientais

Avaliou-se a tendência do comportamento ecofisiológico em resposta à radiação fotossinteticamente ativa, déficit de pressão de vapor da atmosfera e potencial hídrico foliar antemanhã entre as escalas vaso, parcela e bacia hidrográfica para o clone C041. A partir do

detalhamento dessas interações foram estruturados modelos que melhor representassem as interações fisiológicas e ambientais. A mudança de escala entre vaso e parcela foi realizada pelo ajuste do modelo ecofisiológico desenvolvido na escala vaso por meio do coeficiente angular obtido pela razão entre as equações geradas para escala vaso e parcela. O mesmo procedimento foi adotado para a mudança entre as escalas vaso e bacia hidrográfica, e, entre as escalas parcela e bacia hidrográfica. A sensibilidade dos modelos propostos foi verificada por análises de regressão linear.

2. HIPÓTESES

I. As variáveis ecofisiológicas transpiração e condutância estomática dos clones C041 e P4295 possuem comportamentos distintos em resposta às variáveis ambientais locais radiação global, radiação fotossinteticamente ativa e déficit de pressão de vapor da atmosfera, e ao potencial hídrico foliar antemanhã.

II. É possível realizar a mudança de escala de folha para folha do comportamento ecofisiológico dos clones de *Eucalyptus* C041 e P4295 a partir de diferentes níveis de desenvolvimento: vaso, parcela e bacia hidrográfica.

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo geral

- Caracterizar o comportamento ecofisiológico de dois clones de *Eucalyptus* em função de variáveis ambientais e disponibilidade hídrica do solo, visando a mudança de escala foliar entre vaso, parcela e bacia hidrográfica.

3.2. Objetivos específicos

- Caracterizar o comportamento ecofisiológico dos clones C041 e P4295 em função da radiação global e potencial hídrico foliar antemanhã na escala vaso (Apêndice 1);

- Caracterizar o comportamento ecofisiológico dos clones C041 e P4295 sob diferentes disponibilidades de água no solo e em função da radiação fotossinteticamente ativa e déficit de pressão de vapor da atmosfera na escala vaso (Apêndice 2);
- Caracterizar o comportamento ecofisiológico dos clones C041 e P4295 sob diferentes disponibilidades de água no solo e em função da radiação fotossinteticamente ativa e déficit de pressão de vapor da atmosfera na escala parcela (Apêndice 3);
- Caracterizar o comportamento ecofisiológico do clone C041 sob diferentes disponibilidades de água no solo e em função da radiação fotossinteticamente ativa e déficit de pressão de vapor da atmosfera na escala bacia hidrográfica (Apêndice 4);
- Realizar a mudança de escala das informações ecofisiológicas dos clones C041 e P4295, obtidas ao nível de folha, da escala vaso para escala parcela (Apêndice 5);
- Realizar a mudança de escala das informações ecofisiológicas do clone C041, obtidas ao nível de folha, da escala vaso para escala parcela, da escala vaso para a bacia hidrográfica e da escala parcela para escala bacia hidrográfica (Apêndice 6).

4. DISCUSSÃO

Retomando as hipóteses iniciais do estudo e com base nos Apêndices 1, 2, 3, 4, 5 e 6, tem-se:

I. As variáveis ecofisiológicas transpiração e condutância estomática dos clones C041 e P4295 possuem comportamentos distintos em resposta às variáveis ambientais locais radiação global, radiação fotossinteticamente ativa e déficit de pressão de vapor da atmosfera, e ao potencial hídrico foliar antemanhã.

A interação entre as variáveis ecofisiológicas e disponibilidade hídrica já é bem difundida na literatura (Landsberg, 2003). Segundo Larcher (2003), à medida que a disponibilidade de água no solo diminui, a taxa de transpiração decresce, como resultado do fechamento dos estômatos. Esse é um dos importantes mecanismos de defesa que as plantas apresentam contra as perdas exageradas de água e eventual morte por dessecação (Barlow, 1983). De acordo com Granier & Bréda (1996), radiação global e déficit de pressão de vapor da atmosfera são exaustivamente demonstrados nos trabalhos científicos como os fatores climáticos que possuem maior influência no controle da transpiração tanto em escalas horárias como diárias.

As repostas ecofisiológicas dos clones C041 e P4295 em função do potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}) e as variáveis ambientais como radiação global (Rg), radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf) e déficit de pressão de vapor da atmosfera (DPV) foram caracterizadas nos Apêndices 1, 2, 3 e 4. Nos Apêndices 1 e 2, a caracterização foi realizada em indivíduos mais jovens, denominada neste estudo como escala vaso. Nesta situação foi possível observar o declínio das respostas de transpiração (E) e condutância estomática (Gs) com a redução do Ψ_{pd} entre diferentes classes que variaram de 0 a -3,0 MPa.

Para melhor compreender a interdependência das variáveis ecofisiológicas dos clones em função da Rg e caracterizar assim a diferença entre eles, o Apêndice 1 avaliou a razão média de E_{total}/Rg_{total} e Gs_{total}/Rg_{total} ao longo de 7 dias e em diferentes classes de Ψ_{pd} (Figura 4 - Apêndice 1). Os clones apresentaram-se estatisticamente diferentes na E_{total}/Rg_{total} entre $-0,5 \geq \Psi_{pd} \geq -1,0$ MPa (Quadro 3 - Apêndice 1). Para esta situação, o clone C041 apresentou valores médios em resposta à Rg inferiores ao clone P4295 (3,5 e 6,5 $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}/kW\ m^{-2}$, respectivamente, Quadro 3 – Apêndice 1).

No Apêndice 2, buscou-se ainda a diferenciação das repostas ecofisiológicas entre os clones em função das variáveis ambientais Qleaf e DPV. Neste Apêndice, devido ao maior número de observações, as classes de Ψ_{pd} estiveram entre 0 e -3,0 MPa e as caracterizações se basearam nas razões entre os valores médios horários de $E/Qleaf$, $Gs/Qleaf$, E/DPV e Gs/DPV (Quadros 1 e 2 - Apêndice 2). Na avaliação das trocas gasosas e do Ψ_{pd} em função da Qleaf entre os clones, o clone P4295 novamente alcançou valores de E e Gs superiores aos apresentados pelo clone C041 (Quadro 1, Figura 4 – Apêndice 2). Os resultados evidenciaram diferenças marcantes das repostas ecofisiológicas entre os clones quando estes se

encontravam nas classes de $0 \geq \Psi_{pd} \geq -0,5$ MPa e $-1,0 \geq \Psi_{pd} \geq -1,5$ MPa para E/Qleaf e nas classes $\Psi_{pd} < -1,0$ MPa para Gs/Qleaf. De modo geral, sob uma mesma condição de água disponível no solo e energia, o clone C041 apresentou menor taxa de E (Figura 4a – Apêndice 2). Embora não tenha se observado diferença no comportamento da E entre os clones em Ψ_{pd} mais restritivos ($\Psi_{pd} \leq -1,5$ MPa), observou-se menores valores de Gs para o clone C041. Com E/DPV (Quadro 2 – Apêndice 2), os clones apresentaram-se estatisticamente diferentes em qualquer condição de Ψ_{pd} no período da manhã e, o clone C041 mostrou valores superiores em até 20% em $\Psi_{pd} \geq -0,5$ MPa e $-1,0 \geq \Psi_{pd} \geq -1,5$ MPa quando comparado ao clone P4295. Quando as comparações foram realizadas no período da tarde, os clones mostraram-se diferentes em $\Psi_{pd} \geq -1,0$ MPa. Quanto à Gs/DPV, o comportamento apresentou-se semelhante entre os clones em qualquer condição de Ψ_{pd} .

Na tentativa de obter a seleção precoce de clones de eucalipto, Chaves et al. (2004) realizaram um estudo em tubetes plásticos, sob diferentes regimes de irrigação, visando identificar as características fisiológicas de vários clones e subsidiar o seu plantio em ambientes com disponibilidade variável de água no solo. Esses autores observaram que os clones estudados apresentaram diferentes adaptações em ambientes com disponibilidade variável de água no solo. Alguns clones exibiram, de modo geral, menor condutância estomática e transpiração, indicando menor consumo de água. Tatagiba et al. (2007) também estudaram o comportamento das trocas gasosas (fotossíntese líquida, condutância estomática e transpiração) e, o potencial hídrico foliar de seis clones de eucalipto submetidos ao déficit hídrico, em condições controladas, de modo a viabilizar a seleção desses genótipos para plantio em ambientes com limitada disponibilidade de água no solo. As avaliações realizadas por esses autores ocorreram em situações semelhantes à deste estudo: indivíduos aos 150 dias e em vasos com capacidade de 100 dm³. A diferenciação entre os clones ocorreu em diversos níveis de potencial hídrico foliar antemanhã. Alguns clones indicaram obter estratégia ineficiente para adaptação à limitada disponibilidade hídrica no solo. Outro apresentou as maiores trocas gasosas tanto em situações sem restrição de água como na de deficiência hídrica, sugerindo, de acordo com os autores, elevado consumo de água pelas plantas.

Apesar dessas conclusões, a caracterização ecofisiológica realizada por Chaves et al. (2004) e Tatagiba et al. (2007) não considerou diretamente a influência dos aspectos ambientais nas trocas gasosas. Outro aspecto assinalado por Chaves et al. (2004) é a

necessidade de estudar os clones em estágios mais avançados de desenvolvimento e em recipientes de maiores dimensões, de modo a identificar outras características que indicam adaptação a ambientes com disponibilidade variável de água no solo.

O Apêndice 3, mostra a mesma caracterização realizada no Apêndice 2, no entanto, os indivíduos dos clones encontravam-se em um estágio mais avançado de desenvolvimento (240 dias) e, ao invés de vaso, trabalhou-se com indivíduos plantados em parcela experimental. Como o estudo foi realizado nas condições de campo e não em um ambiente em que se pudesse controlar o Ψ_{pd} , houve a dificuldade de se obter uma faixa mais ampla de Ψ_{pd} e assim, os indivíduos dos clones se concentraram entre 0 e -0,5 MPa. Apesar disso, a diferenciação entre os clones manteve-se nas razões E/DPV manhã e tarde, onde o clone C041 apresentou as menores trocas de E no período da tarde (Quadro 1 – Apêndice 3) e, ao contrário do que foi observado no Apêndice 2, no período da manhã. Assim como verificado no Apêndice 2, o comportamento da Gs em função do DPV manteve-se estatisticamente semelhante entre os clones. De acordo com Landsberg (2003), existe uma grande dificuldade em caracterizar o comportamento estomático, uma vez que a Gs tende a variar amplamente, a qualquer momento.

Tem havido uma grande preocupação visando identificar os mecanismos de resposta estomática. Tatagiba et al. (2007) observaram que, para uma mesma condição de Ψ_{pd} ($\Psi_{pd} = -1,5$ MPa, aproximadamente), árvores adultas de dois clones (2,5 a 3,0 anos) apresentaram apenas a condutância estomática média diferente sendo a fotossíntese e E semelhantes entre eles. No entanto, à medida que houve restrição de Ψ_{pd} ($\Psi_{pd} < -3,0$ MPa), as diferenças entre os clones se tornaram mais nítidas.

Para Cannell (1989) e Whitehead e Beadle (2004), existe uma relação linear entre a produtividade e energia interceptada. Tatagiba et al. (2007) estudaram o comportamento das variações das trocas gasosas e do potencial hídrico foliar em árvores adultas de um plantio de dois clones de *Eucalyptus*, em duas épocas (seca e chuvosa), na região de Itauninhas-ES. Concluíram que um dos clones estudados apresentou maiores valores de transpiração e condutância estomática e, que provavelmente pode alcançar maior crescimento em comparação ao demais clones, podendo ser uma estratégia que possibilite seu estabelecimento no campo sob deficiência hídrica.

Ao inserirmos nessa discussão o efeito das variáveis ambientais nas trocas gasosas, teremos uma descrição mais rica do comportamento ecofisiológico e sua consequência na produtividade. Os resultados obtidos neste estudo indicam que, em termos de competição, o clone P4295 provavelmente pode alcançar maior crescimento mesmo em regiões onde há uma menor incidência de radiação solar quando comparado ao clone C041. Ao considerar a microbacia como unidade de planejamento para o estabelecimento da cultura, em termos de topografia, o clone C041 alcançaria a produtividade do clone P4295 se plantado em faces mais iluminadas do terreno. Pelas Figuras 4, 5 e 6 - Apêndice 2, pressupõe-se que o clone P4295 pode alcançar maior produtividade no campo em condições de restrição hídrica no solo. Este comportamento diferenciado dos clones está relacionado ao material genético de cada um deles, uma vez que as aferições sempre foram realizadas concomitantemente entre eles, sob as mesmas condições ambientais e de água disponível no solo.

Diante do exposto, as informações adquiridas nos Apêndices 1, 2 e 3, atendem parcialmente a hipótese apresentada. A diferença do comportamento ecofisiológico entre os clones variou com a escala e Ψ_{pd} , sendo perceptíveis nas seguintes condições: nas razões E_{total}/Rn_{total} na classe $-0,5 \leq \Psi_{pd} \leq -1,0$ MPa na escala vaso (Quadro 3, Apêndice 1); E/Q_{leaf} quando $0 \leq \Psi_{pd} \leq -0,5$ e $-1,0 \leq \Psi_{pd} \leq -1,5$ MPa na escala vaso (Quadro 1, Apêndice 2); Gs/Q_{leaf} em $\Psi_{pd} \leq -1,0$ MPa (Quadro 1, Apêndice 2) na escala vaso e quando $\Psi_{pd} \geq -0,5$ MPa na escala parcela (Quadro 1, Apêndice 3); E/DPV manhã em todas as condições (Quadro 2, Apêndice 2; Quadro 1, Apêndice 3) e E/DPV tarde em $\Psi_{pd} \geq -1,0$ MPa na observações em vaso e $\Psi_{pd} \geq -0,5$ MPa na parcela.

II. É possível realizar a mudança de escala de folha para folha do comportamento ecofisiológico dos clones de *Eucalyptus* C041 e P4295 a partir de diferentes níveis de desenvolvimento: vaso, parcela e bacia hidrográfica.

Essa hipótese é comprovada pelos Apêndices 5 e 6. Os indicadores utilizados para caracterizar a mudança de escala foram as razões E/Q_{leaf} , Gs/Q_{leaf} , E/DPV e Gs/DPV . O Quadro 1 - Apêndice 5 e Quadro 2 - Apêndice 6, mostraram que os valores médios horários dessas razões entre as escalas de desenvolvimento vaso, parcela e bacia hidrográfica foram estatisticamente diferentes em sua grande maioria. A exceção foi observada para o clone

P4295 em E/DPV manhã entre as escalas vaso e parcela (Quadro 1 – Apêndice 5); e para o clone C041, em E/DPV entre parcela e bacia hidrográfica e Gs/DPV entre escalas vaso e bacia hidrográfica (Quadro 2 – Apêndice 6).

O padrão de comportamento das variáveis ecofisiológicas em função das variáveis ambientais são claramente visualizados nas Figuras 2, 3 e 4 do Apêndice 5 e Figura 2 do Apêndice 6, mostrando uma tendência de resposta muito semelhante entre as diferentes escalas de desenvolvimento dos clones. A extrapolação das informações de uma escala inferior para outra de ordem superior foi realizada pelo uso de um modelo. Este método possibilitou a extrapolação das informações ecofisiológicas da escala foliar entre vaso, parcela e bacia hidrográfica nas relações envolvendo E, Gs e Qleaf (Quadros 2 e 3, Apêndice 5 e Quadros 4 e 5, Apêndice 6); e, E e DPV para o período da manhã (Quadro 4 – Apêndice 5). O uso de constantes na mudança de informações entre escalas é muito usual na modelagem ecofisiológica. Teixeira Filho et al. (1998) também utilizaram a constante de von Karman para estimar a transpiração e condutância estomática de indivíduos de *Quercus ilex*, *Arbutus unedo* e *Quercus pubescens* na França. Köstner et al. (1998a) usufruíram de uma constante de conversação da condutância estomática para medições de fluxo de seiva de uma floresta de *Picea abies* na Alemanha. Moore et al. (2004) também propôs um modelo simples de extrapolação da transpiração baseado no fluxo de seiva e área basal de árvores *Pseudotsuga menziesii* em diferentes idades em Oregon-USA.

No caso da bacia hidrográfica, onde as aferições foram obtidas apenas para o clone C041, a simulação da E em função da Qleaf para a situação vaso, além do ajuste do modelo para a escala parcela, também foi realizado o ajuste para a escala bacia hidrográfica. Contudo, a extrapolação da escala parcela para bacia hidrográfica foi significativo sem necessidade de ajuste do modelo. Para Gs e Qleaf, a mudança de escala foi possível entre escalas vaso e parcela, e vaso e bacia hidrográfica. A mudança de escala considerando E e DPV para a escala parcela foi possível a partir da equação obtida na escala vaso ajustada pelo modelo. Do mesmo modo para a escala bacia hidrográfica. Já a equação da escala parcela para bacia hidrográfica foi significativa sendo desnecessário o ajuste do modelo (Quadro 6, Figura 2 – Apêndice 6).

Para apresentar uma visão aproximada da realidade, um modelo deve ser simples o bastante para compreensão e uso, e complexo o suficiente para representar o sistema em estudo (Anderson & Burt, 1985). A idéia de se propor um modelo baseado nas variáveis

ambientais (Qleaf e DPV) foi reforçada por Köstner et al. (1998b) e Teixeira Filho et al. (1998), ao afirmarem que o modelo reflete as condições da dinâmica do processo de transporte no sistema solo-planta-atmosfera, constituindo o principal componente responsável pelo fluxo de água na planta. Köstner et al. (1998b) reforça ainda que os estudos nos níveis de parcela e bacia hidrográfica, a variabilidade aumenta com a heterogeneidade espacial e com o acréscimo de fontes de evaporação e transpiração. Além disso, as variações também ocorrem ao longo de escalas temporais. Irrelevando essas dificuldades relacionadas às escalas temporais e espaciais, Köstner et al. (1998b) destaca ainda a importância dos estudos comparativos entre diferentes escalas a fim de auxiliar a melhoria da qualidade dos resultados de modo a fortalecer a interpretação de estimativas quantitativas.

A importância do entendimento do funcionamento fisiológico e sua abordagem nos modelos florestais é discutida por Landsberg (2003). De acordo com esse autor, há uma enorme dificuldade de exprimir o comportamento estomático dos vegetais, principalmente pela grande variação ao longo da copa assim como ao longo do tempo. Diversos estudos buscam identificar o mecanismo de resposta estomática. Existem várias metodologias para a estimativa da transpiração, dentre as quais se destacam os métodos combinados, que levam em consideração os efeitos do balanço de energia e a capacidade do ar em reter vapor de água. Uma metodologia clássica para estimativa da transpiração ao nível de copa por meio de medições climáticas é a equação de Penman-Monteith (Monteith, 1973), no qual incorpora a influência aerodinâmica na condutância da copa dependente das propriedades de rugosidade da mesma, dando origem à teoria “the big leaf”. Embora o uso da equação de Penman-Monteith demonstre bons resultados, adaptações foram realizadas por diversos autores.

Carneiro et al. (2008), por exemplo, desenvolveram um modelo de simulação da resistência estomática para *Eucalyptus* em função da irradiância solar global, déficit de pressão de vapor e temperatura e encontraram bons resultados quando comparados aos dados reais. Outros autores também fizeram tal associação obtendo sucesso em seus resultados (Granier & Bréda, 1996; Köstner et al., 1998a, Teixeira Filho et al., 1998; Granier et al., 2000; Langensiepen et al., 2006; Langensiepen et al., 2009).

A mudança de escala de informações realizadas em uma escala inferior para outra superior é problemática por várias razões. A transpiração e a condutância estomática da maioria das espécies vegetais, incluindo o eucalipto, são determinadas por diversos fatores que

variam continuamente. Além da idade, dentre eles estão a demanda climática (radiação solar e déficit de pressão de vapor da atmosfera, temperatura e velocidade do vento), mecanismos fisiológicos relacionados com a resposta estomática a fatores ambientais e disponibilidade de água no solo (Calder et al., 1986; Landsberg, 2003). Um aspecto fundamental dos processos ecológicos é o fato de serem afetados pelas dimensões espacial e temporal. Considerando escalas espaciais, por exemplo, as mensurações efetuadas numa folha, em termos de produtividade primária líquida, não podem ser extrapoladas diretamente para a copa da árvore, pois para essa extrapolação são necessários conhecimentos sobre a distribuição da copa, a disposição das folhas, a disponibilidade de água no solo etc. Não é tão simples. Em termos de transpiração, quando a extrapolação é realizada pelos mecanismos de fluxo de seiva, considera-se a transpiração no indivíduo arbóreo como um todo em função de sua área basal, sem diferenciação do estado vegetativo das folhas, sua distribuição ou orientação (Köstner et al., 1998a; Lüttschwager et al., 1999; Forrester et al., 2009). É sobre este aspecto que surge a diferenciação deste trabalho. Este estudo abordou em todas as medições realizadas, medições por porometria, somente em folhas totalmente expandidas e perpendicularmente dispostas à radiação solar incidente, seja na escala vaso, na escala parcela ou bacia hidrográfica. Na realidade sabemos que não teríamos como expandir esses resultados para a copa já formada, já que neste caso, as folhas não possuem um desenvolvimento uniforme, assim como variação na incidência de radiação. Contudo, esta noção de escalas e suas extrapolações são imprescindíveis para evitar visões equivocadas de fenômenos numa certa escala para escalas maiores ou menores. À medida que se amplia a escala, mais interações ocorrem entre o crescente número de compartimentos do sistema, tornando mais difícil e laboriosa os estudos das relações causa-efeito dos modelos baseados em processos.

Neste sentido, de posse das constatações acima discutidas, foi possível em parte, a extrapolação do comportamento das variáveis ecofisiológicas em função das variáveis ambientais entre as diferentes escalas foliares dos clones C041 e P4295. A mudança de escala foi significativa para os dois clones em todas as relações entre E e Qleaf (Quadro 2 – Apêndice 5, Quadro 4 – Apêndice 6); Gs e Qleaf entre as escalas vaso e parcela, vaso e bacia hidrográfica (Quadro 3 – Apêndice 5, Quadro 5 – Apêndice 6); E e DPV manhã entre vaso e parcela (Quadro 4 – Apêndice 5); E x DPV entre vaso e parcela, vaso e bacia hidrográfica,

parcela e bacia hidrográfica (Quadro 6 – Apêndice 6), atendendo de forma satisfatória o objetivo proposto.

5. CONCLUSÕES

- ✓ As variáveis ecofisiológicas estiveram diretamente associadas às variáveis ambientais e ao Ψ_{pd} tanto para o clone C041 quanto para o clone P4295. Embora tenha se observado a associação de E e Gs com Rg (obtida pela estação meteorológica), optou-se por conduzir os estudos com Qleaf (obtida pelo radiômetro do porômetro) em virtude de possíveis erros futuros. Como o objetivo do estudo também foi estruturar posteriormente a mudança de escala das informações obtidas na folha, poderiam surgir problemas relacionados à real exposição das folhas à radiação nas escalas mais desenvolvidas (parcela e bacia hidrográfica) devido à sobreposição de umas sobre as outras;
- ✓ A diferenciação do comportamento ecofisiológico entre os clones C041 e P4295 em função das variáveis ambientais Qleaf e DPV variaram com a escala de observação e Ψ_{pd} . No entanto, estatisticamente, não foi observada diferença entre os clones na razão Gs/DPV tanto na escala vaso como parcela;
- ✓ A amplitude de resposta de E e Gs em função de Qleaf e DPV apresentou-se diferente entre as escalas de observação, porém, observou-se a mesma tendência de comportamento, com exceção da relação Gs x DPV entre as escalas vaso e parcela/bacia hidrográfica;
- ✓ O conhecimento preliminar do comportamento ecofisiológico dos clones em função de Qleaf e DPV facilitou a estruturação dos modelos ecofisiológicos. Os modelos propostos para a mudança de escala das informações ecofisiológicas obtidas ao nível de folha mostraram-se eficientes, principalmente nas relações envolvendo a radiação fotossinteticamente ativa. Contudo, não apresentaram bons resultados para a extrapolação das respostas ecofisiológicas de Gs em função do DPV;

✓ A inserção da caracterização ecofisiológica de clones de *Eucalyptus* pode enriquecer a descrição do balanço hídrico de uma microbacia, de modo a fornecer a distinção do real consumo de água por essas espécies florestais pelo processo de transpiração, sua contribuição e seus impactos sobre os recursos hídricos na mesma. Tal conhecimento torna-se importante ainda para um melhor manejo e gestão dos recursos naturais da microbacia, como por exemplo, a definição do melhor local de plantio de um determinado clone considerando algumas características do ambiente: face do terreno de uma microbacia com maior ou menor incidência de radiação solar, regiões com maior ou menor déficit hídrico, regiões com maior ou menor déficit de pressão de vapor da atmosfera.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABRAF – Associação Brasileira dos produtores de Florestas Plantadas. **Anuário Estatístico da ABRAF: ano base 2008**. Brasília, 2009. 120p.

ALMEIDA, A.C.; LANDSBERG, J.J.; SANDS, P.J. Parametrisation of 3-PG model for fast growing *Eucalyptus grandis* plantations. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v.193, p.179-195, 2004.

ANDERSON, M.G.; BURT, T.P. **Hydrological Forecasting**, John Wiley and Sons, 1985.

BARLOW, E.W.R. Water relations of the mature leaf. In: DALE, J. E.; MILTHORPE, F. L. (Eds.). **The growth and functioning of leaves**. Cambridge: University of Cambridge, p.315-345, 1983.

BARNARD, H.R.; RYAN, M.G. A test of the hydraulic limitation hypothesis in fast-growing *Eucalyptus saligna*. **Plant, Cell and Environment**, v.26, p.1235–1245, 2003.

CALDER, I.R.; WRIGHT, I.R.; MURDIYARSO, D. A study of evapotranspiration from tropical rain forest – West Java. **Journal of Hydrology**, v.89, p.13-31, 1986.

CANNELL, M.G.R. Physiological basis of wood production. **Scandinavian Journal of Forest Research**, v.4, p.459-490, 1989.

CARNEIRO, R.L.C.; RIBEIRO, A.; HUAMAN, C.A.M.; LEITE, F. P.; SEDIYAMA, G.C.; NEVES, J.C.L. Consumo de água em plantios de eucalipto: parte 1 determinação da condutância estomática em tratamentos irrigado e não-irrigado. **Revista Árvore**, v.32, n.1, p.1-10, 2008.

CHAVES, J.H.; REIS, G.G.; REIS, M.G.G.; NEVES, J.C.L.; PEZZOPANE, J.E.M.; POLLI, H.Q. Seleção precoce de clones de eucalipto para ambientes com disponibilidade diferenciada

de água no solo: relações hídricas de plantas em tubetes. **Revista Árvore**, v.28, n.3, p.333-341, 2004.

FORRESTER, D.I.; COLLOPY, J.J.; MORRIS, J.D. Transpiration along an age series of *Eucalyptus globulus* plantations in southeastern Australia. **Forest Ecology and Management** (2009), doi:10.1016/j.foreco.2009.04.023.

GOMES, R.T. **Efeito do espaçamento no crescimento e nas relações hídricas de *Eucalyptus* spp. na região de cerrado de Minas Gerais**. 85p. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) – Universidade Federal de Viçosa (UFV), Viçosa-MG, 1994.

GRANIER, A.; BRÉDA, N. Modelling canopy conductance and stand transpiration of an oak forest from sap flow measurements. **Annales des Sciences Forestières**, v.53, p.537-546. 1996.

GRANIER, A.; LOUSTAU, D.; BRÉDA, N. A generic model of forest canopy conductance dependent on climate, soil water availability and leaf area index. **Annales des Sciences Forestières**, v.57, p.755-765. 2000.

INOUE, M.T. Estudo comparativo da fotossíntese, transpiração e resistência difusiva em clones jovens de *Populus nigra* e *P. trichocarpa* em relação à radiação solar. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v.1, p.25-29, 1989.

JARVIS, P.G.; McNAUGHTON, K.G. Stomatal control of transpiration: scaling up from leaf to region. **Advances in Ecological Research**, v.15, p.1-49, 1986.

KÖSTNER, B.; GRANIER, A.; CERMÁK, J. Sapflow measurements in forest stands: methods and uncertainties. **Annales des Sciences Forestières**, v.55, p.13-27. 1998a.

KÖSTNER, B.; FALGE, E.M.; ALSHEIMER, M.; GEYER, R.; TENHUNEN, J.D. Estimating tree canopy water use via xylem sapflow in an old Norway spruce forest and a comparison with simulation-based canopy transpiration estimates. **Annales des Sciences Forestières**, v.55, p.125-139. 1998b.

LANDSBERG, J. Physiology in Forest models: history and the future. **FBMIS**, v.1, p.49-63, 2003.

LANGENSIEPEN, M.; BURGESS, S.; LAMBERS, H.; MITCHELL, P.; VENEKLAAS, E. A model for simulating transpiration of *Eucalyptus salmonophloia* trees. **Physiologia Plantarum**, v.127, p.465-477, 2006.

LANGENSIEPEN, M.; FUCHS, M.; BERGAMASCHI, H.; MORESHET, S.; COHEN, Y.; WOLFF, P.; JUTZI, S.C.; COHEN, S.; ROSA, L.M.G.; LI, Y.; FRICKE, T. Quantifying the uncertainties of transpiration calculations with Penman-Monteith equation under different climate and optimum water supply conditions. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.149, p.1063-1072, 2009.

LARCHER, W. **Physiological plant ecology**. 3 ed. Berlin, Springer-Verlag, 2003.

LELES, P.S.S.; REIS, G.G.; REIS, M.G.F., MORAIS, E.J. Relações hídricas e crescimento de árvores de *Eucalyptus camaldulensis* e *Eucalyptus pellita* sob diferentes espaçamentos na região de cerrado. **Revista Árvore**, v.22, n.1, p.41-50, 1998.

LIMA, W.P. **Impacto Ambiental do eucalipto**. São Paulo: Universidade de São Paulo, 1996.

LÜTTSCHWAGER, D.; RUST, S.; WULF, M.; FORKERT, J.; HÜTTL, R.F. Tree canopy and herb layer transpiration in three Scots pine stands with different stand structures. **Annales des Sciences Forestières**, v.56, p.265-274. 1999.

MONTEITH, J.L. **Principles of Environmental Physics**. London: Edward Arnold, 1973.

MOORE, G.W.; BOND, B.J.; JONES, J.A.; PHILLIPS, N.; MEINZER, F.C. Structural and compositional controls on transpiration in 40- and 450-year-old riparian forests in western Oregon, USA. **Tree Physiology**, v.24, p.481-491, 2004.

PEARCY, R.W.; PFTISCH, W.A. Influence of sunflecks on the $\delta^{13}C$ of *Adenocaulon bicolor* plants occurring in contrasting forest understorey microsites. **Oecologia**, Heidelberg, v.86, p.457-462, 1991.

TATAGIBA, S.D.; PEZZOPANE, J.E.M.; REIS, E.F. Comportamento fisiológico de dois clones de *Eucalyptus* na época seca e chuvosa. **Cerne**, v.13, n.2, p.149-159, 2007.

TEIXEIRA FILHO, J.; DAMESIN, C.; RAMBAL, S.; JOFFRE, R. Retrieving leaf conductances from sap flows in a mixed Mediterranean woodland: a scaling exercise. **Annales des Sciences Forestières**, v.55, p.173-190, 1998.

WHITEHEAD, D.; BEADLE, C.L. Physiological regulation of productivity and water use in *Eucalyptus*: a review. **Forest Ecology and Management**, v.193, p.113-140, 2004.

Apêndice 1

TRANSPIRAÇÃO FOLIAR E CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA DE DOIS CLONES DE *Eucalyptus* SOB DIFERENTES CONDIÇÕES DE RADIAÇÃO GLOBAL E DISPONIBILIDADE HÍDRICA

Resumo. Muitos são os estudos realizados no sentido de quantificar a magnitude dos efeitos climáticos sobre o controle estomático nas trocas gasosas e na produtividade de *Eucalyptus*. Este trabalho foi conduzido na Faculdade de Engenharia Agrícola da Universidade Estadual de Campinas (FEAGRI/UNICAMP), São Paulo, Brasil e teve por objetivo a avaliação do comportamento da transpiração e condutância estomática de dois clones comerciais de *Eucalyptus* sp. na escala foliar, associada à radiação global e em diferentes disponibilidades hídricas. Para tanto, dados de transpiração (E) e condutância estomática (Gs) dos clones foram obtidas por porometria e associadas à radiação global registrada pela estação automática do Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas à Agricultura (CEPAGRI/UNICAMP) instalada no local de estudo. Os indivíduos encontravam-se sob a mesma faixa de potencial hídrico foliar antemanhã (0 a -3,0 MPa). Os resultados apontam diferenças de comportamento entre os clones avaliados, sendo que o clone C041 possui um maior controle da transpiração. O conhecimento da transpiração permitirá a elaboração de modelos de transpiração para essa cultura e o conhecimento do funcionamento de um importante componente de saída de água da bacia hidrográfica.

Palavras-chave: ecofisiologia vegetal, potencial hídrico foliar, trocas gasosas

1. Introdução

O eucalipto é uma espécie florestal nativa da Austrália e ilhas circunvizinhas, que em função de características como crescimento rápido e capacidade de resistir ao estresse hídrico tem sido introduzido em diversos países, dentre os quais o Brasil. Graças ao domínio tecnológico da silvicultura e às vantagens ambientais, as florestas plantadas brasileiras alcançam idade de corte para o eucalipto de 5 a 7 anos, contra períodos em torno de 50 anos em clima temperado.

Nos dias atuais, atrelada à busca da produção florestal, têm-se a preocupação com as questões ambientais. O conhecimento sobre a hidrologia e meteorologia de florestas plantadas vem atraindo atenção considerável de diversos pesquisadores nas últimas décadas.

Sabe-se que o crescimento e o desenvolvimento dos vegetais é consequência de vários processos fisiológicos controlados pelas condições ambientais e características genéticas de

cada espécie vegetal. Portanto, para melhor compreender o crescimento, o desenvolvimento e o impacto hidrológico de uma plantação de eucalipto, faz-se necessário conhecer os fatores que controlam o uso da água. Recentemente, empresas têm aumentado esforços no sentido de investigar a contribuição dos componentes do balanço hídrico na produtividade do eucalipto, com a necessidade de integrar os efeitos do clima e práticas de manejo na produção de madeira de florestas plantadas de *Eucalyptus*.

A ecofisiologia vegetal é a ciência que trata dos processos e das respostas vitais das plantas em função das mudanças nos fatores ambientais (Larcher, 2003). Portanto, estão envolvidos em diferentes níveis de organização o estudo descritivo das respostas dos organismos em relação às condições do ambiente e a análise das causas de seus correspondentes mecanismos fisiológicos. Embora muitas espécies de *Eucalyptus* sejam encontradas em condições secas, mudanças drásticas no status hídrico da planta podem ter influência no seu crescimento e fisiologia (Whitehead & Beadle, 2004). A disponibilidade de radiação solar é um dos fatores que mais limitam o crescimento e desenvolvimento das plantas. Toda energia necessária para a realização da fotossíntese, processo que transforma o CO₂ atmosférico em energia metabólica, é proveniente da radiação solar (Taiz & Zieger, 2004).

A transpiração é influenciada por diversos fatores tais como: clima, espécie, idade da floresta, solo, etc., e, por esta razão, trata-se de um processo mais difícil de ser mensurado. Para uma dada espécie, a transpiração depende da chamada resistência superficial, que é o produto da resistência estomatal pelo índice de área foliar (Roberts et al., 1992).

A resistência superficial, por sua vez, varia ao longo do dia, e de dia para dia (Stewart, 1981; Whitehead et al., 1981). Ferreira et al. (1999) observaram em seu estudo que as mudas de *E. citriodora* promoveram o fechamento rápido dos estômatos em condições de altas taxas para o déficit de pressão de vapor atmosférico e radiação, sendo que o potencial hídrico foliar apresentou-se como uma variável mais consistente para evidenciar as alterações fisiológicas. Pezzopane et al. (2002) avaliaram os aspectos ecofisiológicos de *Siparuna guianensis* localizadas em dossel aberto e no interior de uma floresta estacional semidecidual secundária no município de Viçosa-MG. Os autores constataram que para *Siparuna guianensis* as medições realizadas às 13 hs mostraram elevação de transpiração nos indivíduos localizados em dossel aberto devido ao aumento da radiação fotossinteticamente ativa neste horário.

Teixeira Filho (2005) conduziu em Campinas-SP, um experimento em cinco plantas de citros de mesma variedade (*Citrus sinensis* L. Osbeck) e observou que a transpiração foliar refletiu as variações tanto da radiação fotossinteticamente ativa foliar, da radiação incidente total, quanto do déficit de pressão de vapor saturado. Verificaram-se no outono as menores temperaturas do ar e umidades relativas e, em contrapartida, as menores transpirações foliares.

Desse modo, este estudo teve por objetivo a avaliação do comportamento da transpiração e condutância estomática de dois clones comerciais de *Eucalyptus* sp na escala foliar, associada à radiação global e em diferentes disponibilidades hídricas, como subsídio à modelagem ecofisiológica de bacias hidrográficas com florestas plantadas.

2. Material e Métodos

2.1. Caracterização da área de estudo

O estudo foi conduzido na área experimental da Faculdade de Engenharia Agrícola da Universidade Estadual de Campinas (FEAGRI/UNICAMP), localizada no município de Campinas, Estado de São Paulo, Brasil, entre as coordenadas geográficas de latitude 22°53'20"S e longitude 47°04'40" W de Greenwich. O clima pela classificação climática de Köppen é uma transição entre os tipos Cwa e Cfa, indicando clima tropical de altitude com inverno seco e verão úmido.

Para o estudo do comportamento ecofisiológico foram escolhidos indivíduos de dois clones comerciais de *Eucalyptus* sp., utilizados na cadeia de celulose e papel, identificados como clone C041 e P4295. Os indivíduos dos clones foram produzidos pelo método de miniestaquia em tubetes plásticos no viveiro florestal da empresa FIBRIA, em Jacareí, Estado de São Paulo, Brasil. Após atingir as condições de expedição para o campo, aproximadamente com 120 dias, os indivíduos foram transportados para a área experimental da FEAGRI/UNICAMP e transplantados para vasos de 100 dm³. Estes vasos apresentavam orifícios circulares em suas faces laterais e inferior, de modo a permitir melhor aeração das raízes e escoar o excesso de água. O substrato utilizado foi composto por vermiculita, fibra de côco e casca de arroz.

O estudo ecofisiológico teve início 120 dias após o plantio nos vasos e as medições de transpiração, condutância estomática e potencial hídrico foliar antemanhã se procederam em

três indivíduos de mesma idade para cada clone ao longo de 7 dias: 15 de fevereiro, 05 e 06 de março, 11 e 12 de abril, 27 e 28 de junho do ano de 2007.

2.2. Potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd})

Para o acompanhamento das disponibilidades hídricas no solo, foram realizadas medidas de potencial hídrico antemanhã (Ψ_{pd}) utilizando-se uma câmara de pressão de Scholander (Scholander et al., 1965), modelo 3035 (Soil Moisture Equipment Corp., USA) antes do nascer do sol, em folhas sadias totalmente expandidas. Segundo Chaves et al. (2004), o Ψ_{pd} mantém uma relação de equilíbrio com o potencial hídrico do substrato, em razão das baixas taxas de transpiração apresentadas pelas plantas durante a noite.

Para isso, coletaram-se simultaneamente, três ramos por indivíduo, os quais foram mantidos em potenciais hídricos diferentes, com a finalidade de obter condições de disponibilidades de água diferentes para o monitoramento dos valores de transpiração e condutância estomática. Para evitar a perda de água por transpiração, as folhas foram cortadas na inserção do pecíolo, envoltas em filme plástico e acondicionadas sob refrigeração, sendo imediatamente levadas ao Laboratório de Hidráulica da FEAGRI/UNICAMP, onde se procederam as medidas.

Esses dados foram agrupados em função de classes de Ψ_{pd} para simular as restrições de água no solo. Cinco classes de potencial foram definidas para melhor representar as condições de transpiração e condutância estomática dos indivíduos em vaso (-0,50 a -1,0 MPa, -1,01 a -1,50 MPa, -1,51 a -2,0 MPa, -2,01 a -2,50 MPa e -2,51 a -3,0 MPa).

2.3. Transpiração (E) e condutância estomática (Gs)

As medições do comportamento da transpiração (E) e condutância estomática (Gs) dos clones de *Eucalyptus* sp. foram realizadas na escala foliar no período de fevereiro à junho de 2007, com auxílio do porômetro de difusão de estado estacionário, modelo LI-1600 da LICOR. Para tanto, escolheram-se para cada indivíduo três folhas sadias e totalmente expandidas, localizadas no terço médio da copa, expostas à radiação solar por todo período de avaliação. As leituras se procederam em intervalos horários ao longo do dia, no período das 7 às 17 horas.

2.4. Fatores do Clima

Para avaliação do comportamento da E e Gs dos dois clones em diferentes condições climáticas, definiu-se trabalhar em três estações do ano: verão (caracterizado pelos meses de fevereiro e março), outono (abril) e inverno (junho).

No Brasil, a estação do verão inicia-se no solstício de 21 de dezembro. De acordo com registros de 20 anos da estação meteorológica da FEAGRI/UNICAMP, o verão neste local apresenta temperaturas elevadas até março, com média das máximas em 29,7°C e médias das mínimas de 19,5°C em março. A temperatura mais baixa registrada do verão foi de 11,6°C e a mais alta de 36,9°C. É a estação mais chuvosa, com totais entre 195 a 269 mm/mês e entre 13 e 17 dias com chuvas. Por esse motivo, o verão é caracterizado por dias encobertos e umidade do ar elevada. Na entrada dessa estação os dias são os mais longos do ano, com cerca de 13,5 horas, e ao final, entrada do outono, os dias passam a ter aproximadamente 12 horas de duração. A temperatura média para o outono na área de estudo é de 21,4°C, com média máxima de 28,7°C e média mínima de 14,2°C, chuva média de 60 mm e umidade relativa do ar de 46%. O inverno ocorre no solstício de 22 de junho, caracterizado por temperaturas amenas, com média das máximas de 25°C e das mínimas com 12°C. A temperatura mais baixa do inverno foi observada em 1918 (-1,5°C) e a mais alta em 1895 (35,9°C). O inverno é caracterizado não por dias frios continuamente, mas por ondas de frio, que persistem por 3 a 4 dias, intercaladas por períodos de temperaturas mais elevadas. O céu permanece claro a ligeiramente encoberto na maior parte dos dias. As chuvas diminuem nesta estação e a média é de cerca de 40 mm/mês em 4 a 5 dias. A umidade do ar também decresce e registra valores inferiores a 40%, aumentando a probabilidade de focos de fogo e o teor de poluentes na atmosfera.

As características climáticas específicas dos dias de medição também foram obtidas da estação meteorológica do CEPAGRI/UNICAMP, localizada a 100 metros dos clones monitorados. A radiação solar global (Rg) neste período foi obtida a partir da estação climática automática Campbell Scientific Inc, USA., que registrou dados em intervalos de 10 minutos ao longo dos dias.

2.5. Análises Estatísticas

O comportamento entre os clones C041 e P4295, em função da E, Gs, Ψ_{pd} e Rg foram submetidos à análise de variância e, quando significativas, as médias foram comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade, utilizando *software* Minitab 14.0.

2.6. Relação entre E, Gs, Rg e Ψ_{pd}

Com o auxílio do *software* Minitab 14.0, foram elaborados modelos de regressão que pudessem melhor explicar a E e Gs em função da disponibilidade energética (Rg) por classe de Ψ_{pd} para cada clone. Com a curva de resposta dos modelos, foi possível definir o ponto de saturação lumínica para cada situação.

3. Resultados

3.1. Caracterização climática

Na Figura 1 é apresentada a Rg em função da hora solar local e o dia de estudo. Para os dias de medição, a Rg apresentou um padrão bem definido, com valores máximos entre 12:00 e 13:00 h. Observa-se ainda a distinção das estações do ano, com a diminuição da quantidade de energia ao longo dos dias de avaliação. Os maiores valores de Rg foram obtidos nos dias 15 de fevereiro, 5 e 6 de março de 2007, onde os valores máximos ($R_{g_{max}}$) para estes dias foi de aproximadamente 850 W m^{-2} . Na região de Campinas, este período é caracterizado por altos índices de radiação, dias longos e quentes. Tem-se nos dias 11 e 12 de abril de 2007 dias mais curtos e com temperaturas amenas típicas do outono tropical, onde a $R_{g_{max}}$ registrada foi de 823 W m^{-2} . Já em 27 e 28 de junho, início de inverno, a $R_{g_{max}}$ observada foi de 637 W m^{-2} , a menor dentre os dias analisados.

Ao longo dos dias de estudo (Quadro 1), os meses de fevereiro e março apresentaram os maiores valores de $R_{g_{total}}$, com média de 5.924 W m^{-2} , ao passo que no mês de junho, o $R_{g_{total}}$ foi menor em aproximadamente 45% (média de 3.280 W m^{-2}).

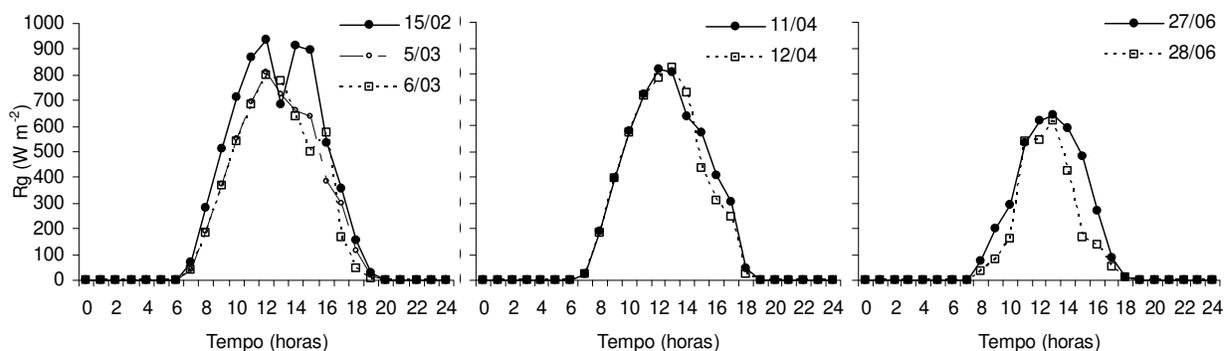


Figura 1. Curso diário da radiação global (R_g) no campo experimental da FEAGRI/UNICAMP nos 7 dias de avaliação. Fevereiro a junho, 2007.

Quadro 1. Radiação global total ($R_{g_{total}}$) por dia de avaliação, FEAGRI/UNICAMP. Fevereiro a junho, 2007.

Dia	$R_{g_{total}}$ ($W m^{-2}$)
15/02/2007	6.952
05/03/2007	5.500
06/03/2007	5.322
11/04/2007	5.488
12/04/2007	5.237
27/06/2007	3.787
28/06/2007	2.772

3.2. Curso diário da E e G_s

As Figuras 2 e 3 apresentam o comportamento diário da E e G_s para os clones P4295 e C041, respectivamente, em diferentes níveis de Ψ_{pd} . Observa-se que a E acompanhou a G_s em várias situações. Os maiores valores de E ocorreram no início da manhã, com declínio ao decorrer do dia, podendo, em alguns casos, se elevar ao final do período solar. Para $\Psi_{pd} \geq -1,0$ MPa, foram observados para o clone P4295 os maiores fluxos de transpiração (E_{max}) e condutância estomática ($G_{s_{max}}$), obtendo-se valores até 100% maiores para este clone quando comparado ao clone C041. Cabe destacar o dia 28 de Junho (Figuras 2k e 3k) que mostra o comportamento dos dois clones sob a mesma condição de Ψ_{pd} (-0,6 MPa). O clone P4295 apresentou valor de E_{max} próximo de $4,6 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ às 12:00 h, ao passo que, o clone C041 apresentou E_{max} de $2,4 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ às 15:00 h. No entanto, a $G_{s_{max}}$ foi observada em momentos diferentes da E_{max} , para este mesmo dia. Para o clone P4295, $G_{s_{max}}$ ocorreu com $0,3 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ às 10:00 h, enquanto que para o clone C041, a $0,1 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ às 8:00 h. Ainda para esta mesma faixa de Ψ_{pd} , situação semelhante pode ser visualizada no dia 27 de Junho (Figuras 2i e 3i), onde o clone P4295 ($\Psi_{pd} = -0,5$ MPa) atinge a E_{max} às 13:00 h e o clone C041

($\Psi_{pd} = -0,6$ MPa) às 15:00 h, com valores de 5,6 e 3,1 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente. Ao mesmo tempo, a $G_{s_{max}}$ permanece nos mesmos horários do dia 28 de junho, entretanto, com 0,4 e 0,2 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivamente para clone P4295 e clone C041. A maior E_{max} para o clone P4295 foi observada no dia 5 de março (Figura 2c) às 13:00 h com 7,4 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e para o clone C041, no dia 6 de março (Figura 3c) com 5,8 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, também às 13:00 h. Contudo, observou-se que a $G_{s_{max}}$ para ambos foi de 0,3 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ocorridos também no início da manhã. Vale ressaltar que mesmo sendo as avaliações em dias diferentes, os valores de R_g foram semelhantes (Figura 1 e Quadro 1).

Quando o Ψ_{pd} encontrou-se próximo de -2,0 MPa, os valores de E_{max} para os clones P4295 e C041 apresentaram-se muito próximos. Esse foi o caso dos dias 5 (clone P4295 = -1,9 MPa) e 6 de Março (clone C041 = -1,7 MPa), onde a E_{max} foi obtida no início da manhã, com 2,8 e 2,7 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para P4295 e C041, respectivamente. A menor E_{max} foi de 0,5 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (clone P4295 em 15 de fevereiro e 5 de março de 2007 e clone C041 em 15 de fevereiro) quando o Ψ_{pd} encontrava-se próximo de -2,4 MPa.

O Quadro 2 permite visualizar a relação diretamente proporcional da transpiração integral (E_{total}) e condutância média diária ($G_{s_{med}}$) com o Ψ_{pd} . A maior E_{total} foi observada para o clone P4295 no dia 5 de março de 2007, quando este encontrava-se sob $\Psi_{pd} = -0,9$ MPa, totalizando 54,9 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{dia}^{-1}$. Para o clone C041, este total foi observado em 6 de março de 2007, quando em $\Psi_{pd} = -1,1$ MPa, com 48,8 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{dia}^{-1}$. O menor valor de E_{total} foi obtido para o clone C041, nos dias 15 de fevereiro e 6 de março a $\Psi_{pd} = -3,0$ MPa. Interessante observar a E_{total} nos dias 15 de fevereiro e 5 de março para o clone P4295. Nestes dias, o clone apresentou 2 situações semelhantes de Ψ_{pd} , -1,2 e -1,3 MPa. Contudo, a E_{total} para a condição hídrica mais confortável ($\Psi_{pd} = -1,2$ MPa), apresentou valor inferior (34,6 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{dia}^{-1}$) ao dia 5 de Março (39,9 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{dia}^{-1}$). Ainda no dia 28 de Junho, tem-se o clone P4295 com $\Psi_{pd} = 1,1$ MPa, registrando E_{total} de 9,9 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{dia}^{-1}$, aproximadamente 75% inferior aos valores acima. Esse fato pode estar associado às características climáticas dos respectivos dias, onde ao verificar o Quadro 1, o dia 15 de fevereiro, seguido do dia 28 de Junho apresentaram decréscimo da quantidade de radiação incidente. Não diferente, pode-se observar o mesmo comportamento para o clone C041 nos dias 6 de março (Figura 3c) e 27 de junho (Figura 3i) nos Ψ_{pd} de -1,1 e -1,0 MPa, respectivamente.

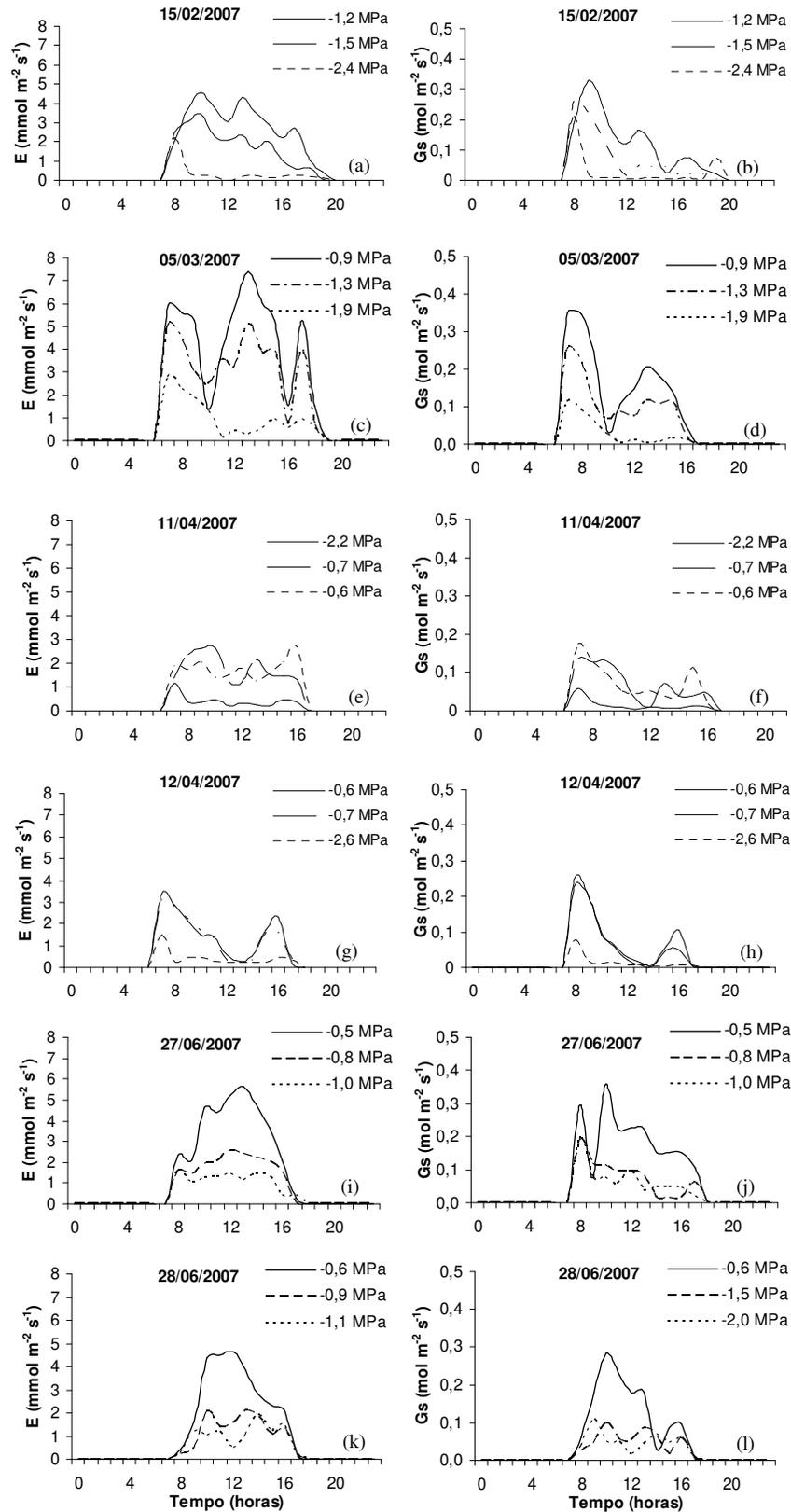


Figura 2. Curso diurno da transpiração (E) e condutância estomática (Gs) em diferentes potenciais hídricos antemanhã (Ψ_{pd}) para o clone P4295. Campinas-SP-Brasil, fevereiro a junho de 2007.

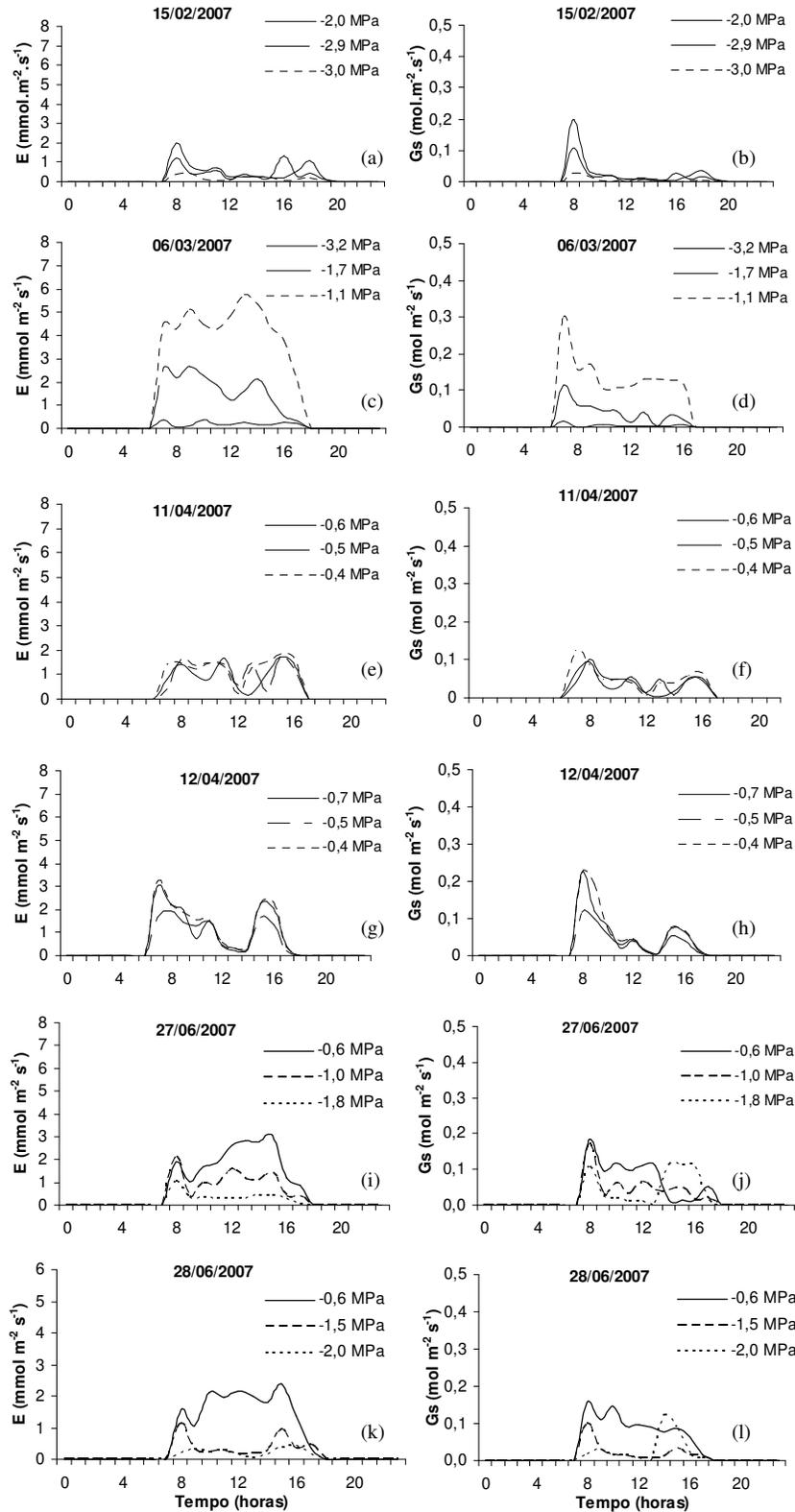


Figura 3. Curso diurno da transpiração (E) e condutância estomática (Gs) em diferentes potenciais hídricos antemanhã (Ψ_{pd}) para o clone C041. Campinas-SP-Brasil, fevereiro a junho de 2007.

Quadro 2. Transpiração integral diária (E_{total}) e condutância média diária ($G_{s_{med}}$) para três indivíduos dos clones C041 e P4295 nos dias de avaliação. FEAGRI/UNICAMP, fevereiro a junho 2007.

Data	Clone	Ψ_{pd} (MPa)	E_{total} ($mmol\ m^{-2}\ s^{-1}\ dia^{-1}$)	$G_{s_{med}}$ ($mol\ m^{-2}\ s^{-1}\ dia^{-1}$)
15 Fevereiro 2007	C041	- 2,0	7,1	0,03
		- 2,9	5,8	0,02
		- 3,0	2,3	0,01
	P4295	- 1,2	34,6	0,13
		- 1,5	21,6	0,08
		- 2,4	4,5	0,03
5 Março 2007	P4295	- 0,9	54,9	0,16
		- 1,3	39,9	0,11
		- 1,9	12,5	0,03
6 Março 2007	C041	- 1,1	48,8	0,13
		- 1,7	18,8	0,04
		- 3,0	2,3	0,00
11 Abril 2007	C041	- 0,5	13,5	0,06
		- 0,5	11,7	0,05
		- 0,6	10,5	0,04
	P4295	- 0,6	18,0	0,08
		- 0,7	17,9	0,07
		- 2,2	4,2	0,02
12 Abril 2007	C042	- 0,4	16,2	0,07
		- 0,5	12,3	0,05
		- 0,7	15,1	0,07
	P4295	- 0,6	16,9	0,08
		- 0,7	15,9	0,07
		- 2,6	4,71	0,02
27 Junho 2007	C041	- 0,6	19,8	0,08
		- 1,0	10,3	0,05
		- 1,8	3,7	0,05
	P4295	- 0,5	35,2	0,20
		- 0,8	18,0	0,08
		- 1,0	11,4	0,07
28 Junho 2007	C041	- 0,6	16,8	0,09
		- 1,5	4,3	0,03
		- 2,0	2,4	0,02
	P4295	- 0,6	26,9	0,13
		- 0,9	12,3	0,05
		- 1,1	9,9	0,05

A $G_{s_{med}}$ acompanhou o declínio do Ψ_{pd} , obtendo-se até valores nulos, como por exemplo, no dia 6 de março. Para a $G_{s_{med}}$, o valor máximo foi obtido em 0,20 e 0,13 $mol\ m^{-2}\ s^{-1}\ dia^{-1}$ para o clone P4295 e C041, respectivamente.

3.3. Relação entre Ψ_{pd} , E_{total} , $G_{s_{total}}$ e Rg_{total}

O potencial hídrico foliar antemanhã variou significativamente por dia de avaliação e clone, obtendo-se situações que variaram de -0,5 a -3,0 MPa.

Para melhor compreender a interdependência entre as variáveis fisiológicas (E e G_s), Ψ_{pd} e Rg , foi estabelecida uma razão entre a E_{total} e $G_{s_{total}}$ dos valores horários observados e a Rg_{total} do respectivo dia de avaliação dentro de cada classe de Ψ_{pd} . Com essa razão média, buscou-se excluir a influência da variação do gradiente de concentração de água e Rn_{total} e dessa forma, caracterizar as diferenças de comportamento de difusão em função somente da estrutura e da fisiologia dos clones avaliados. Desse modo, E_{total}/Rg_{total} assim como a $G_{s_{total}}/Rg_{total}$ variaram em função do clone e Ψ_{pd} . Os indivíduos com menor Ψ_{pd} apresentaram menores taxas de trocas gasosas (Figura 4), o que reforça a padrão de comportamento verificado nas Figuras 2 e 3 e Quadro 1. Para ambos os clones, obteve-se uma correlação positiva entre o potencial hídrico foliar antemanhã e E_{total}/Rg_{total} ($r = 0,66$ e $r = 0,83$ e, clone C041 e P4295, respectivamente). A razão média $G_{s_{total}}/Rg_{total}$ também mostrou correlação positiva com o Ψ_{pd} ($r = 0,91$ para ambos os clones).

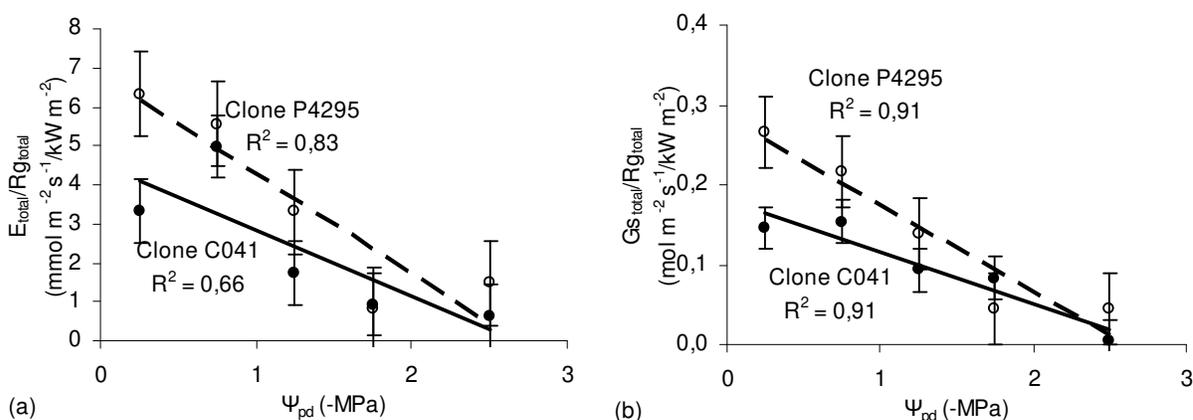


Figura 4. Relação entre E_{total}/Rg_{total} (a) e $G_{s_{total}}/Rg_{total}$ (b) por centro de classe de (Ψ_{pd}) para os clones. ($P < 0,05$). Campo experimental, FEAGRI/UNICAMP, fevereiro a junho, 2007. Média \pm erro padrão.

Como pode ser visualizado no Quadro 3, para E_{total}/Rg_{total} , os dois clones são estatisticamente diferentes apenas na faixa de -0,5 a -1,0 MPa. Contudo, não houve diferença estatística entre os clones para $G_{s_{total}}/Rg_{total}$ em qualquer que fosse a faixa de Ψ_{pd} . Este fato pode estar relacionado a não representatividade do número de observações.

Quadro 3. Média \pm erro padrão da E_{total}/Rg_{total} e Gs_{total}/Rg_{total} para os clones C041 e P4295 cultivados em vaso em diferentes classes de Ψ_{pd} . Fevereiro a Junho de 2007.

Ψ_{pd} (MPa)	E_{total}/Rg_{total} ($mmol\ m^{-2}\ s^{-1}/kW\ m^{-2}$)		Gs_{total}/Rg_{total} ($mol\ m^{-2}\ s^{-1}/kW\ m^{-2}$)	
	Clone C041	Clone P4295	Clone C041	Clone P4295
-0,5 a -1,0	3,5 \pm 0,5 *	6,5 \pm 1,1 *	0,15 \pm 0,03 ^{ns}	0,26 \pm 0,05 ^{ns}
-1,01 a -1,5	5,0 \pm 1,7 ^{ns}	5,5 \pm 0,9 ^{ns}	0,15 \pm 0,01 ^{ns}	0,22 \pm 0,01 ^{ns}
-1,51 a -2,0	1,8 \pm 0,5 ^{ns}	3,3 \pm 0,5 ^{ns}	0,09 \pm 0,01 ^{ns}	0,14 \pm 0,0 ^{ns}
-2,01 a -2,5	0,9 \pm 0,08 ^{ns}	0,9 \pm 0,03 ^{ns}	0,08 \pm 0,02 ^{ns}	0,04 \pm 0,01 ^{ns}
-2,51 a -3,0	0,6 \pm 0,2 ^{ns}	1,5 \pm 0,6 ^{ns}	0,00 \pm 0,01 ^{ns}	0,04 \pm 0,01 ^{ns}

* = diferença significativa à 5% de probabilidade, ns = diferença não significativa

3.4. Relações entre E, Gs, Rg e Ψ_{pd}

É evidente a correlação entre o mecanismo de E e Gs com Rg e Ψ_{pd} . Para ambos os clones, a E e a Gs são impulsionadas pelo incremento da Rg e apresentam os maiores valores quando a água disponível no solo está mais facilmente acessível às raízes para sua absorção.

Na comparação do efeito da Rg sobre a E e Gs, a Figura 5 registra que a amplitude de resposta entre os clones diminui com a restrição de água, dificultando até mesmo a separação gráfica das curvas, o que reforça as análises apresentadas no Quadro 3. No entanto, nesta mesma Figura, observa-se que o clone P4295 apresenta pontos de saturação lumínica superiores ao clone C041 (Quadro 4), com exceção das faixas de -1,01 a -1,50 e -2,51 a -3,0 MPa, onde a E do clone C041 é impulsionada por maiores níveis de Rg. No intervalo de -0,5 a -1,5 MPa, os clones apresentaram um mesmo padrão de resposta da E em função da Rg, no entanto, diferentes em amplitude.

Com relação à Gs, o Quadro 5 mostra que o clone C041 mantém o ponto de saturação lumínica na média de $587\ W\ m^{-2}$ no intervalo de $-1,01 \geq \Psi_{pd} \geq -2,0$ MPa. Outra ocorrência interessante é no intervalo de -1,51 a -3,0 MPa, onde verifica-se que ambos clones possuem respostas semelhantes, não somente da Gs, mas também da E, dificultando até mesmo a distinção gráfica entre as curvas.

Quadro 4. Modelo de regressão para simular a transpiração (E) em função da radiação global (Rg) e ponto de saturação lumínica para os clones C041 e P4295.

Ψ_{pd} (MPa)	Clone	Modelo de regressão	Ponto de saturação (W m ⁻²)
-0,5 a -1,0	C041	$E = -0,000011 * Rg^2 + 0,0097 * Rg$	434
	P4295	$E = -0,000013 * Rg^2 + 0,0120 * Rg$	464
-1,01 a -1,5	C041	$E = -0,0000084 * Rg^2 + 0,0099 * Rg$	589
	P4295	$E = -0,00000508 * Rg^2 + 0,0058 * Rg$	574
-1,51 a -2,0	C041	$E = -0,0000072 * Rg^2 + 0,0085 * Rg$	586
	P4295	$E = -0,0000044 * Rg^2 + 0,0064 * Rg$	730
-2,01 a -2,5	C041	$E = -0,0000036 * Rg^2 + 0,0035 * Rg$	476
	P4295	$E = -0,0000013 * Rg^2 + 0,0014 * Rg$	533
-2,51 a -3,0	C041	$E = -0,0000007 * Rg^2 + 0,0012 * Rg$	858
	P4295	$E = -0,000002 * Rg^2 + 0,0020 * Rg$	513

Quadro 5. Modelo de regressão para simular a condutância estomática (Gs) em função da radiação global (Rg) e ponto de saturação lumínica para os clones C041 e P4295.

Ψ_{pd} (MPa)	Clone	Modelo de regressão	Ponto de saturação (W m ⁻²)
-0,5 a -1,0	C041	$Gs = -0,0000005 * Rg^2 + 0,0004 * Rg$	421
	P4295	$Gs = -0,000001 * Rg^2 + 0,0006 * Rg$	320
-1,01 a -1,5	C041	$Gs = -0,0000005 * Rg^2 + 0,0005 * Rg$	452
	P4295	$Gs = -0,0000007 * Rg^2 + 0,0006 * Rg$	419
-1,51 a -2,0	C041	$Gs = -0,0000004 * Rg^2 + 0,0003 * Rg$	394
	P4295	$Gs = -0,00000038 * Rg^2 + 0,0004 * Rg$	514
-2,01 a -2,5	C041	$Gs = -0,0000002 * Rg^2 + 0,0002 * Rg$	429
	P4295	$Gs = -0,00000016 * Rg^2 + 0,0001 * Rg$	426
-2,51 a -3,0	C041	$Gs = -0,00000009 * Rg^2 + 0,00009 * Rg$	499
	P4295	$Gs = -0,0000001 * Rg^2 + 0,0001 * Rg$	541

4. Discussão

O potencial hídrico foliar reflete as condições da dinâmica do processo de transporte no sistema solo-planta-atmosfera, constituindo o principal componente responsável pelo fluxo de água na planta. Desse modo, verificou-se para os dois clones reduções significativas de E e Gs conforme a restrição de água foi imposta. Os resultados apresentados para o potencial hídrico foliar antemanhã estiveram dentro da faixa de estudo de outros trabalhos. Lima (1996) e Chaves et al. (2004), trabalhando com mudas de espécies de *Eucalyptus* spp. sob estresse hídrico, encontraram valores variando de -0,30 MPa a -2,1 MPa. Poni et al. (2008) observaram que, em videiras na Itália, o Ψ_{pd} dos indivíduos submetidos a uma certa restrição de água apresentaram valores de -0,28 a -0,37 MPa, sendo estes, significativamente menores quando comparados aos indivíduos sob excedente hídrico. Na Austrália, O'Grady et al. (2008)

também encontraram alta correlação da transpiração e condutância da copa máxima média com o potencial hídrico foliar antemanhã em *Eucalyptus globulus*. Os valores de E e Gs obtidos neste estudo condizem com Ferreira et al. (1999), Lima et al. (2003), Chaves et al. (2004), Tatagiba et al. (2007) e Carneiro et al. (2008).

De acordo com Lima (1996), para plantas que crescem em condições de estresse hídrico moderado, ou mesmo em condições de estação seca do ano, o efeito combinado de vários fatores influem na E e Gs, assim como seus efeitos interativos, resultam em geral na ocorrência de um padrão diurno de variação da E e Gs, como o observado na maioria das situações apresentadas nas Figuras 2 e 3. Este padrão diário caracteriza-se pela ocorrência de valores máximos da Gs no início da manhã e ao final da tarde, com uma característica de diminuição ao redor do meio-dia. Em condições de déficit hídrico mais severo, a abertura estomática máxima ocorre apenas no início da manhã, fechando-se ao meio-dia e reabrindo ligeiramente durante a tarde. De acordo com Tenhunen et al. (1987), esse padrão característico de trocas gasosas pelas folhas têm sido observado em uma quantidade considerável de espécies vegetais e bem difundido em espécies florestais tropicais, neste caso, independentemente da disponibilidade de água no solo (Medina, 1983).

Assim como relatado por Costa e Marengo (2007), as oscilações diurnas em E e Gs estão de acordo com Passos et al. (2005) que em *Cocus nucifera* (L.) observaram que os valores de Gs foram maiores nos horários da manhã, o que sugere um efeito do potencial hídrico na condutância estomática. Os resultados deste trabalho também concordam com os relatados por Ferreira et al. (1999) que, em *Eucalyptus citriodora* (Hook), observaram que os maiores valores de condutância estomática ocorrem quando a radiação solar é máxima e o potencial hídrico da folha ainda não atingiu os valores mínimos passíveis de induzir o fechamento estomático. Paralelamente, Cascardo et al. (1993) também constataram que a condutância estomática da seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell.) é máxima quando o teor de água da folha é alto, o que ocorre nas primeiras horas da manhã. O excesso de radiação absorvido pela planta promove um aumento de sua temperatura, proporcionando um incremento no fluxo transpiratório. Quando esse fluxo for maior que o fluxo hídrico da folha, ocorre o fechamento dos estômatos, a fim de evitar que a planta entre em déficit hídrico, o que caracteriza um efeito negativo da radiação na transpiração e na fotossíntese (Taiz & Zieger, 2004).

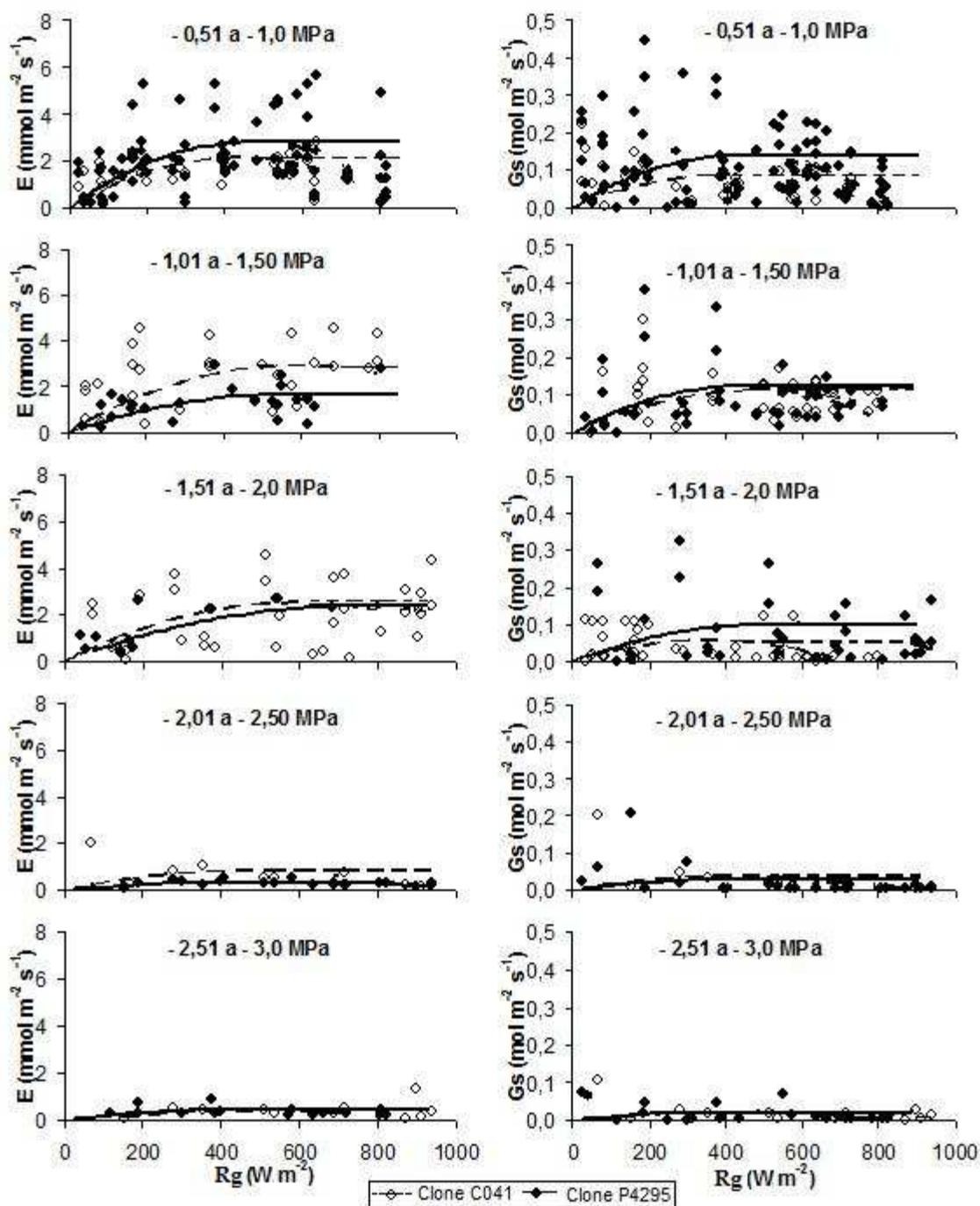


Figura 5. Relação entre transpiração (E), condutância estomática (Gs), radiação global (Rg) e potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}) para os clones C041 e P4295. Fevereiro a Junho de 2007.

Como diagnosticado no Quadro 2 e Figura 4, o clone P4295 apresentou as maiores taxas de E e Gs em resposta à Rg, principalmente em $\Psi_{pd} \geq -1,5$ MPa, indicando que as

atividades fisiológicas são mais bem relacionadas com a R_g quando comparado ao clone C041. Por outro lado, o clone C041 aparenta ser um clone mais conservador, com maior controle das taxas de trocas gasosas, ou seja, menor perda de água, embora somente tenha sido observado diferença estatística entre os clones nos fluxos de transpiração e no intervalo $-0,5 \geq \Psi_{pd} \geq -1,0$ MPa (Quadro 3). Este comportamento pode estar relacionado à uma estratégia genética do clone C041 de fuga à seca. Espécies tolerantes à seca apresentam uma tolerância plasmática abaixo do potencial total de água e freqüentemente abaixo do potencial osmótico. No entanto, espécies com características de fuga à seca apresentam a faculdade de ultrapassar períodos críticos de déficit hídrico sem necessariamente reduzir significativamente o potencial de água, faculdade esta alcançada por diversos mecanismos, tais como sistema radicular profundo, eficiente controle estomático da transpiração, derrama das folhas, dentre outros (Medina, 1993; Lima et al., 2003). Dessa forma, nas espécies dotadas de ajuste estomático, as perdas de água são reduzidas, mas não evitadas, pelo fechamento parcial dos estômatos à medida que o déficit hídrico se desenvolve, o qual pode atingir valores elevados. Ainda, como os estômatos permanecem parcialmente abertos, a assimilação de gás carbônico não cessa, especialmente de manhã cedo e no final da tarde, quando o déficit de saturação é baixo e a eficiência do uso da água é alto.

5. Conclusões

Os maiores fluxos de transpiração e condutância estomática foram observados no verão, onde também ocorreram os maiores índices de radiação global nos grupos de mesmo potencial hídrico foliar antemanhã. O clone P4295 apresentou um maior decréscimo da relação da transpiração e condutância estomática por unidade de radiação ($E_{total}/R_{g_{total}}$ e $G_{s_{total}}/R_{g_{total}}$, respectivamente) e os valores foram sistematicamente superiores ao do clone C041. Entretanto, estatisticamente, os valores da relação $E_{total}/R_{g_{total}}$ mostraram-se diferentes somente em potenciais hídricos antemanhã $< -1,0$ MPa e semelhantes na condutância estomática/ $R_{g_{total}}$ em qualquer situação hídrica. Os modelos de regressão mostraram que os fluxos de transpiração do clone P4295 possuem saturação lumínica superiores ao clone C041 em potenciais hídricos $< -1,0$ MPa e entre $-1,51$ a $-2,50$ MPa, indicando ser mais sensível à radiação global sob essas condições. Os clones apresentaram comportamentos distintos em algumas condições de radiação global e potencial hídrico foliar antemanhã.

6. Referências Bibliográficas

CARNEIRO, R.L.C.; RIBEIRO, A.; HUAMAN, C.A.M.; LEITE, F. P.; SEDIYAMA, G.C.; NEVES, J.C.L. Consumo de água em plantios de eucalipto: parte 1 determinação da condutância estomática em tratamentos irrigado e não-irrigado. **Revista Árvore**, v.32, n.1, p. 1-10, 2008.

CASCARDO, J.C.M.; OLIVEIRA, L.E.M.; SOARES, A.M. Disponibilidade de água e doses de gesso agrícola nas relações hídricas da seringueira. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v.5, p.31-34, 1993.

CHAVES, J.H.; REIS, G.G.; REIS, M.G.G.; NEVES, J.C.L.; PEZZOPANE, J.E.M.; POLLI, H.Q. Seleção precoce de clones de eucalipto para ambientes com disponibilidade diferenciada de água no solo: relações hídricas de plantas em tubetes. **Revista Árvore**, v.28, n.3, p.333-341, 2004.

COSTA, G.F.; MARENCO, R.A. Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). **Acta Amazônica**, v.37, n.2, p.229-234, 2007.

FERREIRA, C.A.G.; DAVIDE, A.C.; CARVALHO, L.R. Relações hídricas em mudas de *Eucalyptus citriodora* Hook., em tubetes, aclimatadas por tratamentos hídricos. **CERNE**, v.5, n.2, p.95-104, 1999.

LARCHER, W. **Physiological plant ecology**. 3 ed. Berlin: Springer-Verlag, 2003. 513p.

LIMA, W.P. **Impacto Ambiental do eucalipto**. São Paulo: Universidade de São Paulo, 1996. 301p.

LIMA, W.P.; JARVIS, P.; RHIZOPOULOU, S. Stomatal responses of *Eucalyptus* species to elevated CO₂ concentration and drought stress. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v.60, n.2, p.231-238, 2003.

MEDINA, E. Adaptations of tropical trees to moisture stress. In.: GOLLEY, F.B. (ed.). **Tropical Rain Forest Ecosystems: Structure and Function**. Elsevier, p.225-237, 1993.

O'GRADY, A.P.; WORLEDGE, D.; BATTAGLIA, M. Constraints on transpiration of *Eucalyptus globulus* in southern Tasmania, Australia. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.148, p.453-465, 2008.

PASSOS, C.D.; PASSOS, E.E.M.; PRADO, C.H.B.A. Comportamento sazonal do potencial hídrico e das trocas gasosas de quatro variedades de coqueiro-anão. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v.27, n.2, p.248-254, 2005.

PEZZOPANE, J.E.M.; REIS, G.G., REIS, M.G.F., HIGUCHI, P.H., POLLI, H.Q. Ecophysiological characterization of some tree species in a secondary seasonal semidecidual

forest in the domain of the Atlantic Forest. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v.10, n.2, p.273-281, 2002.

PONI, S.; BERNIZZONI, F.; CIVARDI, S.; GATII, M.;PORRO, D.; CAMIN, F. Performance and water-use-efficiency (single-leaf vs. Whole-canopy) of well-watered and half-stressed split-root Lambrusco grapevines grown in Po Valley (Italy). **Agriculture Ecosystem and Environment**. 2008.

ROBERTS, J.M.; ROSIER, P.T.W.; SRINIVASA MURTHY, K.V. Physiological studies in young eucalypts stands in Southern India and their use in estimating forest transpiration. In: CALDER, I.R.; HALL, R.L.; ADLARD, P.G (Ed.). **Growth and water use of forest plantations**. Chichester: John Wiley & Sons, 1992. p.226-243.

SCHOLANDER, P.F.; HAMMEL, H.T.; BRASDTREET, E.D.; HEMMINGSEN, E.A. Sap pressure in vascular plants. **Science**, v.148, p.339-346, 1965.

STEWART, J .B. Evaporation from forest. XVII IUFRO World Congress, **Proceedings**. Japan, 1981. p.130-138.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 3. ed. Porto Alegre: Artemed, 2004. 719p.

TATAGIBA, S.D.; PEZZOPANE, J.E.M.; REIS, E.F.; DARDENGO, M.C.J.D.; EFFGEN, T.A.M. Comportamento fisiológico de dois clones de *Eucalyptus* na época seca e chuvosa. **Cerne**, v.13, n.2, p.149-159, 2007.

TEIXEIRA FILHO, A. J. **Fluxos de água em espécies de citrus (*Citrus sinensis* L. Osbeck – Laranja Pêra)**. 2005. 322f. Tese (Doutorado em Engenharia Agrícola) - Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Campinas, SP, 2005.

TENHUNEN, J.D.; PEARCY, R.W.; LARANCE, O.L. Diurnal variation in leaf conductance gas exchange in natural environments. In: ZEIGER, E., FARQUHAR, G; COWAN, I (Ed.). **Stomatal function**. Stanford: Stanford University Press, 1987. p.323-351.

WHITEHEAD, D.; BEADLE, C.L. Physiological regulation of productivity and water use in *Eucalyptus*: a review. **Forest Ecology and Management**, v.193, p.113-140, 2004.

WHITEHEAD, D.; OKALI, D.U.U.; FASEHUN, F.E. Stomatal response to environmental variables in two tropical forest species during the dry season in Nigeria. **Journal of Applied Ecology**, v.18, p.571-87, 1981.

Apêndice 2

EFEITO DAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS NO COMPORTAMENTO ECOFISIOLÓGICO DE DOIS CLONES DE *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla* CULTIVADOS EM VASO SOB DIFERENTES REGIMES HÍDRICOS

Resumo. O crescimento e o desenvolvimento dos vegetais é consequência de vários processos fisiológicos controlados pelas condições ambientais e características genéticas de cada espécie vegetal. Portanto, para melhor compreender o crescimento, o desenvolvimento e o impacto hidrológico de uma plantação de eucalipto, faz-se necessário conhecer os fatores que controlam o uso da água. Neste sentido, o objetivo deste estudo foi caracterizar o comportamento ecofisiológico (transpiração e condutância estomática) de dois clones de eucalipto cultivados em vaso, em função de variáveis ambientais e em diferentes disponibilidades hídricas. O estudo foi conduzido na Faculdade de Engenharia Agrícola da Universidade Estadual de Campinas (FEAGRI/UNICAMP), São Paulo, Brasil. Dados de transpiração (E) e condutância estomática (Gs) foram obtidos por porometria pelo uso de um analisador de gás infravermelho e associadas às variáveis ambientais locais radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf) e déficit de pressão de vapor atmosfera (DPV), sendo este último, registrado pela estação automática do Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas à Agricultura (CEPAGRI/UNICAMP) instalada no local de estudo. Os indivíduos encontravam-se sob a mesma faixa de potencial hídrico foliar antemanhã (0 a -3,0 MPa). Os resultados mostraram que as variáveis ambientais assim como a quantidade de água disponível no solo são fatores diretamente relacionados ao comportamento fisiológico dos indivíduos monitorados, e por sua vez, à produtividade florestal. Na comparação entre os clones, o clone C041 apresentou-se ideal para ambientes com maior incidência de radiação e de clima úmido, ao passo que o clone P4295 mostrou-se melhor adaptado à ambientes com menor intensidade de radiação e clima seco. As informações obtidas servirão como subsídio à modelagem ecofisiológica de bacias hidrográficas com florestas plantadas.

Palavras-chave: transpiração, condutância estomática, radiação fotossinteticamente ativa, déficit de pressão de vapor

1. Introdução

O Brasil se destaca no cenário mundial por possuir excelente desempenho no setor florestal, fruto das condições climáticas e da tecnologia desenvolvida pelas empresas e instituições de pesquisa do País (CIB, 2008). Atualmente, atrelada à busca da produção florestal, têm-se a preocupação com as questões ambientais.

A produtividade das plantações florestais é resultado da interação entre genótipo, manejo e fatores ambientais. Portanto, para melhor compreender o crescimento, o

desenvolvimento e o impacto hidrológico de uma plantação de eucalipto, faz-se necessário conhecer os fatores que controlam as interações no sistema solo-planta-atmosfera (Whitehead & Beadle, 2004). As principais variáveis ambientais que controlam as trocas gasosas entre o dossel vegetal e a atmosfera são: irradiância solar, disponibilizando energia para o processo de evaporação e transpiração; temperatura e umidade do ar, controlando o déficit de pressão de vapor entre a cavidade estomatal e a atmosfera; disponibilidade de água no solo que regula a abertura estomática. Como consequência, todos estes fatores podem afetar a produtividade da cultura (Souza et al., 2006). Muitos foram os estudos realizados no sentido de quantificar a magnitude dos efeitos climáticos sobre o controle estomático nas trocas gasosas e na produtividade, destacando-se os realizados por Jarvis & McNaughton (1986), Mielke et al. (1999), Soares & Almeida (2003), Whitehead & Beadle (2004), Tatagiba et al. (2007) e Carneiro et al. (2008) dentre outros.

A transpiração das plantas tende a aumentar quando o gradiente de pressão de vapor entre a folha e ar atmosférico se eleva. Esse gradiente é calculado em função da temperatura e da umidade relativa do ar e de acordo com Larcher (2003), altas temperaturas, observadas, sobretudo durante o dia, aumentam a demanda evaporativa da atmosfera ao provocar aumentos no déficit de pressão de vapor (DPV), o que tende a intensificar as trocas gasosas. Entretanto, na ausência de um suprimento de água adequado, a transpiração excessiva gera um déficit hídrico nas folhas, estimulando o fechamento dos estômatos. Alguns autores verificaram que, quando a planta encontra-se sob estresse hídrico, o aumento do déficit de pressão, assim como da radiação, reduz o fluxo de vapor de água do interior da câmara subestomática para a atmosfera, causando depressão na transpiração e condutância estomática (Ferreira et al., 1999).

Medidas do potencial da água na folha têm-se apresentado como importante instrumento para quantificação do estresse hídrico a que os vegetais são submetidos, e ainda permite observar e determinar a resistência ao transporte de água no sistema solo-planta (Newman, 1969; Faiz & Weatherley, 1978). O efeito do estresse hídrico sobre o vegetal é muito variado e depende principalmente da intensidade a que a planta está submetida. Uma redução na condutância estomática afeta uma série de interações planta-ambiente.

De modo geral, a perda de água pelo processo de transpiração está relacionada com a fotossíntese, pois ambos os processos utilizam o mesmo caminho de difusão desde o mesófilo

da folha até o ambiente, através do estômato. Assim, conforme se eleva a fotossíntese também aumenta a transpiração (Beadle, 1997). Um estudo conduzido em clones de *E. grandis* e híbrido de *E. grandis* x *E. urophylla* revelou a existência de diferenças marcantes entre clones e a importância do uso de parâmetros fisiológicos para a previsão do comportamento em campo (Inoue & Oda, 1988).

A seleção de material genético em diferentes condições de disponibilidade hídrica pode ser realizada por testes de campo, o que demanda um longo prazo até a avaliação final (Leles et al., 1998). É possível, no entanto, que a análise de características ecofisiológicas de plantas, ainda no estágio juvenil, produza resultados igualmente confiáveis, encurtando a extensão desses testes de campo. Alguns trabalhos com mudas de eucalipto têm sido desenvolvidos sob diferentes condições de disponibilidade hídrica (Façanha, 1983; Rhodenbaugh & Pallardy, 1993; Stoneman et al., 1994; Rocha & Moraes, 1997; Tuomela, 1997; Li et al., 2000; Ngugi et al., 2003). Tais trabalhos têm sido realizados em vasos ou tubetes, que não restringem tão severamente o desenvolvimento das plantas. Ferreira et al. (1999) observaram variações no comportamento das plantas de *Eucalyptus Citriodora* (*Corymbia citriodora* (Hook.) K.D. Hill & L.A.S. Jhonson) sob diferentes condições de disponibilidade hídrica, em tubetes, indicando a viabilidade de uso de plantas em recipientes de tamanho reduzido para obter respostas mais rápidas ao déficit hídrico.

Neste sentido, o objetivo deste estudo foi caracterizar o comportamento ecofisiológico (transpiração e condutância estomática) de dois clones de eucalipto cultivados em vaso, em função de variáveis ambientais e em diferentes disponibilidades hídricas. As informações obtidas servirão como subsídio à modelagem ecofisiológica de bacias hidrográficas com florestas plantadas.

2. Material e Métodos

2.1. Caracterização da área de estudo

O estudo foi conduzido na área experimental da Faculdade de Engenharia Agrícola da Universidade Estadual de Campinas (FEAGRI/UNICAMP), localizada no município de Campinas, Estado de São Paulo, Brasil, entre as coordenadas geográficas de latitude 22°53'20"S e longitude 47°04'40" W de Greenwich. O clima pela classificação climática de

Koppen é uma transição entre os tipos Cwa e Cfa, indicando clima tropical de altitude com inverno seco e verão úmido.

Para o estudo do comportamento ecofisiológico foram escolhidos indivíduos de dois clones híbridos de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla*, utilizados na cadeia de celulose e papel, identificados como C041 e P4295. Os indivíduos dos clones foram produzidos pelo método de mini-estaquia em tubetes plásticos. Após atingir as condições de expedição para o campo, aproximadamente com 120 dias, os indivíduos foram transportados para a área experimental da FEAGRI/UNICAMP e transplantados para vasos de 100 dm³. Estes vasos apresentavam orifícios circulares em suas faces laterais e inferior, de modo a permitir melhor aeração das raízes e escoar o excesso de água. O substrato utilizado foi composto por vermiculita, fibra de côco e casca de arroz. O estudo ecofisiológico teve início 120 dias após o plantio nos vasos e as medições de transpiração, condutância estomática, potencial hídrico foliar, radiação fotossinteticamente ativa e déficit de pressão de vapor atmosférico foram realizadas, no período de fevereiro de 2007 a junho de 2008.

2.2. Potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd})

Para o acompanhamento das disponibilidades hídricas no solo, foram realizadas medidas de potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}) utilizando-se uma câmara de pressão de Scholander (Scholander et al., 1965), modelo 3035 (Soil Moisture Equipment Corp., USA) antes do nascer do sol, em folhas sadias totalmente expandidas.

Para isso, coletaram-se simultaneamente quatro ramos por indivíduo, os quais foram mantidos em potenciais hídricos diferentes, com a finalidade de obter condições de disponibilidades de água diferentes para o monitoramento dos valores de transpiração. Para evitar a perda de água por transpiração, as folhas foram cortadas na inserção do pecíolo, envoltas em filme plástico e acondicionadas sob refrigeração, sendo imediatamente levadas ao Laboratório de Hidráulica da FEAGRI/UNICAMP, onde se procederam as medidas.

Esses dados foram agrupados em função de classes de Ψ_{pd} para simular as restrições de água no solo. Cinco classes foram definidas para melhor representar as condições de transpiração e condutância estomática dos indivíduos em vaso (0 a -0,5 MPa, -0,5 a -1,0 MPa, -1,0 a -1,5 MPa, -1,5 a -2,0 MPa e -2,0 a -3,0 MPa).

2.3. Transpiração (E) e Condutância estomática (Gs)

A transpiração (E) e condutância estomática (Gs) do vapor d'água foram obtidas por dois equipamentos. De fevereiro de 2007 a novembro de 2007 utilizou-se o porômetro portátil de difusão de estado estacionário, modelo LI-1600 da LI-COR; a partir deste período, as medições foram realizadas pelo Analisador de Gás Infravermelho (IRGA) LC-PRO+ (ADC BioScientific Ltda., UK). A utilização posterior do IRGA se deve à sua aquisição após o início do estudo. Como já citado por Carneiro et al. (2008), a justificativa da utilização se atribui ao fato de o aparelho possuir melhores recursos operacionais e menores restrições às condições de operação que o utilizado no início do estudo. Testes mostraram que as medidas realizadas pelos aparelhos não se diferenciaram entre si.

Desse modo, escolheram-se quatro folhas saudáveis e totalmente expandidas para cada indivíduo, expostas à radiação solar por todo período de medição e localizadas no terço médio da copa. As leituras se procederam em intervalos horários ao longo do dia, no período das 8 às 17 horas.

2.4. Fatores do Clima

Variáveis ambientais tais como, radiação fotossinteticamente ativa e déficit de pressão de vapor atmosférico, foram escolhidas para correlacionar com a E e Gs.

A radiação fotossinteticamente ativa (Q_{leaf}) foi determinada simultaneamente às medições de E e Gs, utilizando-se o sensor acoplado na câmara dos porômetros, sempre disposto perpendicularmente à luz solar incidente na superfície foliar ao longo de cada dia de trabalho.

Dados complementares de temperatura do ar e da umidade relativa do ar, específicas dos dias de medição, foram obtidos da estação meteorológica do Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas à Agricultura – CEPAGRI/UNICAMP, que armazena informações diárias em intervalos de 10 minutos. A referida estação está localizada na área experimental da FEAGRI/UNICAMP, a 200 metros do local onde foram instalados os vasos com os indivíduos dos clones monitorados. Essas informações foram utilizadas para o cálculo do déficit de pressão de vapor de água (DPV) a cada intervalo horário correspondente ao período de estudo.

$$DPV = es - ea , \quad (1)$$

A pressão de saturação do vapor (es) foi calculada de acordo com a seguinte equação:

$$es = 0,6108 * 10^{7,5*Tar / 237,3 + Tar} \quad (2)$$

onde Tar corresponde à temperatura do ar em °C e es, em kPa.

A pressão parcial de vapor (ea) foi obtida pela seguinte equação:

$$ea = UR \times es/100 , \quad (3)$$

onde UR é a umidade relativa do local, expressa em %.

2.5. Análises Estatísticas

Para a análise comparativa entre as médias, realizou-se a análise de variância dos comportamentos ecofisiológicos entre os clones e entre cada classe de Ψ_{pd} por clone, em função da Qleaf e DPV. Quando significativas, as médias foram comparadas pelo teste de Tukey utilizando o *software* Minitab 14.0. A correlação linear simples foi realizada para verificar o grau de relação entre os pares de variáveis fisiológicas e ambientais.

3. Resultados

Nas Figuras 1 a 3 são apresentadas as interações entre o Ψ_{pd} e fluxo de água em função das variáveis ambientais nos clones C041 e P4295. O potencial hídrico foliar antemanhã variou significativamente ao longo do período de medidas, obtendo-se situações de 0 a - 3,0 MPa.

Pela Figura 1, verifica-se que quanto mais restritivo o Ψ_{pd} , menores são os valores de E e Gs sob mesmas condições de Qleaf. Na caracterização da influência do DPV na E, optou-se pela avaliação do comportamento da E separadamente no período da manhã e tarde (Figura 2) em virtude da maior demanda evaporativa da atmosfera no período da tarde (Cuevas et al., 2006; Nicolás et al., 2007; O'Grady, 2008). De modo geral o clone C041 apresentou valores médios horários de E e Gs inferiores ao clone P4295, sob Qleaf semelhantes. Contudo, uma exceção foi observada quando os indivíduos monitorados encontravam-se na classe -1,0 a - 1,5 MPa, onde o clone C041 apresenta maiores taxas de E e Gs em função da Qleaf (Figuras

1e e 1f) e DPV (manhã e tarde, Figuras 2e e 2f). Embora o DPV seja, em média, maior no período da tarde, os fluxos de água encontraram-se inferiores aos observados no período da manhã para os dois clones em questão.

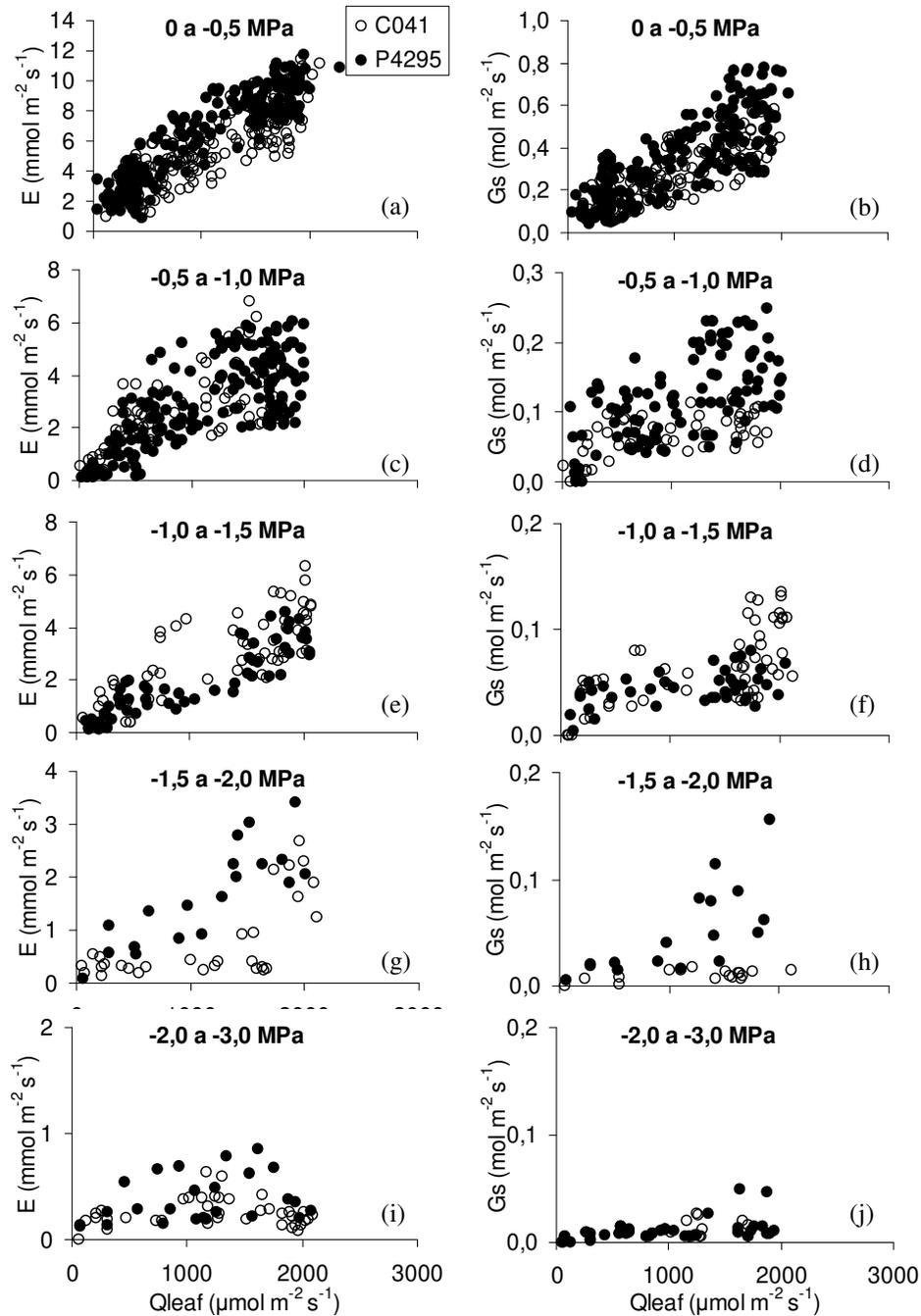


Figura 1. Comportamento da E e Gs em função da Qleaf em diferentes classes de Ψ_{pd} para os clones C041 e P4295. FEAGRI/UNICAMP, 2007-2008. Cada ponto corresponde a média de 4 observações.

Os maiores valores de Gs foram observados quando o DPV encontrava-se menor que 1,0 kPa (Figura 3). Concomitantemente, a amplitude da resposta estomática também diminuiu com a restrição de água, sendo que o clone P4295 obteve os maiores valores. Entretanto, novamente na classe -1,0 a -1,5 MPa, o clone C041 apresentou maior Gs quando comparado ao clone P4295, como pode ser observado no Quadro 2.

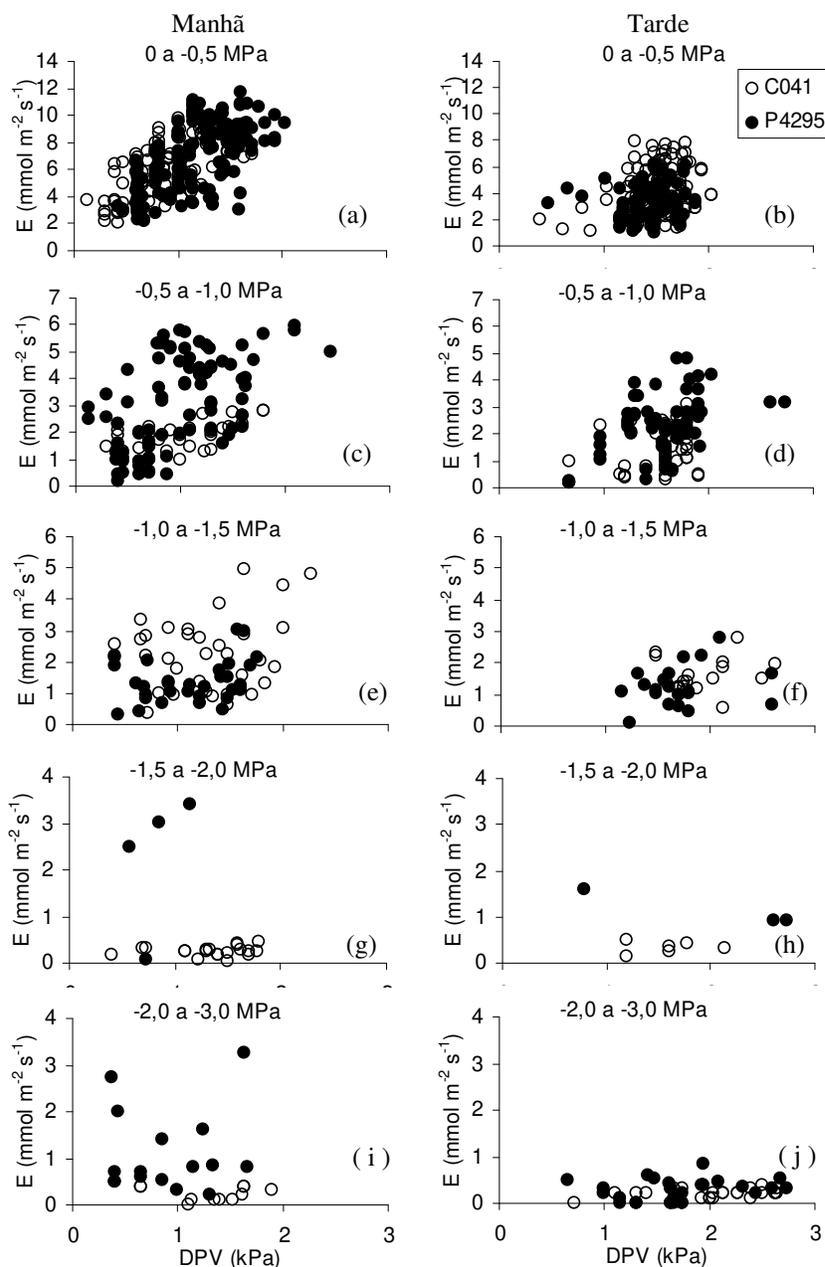


Figura 2. Comportamento da E em função do DPV no período manhã e tarde, em diferentes classes de Ψ_{pd} para os clones C041 e P4295. FEAGRI/UNICAMP, 2007-2008. Cada ponto corresponde a média de 4 observações.

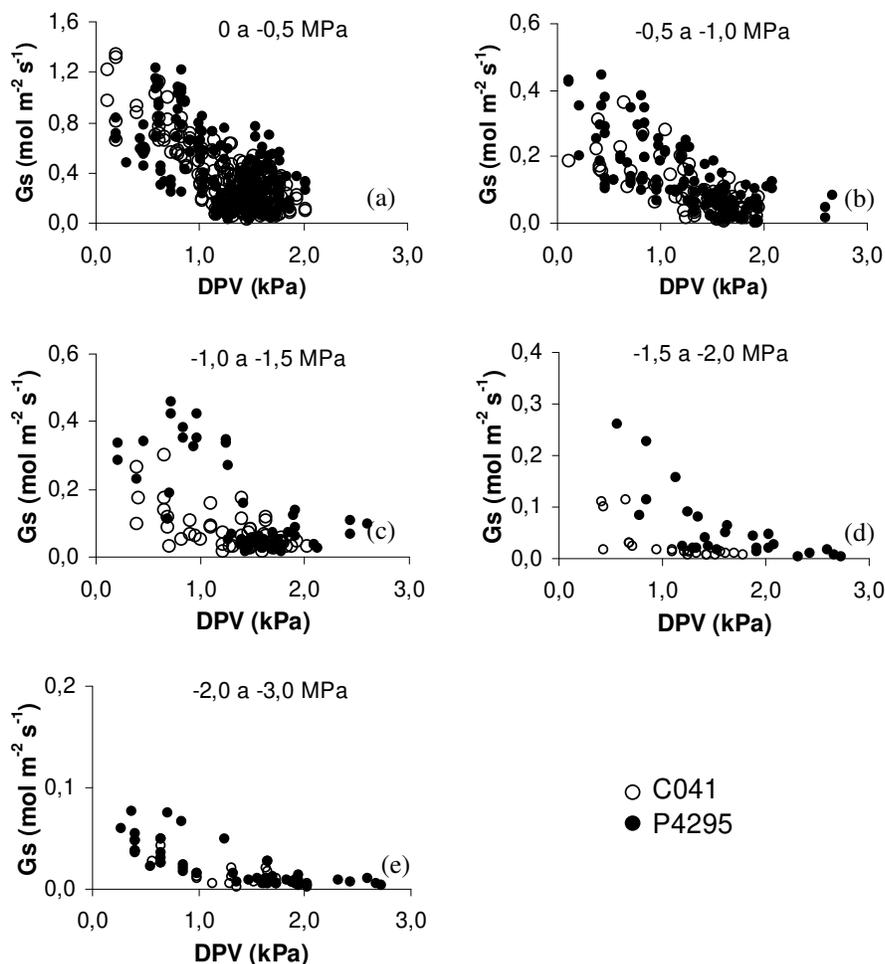


Figura 3. Comportamento da G_s em função do DPV em diferentes classes de Ψ_{pd} para os clones C041 e P4295. FEAGRI/UNICAMP, 2007-2008. Cada ponto corresponde a média de 4 observações.

Para melhor compreender a interdependência das variáveis fisiológicas (E e G_s) e as ambientais (Q_{leaf} e DPV), foi estabelecida uma razão entre a média horária de todos os valores observados de E e G_s e respectivas médias horárias de Q_{leaf} e DPV dentro de cada classe de Ψ_{pd} . Com essa razão média, buscou-se excluir a influência da variação do gradiente de concentração de água e Q_{leaf} ou DPV e dessa forma, caracterizar as diferenças de comportamento de difusão em função somente da estrutura e da fisiologia dos clones avaliados.

Desse modo, pelo Quadro 1, E/Q_{leaf} e G_s/Q_{leaf} mostraram diferença estatística entre as classes de Ψ_{pd} para cada clone. A restrição de água no solo dada pelo declínio do Ψ_{pd} , impossibilita os clones a manterem altas as taxas de trocas gasosas. No caso do clone P4295,

ao realizar a comparação entre as classes de Ψ_{pd} a resposta de E/Qleaf não apresentou diferença estatística em $\Psi_{pd} \leq -1,5$ MPa. Este resultado pode estar relacionado à não representatividade do número total de observações. Ao avaliar a E/Qleaf entre os clones, os dois apresentaram-se estatisticamente diferentes nas classes de 0 a -0,5 e -1,0 a -1,5 MPa. Observa-se, contudo, que os valores médios de E/Qleaf para a classe de $\Psi_{pd} \geq -0,5$ MPa são inferiores para o clone C041. Na classe de -1,0 a -1,5 MPa, foi a única situação em que o clone C041 apresentou valores médios superiores ao clone P4295 para E/Qleaf. Na Gs/Qleaf, o clone C041 novamente apresentou valores médios inferiores ao clone P4295 em qualquer situação de disponibilidade hídrica. Este comportamento pode estar relacionado à maior restrição do clone C041 à Qleaf, mantendo o controle estomático de forma a minimizar as trocas de E com o ambiente em função desta variável ambiental.

Quadro 1. Valores médios horários \pm erro padrão de E/Qleaf e Gs/Qleaf por classe de Ψ_{pd} para os clones P4295 e C041. FEAGRI/UNICAMP, 2007-2008.

Classe Ψ_{pd} (MPa)	C041				P4295			
	N	E / Qleaf ($\text{mmol } \mu\text{mol}^{-1}$)		n	E / Qleaf ($\text{mmol } \mu\text{mol}^{-1}$)			
0 a - 0,5	796	5,3 \pm 0,2	a A	788	7,9 \pm 0,5	a	B	
- 0,5 a - 1,0	288	2,8 \pm 0,4	b A	708	2,8 \pm 0,2	b	A	
- 1,0 a - 1,5	244	2,7 \pm 0,2	c A	236	2,1 \pm 0,1	c	B	
- 1,5 a - 2,0	116	0,7 \pm 0,2	d A	76	1,5 \pm 0,1	d	A	
- 2,0 a - 3,0	152	0,2 \pm 0,05	e A	100	0,6 \pm 0,08	d	A	
Classe Ψ_{pd} (MPa)	C041				P4295			
	N	Gs / Qleaf ($\text{mol } \mu\text{mol}^{-1}$)		n	Gs / Qleaf ($\text{mol } \mu\text{mol}^{-1}$)			
0 a - 0,5	796	317 \pm 13	a A	788	347 \pm 20	a	A	
- 0,5 a - 1,0	288	108 \pm 25	b A	708	137 \pm 14	b	A	
- 1,0 a - 1,5	244	30 \pm 4,6	c A	236	61 \pm 8,7	c	B	
- 1,5 a - 2,0	116	4,6 \pm 1,1	d A	76	47 \pm 12	cd	B	
- 2,0 a - 3,0	152	5,6 \pm 1,5	e A	100	14 \pm 2,3	d	B	

Médias seguidas de mesma letra minúscula nas colunas e maiúsculas nas linhas, não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. n = número de observações.

O Quadro 2 reforça a diferença de E em função do DPV entre os períodos manhã e tarde, onde observaram-se maiores valores de trocas gasosas no período matutino. A resposta de E/DPV no período da manhã mostra que o DPV influencia cada clone de modo distinto nas diferentes classes de Ψ_{pd} . Nesta relação, foram observados maiores taxas de E/DPV do clone C041 nas classes $\geq -0,5$ MPa e de -1,0 a -1,5 MPa, nos dois períodos de avaliação. No período da tarde, os dois clones apresentaram diferença estatística somente em $\Psi_{pd} \geq -1,0$ MPa. O

efeito do DPV sobre a Gs apresentou magnitude aparentemente insuficiente para afetar a Gs de modo a diferenciar os clones.

Quadro 2. Valores médios horários \pm erro padrão de E/DPV para o período da manhã e tarde e Gs/DPV por classe de Ψ_{pd} para os clones P4295 e C041. FEAGRI/UNICAMP, 2007-2008.

Classe Ψ_{pd} (MPa)	E / DPV – Manhã ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$)					
	C041			P4295		
0 a -0,5	7,57 \pm 0,34	a	A	6,27 \pm 0,15	a	B
-0,5 a -1,0	2,35 \pm 0,78	b	A	3,72 \pm 0,39	b	B
-1,0 a -1,5	2,09 \pm 0,26	bc	A	1,83 \pm 0,25	c	B
-1,5 a -2,0	0,24 \pm 0,04	d	A	2,80 \pm 0,80	cbd	B
-2,0 a -3,0	0,20 \pm 0,14	d	A	1,61 \pm 0,46	cd	B
Classe Ψ_{pd} (MPa)	E / DPV – Tarde ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$)					
	C041			P4295		
0 a -0,5	2,74 \pm 0,10	a	A	2,29 \pm 0,11	a	B
-0,5 a -1,0	0,93 \pm 0,11	bcd	A	1,42 \pm 0,08	b	B
-1,0 a -1,5	0,82 \pm 0,10	cd	A	0,75 \pm 0,51	cd	A
-1,5 a -2,0	0,21 \pm 0,16	d	A	0,91 \pm 0,19	d	A
-2,0 a -3,0	0,13 \pm 0,01	e	A	0,17 \pm 0,03	e	A
Classe Ψ_{pd} (MPa)	Gs / DPV ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$)					
	C041			P4295		
0 a -0,5	0,20 \pm 0,077	a	A	0,30 \pm 0,038	a	A
-0,5 a -1,0	0,13 \pm 0,027	b	A	0,10 \pm 0,043	b	A
-1,0 a -1,5	0,08 \pm 0,019	bc	A	0,03 \pm 0,043	bc	A
-1,5 a -2,0	0,04 \pm 0,015	cd	A	0,03 \pm 0,020	cd	A
-2,0 a -3,0	0,02 \pm 0,005	d	A	0,02 \pm 0,007	d	A

Médias seguidas de mesma letra minúscula nas colunas e maiúsculas nas linhas, não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

A fim de verificar a influência do Ψ_{pd} no comportamento fisiológico dos clones, as Figuras de 4 a 6 mostram a interação da E/Qleaf, Gs/Qleaf, E/DPV e Gs/DPV em função do Ψ_{pd} por clone. Para ambos os clones obteve-se uma correlação positiva E/Qleaf e Gs/Qleaf com o Ψ_{pd} (Figura 4). Entre os clones, houve diferença na resposta E/Qleaf, entretanto, esse aspecto é reduzido na medida em que se restringe o Ψ_{pd} . De modo geral, sob uma mesma condição de água disponível no solo e energia disponível, o clone C041 apresentou menor taxa de transpiração (Figura 4a). Em situações menos restritivas de água (0 a -1,0 MPa) esse

comportamento ocorreu mesmo quando a Gs foi semelhante ao do clone P4295, (Quadro 2 e Figura 4b). No entanto, em Ψ_{pd} mais restritivos ($\leq -1,5$ MPa), embora não tenha se obtido diferença no comportamento da E entre os clones, observou-se menores valores de Gs para o clone C041, o que vem a reforçar os dados apresentados no Quadro 1. Ainda pela Figura 4, verifica-se que a curva de E/Qleaf entre os clones tende a se aproximar, ao contrário de Gs/Qleaf que tende a se afastar com a diminuição de Ψ_{pd} .

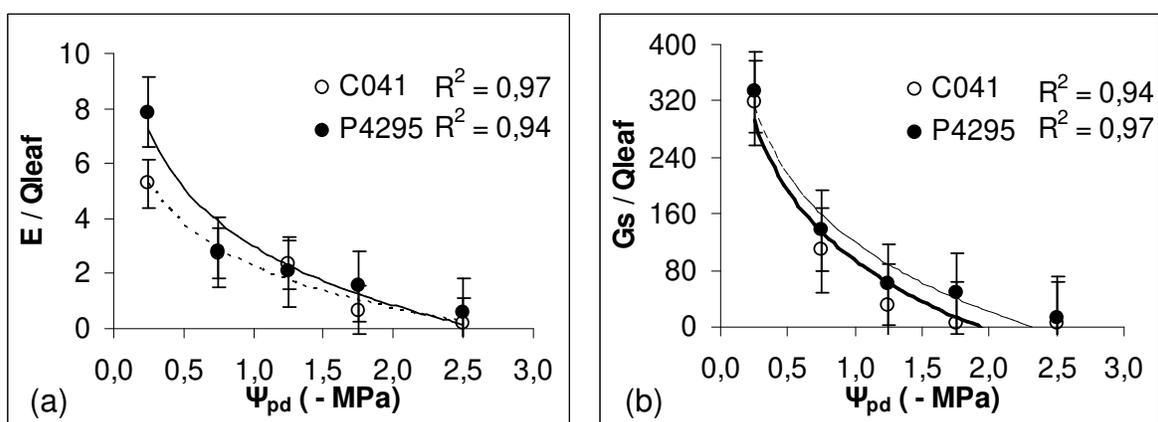


Figura 4. Média e erro padrão da razão média horária E/Qleaf (a) e Gs/Qleaf (b) em função do centro de classe do Ψ_{pd} para os clones C041 e P4295. FEAGRI/UNICAMP, 2007-2008. (E/Qleaf = $\text{mmol } \mu\text{mol}^{-1}$; Gs/Qleaf = $\text{mol } \mu\text{mol}^{-1}$).

Ao avaliar a influência do DPV no período da manhã e tarde na E e Gs de acordo Ψ_{pd} , a Figura 5 mostra que em ambas situações, os dois clones apresentaram correlação positiva de E/DPV com o Ψ_{pd} . Contudo, observou-se tanto no período da manhã quanto à tarde, que o clone C041 apresentou maiores valores médios de E/DPV na classe de $0 \geq \Psi_{pd} \geq -0,5$ MPa. Ou seja, para esta condição hídrica do solo, seria necessário o incremento do DPV para que o clone P4295 alcançasse a mesma resposta de E obtida para o clone C041. A partir desta classe, com a diminuição de água disponível no solo, ocorre uma inversão de comportamento e o clone P4295 efetua maiores trocas gasosas com o ambiente. Como verificado no Quadro 2, a diferença entre os clones ocorre principalmente no período da manhã.

Na relação Gs/DPV, observa-se também na Figura 6 a relação positiva em função do Ψ_{pd} para ambos os clones. Em contraste ao que foi observado na Figura 5, o clone P4295 apresentou os maiores valores de Gs/DPV em $\Psi_{pd} > -0,5$ MPa. Nesta relação também foi observada uma inversão de comportamento entre os clones na faixa de $-0,5$ a $-1,0$ MPa. Pela

curva traçada na Figura 6, em Ψ_{pd} inferiores a -1,0 MPa, o clone C041 apresenta maior Gs em ambientes mais secos.

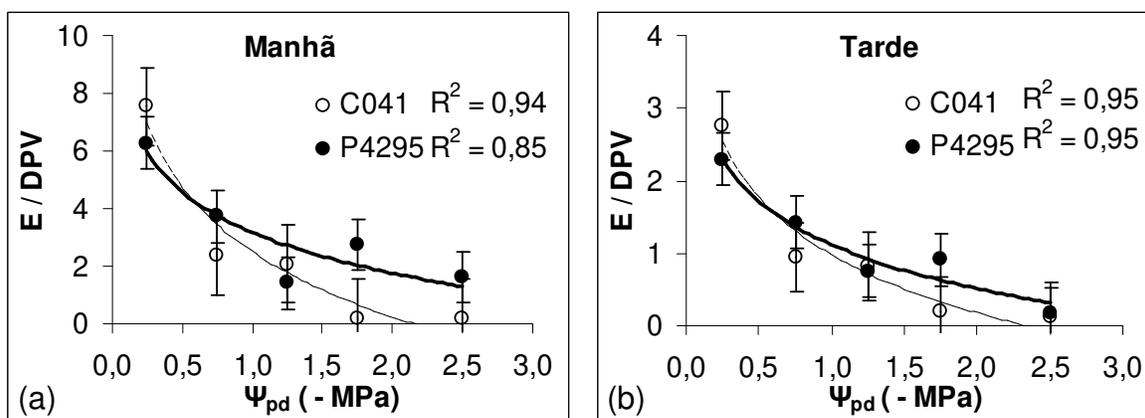


Figura 5. Média e erro padrão da razão média horária E/DPV nos períodos da manhã (a) e tarde (b) em função do centro de classe do Ψ_{pd} para os clones C041 e P4295. FEAGRI/UNICAMP, 2007-2008. ($E/DPV = \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$).

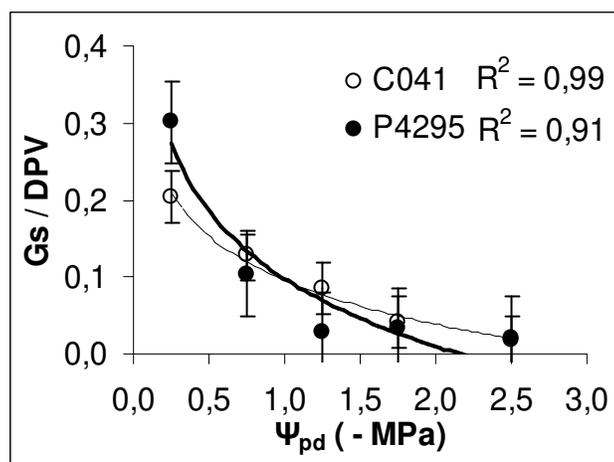


Figura 6. Média e erro padrão da razão média horária Gs/DPV em função do centro de classe do Ψ_{pd} para os clones C041 e P4295. FEAGRI/UNICAMP, 2007-2008. ($Gs/DPV = \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$)

Para caracterizar a relação entre as variáveis fisiológicas e as ambientais, o Quadro 3 mostra os resultados da correlação simples obtidos por clone. A E dos dois clones mostrou-se correlacionada à Qleaf até -1,5 MPa. A partir desta condição hídrica, a redução de trocas gasosas se dá pela restrição de água, comportando-se ambos de forma semelhante, como já verificado no Quadro 1. Para o clone C041, a Gs não apresentou correlação somente no

intervalo de -1,5 a -2,0 MPa, ao contrário do clone P4295, que mostra possuir a Gs sempre associada à energia solar incidente na folha. Contudo, os dados do Quadro 3 reforça o fato dos clones responderem de maneira semelhante à influência dessa variável ambiental em situações de menor restrição de água no solo ($\geq -1,0$ MPa). Quanto ao DPV, a Gs mostrou estar negativamente correlacionada nos dois clones (Figura 3), em qualquer que fosse a quantidade de água disponível no solo, o que permite inferir que a Gs é inibida com o incremento do DPV.

De modo geral, a diferença entre os clones ocorre na E em resposta ao DPV, principalmente em $\Psi_{pd} \geq 1,5$ MPa. O Quadro 3 também vem justificar o comportamento observado na Quadro 2. No período da manhã, em ambos os clones, a E esteve associada ao DPV em $\Psi_{pd} \geq -0,5$ MPa, contudo, apresentou-se melhor para o clone C041. Nas demais classes de Ψ_{pd} , observa-se que enquanto a E está associada ao DPV em um clone, o mesmo não é observado em outro, com exceção da classe -1,5 a -2,0 MPa. Cabe destacar a faixa de -0,5 a -1,5 MPa, onde somente o clone P4295 apresentou correlação da E com DPV. No período da tarde, os clones mostraram diferentes comportamentos em $\Psi_{pd} \geq -1,0$ MPa: o clone C041 apresentou correlação positiva até -0,5 MPa, ao passo que no clone P4295 esta associação não foi observada. Na classe seguinte de Ψ_{pd} essa resposta foi invertida, vindo a reforçar a diferença entre os clones no Quadro 2. Em $\Psi_{pd} < -1,5$ MPa, a E do clone P4295 não pôde ser explicada pelo DPV tanto para o período da manhã quanto para a tarde. Isto reforça a idéia de que a quantidade de água disponível no solo é o fator primordial para a E nesta condição. Para o clone C041, embora tenha apresentado correlação de E e DPV entre -2,0 a -3,0 MPa, esta mostrou-se negativa, indicando que nesta classe de Ψ_{pd} a E foi reduzida pelo incremento do DPV.

4. Discussão

O crescimento e desenvolvimento de espécies vegetais em condições de campo experimentam ocasionais períodos de seca e quando isso ocorre, depende de cada espécie/genótipo a habilidade no controle de perda de água enquanto mantêm seu crescimento (Lima et al., 2003). De acordo com Jones (1994), o funcionamento dos estômatos constitui um comprometimento fisiológico: quando abertos, permitem a assimilação de gás carbônico; fechando-se, conservam água e reduzem o risco de desidratação.

Quadro 3. Matriz de correlação simples entre os valores médios horários de E, Gs, Qleaf e DPV em diferentes classes de Ψ_{pd} , para os clones C041 e P4295. FEAGRI/UNICAMP, 2007 - 2008.

Classe Ψ_{pd} (MPa)	C041				
	E x Qleaf	Gs x Qleaf	E x DPV		Gs x DPV
			Manhã	Tarde	
0 a -0,5	0,86 **	0,80 **	0,68 **	0,28 **	-0,76 **
-0,5 a -1,0	0,62 **	0,59 **	0,22 ns	0,20 ns	-0,73 **
-1,0 a -1,5	0,82 **	0,68 **	0,20 ns	0,55 **	-0,61 **
-1,5 a -2,0	0,19 ns	0,29 ns	0,70 ns	0,19 ns	-0,68 **
-2,0 a -3,0	0,04 ns	0,53 *	-0,57 **	-0,03 ns	-0,69 **
Classe Ψ_{pd} (MPa)	P4295				
	E x Qleaf	Gs x Qleaf	E x DPV		Gs x DPV
			Manhã	Tarde	
0 a -0,5	0,91 **	0,57 **	0,62 **	0,12 ns	-0,62 **
-0,5 a -1,0	0,76 **	0,64 **	0,54 **	0,50 **	-0,73 **
-1,0 a -1,5	0,90 **	0,47 **	0,41 **	0,51 **	-0,69 **
-1,5 a -2,0	0,84 ns	0,70 **	0,11 ns	-0,34 ns	-0,69 **
-2,0 a -3,0	0,30 ns	0,35 *	0,11 ns	0,26 ns	-0,79 **

** e * = correlação significativa ao nível de 1% e 5%, respectivamente; ns = não significativo.

4.1. Relação entre Ψ_{pd} , E, Gs, Qleaf e DPV

Os valores de E e Gs observados para os clones C041 e P4295 condizem com os encontrados na literatura para as espécies de *Eucalyptus* (Ferreira et al., 1999; Lima et al., 2003; Pereira et al., 2006; Tatagiba et al., 2007a; Tatagiba et al., 2007b; Carneiro et al., 2008). Em Tatagiba et al. (2007b) clones de *Eucalyptus* monitorados em vaso sob Ψ_{pd} próximo à -1,0 MPa apresentaram valores de E entre 2,5 a 5,0 mmol m⁻² s⁻¹ e 0,05 a 0,15 mol m⁻² s⁻¹ para Gs, valores estes similares aos obtidos para os clones C041 e P4295. Os clones apresentaram maiores valores de transpiração e condutância estomática em Ψ_{pd} mais confortáveis (Figuras 1 a 3). À medida que o déficit hídrico foi imposto, ocorreu a redução nas variáveis fisiológicas estudadas. Segundo Kozlowski e Pallardy (1996), a redução da transpiração é um mecanismo que ajuda a reduzir a rápida exaustão da água no solo pelas plantas. Esse é um mecanismo de defesa que as plantas apresentam contra perdas exageradas de água e eventual morte por dessecação (Larcher, 2003). As taxas de transpiração podem ser mantidas até quando um nível crítico de disponibilidade hídrica do solo é alcançado (Dunin & Aston, 1984), mas alguns estudos sugerem um declínio linear da transpiração com o decréscimo de água disponível no

solo (Gollan et al., 1985). De acordo com alguns pesquisadores, somente o potencial hídrico foliar não é capaz de explicar a resposta estomática em situações de estresse hídrico (Gollan et al., 1985; Hinckley et al., 1991), mas, em geral, há um nível crítico de potencial hídrico onde a transpiração e a condutância estomática se mantêm inalteradas.

A interação da deficiência hídrica com os outros fatores do ambiente, como a radiação fotossinteticamente ativa, déficit de pressão de vapor, temperaturas elevadas e baixa umidade do ar, mostraram contribuir para o fechamento parcial dos estômatos (Quadro 3). Tais interdependências entre a resposta estomática e as variáveis ambientais são enfatizadas por diversos autores (Cowan, 1977; Farquhar, 1978; Angelocci et al., 2004; Zeppel et al., 2008). Neste sentido, ao se considerar situações de estresse hídrico como $\Psi_{pd} \leq -1,5$ MPa, o clone C041 apresentou um maior controle nas trocas gasosas em resposta à Qleaf e DPV (Quadros 1 e 2). Quando o potencial hídrico foliar é reduzido, a transpiração e a condutância estomática decrescem, permitindo que o potencial hídrico interno à planta se restabeleça.

Rolando e Little (2008) avaliaram o potencial hídrico em *Eucalyptus grandis* plantados em vaso, em 7 dias consecutivos e observaram queda do Ψ_{pd} de -0,8 a -1,22 MPa, acompanhado de declínio da condutância estomática, de 0,13 para 0,05 mol m⁻² s⁻¹. Estes autores atribuíram a queda da condutância estomática ao longo do dia ao aumento do déficit de pressão de vapor, à diminuição do potencial hídrico da folha e à irradiância. Almeida e Soares (2003) relataram que clones de *Eucalyptus grandis* exerceram controle estomático eficiente em condições de baixa disponibilidade de água no solo, em uma microbacia na região de Aracruz, no Estado do Espírito Santo, Brasil. Lima et al. (2003), analisando as trocas gasosas em cinco espécies de *Eucalyptus* (*E. grandis*, *E. urophylla*, *E. camaldulensis*, *E. torelliana* e *E. pharotrica*) submetidas ao aumento na concentração de CO₂ e a interação com o estresse hídrico, observaram que as taxas de condutância estomática e transpiração apresentaram comportamento diferenciado entre as espécies submetidas ao estresse hídrico.

Ao avaliar a influência do DPV na E, para os dois clones, as taxas de E na parte da manhã foram significativamente maiores que no período da tarde, quando os valores do DPV eram maiores que os da manhã. Como verificado por diversos pesquisadores, outros fatores podem implicar na redução da E ao longo do dia. É importante considerar que a variação do DPV entre a folha e a atmosfera, que tem um efeito significativo sobre as trocas gasosas (Khairi & Hall, 1976) é função, principalmente, das mudanças na temperatura da folha

(Syvertsen & Lloyd, 1994). Além da maior demanda evaporativa ocasionada pelo DPV, há também menores índices de radiação no período da tarde. A radiação neste período deixa de ser um “input” para as trocas gasosas uma vez que, ao longo de um dia e em situações de céu limpo, os índices de radiação atingem valores máximos entre 11:00 e 13:00 hs (Tonello et al, 2008). O incremento de DPV acompanha a crescente incidência de radiação ao longo do dia, no entanto, seus valores máximos são observados próximos às 15:00 hs. Desse modo, as trocas gasosas no sistema solo-planta-atmosfera durante o período da manhã sofrerão influência do DPV e Qleaf, ao passo que no período da tarde, irá predominar o DPV. Sob condições naturais, à medida que a radiação solar aumenta a temperatura se eleva e a umidade atmosférica diminui. Assim, as respostas dos diversos processos metabólicos da planta refletem a integração de todos estes fatores, e cada um deles, individualmente, tem sua ação sobre o processo considerado.

A relação negativa entre Gs e DPV também foi encontrada em diversos trabalhos (Jones, 1994; Bunce, 1996; Granier et al., 2000; Gholz & Lima, 1997; Bosveld & Bouten, 2001; Uddling et al., 2005; Souza et al., 2006; Jassal et al, 2009). De acordo com Gholz & Lima (1997), a condutância estomática pode ser afetada por dois fatores: diretamente pelo efeito negativo da atmosfera seca, ou indiretamente pelo decréscimo do potencial hídrico interno à planta. Os valores e o comportamento dos clones C041 e P4295 referentes a Gs em função do DPV foram semelhantes a *Gmelina* e *Tectona* (Whitehead et al., 1981), *Pinus taeda* (Boungarten & Teskey, 1986) e *Eucalyptus globulus* (Pereira et al, 1987).

A queda da transpiração e condutância estomática é mais intensa quando a quantidade de água disponível no solo diminui. Por outro lado, em casos de deficiência hídrica, pode ocorrer recuperação parcial da E e Gs ao final da tarde, quando a temperatura e DPV diminuem (Syvertsen & Lloyd, 1994; Tonello et al, 2008). Como verificado nas Figuras 1 a 3 e Quadros 1 e 2, a magnitude da redução de trocas gasosas dos clones foi influenciado pela quantidade de água disponível no solo e pelo genótipo, como também observou During (1976), Winkel & Rambal (1990) e Cuevas et al. (2006).

4.2. Implicações na produtividade e estratégias de manejo

De acordo com Beadle (1997), a produtividade de um povoamento florestal está correlacionada com o processo de transpiração, por sua vez dependente do total de água

utilizada pelo plantio. Diversos autores apontam a deficiência hídrica como um dos principais fatores limitantes à produtividade florestal. Para Almeida e Soares (1997), o efeito do déficit hídrico no solo sobre o incremento corrente anual (ICA) das plantações de eucalipto mostrou que pode ser considerado um preditor de ICA. Adicionalmente, de acordo com esses autores, foi possível estabelecer diferentes correlações entre parâmetros fisiológicos e físicos do ambiente que demonstraram diferenças significativas no efeito do déficit hídrico sobre vários clones de eucalipto avaliados, sendo que, algumas destas variáveis (condutância estomática e taxa de fotossíntese líquida) podem ser empregadas no diagnóstico de clones com resistência à seca.

Na avaliação das trocas gasosas e do potencial hídrico foliar antemanhã em função da Qleaf entre os clones, nota-se o clone P4295 alcançou valores de transpiração e condutância estomática superiores aos apresentados pelo clone C041 (Quadro 1 e Figura 4). Para Cannell (1989), existe uma relação linear entre a produtividade e energia interceptada. Em termos de competição, isto indica que o clone P4295 provavelmente pode alcançar maior crescimento mesmo em regiões onde há uma menor incidência de radiação solar quando comparado ao clone C041. Isto é, em um mesmo ambiente, para o clone C041 alcançar a produtividade do clone P4295, seria necessário plantá-lo em locais com maior radiação. Ao considerar a microbacia como unidade de planejamento para o estabelecimento da cultura, em termos de topografia, o clone C041 alcançaria a produtividade do clone P4295 se plantado em faces mais iluminadas do terreno. No entanto, o clone C041 mostrou um maior controle nas trocas gasosas em condições de deficiência hídrica no solo, pois foi menos exigido quanto ao fechamento estomático, caracterizando seu potencial conservador em comparação ao clone P4295. Desse modo, pelas Figuras 4, 5 e 6 pressupõe-se que o clone P4295 pode alcançar maior produtividade no campo em condições de restrição hídrica no solo. Este comportamento diferenciado dos clones pode estar relacionado ao material genético de cada um. Tatagiba et al. (2007a) estudaram o comportamento das variações das trocas gasosas e do potencial hídrico foliar em árvores adultas de um plantio de dois clones de *Eucalyptus*, em duas épocas (seca e chuvosa), na região de Itauninhas-ES-Brasil. Verificaram que o clone 39 apresentou maiores valores de transpiração e condutância estomática, concluindo que o clone 39 provavelmente pode alcançar maior crescimento em comparação ao demais clones estudados, podendo ser uma estratégia que possibilite seu estabelecimento no campo sob deficiência

hídrica, apesar de possuir menor eficiência no uso da água em condições de deficiência hídrica no solo.

O Quadro 2 mostrou que em termos de DPV, o clone C041 aparenta possuir um maior desenvolvimento em regiões mais úmidas e de temperaturas amenas se comparado ao clone P4295. Ao contrário disso, a maior produtividade do clone P4295 ocorreu quando implantado em locais de ambiente mais seco.

5. Conclusões

As variáveis ambientais, assim como a quantidade de água disponível no solo, mostraram-se diretamente relacionadas ao comportamento fisiológico dos indivíduos monitorados. Na relação E/Q_{leaf} os clones mostraram-se diferentes nas classes de Ψ_{pd} de 0 a -0,5 MPa e -1,0 a -1,5 MPa. Na relação de G_s/Q_{leaf} os clones se diferenciaram no intervalo de 0 a -1,0 MPa. Considerando o déficit de pressão de vapor da atmosfera, os clones apresentaram diferentes valores de transpiração ao longo de toda a manhã, em qualquer potencial hídrico foliar antemanhã. No período da tarde, mostraram-se diferentes em potenciais hídricos $<-1,0$ MPa. Já a resposta da G_s/DPV , os clones apresentaram-se semelhantes em todas as situações hídricas. O clone P4295 apresentou um maior decréscimo da E por unidade de Q_{leaf} quando comparado ao clone C041, que por sua vez, mostrou o maior decréscimo em resposta ao DPV. O clone C041 mostrou-se ideal para ambientes com maior incidência de radiação e de clima úmido, ao passo que o clone P4295 mostrou-se melhor adaptado a ambientes com menor intensidade de radiação e clima seco. A situação analisada neste trabalho corresponde a indivíduos jovens em ambiente controlado (em vaso). Resta a dúvida se esses resultados serão semelhantes para os clones em outras condições de desenvolvimento. Sendo assim, é interessante realizar o mesmo estudo em situações de campo e em outras fases de desenvolvimento.

6. Referências Bibliográficas

ALMEIDA, A.C.; SOARES, J.V. Análise da influência da variabilidade hidrometeorológica interanual no crescimento de plantações de eucalipto. In: IUFRO CONFERENCE ON SILVICULTURE AND IMPROVEMENT OF *EUCALYPTUS*, 4, Salvador: 1997. **Proceedings**. Embrapa/CNPF, 1997. p. 52-61.

ALMEIDA, A.C.; SOARES, J.V. Comparação entre uso de água em plantações de *Eucalyptus grandis* e floresta ombrófila densa (Mata Atlântica) na costa leste do Brasil. **Revista Árvore**, v.27, n.2, p.159-170, 2003.

ANGELOCCI, L.R.; MARIN, F.R.; OLIVEIRA, R.F.; RIGHI, E.Z. Transpiration, leaf diffusive conductance and atmosphere water demand relationship in an irrigated acid lime orchard. **Brazilian Journal Plant Physiology**, Campinas, v.16, n.1, p.53-64, 2004.

BEADLE, C.L. Dynamics of leaf and canopy development. In: Nambiar, E.K.S., Brown, A.G. (Ed.). **Management of Soil, Nutrients and Water in Tropical Plantation Forests**. ACIAR/CSIRO/CIFOR, ACIAR, Canberra, Australia, p.169-212. 1997.

BOSVELD, F.C.; BOUTEN, W. Evaluation of transpiration models with observations over a Douglas-fir forest. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.108, p.247-264, 2001.

BUNCE, J.S. Does transpiration control stomatal responses to water vapour pressure deficits? **Plant, Cell and Environment**, 19, 131-135, 1996.

CANNELL, M.G.R. Physiological basis of wood production. **Scandinavian Journal of Forest Research**, v.4, p.459-490, 1989.

CARNEIRO, R.L.C.; RIBEIRO, A.; HUAMAN, C.A.M.; LEITE, F. P.; SEDIYAMA, G.C.; NEVES, J.C.L. Consumo de água em plantios de eucalipto: parte 1 determinação da condutância estomática em tratamentos irrigado e não-irrigado. **Revista Árvore**, v.32, n.1, p. 1-10, 2008.

CIB - Conselho de informações sobre biotecnologia. **Guia do Eucalipto: oportunidades para um desenvolvimento sustentável**. 2008. 20p.

COWAN, I.R. Stomatal behavior and environment. **Advances in Botanical Research**, New York, v.4, p.117-228, 1977.

CUEVAS, E.; BAEZA, P.; LISSARRAGUE, J.R. Variation in stomatal behaviour and gas exchange between mid-morning and mid-afternoon of north-south oriented grapevines (*Vitis vinifera* L. Cv. Tempranillo) at different levels of soil water availability. **Scientia Horticulturae**, v.108, p.173-180, 2006.

DUNIN, F.X.; ASTON, A.R. The development and proving of models of large scale evapotranspiration: an Australian study. **Agricultural Water Management**, v.8, p.305-323, 1984.

DURING, H. Studies on the environmentally controlled stomatal transpiration in grape vines 1. Effects of light intensity and air humidity. **Vitis**, v.15, p.82-87, 1976.

FAIZ, S.M.A.; WEATHERLEY, P.E. Further investigations into the location and magnitude of the hydraulic resistances in the soil plant system. **New Phytologist**, v.81, p.19-28, 1978.

FARQUHAR, G.D. Feed forward response of stomata to humidity. **Australian Journal Plant Physiology**, Melbourne, v.5, p.787-800, 1978.

FERREIRA, C.A.G.; DAVIDE, A.C.; CARVALHO, L.R. de. Relações hídricas em mudas de *Eucalyptus citriodora* Hook., em tubetes, aclimatadas por tratamentos hídricos. **Cerne**, v.5, n.2, p.95-104, 1999.

GHOLZ, H.L.; LIMA, W.P. The Ecophysiological Basis for Productivity in the Tropics. In.: Nambiar, E.K.S., Brown, A.G. (Ed.). **Management of Soil, Nutrients and Water in Tropical Plantation Forests**. ACIAR/CSIRO/CIFOR, ACIAR, Canberra, Australia, p. 213-246, 1997.

GOLLAN, T.; TURNER, N.C.; SCHULZE, E.D. The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. **Oecologia**, v.65, p.356-362, 1985.

GRANIER, A.; BIRON, P.; LEMOINE, D. Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.100, p.291-308, 2000.

HINCKLEY, T.M.; RICHTER, H.; SCHULTE, P.J. Water relations. In.: Raghavendra AS (ed) **Physiology of trees**. New York: John Wiley Sons, p.137-162, 1991.

INOUE, M.T.; ODA, S. Photosynthesis and transpiration of cuttings and micropropagated clones of *Eucalyptus grandis* and *E. grandis* X *E. urophylla* hybrids. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON FOREST TREE PHYSIOLOGY. Nancy, 1988. **Proceedings**. p.101.

JARVIS, P.G.; McNAUGHTON, K.G. Stomatal control of transpiration: scaling up from leaf to region. **Advances in ecological research**. New York: Academic Press, 1986, v.15, 49p.

JASSAL, R.S.; BLACK, T.A., SPITTLEHOUSE, D., BRÜMMER, C., NESIC, Z. Evapotranspiration and water use efficiency in different-aged Pacific Northwest Douglas-fir stands. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.149, p.1168-1178, 2009.

JONES, H.G. **Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology**. 2^oed. Cambridge: University Press, 1994, 428p.

KHAIRI, M.M.A.; HALL, A.E. Temperature and humidity effects on net photosynthesis and transpiration of citrus. **Physiologia Plantarum**, v.36, p.29-34, 1976.

KOZLOWSKI, T.T.; PALLARDY, S.G. **Physiology of woody plants**. 2 ed. San Diego:[s.n.], 1996, 411p.

LARCHER, W. **Physiological plant ecology**. 3 ed. Berlin: Springer-Verlag, 2003. 513p.

LELES, P.S.S.; REIS, G.G.; REIS, M.G.F., MORAIS, E.J. Relações hídricas e crescimento de árvores de *Eucalyptus camaldulensis* e *Eucalyptus pellita* sob diferentes espaçamentos na região de cerrado. **Revista Árvore**, v.22, n.1, p.41-50, 1998.

LI, C.; BERNINGER, F.; KOSKELA, J.; SONNINEN, E. Drought responses of *Eucalyptus microtheca* provenances depend on seasonality of rainfall in their place of origin. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v.27, n.3, p.231-238, 2000.

LIMA, W.P.; JARVIS, P.; RHIZOPOULOU, S. Stomatal responses of *Eucalyptus* species to elevated CO₂ concentration and drought stress. **Scientia Agricola**, v.60, n.2, p.231-238, 2003.

MIELKE, M.S.; OLIVA, M.A.; BARROS, N.F.; PENCHEL, R.M.; MARTINEZ, C.A., ALMEIDA, A.C. Stomatal control of transpiration in canopy of the clonal *Eucalyptus grandis* plantation. **Trees**, v.13, n.1, p.152-160, 1999.

NEWMAN, E.I. Resistance to water flow in soil and plant. II. A review of experimental evidence on the rhizosphere resistance. **Journal of Applied Ecology**, v.6, p.261-272. 1969.

NGUGI, M.R.; DOLEY, D.; HUNT, M.A.; DART, P.; RYAN, P. Leaf water relations of *Eucalyptus cloeziana* and *Eucalyptus argophloia* in response to water deficit. **Tree Physiology**, v.23, p.335-343, 2003.

PEREIRA, J.S.; TENHUNEN, J.D.; LANGE, O.L. Stomatal control of photosynthesis of *Eucalyptus globulus* Labill. trees under field conditions in Portugal. **Journal of Experimental Botany**, v.38, p.1678-1688, 1987.

PEREIRA, A.R.; GREEN, S.; NOVA, N.A.V. Penman-Monteith reference evapotranspiration adapted to estimate irrigated tree transpiration. **Agricultural Water Management**, v.83, p.153-161, 2006.

RHODENBAUGH, E.G.; PALLARDY, S.G. Water stress, photosynthesis and early growth patterns of cuttings of three *Populus* clones. **Tree Physiology**, v. 13, n. 3, p. 213-226, 1993.

ROLANDO, C.A.; LITTLE, K.M. Measuring water stress in *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden seedlings planted into pots. **South African Journal of Botany**, v.74, p.133-138, 2008.

SCHOLANDER, P.F.; HAMMEL, H.T.; BRADSTREET E.D.; HEMMINGSEN, E.A. Sap pressure in vascular plants. **Science**, v.148, p.339-346, 1965.

SOARES, J.V.; ALMEIDA, A.C.; PENCHEL, R.M. Balanço hídrico de plantações de eucalipto a partir da estimativa de transpiração pelo método de Penman-Monteith. In: IUFRO CONFERENCE ON SILVICULTURE AND IMPROVEMENT OF *EUCALYPTUS*, 4, Salvador: 1997. **Proceedings**. Embrapa/CNPq, 1997.

SOUZA, M.J. H.; RIBEIRO, A.; LEITE, H.G.; LEITE, F.P.; MINUZZI, R.B. Disponibilidade hídrica do solo e produtividade do eucalipto em três regiões da Bacia do Rio Doce. **Revista Árvore**, Viçosa-MG, v.30, n.3, p.399-410, 2006.

STONEMAN, G.L. Ecology and physiology of establishment of eucalypt seedlings from seed: a review. **Australian Forestry** v.57, p.11–30, 1994.

SYVERTSEN, J.; LLOYD, J.J. Citrus. In: SCHAFFER, B.; ANDERSON, P.C. (eds.) **Handbook of environmental physiology of fruits crops. V.II: Sub-tropical and tropical crops**. Florida, CRC Press, 1994. p. 65-99.

TATAGIBA, S.D.; PEZZOPANE, J.E.M.; REIS, E.F.; DARDENGO, F.C.J.; EFFGEN, T.A.M. Comportamento fisiológico de dois clones de *Eucalyptus* na época seca e chuvosa. **Cerne**, v.13, n.2, p.149-159. 2007a.

TATAGIBA, S.D.; PEZZOPANE, J.E.M.; REIS, E.F. Estudo ecofisiológico de clones de eucaliptos mantidos irrigados: resultados preliminares. In.: VII Encontro Latino Americano de Pós-Graduação. **Anais...UNIVAP**: São José dos Campos, p.3540-3543. 2007b.

TONELLO, K.C.; BARATELLI, J.C.; CHRISTOFOLETTI, M.; FABBRO, I.M.D.; TEIXEIRA FILHO, J. Ecophysiological characterization of two clones of *Eucalyptus* on high leaf water potential. In: 4th International Conference on Information and Communication Technologies in Bio and Earth Sciences, 2008, **Proceedings**. Greece: HAICTA, p.486-489. 2008.

TUOMELA, K. Leaf water relations in six provenances of *Eucalyptus microtheca*: a greenhouse experiment. **Forest Ecology and Management**, v.92, n.1-3, p.1-10. 1997.

UDDLING, J.; HALL, M.,; WALLIN, G.; KARLSSON, P.E. Measuring and modelling stomatal conductance and photosynthesis in mature birch in Sweden. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.132, p.115-131, 2005.

WHITEHEAD, D.; OKALI, D.U.U.; FASEHUN, F.E. Stomatal response to environmental variables in two tropical forest species during the dry season in Nigeria. **Journal of Applied Ecology**, v.18, p.571-587, 1981.

WHITEHEAD, D.; BEADLE, C.L. Physiological regulation of productivity and water use in *Eucalyptus*: a review. **Forest Ecology and Management**, v.193, p.113-140, 2004.

WINKEL, T.; RAMBAL, S. Stomatal conductance fo some grapevines grownig in the field under mediterranean environment. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.51, p.107-121, 1990.

ZEPPEL, M.J.B.; MACINNIS-NG, C.M.; YUNUSA, I.A.; WHITLEY, R.J.; EAMUS, D. Long term trends of stand transpiration in a remnant forest during wet and dry years. **Journal of Hydrology**, 349, 200-213, 2008.

Apêndice 3

EFEITO DAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS NO COMPORTAMENTO ECOFISIOLÓGICO DE DOIS CLONES DE *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla*: CONDIÇÕES DE CAMPO

Resumo. Este estudo teve por objetivo caracterizar o comportamento ecofisiológico de dois clones comerciais de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla* associada à radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf), déficit de pressão de vapor atmosférico (DPV) e potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}). O estudo foi conduzido em uma parcela experimental da Faculdade de Engenharia Agrícola da Universidade Estadual de Campinas (FEAGRI/UNICAMP), localizada no município de Campinas, Estado de São Paulo, Brasil. Os clones encontravam-se com a mesma idade (240 dias) e sítio de plantio. As medições ecofisiológicas da transpiração (E), condutância estomática (Gs) e fotossíntese (A) foram realizadas no período de janeiro à julho de 2008 com o auxílio de porômetro e as medições de Ψ_{pd} foram realizadas com o auxílio da câmara de pressão de Scholander. Foram observadas diferenças nas respostas dos clones em função de variáveis ambientais assim como em relação à eficiência do uso da água (WUE). As informações adquiridas poderão ser utilizadas na melhor adequação dos planos de manejo florestal de acordo com a especificidade ecofisiológica de cada clone, considerando aspectos importantes para a hidrologia de bacias hidrográficas.

Palavras-chave: transpiração, condutância estomática, eficiência no uso da água.

1. Introdução

Originário da Austrália, o gênero *Eucalyptus*, com mais de 600 espécies encontrou no Brasil condições ideais para um notável crescimento. Em função da diversidade das espécies e das adequações em diferentes locais, passou a ser considerado o padrão para a produção de matéria-prima florestal de alto rendimento e rápido crescimento para diferentes usos. Entretanto, reflorestamentos com árvores de eucalipto ainda são assunto de polêmica no que diz respeito ao consumo de água e sua relação com a produtividade. O conhecimento das interações que ocorrem entre as condições ambientais e as trocas gasosas no dossel vegetal é essencial na determinação da quantidade de água transpirada por essas florestas. Devido à grande pressão que esse assunto provoca, os estudos relacionados vêm aumentando substancialmente durante as últimas décadas (Whitehead & Hincley, 1991; Kaufmann & Linder, 1996; Mielke et al., 1999; Gao, 2000; Soares & Almeida, 2001).

Na planta, a água se movimenta basicamente pela diferença entre o potencial de vapor d'água na atmosfera em torno das folhas e o potencial da água no solo. Assim, existe na planta um complexo sistema hidráulico, onde todas as partes funcionais estão interligadas por uma fase líquida, permitindo o movimento da água nas folhas, no xilema e nas raízes, sendo esse movimento causado pela redução de potencial de água nas folhas, resultante da transpiração. Esta, por sua vez, reflete a influência de condicionantes atmosféricas (de natureza energética e aerodinâmica), das disponibilidades hídricas do solo/subsolo junto ao sistema radicular, características morfológicas e mecanismos de resposta fisiológica que controlam a perda de água pelas folhas (Calder, 1990). O condicionamento fisiológico da transpiração é exercido pela regulação da abertura estomática em resposta às condições ambientais tais como, luz, temperatura, umidade do ar e défices hídricos junto ao sistema radicular (Jarvis, 1980). O fluxo transpiratório depende da evaporação que se processa na interface folha/atmosfera e do abastecimento hídrico à folha, função do gradiente de potencial e da resistência hidráulica total entre o solo/subsolo e a folha.

As respostas das trocas gasosas às variações na disponibilidade de água no solo, radiação solar e demanda evaporativa da atmosfera não é um fenômeno universal. Neste sentido, diferenças marcantes têm sido verificadas entre diferentes espécies e/ou procedências de eucalipto (Florence, 1996). Lima et al. (2003) verificaram diferentes respostas estomáticas entre espécies de *Eucalyptus* em função da disponibilidade hídrica e condições ambientais. Chaves et al. (2004) em um estudo ecofisiológico de clones de eucalipto em tubetes conseguiram observar diferenças entre os clones com relação à maior ou menor tolerância ao déficit hídrico. Tatagiba et al. (2008) também fizeram uso dos artifícios fisiológicos para avaliar a necessidade hídrica e sua repercussão nas atividades fisiológicas de diferentes genótipos de eucalipto no campo.

Sendo assim, este estudo teve por objetivo caracterizar o comportamento ecofisiológico (transpiração, condutância estomática e fotossíntese) de dois clones comerciais de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla* associada à radiação fotossinteticamente ativa e déficit de pressão de vapor atmosférico em diferentes disponibilidades hídricas. As informações obtidas servirão como subsídio à modelagem ecofisiológica de bacias hidrográficas com florestas plantadas.

2. Material e Métodos

2.1. Caracterização da área de estudo

O estudo foi conduzido no campo experimental da Faculdade de Engenharia Agrícola da Universidade Estadual de Campinas (FEAGRI/UNICAMP), localizada no município de Campinas, Estado de São Paulo, Brasil, situada a 22°53'20"S de latitude, 47°04'40" W de longitude e altitude média de 640 m. Segundo a classificação de Köppen, a região possui clima de transição entre os tipos Cwa e Cfa, caracterizado como clima tropical de altitude com inverno seco e verão úmido. A temperatura média do mês mais quente (fevereiro) é superior a 22 °C, e a do mais frio (junho), inferior a 18 °C e umidade relativa média de 47,6%. A precipitação pluvial média anual é de 1.382 mm, com o período chuvoso entre outubro e março, o que representa 75 % do total de chuva anual, ao passo que o período mais seco ocorre de junho a setembro.

2.2. Monitoramento ecofisiológico

Para o acompanhamento do comportamento ecofisiológico, as aferições foram realizadas em povoamentos clonais de dois híbridos de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla*, identificados como clone C041 e P4295, em espaçamento 3 x 2 m. O solo predominante da área experimental é classificado como Latossolo Vermelho distroférico típico (Embrapa, 1999).

O estudo ecofisiológico teve início aos 240 dias após plantio. Sendo assim, escolheu-se para o monitoramento ecofisiológico indivíduos de mesma idade para cada clone e as medições se procederam no período de janeiro a julho de 2008.

2.2.1. Potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd})

Para o acompanhamento das disponibilidades hídricas no solo, foram realizadas medidas de potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}) utilizando-se a câmara de pressão de Scholander (Scholander et al., 1965), modelo 3035 (Soil Moisture Equipment Corp., USA) antes do nascer do Sol, em folhas sadias totalmente expandidas.

Desse modo, coletaram-se simultaneamente, quatro ramos por indivíduo e para evitar a perda de água por transpiração, as folhas foram cortadas na inserção do pecíolo, envoltas em

filme plástico e acondicionadas sob refrigeração, sendo imediatamente levadas ao Laboratório de Hidráulica da FEAGRI/UNICAMP, onde se procederam as medidas.

2.2.2. Variáveis ecofisiológicas

A transpiração (E), condutância estomática (Gs) e fotossíntese (A) foram obtidas com o auxílio de uma torre de medidas, de aproximadamente 4 metros de altura, disposta no centro da linha de plantio, exatamente entre quatro árvores, duas de cada clone (Figura 1). O Analisador de Gás Infravermelho (IRGA) LC-PRO+ (ADC BioScientific Ltda., UK) registrou as medições ecofisiológicas. Para tanto, escolheram-se quatro folhas sadias aleatórias e totalmente expandidas para cada indivíduo. As leituras se procederam em intervalos horários ao longo do dia, no período das 8 às 17 horas.

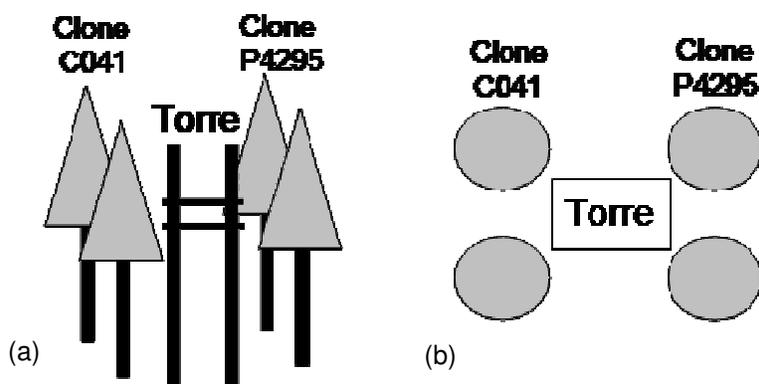


Figura 1. Posicionamento da torre entre o povoamento clonal de C041 e P4295 para as medições ecofisiológicas. Vista frontal (a) e vista superior (b). Campo experimental, FEAGRI/UNICAMP, 2008.

De posse dos dados de E e A, obteve-se também a eficiência do uso da água (WUE) pela seguinte relação:

$$WUE = A / E , \quad (1)$$

onde A = fotossíntese, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, E = transpiração, $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

2.3. Fatores do Clima

Variáveis ambientais tais como, radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf) e déficit de pressão de vapor atmosférico (DPV), foram escolhidas para correlacionar com a E, Gs e A. Qleaf na superfície da folha foi determinada simultaneamente às medições das variáveis ecofisiológicas, utilizando-se o sensor acoplado na câmara dos porômetros, sempre disposto perpendicularmente à luz solar incidente na superfície foliar ao longo de cada dia de trabalho.

Dados complementares de temperatura do ar e da umidade relativa do ar, específicas dos dias de medição, foram obtidos da estação meteorológica do Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas à Agricultura – CEPAGRI/UNICAMP, que armazena informações diárias em intervalos de 10 minutos. A referida estação está localizada na área experimental da FEAGRI/UNICAMP, à 50 metros do plantio dos indivíduos dos clones monitorados. Essas informações foram utilizadas para o cálculo do DPV a cada intervalo horário correspondente ao período de estudo. De acordo com Pereira et. al (2002):

$$DPV = es - ea , \quad (2)$$

A pressão de saturação do vapor (es) foi calculada de acordo com a seguinte equação:

$$es = 0,6108 * 10^{7,5*Tar / 237,3 + Tar} \quad (3)$$

onde Tar corresponde à temperatura do ar em °C e es, em kPa.

A pressão parcial de vapor (ea) foi obtida pela seguinte equação:

$$ea = UR \times es / 100 , \quad (4)$$

onde UR é a umidade relativa do local, expressa em %.

2.4. Análises Estatísticas

O comportamento ecofisiológico entre os clones C041 e P4295, em função do Ψ_{pd} , Qleaf e DPV foi submetido à análise de variância, e quando significativas, as médias foram comparadas pelo teste Tukey utilizando *software* Minitab 14.0.

3. Resultados

3.1. Comportamento médio diário das variáveis fisiológicas ao longo do período de avaliação

Em virtude dos clones estarem se desenvolvendo no mesmo sítio (Figura 1), a disponibilidade hídrica no solo apresentou-se semelhante entre eles ao longo do período de avaliação. Ao longo dos meses de janeiro a março os indivíduos permaneceram com Ψ_{pd} mais confortáveis, contudo, com declínio no mês de julho se concentrando entre -0,4 a -0,5 MPa (Figura 2a). De forma geral, ao avaliar a resposta fisiológica entre os clones, os valores médios diários de E e Gs estiveram sempre maiores para o clone P4295 (Figura 2b, 2c), mesmo quando este se apresentava com deficiência hídrica ligeiramente maior.

Convêm destacar os dias 11/02, 05/03 e 29/07, onde apesar dos clones se encontrem sob mesma condição de disponibilidade hídrica no solo, o clone P4295 realizou maiores trocas por E. A Gs nem sempre seguiu o mesmo padrão que a E (Figura 2c), sendo de modo geral, maior para o clone P4295. Interessante é notar que, no dia 16/01, a média diária de E para os dois clones foi a mesma, $7,4 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, enquanto que a média diária de Gs foi maior para o clone C041.

O comportamento inverso também pode ser observado no dia 05/03, onde ambos sob mesma resposta média de Gs, o clone P4295 apresentou maior média de E. Ao inserirmos a variável A nessa comparação, nota-se que existem situações em que, embora a E do clone C041 seja menor, ele apresentou maior A, como foi o caso do dia 26/02 (Figura 2d).

O reflexo dessas respostas estomáticas pode ser visualizado na Figura 2d, onde se verifica que, a média diária da WUE do clone C041 mostrou-se, a todo momento, superior ao clone P4295, indicando que em média, há uma maior produção de biomassa pelo clone C041 por unidade de água transpirada ao longo do período de avaliação.

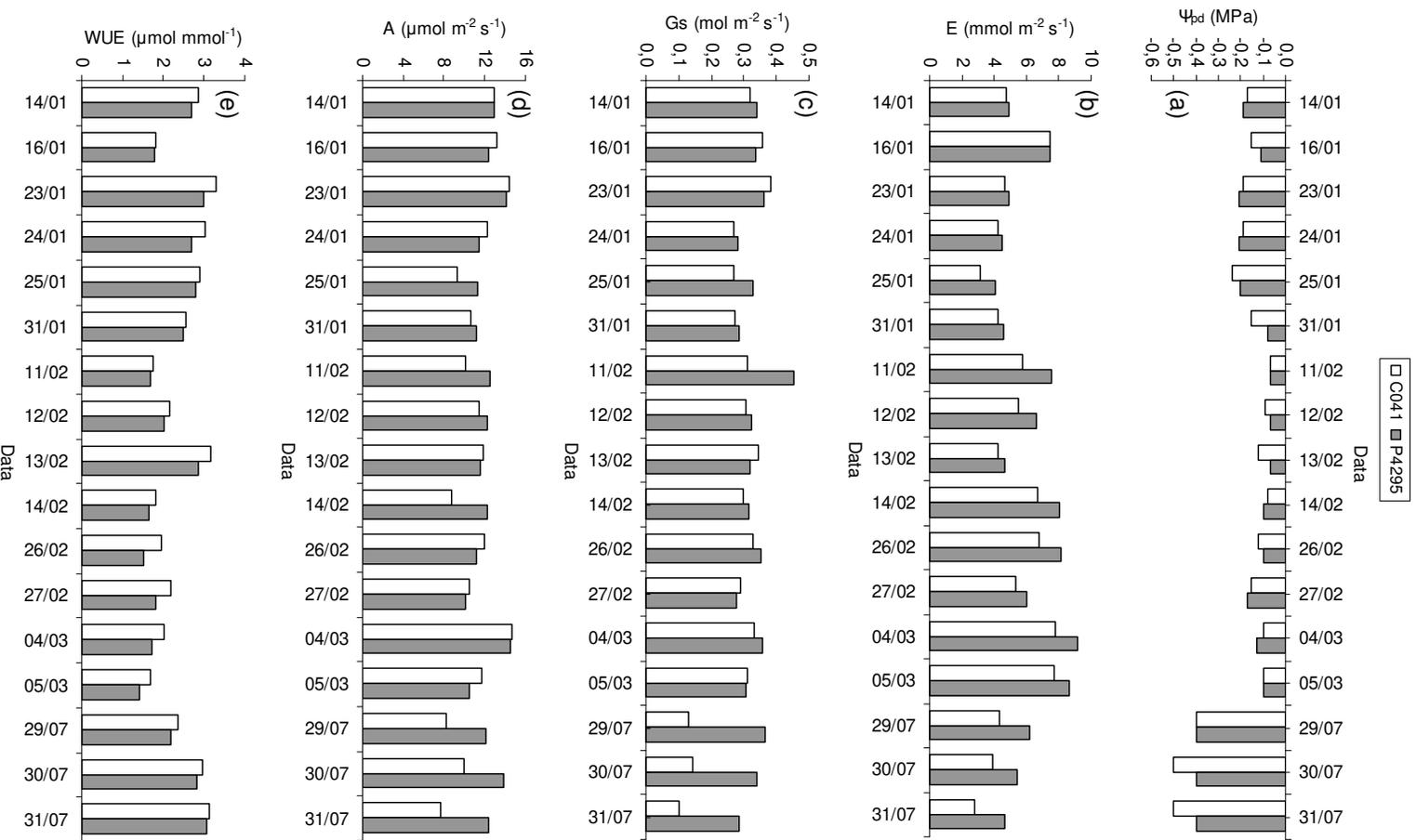


Figura 2 Média diária do (a) potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}), (b) transpiração (E), (c) condutância estomática (G_s), (d) fotossíntese (A) e (e) eficiência do uso da água (WUE) dos clones C041 e P4295 para o período de janeiro a julho de 2008.

3.2. Curso horário das condições climáticas e seus efeitos sobre as trocas gasosas

A Figura 3 apresenta os valores médios horários das variáveis fisiológicas e ambientais observados para os clones em um dia característico do período de avaliação. Os clones apresentaram as maiores trocas gasosas no intervalo horário de 11:00 (clone C041, $12,1 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e 12:00 horas (clone P4205, $12,7 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (Figura 3a). A Gs não acompanhou a E, observando-se valores médios máximos no início da manhã com posterior declínio ao longo do dia e leve incremento às 14:00 hs, quando também ocorreu um acréscimo no DPV e Rg. A maior Gs foi observada às 9:00 horas, com 0,47 e 0,63 $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para os clones C041 e P4295, respectivamente (Figura 3b). Os maiores valores de A foram observados entre 9:00 e 10:00 hs, com máxima de 16,8 e 19,9 $\text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para os clones C041 e P4295 respectivamente (Figura 3c). Nota-se que, especialmente a E do clone P4295 acompanhou a curva de Rg e DPV (Figura 3e e 3f), inclusive ao final do dia, com uma leve recuperação das respostas fisiológicas às 16:00 horas ocasionado, provavelmente, pelo incremento dessas variáveis ambientais no mesmo horário. No intervalo horário de medição dos parâmetros fisiológicos, a Rg média variou de 185 a 941 W m^{-2} com máxima média às 12:00 hs. Para este mesmo intervalo, o DPV médio esteve entre 0,9 e 2,4 kPa, observando-se a média máxima às 16:00 hs. Na comparação entre os clones, o clone P4295 manteve valores superiores de E, Gs e A em relação ao clone C041.

3.3. Relações entre E, Gs e A em função da Qleaf e DPV

Nas Figuras 4 e 5 são apresentadas as interações entre as trocas gasosas e as variáveis ambientais Qleaf e DPV para os clones C041 e P4295. Na caracterização da influência do DPV na E, optou-se pela avaliação do comportamento da E separadamente no período da manhã e tarde em virtude da maior demanda evaporativa da atmosfera no período da tarde (Cuevas et al., 2006; Nicolas et al., 2007; O'Grady et al., 2008). A Figura 4 mostra que os valores de E, Gs e A acompanharam a evolução da Qleaf. O clone C041 apresentou E entre 1,3 a 13,3 $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para Qleaf no intervalo de 34 e 2097 $\text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, ao passo que, para o clone P4295, as taxas de E estiveram entre 0,8 a 14,7 $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e Qleaf, 60 a 2247 $\text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figura 4a). O DPV do período de avaliação encontrou-se entre 0,3 e 2,8 kPa. Os maiores valores de E em função do DPV ocorreram no período da manhã, com incremento linear da E à medida que a demanda atmosférica se intensificava (Figura 5a). Os valores máximos de E

encontraram-se próximos a $15 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para ambos os clones. No período da tarde o incremento da E com o aumento do DPV foi menor, concentrando-se os dois clones na faixa de $8 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figura 5b).

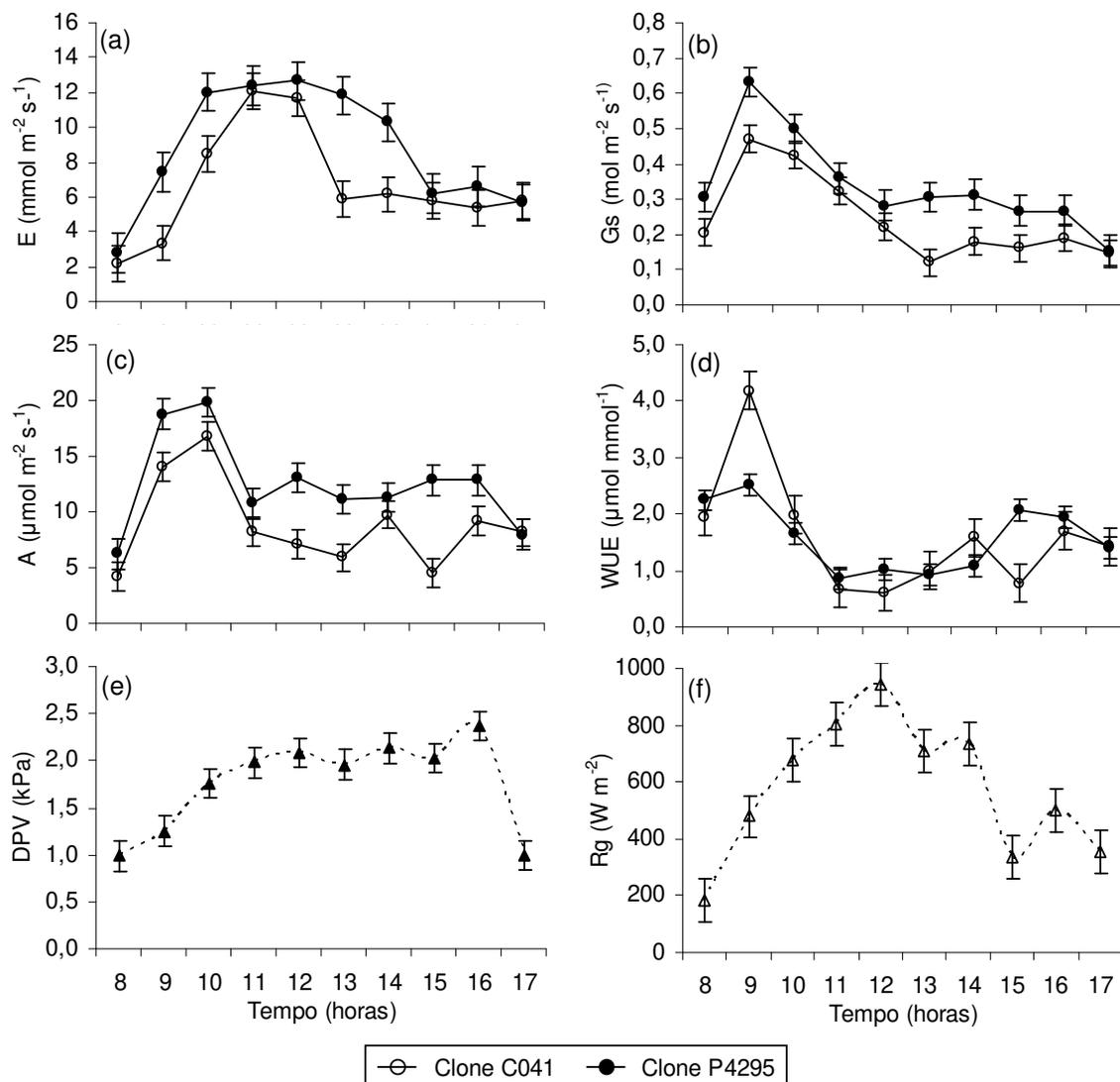


Figura 3. Valores médios horários de E (a), Gs (b), A (c), WUE (d), DPV (e) e Rg (f) observados ao longo de um dia característico (14 de fevereiro) para os clones C041 e P4295. Campo experimental, FEAGRI/UNICAMP, 2008. Cada ponto representa a média de 4 observações e as barras verticais o erro médio padrão.

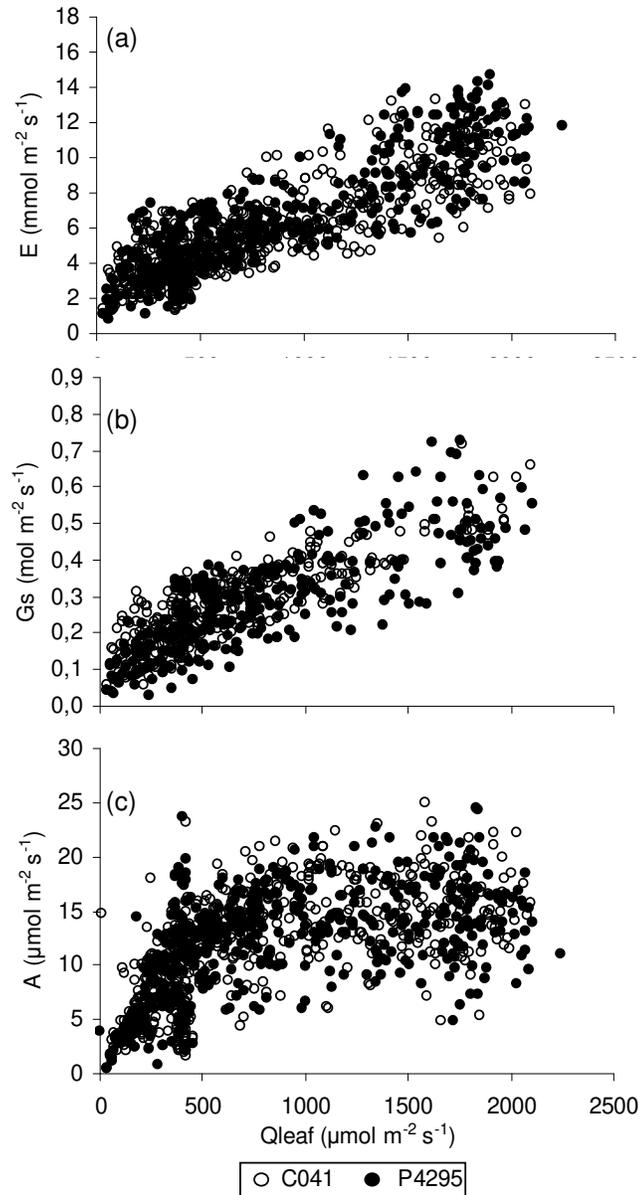


Figura 4. Relação entre $E \times Q_{leaf}$ (a), $G_s \times Q_{leaf}$ (b) $A \times Q_{leaf}$ (c) em povoamento clonal de *Eucalyptus* sp, C041 e P4295. Campo experimental FEAGRI/UNICAMP, janeiro a julho de 2008. Cada ponto representa a média de 4 observações.

Assim como observado na relação $E \times Q_{leaf}$, a G_s acompanhou o incremento da Q_{leaf} nos dois clones (Figura 4b). Entretanto, com relação ao DPV, o padrão de resposta entre eles apresentou-se diferente (Figura 5c). Para o clone C041 a G_s mostrou uma resposta de menor amplitude, concentrada na faixa de $0,1$ a $0,5 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Em contrapartida, para o clone P4295 observou-se a redução da G_s com o incremento do DPV, com valores próximos a $0,8 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em situações de $1,0 \text{ kPa}$ à $0,02 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em extremos de DPV.

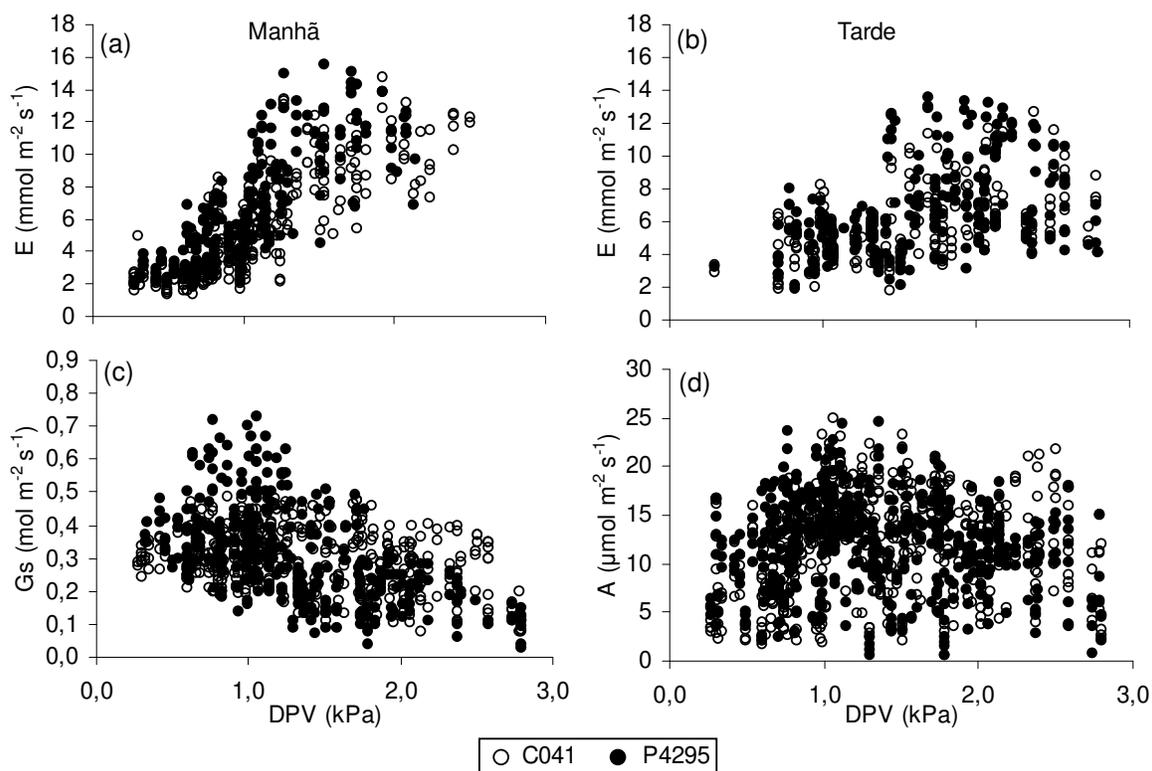


Figura 5. Relação entre E x DPV manhã (a) e tarde (b), Gs x DPV (c) e A x DPV (d) em povoamento clonal de *Eucalyptus* sp, C041 e P4295. Campo experimental FEAGRI/UNICAMP, janeiro a julho de 2008. Cada ponto representa a média de 4 observações.

3.4. Interdependência das variáveis fisiológicas e ambientais

Para melhor compreender a interdependência das variáveis fisiológicas (E e Gs) e as ambientais (Qleaf e DPV), foi estabelecida uma razão entre a média horária de todos os valores observados ao longo do período de estudo de E, Gs e A e respectivas médias horárias de Qleaf e DPV (Quadro 1). Com essa razão média, buscou-se excluir a influência da variação do gradiente de concentração de água e Qleaf ou DPV e dessa forma, caracterizar a diferença no comportamento de difusão em função somente da estrutura e da fisiologia dos clones.

Nesse sentido, os clones apresentaram-se semelhantes nas relações E/Qleaf, Gs/DPV, A/Qleaf e A/DPV, onde não foram observadas diferenças estatísticas. Nas demais avaliações, o clone P4295 mostrou maiores valores médios de E/DPV quando comparado ao clone C041, tanto no período da manhã quanto à tarde. Isto é, encontrando-se os dois clones sob uma mesma condição de DPV, o clone P4295 realizou maiores trocas de E. A razão E/DPV –

manhã variou de 1,74 a 16,36 e 2,29 a 11,71 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$ para clone C041 e P4295, respectivamente. No período da tarde, os valores se encontraram na faixa de 1,22 a 10,91 e 2,31 a 10,52 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$ para o clone C041 e P4295, respectivamente. Em contrapartida, o clone C041 apresentou maior Gs em resposta à Qleaf, com valores entre 246 a 2553 $\text{mol } \mu\text{mol}^{-1}$, e o clone P4295 entre 127 a 2207 $\text{mol } \mu\text{mol}^{-1}$. Como não foi observada diferença estatística entre os clones na relação E/Qleaf, os resultados apontam que embora a abertura estomática em resposta à Qleaf seja maior para o clone C041, a taxa de E em função dessa mesma variável ambiental foi semelhante entre os clones. Ou de outra maneira, o clone P4295 necessita de uma menor Gs para que o fluxo de transpiração seja igualado ao do clone C041, comportamento este já verificado na Figura 1. Do mesmo modo segue a A.

Quadro 1. Valores médios \pm erro padrão da razão E/Qleaf, E/DPV, Gs/Qleaf, Gs/DPV, A/Qleaf e A/DPV para os clones C041.e P4295. Campo experimental FEAGR/UNICAMP, janeiro a julho de 2008.

	C041		P4295	
E / Qleaf ($\text{mmol } \mu\text{mol}^{-1}$.)	9,31 \pm 0,29	A	9,77 \pm 0,28	A
E / DPV - manhã ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$)	5,10 \pm 0,12	A	6,19 \pm 0,12	B
E / DPV - tarde ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$)	3,94 \pm 0,11	A	5,71 \pm 0,36	B
Gs / Qleaf ($\text{mol } \mu\text{mol}^{-1}$)	566 \pm 21	A	465 \pm 15	B
Gs / DPV ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$)	0,29 \pm 0,01	A	0,32 \pm 0,01	A
A / Qleaf ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} / \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	0,03 \pm 0,006	A	0,06 \pm 0,04	A
A / DPV ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$)	10,6 \pm 0,29	A	11,2 \pm 0,32	A

Médias seguidas de mesma letra nas linhas não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

O Quadro 2 mostra os valores de correlação simples entre os parâmetros fisiológicos e ambientais. De forma geral, as respostas fisiológicas entre os clones em relação às variáveis ambientais mostraram-se muito semelhantes. A melhor correlação foi observada entre E, Gs, A e Qleaf para os dois clones. Isto mostra que, para estas condições de Ψ_{pd} , o comportamento das variáveis E, Gs e A estiveram melhor associadas à radiação incidente na folha. A melhor interação da E com o DPV ocorreu no período da manhã, vindo a reforçar o já observado na Figura 5. No período da manhã este comportamento pode estar relacionado ao fato do DPV acompanhar neste período o incremento da Rg. Nesta situação, essas duas variáveis ambientais conjuntas irão impulsionar as trocas gasosas até às 12:00 hs, onde aproximadamente a Rn

atinge seu valor máximo. Resta então no período da tarde, somente a demanda pelo DPV, que segue com o seu incremento até por volta das 16:00 hs. Como anteriormente verificado na Figura 5c, os clones apresentaram correlação negativa na interação Gs x DPV, que mostra a redução da Gs com o incremento do DPV. A relação de A com DPV não apresentou uma boa correlação em nenhum dos clones, justificando a não observância de uma tendência de comportamento na Figura 5d.

Quadro 2. Matriz de correlação simples entre E, Gs, A, Qleaf e DPV para os clones C041 e P4295.

Parâmetros	C041	P4295
E x Qleaf	0,83 **	0,87 **
E x DPV - manhã	0,83 **	0,80 **
E x DPV - tarde	0,47 **	0,46 **
Gs x Qleaf	0,85 **	0,81 **
Gs x DPV	-0,33 **	-0,54 **
A x Qleaf	0,61 **	0,54 **
A x DPV	0,02 ns	-0,12 ns

** = correlação significativa ao nível de 1%, ns = não significativo

3.4. Eficiência do uso da água (WUE)

De modo a verificar a interdependência da WUE e Qleaf, estabeleceu-se a razão entre a média horária dos valores observados ao longo do período de estudo de WUE e respectivas médias horárias de Qleaf. Com essa razão média, buscou-se excluir a influência da variação do gradiente de concentração de água e Qleaf e, assim, caracterizar a diferença entre os clones no comportamento de difusão em função somente da estrutura e da fisiologia. Como visualizado na Figura 6a, os clones apresentaram uma tendência exponencial de comportamento da WUE/Qleaf em função da Qleaf, contudo, mostraram-se estatisticamente diferentes na relação ao nível de 5% de probabilidade. As maiores relações foram obtidas em baixos níveis de Qleaf seguindo de forma decrescente com o aumento da mesma, muito embora o clone P4295 tenha apresentado menor amplitude de variação de WUE/Qleaf. Na curva exponencial de ambos os clones verifica-se duas situações distintas: uma caracterizada pela descida e outra, pela quase linearidade da curva, destacadas nas Figuras 6b e 6c, respectivamente. No momento de transição entre elas existe um “ponto de equilíbrio”, ou seja, a fase de mudança do

comportamento. Para o clone C041 este momento foi observado em $476 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ao passo que para o clone P4295 este encontro foi superior em cerca de 88% com $570 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

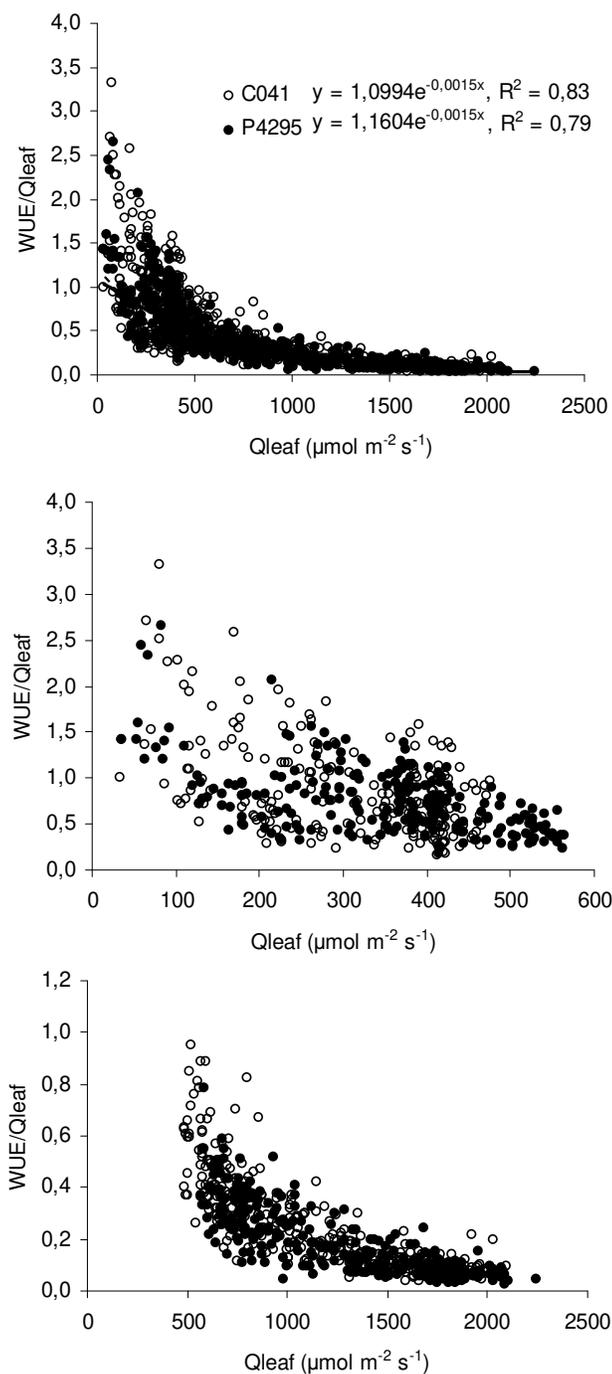


Figura 6. Relação entre WUE/Qleaf e Qleaf em um plantio clonal de *Eucalyptus* sp., FEAGRI/UNICAMP, SP, Brasil. Agosto, 2008. Cada ponto representa a média de 4 observações.

4. Discussão

O crescimento e desenvolvimento de espécies vegetais em condições de campo experimentam ocasionais períodos de seca e quando isso ocorre, depende de cada espécie/genótipo a habilidade no controle de perda de água enquanto mantêm seu crescimento (Lima et al., 2003). De acordo com Jones (1994), o funcionamento dos estômatos constitui um comprometimento fisiológico: quando abertos, permitem a assimilação de gás carbônico; fechando-se, conservam água e reduzem o risco de desidratação. A taxa transpiratória está relacionada com a produção de biomassa, uma vez que o CO₂ assimilado e a água perdida por transpiração estão sob controle estomático (Kramer & Boyer, 1995). Thomas & Fukay (1995) observaram maior transpiração em plantas com plena disponibilidade de água do que naquelas sob deficiência hídrica.

Em uma manhã ensolarada, quando há água abundante e a radiação solar incidente nas folhas favorece a atividade fotossintética, cresce a demanda por CO₂ e os estômatos se abrem, diminuindo a resistência estomática à difusão de CO₂. A perda de água por transpiração é também substancial em tais condições, mas, uma vez que o suprimento hídrico é abundante, é vantajoso para a planta intercambiar a água por produtos da fotossíntese, essenciais ao crescimento e reprodução (Taiz & Zeiger, 2004). Inoue & Ribeiro (1988), estudando clones de *Eucalyptus grandis* e *saligna*, demonstraram que em clones que apresentaram alto potencial fotossintético foram também os que alcançaram as maiores taxas de transpiração.

Os valores de E e Gs obtidos neste estudo concordam com os observados por Tatagiba et al. (2007), Carneiro et al. (2008), ambos para plantação de *Eucalyptus* no Brasil e White et al. (2000) para plantações de *Eucalyptus globulus* na Tasmânia. Como observado nas Figuras 3 a 6, os clones apresentaram tendências semelhantes de respostas das variáveis ecofisiológicas. Fato que se deve destacar é que, mesmo sendo similar o estado hídrico das folhas dos clones, encontrou-se diferença na E em resposta ao DPV e Gs em resposta à Qleaf. Pode-se atribuir essas diferenças nas trocas gasosas, ao fato de se ter utilizado diferentes genótipos, em que cada um responde de forma diferenciada às condições ambientais prevalentes.

A reação dos estômatos à luz já é conhecida desde muito tempo. Os estômatos abrem-se com o aumento da intensidade luminosa e fecham-se no escuro. Aparentemente, os

cloroplastos das células estomáticas agem como sensores luminosos, que comandam a resposta dos estômatos à variação na intensidade de luz. Essa correlação direta entre luz e resposta estomática, como também observado no Quadro 2 e Figuras 5 e 6, tem sido encontrada em muitas espécies vegetais (Bono et al., 2001; David et al., 2002).

O padrão de reposta da Gs em função do DPV obtido neste estudo é uma característica comum em muitas espécies florestais (David et al., 2002, Pereira et al., 1987; Lima, 1996; Buckley, 2005). Lima (1996) apresentou em seu livro “Impacto Ambiental do Eucalipto” várias situações semelhantes às constatadas neste estudo. Por exemplo, no curso horário da Gs de plantações de *Eucalyptus grandis e globulus*, os maiores valores de Gs foram observados no início da manhã. A Gs constitui um compromisso entre as necessidades de conservar água e de manter a taxa de assimilação em níveis compatíveis com a capacidade intrínseca de fixação do carbono no mesófilo foliar. Como pode ser visualizado na Figuras 3, 4 e 6, os estômatos permaneceram mais abertos quando o déficit de pressão de vapor foi mais baixo. Por sua vez, esse fato reflete a diferença de resposta da transpiração em relação ao DPV nos períodos de manhã e tarde (Figura 5). Esse fechamento é um padrão de resposta estomática bem desenvolvida em muitas espécies (David et al., 2002; Fetene & Beck, 2004; Buckley, 2005; Challinor & Wheeler, 2008), inclusive em eucaliptos (Kallarackal & Somen, 1997; White et al., 2000; O’Grady et al., 2008, Tatagiba et al., 2008). Hidrologicamente, essa resposta estomática ao DPV mostra que os processos da transpiração e de assimilação de gás carbônico estão ligados dentro de uma estratégia fisiológica de resposta da planta a condições ambientais variáveis. Nesse sentido, essa resposta evoluiu no sentido de maximizar a relação entre a taxa média de fotossíntese à taxa média de transpiração ao longo de um dado nível de flutuação de fatores ambientais, otimizando a eficiência do uso da água (unidades de carbono fixado por unidade de água transpirada).

É fato reconhecido que o déficit de pressão de vapor d’água entre o interior da folha e o ar externo (DPV) é um importante fator ambiental que afeta o funcionamento estomático. Contudo, as causas para esse acontecimento ainda não são muito compreendidas na literatura. Streck (2003) realizou uma revisão sobre o assunto e analisou a resposta estomática ao DPV em plantas superiores e os possíveis mecanismos propostos para explicar esta resposta. De acordo com o autor, os resultados são conflitantes. Quando existe resposta estomática ao DPV, o mecanismo que causa esta resposta também não é bem entendido, sendo duas hipóteses

propostas para este mecanismo. A hipótese de “feedforward”, que atribui a diminuição da G_s com o aumento do DPV ao ácido abscísico (ABA). Na hipótese de “feedback” ou retroalimentação, G_s diminui com o aumento do DPV devido ao aumento na transpiração foliar, o que abaixa o potencial de água na folha. Ou seja, o aumento da E poderia ser responsável pelo fechamento dos estômatos devido ao aumento do gradiente de potencial de água entre as células-guardas e outras células da epiderme ou simplesmente, pela redução do potencial de água na folha (Stewart & Dwyer, 1983; Friend, 1991; Monteith, 1995). Estes dois mecanismos têm sido objeto de debates na comunidade científica, pois existem resultados publicados na literatura que suportam ambas as hipóteses. Em todo caso, nossos resultados concordam com o comportamento justificado pela hipótese de “feedback”, até por quê não fizemos análise do ABA durante o estudo. Streck (2003) conclui seu trabalho como um assunto não resolvido, justificando a continuação da pesquisa nesta área.

De fato, se a tendência do aumento da transpiração com o aumento do DPV se opõe à tendência de fechamento dos estômatos com o aumento desse déficit, a taxa de transpiração tende ser assintótica, ou seja, tende a atingir um valor máximo e depois declina. Assim, essa resposta estomática ao DPV significa existência de um teto para a transpiração, como mostrado nas Figuras 4 e 5.

Apesar das restrições hídricas não terem sido notórias no decorrer deste estudo, os resultados evidenciam a ocorrência de limiares máximos diários e horários de transpiração e condutância estomática. Segundo McNaughton & Jarvis (1983) e Jarvis & McNaughton (1986), seria previsível um eficiente controle estomático em resposta ao aumento do déficit de pressão de vapor do ar e radiação (Gash et al., 1989). Este argumento tem sido usado por diversos autores (Granier et al., 1996; Hogg & Hurdle, 1997; Infante et al., 1997; Alsheimer et al., 1998; Anfodillo et al., 1998; Zhang et al., 1999; David et al., 2002), para explicar relações de tipo assintótica entre a transpiração, condutância estomática e radiação e, condutância estomática e déficit de pressão de vapor, semelhantes às observadas neste estudo.

4.2. Implicações na produtividade, hidrologia e estratégias de manejo

Lima (1996) cita um estudo com *E. marginata* na Austrália Ocidental realizado por Shea et al. (1975). Estes autores afirmam que o *E. marginata* é capaz de transpirar a altas taxas durante os meses secos e quentes do verão, o que pode resultar num rendimento hídrico de

bacias hidrográficas que contêm esse tipo de vegetação em menos de 10% da precipitação anual. Algumas espécies simplesmente não desenvolveram nenhuma capacidade, ou desenvolveram apenas uma capacidade limitada de controle de transpiração, sendo por isso, vulneráveis ao déficit hídrico. Essa característica provavelmente restringe a faixa de habitats onde tais espécies podem desenvolver-se competitivamente, ou mesmo sobreviver, e pode influenciar significativamente o deflúvio nas bacias hidrográficas (Langford, 1976; Connor et al., 1977; Lima, 1996).

Nas condições analisadas, a perda de água por transpiração em relação à incidência de radiação não mostrou diferença estatística entre os clones. Portanto, no estabelecimento desses clones em uma bacia hidrográfica seria indiferente implantá-los em porções do terreno que recebem maior ou menor radiação. No entanto, o clone P4295 apresentou maiores valores de transpiração, em especial quando associada ao déficit de pressão de vapor do ar, podendo provavelmente alcançar maior produtividade em condições de maior DPV (Quadro 1), no entanto, sua estratégia em economia de água, apresentou menor eficiência (Figura 2 e Quadro 1).

Em termos de manejo florestal, incluindo a preocupação com o aspecto hidrológico do sistema, nas áreas passíveis de exploração de uma bacia hidrográfica não seria recomendável a ocupação de todo o terreno somente com o clone P4295, o que poderia acarretar uma diminuição do deflúvio anual devido às condições já analisadas anteriormente. Do mesmo modo, na realização da colheita florestal do mesmo, seria interessante que esta fosse realizada em mosaicos evitando-se assim, diferenças bruscas na produção anual de água da bacia hidrográfica.

5. Conclusões

Os maiores valores de fluxo de transpiração e condutância estomática foram observados para o clone P4295. Considerando as relações de E , G_s e A em função da Q_{leaf} e DPV, observou-se haver diferença entre os clones apenas nas relações E/DPV e G_s/Q_{leaf} . Todas as correlações da E , G_s e A com Q_{leaf} e DPV para os clones, mostraram-se significativas ao nível de 1%, salvo as relações de $A \times DPV$. As melhores correlações ocorreram com as variáveis E , G_s e A com Q_{leaf} . Os clones mostraram-se estatisticamente diferentes quanto à eficiência do uso da água por unidade de Q_{leaf} . O modelo da WUE

relacionado ao WUE/Qleaf mostraram-se robustos para os dois clones, embora não havendo diferença significativa entre os dois modelos. De forma geral, o comportamento ecofisiológico dos clones mostrou diferenças nas relações E/DPV e Gs/Qleaf.

6. Referências Bibliográficas

ALSHEIMER, M.; KÖSTNER, B.; FALGE, E.; TENHUNEN, J.D. Temporal and spatial variation in transpiration of Norway spruce stands within a forested catchment of the Fichtelgebirge, Germany. **Annales des Sciences Forestières**, 55 : 103-123. 1998.

ANFODILLO, T.; RENTO, S.; CARRARO, V.; FURLANETTO, L.; URBINATI, C.; CARRER, M., ET AL. Tree water relations and climatic variations at the alpine timberline: seasonal changes of sap flux and xylem water potential in *Larix decidua* Miller, *Picea abies* (L.) Karst. and *Pinus cembra* L. **Annales des Sciences Forestières** 55 : 159-172. 1998.

BONO, L.; BERGAMASCHI, H; ROSA, L.M.G.; FRANÇA, S.; RADIN, B.; SANTOS, A.O.; BERGONCI, J.I. Alterações no padrão de resposta à luz da condutância estomática do milho causadas pelo déficit hídrico. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v. 9, n. 1, p. 27-34, 2001.

BUCKLEY, T.N. The control of stomata by water balance. **New Phytologist**, v.168, p.275-292. 2005.

CALDER, I.A. **Evaporation in the uplands**. John Wiley and Sons, Chichester 148 pp. 1990.

CARNEIRO, R.L.C.; RIBEIRO, A.; HUAMAN, C.A.M.; LEITE, F. P.; SEDIYAMA, G.C.; NEVES, J.C.L. Consumo de água em plantios de eucalipto: parte 1 determinação da condutância estomática em tratamentos irrigado e não-irrigado. **Revista Árvore**, v.32, n.1, p. 1-10, 2008.

CHALLINOR, A.J.; WHELLER, T.R. Use of a crop model ensemble to quantify CO₂ stimulation of water-stressed and well-watered crops. **Agricultural and Forest Meteorology**, 148, p. 1062–1077. 2008.

CHAVES, J.H.; REIS, G.G.; REIS, M.G.G.; NEVES, J.C.L.; PEZZOPANE, J.E.M.; POLLI, H.Q. Seleção precoce de clones de eucalipto para ambientes com disponibilidade diferenciada de água no solo: relações hídricas de plantas em tubetes. **Revista Árvore**, v.28, n.3, p. 333-341, 2004.

CONNOR, D.J.; LEGGE, N.J.; TURNER, N.C. Water relations of mountain Ash (*Eucalyptus regnans*) F. Muell Forests. **Australian Journal of Plant Physiology**, v.4, p.753-762, 1977.

CUEVAS, E.; BAEZA, P.; LISSARRAGUE, J.R. Variation in stomatal behaviour and gas exchange between mid-morning and mid-afternoon of north-south oriented grapevines (*Vitis vinifera* L. Cv. Tempranillo) at different levels of soil water availability. **Scienta Horticulturae**, v.108, p.173-180, 2006.

DAVID, T.S.; FERREIRA, I.; PEREIRA, J.S.; COHEN, S.; DAVID, J.S. Transpiração em Árvores Isoladas de um Montado de Azinho. Evolução Sazonal e Condicionantes Hidráulicas. **Silva Lusitana**, v.10, n.2, p.133 - 149. 2002.

EMBRAPA. **Sistema Brasileiro de Classificação de solos**. Centro Nacional de Pesquisa de Solos, 412p. 1999.

FETENE, M.; BECK, E.H. Water relations of indigenous versus exotic tree species, growing at the same site in a tropical montane forest in southern Ethiopia. **Trees**, v.18, p.428-435. 2004.

FLORENCE, R.G. **Ecology and silviculture of eucalypt forest**. Collingwood: CSIRO, 1996.

FRIEND, A.D. Use of a model of photosynthesis and leaf microenvironment to predict optimal stomatal conductance and leaf nitrogen partitioning. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v.14, n.6, p.895-905, 1991.

GAO, F. Water relations and gas exchange of tropical sapling during a prolonged drought in a Bornean heath forest, with reference to root architecture. **Journal of Tropical Ecology**, v.16, p.101-116, 2000.

GASH, J.H.C., SHUTTLEWORTH, W.J., LLOYD, C.R.. Micrometeorological measurements in Les Landes forest during Hapex-Mobilhy. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.46 : p.131-147. 1989.

GRANIER, A.; HUC, R.; BARIGAH, S.T. Transpiration of natural rain forest and its dependence on climatic factors. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.78, p.19-29, 1996.

HOGG, E.H., HURDLE, P.A. Sap flow in trembling aspen: implications for stomatal responses to vapor pressure deficit. **Tree Physiology**, v.17, p.501-509. 1997.

INFANTE, J.M.; RAMBAL, S.; JOFFRE, R. Modelling transpiration in holm-oak savannah trees: scaling up from the leaf to the canopy. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.87, p.273-289, 1997.

INOUE, M.T.; RIBEIRO, F.A. Fotossíntese e transpiração em *Eucalyptus grandis* e *saligna*. **IPEF**, n.40, p.15-20, 1988.

JARVIS, P. G. Stomatal response to water stress in Conifers. In: TURNER, N. C.; KRAMER, P. J. (Eds.) **Adaptation of plants to water and high temperature stress**. New York: John-Wiley, 1980. p.105-122.

JARVIS, P.G.; MCNAUGHTON, K.G. Stomatal Control of transpiration: scaling up from leaf to region. In A. Macfadyen e E.D. Ford (eds.), **Advances in Ecological Research**, London: Academic Press, 1986, p.1-49.

JONES, H.G. **Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology**. 2^oed. Cambridge: University Press, 1994, 428p.

KALLARACKAL, J.; SOMEN, C.K. An ecophysiological evaluation of the suitability of *Eucalyptus grandis* for planting in the tropics. **Forest Ecology and Management**, v.95, p.53-61. 1997.

KAUFMANN, M. R.; LINDER, S. Tree physiology in a changing world. **Tree Physiology**, v.16, n.1, p.1-4, 1996.

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

LANGFORD, K.J. Changes in Yield of water following a bushfire in a forest of *Eucalyptus regnans*. **Journal of Hydrology**, v.29, p.87-114, 1976.

LIMA, W.P. **Impactos ambientais do eucalipto**. 2.ed. São Paulo: USP, 1996, 301p.

LIMA, W.P.; JARVIS, P.; RHIZOPOULOU, S. Stomatal responses of *Eucalyptus* species to elevated CO₂ concentration and drought stress. **Scientia Agricola**, v.60, n.2, p.231-238, 2003.

McNAUGHTON, K.G.; JARVIS, P.G. Predicting effects of vegetation changes on transpiration and evaporation. In T.T. Koslowski (ed.), **Water Deficits and Plant Growth**. New York: Academic Press, p.1-47. 1983.

MIELKE, M.S.; OLIVA, M.A.; BARROS, N.F.; PENCHEL, R.M.; MARTINEZ, C.A., ALMEIDA, A.C. Stomatal control of transpiration in canopy of the clonal *Eucalyptus grandis* plantation. **Trees**, v.13, n.1, p.152-160, 1999.

MONTEITH, J.L. A reinterpretation of stomatal responses to humidity. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v.18, n.2, p.357-364, 1995.

NICOLÁS, E.; BARRADAS, V.L.; ORTUÑO, M.F.; NAVARRO, A.; TORRECILLAS, A.; ALARCÓN, J.J. Environmental and stomatal control of transpiration, canopy conductance and decoupling coefficient in young lemon trees under shading net. **Environmental and Experimental Botany**, v.63, p.200-206, 2008.

O'GRADY, A.P.; WORLEDGE, D.; BATTAGLIA, M. Constraints on transpiration of *Eucalyptus globulus* in southern Tasmania, Australia. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.148, p.453-465, 2008.

PEREIRA, J.S.; TENHUNEN, J.D.; LANGE, O.L. Stomatal control of photosynthesis of *Eucalyptus globulus* Labill, trees under field conditions in Portugal. **Journal of Experimental Botany**, v.38, p.1678-1688. 1987.

PEREIRA, A.; ANGELOCCI, L.R.; SENTELHAS, P.C. **Agrometeorologia fundamentos e aplicações**. Guaíba: Agropecuária, 2002. 478p.

SCHOLANDER, P.F.; HAMMEL, H.T.; BRADSTREET E.D.; HEMMINGSEN, E.A. Sap pressure in vascular plants. **Science**, v.148, p.339-346, 1965.

SOARES, J.V; ALMEIDA, A.C. Modeling de water balance and soil water fluxes in a fast growing *Eucalyptus* plantation in Brazil. **Journal of Hydrology**, v.253, p.130-147, 2001.

STEWART, D.W.; DWYER, L.M. Stomatal response to plant water deficits. **Journal of Theoretical Biology**, London, v.104, n.3, p.655-666, 1983.

STRECK, N.A. Stomatal response to water vapor pressure deficit: an unsolved issue. **Revista Brasileira Agrobiologia**, v.9, n.4, p.317-322, 2003.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 3. ed. Porto Alegre: Artemed, 2004. 719p.

TATAGIBA, S.D.; PEZZOPANE, J.E.M.; REIS, E.F.; DARDENGO, M.C.J.D.; EFFGEN, T.A.M. Comportamento fisiológico de dois clones de *Eucalyptus* na época seca e chuvosa. **Cerne**, v.13, n.2, p.149-159, 2007.

TATAGIBA, S.D.; PEZZOPANE, J.E.M.; REIS, E.F. Estudo ecofisiológico de clones de eucaliptos mantidos irrigados: resultados preliminares. In.: VII Encontro Latino Americano de Pós-Graduação. **Anais...UNIVAP**: São José dos Campos, p.3540-3543, 2007b.

THOMAS, S.; FUKAY, S. Growth and yield response of barley and chickpea to water stress under three environments in Southeast Queensland. III Water use efficiency, transpiration efficiency and soil evaporation. **Australian Journal of Agricultural Research**, v.46, p.35-48, 1995.

WHITE, D.A.; BEADLE, C.L.; WORLEDGE, D. Control of transpiration in an irrigated *Eucalyptus globulus* Labill. Plantation. **Plant, Cell and Environment**, v.23, p.123-134. 2000.

WHITEHEAD, D.; HINCKLEY, T. M. Models of water flux through forest stands: Critical leaf and stand parameters. **Tree Physiology**, v.18, p.571-587, 1991.

ZHANG, H.; MORISON, J.I.L.; SIMMONDS, L.P.. Transpiration and water relations of poplar trees growing close to the water table. **Tree Physiology**, v.19, p.563-573, 1999.

Apêndice 4

COMPORTAMENTO ECOFISIOLÓGICO DE INDIVÍDUOS ADULTOS DE *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla* NA MICROBACIA SANTA MARTA, IGARATÁ, SP - BRASIL

Resumo. Este estudo teve por objetivo caracterizar os efeitos de variáveis ambientais no comportamento da transpiração (E), condutância estomática (Gs) e fotossíntese (A) de um clone de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla* na escala foliar ao longo de três dias consecutivos. As aferições foram realizadas em um povoamento clonal com 60 meses de idade, localizado no município de Igaratá-SP. Foram realizadas medições de potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}) pela câmara de pressão de Scholander e as aferições ecofisiológicas de E, Gs e A foram obtidas pelo porômetro LcPro+ (ADC). Características climáticas específicas dos dias de medição foram obtidas da estação meteorológica automática Campbell Scientific Inc. instalada no próprio local de estudo, distante a 100 m do povoamento clonal de interesse. Variáveis ambientais tais como, radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf) e déficit de pressão de vapor atmosférico (DPV), foram escolhidas para correlacionar com E, Gs e A. As melhores associações foram observadas entre E, Gs, A com Qleaf, não sendo significativa para Gs e DPV. A relação A/E foi progressivamente maior com o decréscimo do Ψ_{pd} . O conhecimento da eficiência do uso da água ajuda a selecionar melhores as espécies de eucalipto para determinadas condições.

Palavras-chave: transpiração, eficiência do uso da água, radiação fotossinteticamente ativa, DPV

1. Introdução

O crescimento e o desenvolvimento dos vegetais é consequência de vários processos fisiológicos controlados pelas condições ambientais e características genéticas de cada espécie vegetal. Portanto, para melhor compreender o crescimento, o desenvolvimento e o impacto hidrológico de uma plantação de eucalipto, faz-se necessário conhecer os fatores que controlam o uso da água. Recentemente, empresas têm aumentado esforços no sentido de investigar a contribuição dos componentes do balanço hídrico na produtividade do eucalipto, com a necessidade de integrar os efeitos do clima e práticas de manejo na produção de madeira de florestas plantadas de *Eucalyptus*.

De acordo com Novák et al. (2005) estimativas confiáveis das taxas de transpiração vegetal são indispensáveis para prever o fluxo de água e crescimento da cultura e assim, a taxa

de transpiração depende de várias propriedades do continuum solo-planta-atmosfera. A ecofisiologia vegetal é a ciência que trata dos processos e das respostas vitais das plantas em função das mudanças nos fatores ambientais (Larcher, 2003). Portanto, estão envolvidos em diferentes níveis de organização o estudo descritivo das respostas dos organismos em relação às condições do ambiente e a análise das causas de seus correspondentes mecanismos fisiológicos. Embora muitas espécies de *Eucalyptus* sejam encontradas em condições secas, mudanças drásticas no status hídrico da planta podem ter influência no seu crescimento e fisiologia (Whitehead & Beadle, 2004). A disponibilidade de radiação solar é um dos fatores que mais limitam o crescimento e desenvolvimento das plantas. Toda energia necessária para a realização da fotossíntese, processo que transforma o CO₂ atmosférico em energia metabólica, é proveniente da radiação solar (Taiz & Zieger, 2004).

Diversos são os estudos sobre a influência da água e condições ambientais na produtividade florestal e seus impactos nos recursos hídricos de uma bacia hidrográfica. Soares & Almeida (2001) desenvolveram um modelo de uso de água em plantações de eucalipto em Aracruz-ES (*Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden) a partir da equação de Penman-Monteith. O modelo indicou que em anos em que chove em torno da média histórica da região (1.350 mm) existe equilíbrio entre evapotranspiração e precipitação. Os autores também verificaram que o eucalipto exerce controle estomático eficiente sobre a transpiração durante a estação seca. Granier et al. (1996) realizaram medições de fluxo de seiva em uma floresta de pinus e desenvolveu um modelo de predição da transpiração em função do déficit de pressão do vapor. Em seguida, estimaram a transpiração da cobertura vegetal para um segundo local utilizando-se o mesmo modelo e ao comparar os valores estimados com os obtidos em campo, concluíram que o modelo desenvolvido foi adequado para a estimativa de transpiração do dossel. De acordo com Xavier et al. (2002), computar o uso de água de plantações de eucalipto é fundamental tanto na avaliação de seus impactos ambientais quanto na aferição de sua sustentabilidade com envolvimento de modelos de crescimento. Para Soares et al. (1997) e Soares & Almeida (2001), a evapotranspiração do dossel, quando integrada em um dado período de tempo, pode ser utilizada para expressar o potencial de produtividade da cultura em determinado local e período.

Na tentativa de subsidiar a modelagem ecofisiológica de bacias hidrográficas com florestas plantadas, este estudo teve por objetivo caracterizar os efeitos de variáveis ambientais

no comportamento da transpiração, condutância estomática e fotossíntese de um clone de *Eucalyptus* sp. na escala foliar. O trabalho aqui apresentado integra uma rede de estudos com o envolvimento de diversas escalas de observação.

2. Material e Métodos

2.1. Caracterização da área

O estudo foi conduzido na Fazenda Santa Marta, localizada no município de Igaratá-SP entre as coordenadas 23°10'22" S de latitude e 46°06'50" W de longitude e 745 m de altitude. O clima é do tipo Cwa de acordo com a classificação de Köppen, sendo caracterizado como um clima tropical de altitude com inverno seco e verão quente, com total de chuvas no mês mais seco inferior a 30 mm, temperatura média no mês mais quente superior a 22°C e no mês mais frio inferior a 18°C. A temperatura média anual é de 21,5°C, e a precipitação anual média de 1.265 mm (Sentelhas et al., 2007).

Pela divisão geomorfológica do Estado de São Paulo, segundo o Instituto de Pesquisas Tecnológicas - IPT (1981), a área de estudo situa-se no planalto atlântico que se caracteriza como uma região de terras altas, constituída predominantemente por rochas cristalinas pré-cambrianas, cortadas por intrusivas básicas e alcalina mesozóico-terciárias. O relevo da região da bacia é denominado de relevo de morros, onde predominam amplitudes locais de 100 a 300 metros e declividades médias a altas – acima de 15%, com drenagem de alta densidade, vales fechados a abertos e planícies aluvionares interiores restritas (IPT, 1981). O solo do talhão de interesse é do tipo Cambissolo Háplico Tb distrófico, latossólico, com textura argilosa.

2.2. Monitoramento ecofisiológico

Para o acompanhamento do comportamento ecofisiológico, as aferições foram realizadas em povoamento clonal de híbrido de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla*, 60 meses após o plantio em espaçamento 3 x 2 m.

2.2.1. Potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd})

As observações das disponibilidades hídricas no solo foram realizadas por meio de medidas de potencial hídrico antemanhã (Ψ_{pd}) utilizando-se uma câmara de pressão de Scholander (Scholander et al., 1965), modelo 3035 (Soil Moisture Equipment Corp., USA) antes do nascer do sol, em folhas saudáveis totalmente expandidas. Para isso, as medições se procederam em quatro indivíduos por dia onde foram coletados simultaneamente, quatro ramos por indivíduo. Para evitar a perda de água por transpiração, as folhas foram cortadas na inserção do pecíolo, envoltas em filme plástico e acondicionadas sob refrigeração. As medidas se procederam no campo, imediatamente após a coleta do material.

2.2.2. Variáveis ecofisiológicas

A transpiração (E), condutância estomática (Gs) e a fotossíntese (A) foram obtidas com o auxílio de uma plataforma elevatória móvel disposta na linha de plantio, de modo que alcançasse a copa de quatro árvores a aproximadamente 18 metros de altura (Figura 1). A partir de então, as medições fisiológicas foram realizadas pelo analisador de gás infravermelho (IRGA) LC-PRO+ (ADC BioScientific Ltda., UK). Para tanto, escolheram-se quatro folhas saudáveis aleatórias e totalmente expandidas para cada indivíduo. As leituras se procederam em intervalos horários ao longo do dia, no período das 8 às 17 horas durante o mês de agosto de 2008.



Figura 1. Plataforma elevatória utilizada para observação das variáveis fisiológicas em plantio clonal de *E. grandis* x *E. urophylla*, Fazenda Santa Marta, Igaratá-SP, Brasil. Agosto, 2008.

2.3. Fatores do Clima

As características climáticas específicas dos dias de medição foram obtidas da estação meteorológica automática Campbell Scientific Inc. instalada no próprio local de estudo, distante a 100 m do povoamento clonal de interesse. Variáveis ambientais tais como, radiação fotossinteticamente ativa e déficit de pressão de vapor atmosférico, foram escolhidas para correlacionar com a E, Gs e A.

A radiação fotossinteticamente ativa na superfície da folha (Qleaf) foi determinada simultaneamente às medições das variáveis ecofisiológicas, utilizando-se o sensor acoplado na câmara dos porômetros, sempre disposto perpendicularmente à luz solar incidente na superfície foliar ao longo de cada dia de trabalho.

Foram escolhidas variáveis ambientais para correlacionar com a E, Gs e A. Assim, dados complementares de temperatura do ar e da umidade relativa do ar foram coletados desta estação meteorológica. Essas informações foram utilizadas para o cálculo do déficit de pressão de vapor de água (DPV).

$$DPV = es - ea , \quad (1)$$

A pressão de saturação do vapor foi calculada de acordo com a seguinte equação:

$$es = 0,6108 * 10^{7,5*Tar / 237,3 + Tar} \quad (2)$$

onde Tar corresponde à temperatura do ar em °C e es, em kPa.

A pressão parcial de vapor foi obtida pela seguinte equação:

$$ea = UR \times es / 100 , \quad (3)$$

onde UR é a umidade relativa do local, expressa em %.

2.4. Análises Estatísticas

O comportamento ecofisiológico, em função do Ψ_{pd} , Qleaf e DPV foi submetido à análise de variância, e quando significativas, as médias foram comparadas pelo teste Tukey utilizando *software* Minitab 14.0.

3. Resultados

3.1. Comportamento médio diário das variáveis ecofisiológicas ao longo do período de avaliação

A Figura 2 apresenta o potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}) e a média diária das trocas gasosas e variáveis ambientais. Ao longo dos três dias de medição foi observado um decréscimo contínuo do Ψ_{pd} , não necessariamente acompanhado pelo decréscimo das trocas gasosas. De forma geral, o comportamento das variáveis fisiológicas E, Gs e A tiveram as mesmas tendências que as variáveis ambientais e cada dia de observação mostrou-se estatisticamente diferente em todas as situações. As maiores taxas de E, Gs e A ocorreram no dia 12/08/2008, onde os indivíduos não somente encontravam-se sob menor deficiência hídrica, mas também com maior disponibilidade de energia e DPV (Figura 2e, f), indicando, portanto, um maior consumo de água nesta ocasião. As máximas trocas de E, Gs e A para este dia de medição ocorreram às 12:00 hs com $11,1 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $0,60 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e $23,12 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente com $Q_{leaf_{max}}$ também às 12:00 hs, com $1769 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e DPV_{max} entre 15:00 e 16:00 hs com 2,2 kPa. Em contrapartida, o dia 13/08/2008, caracterizado pelo predomínio de muitas nuvens, apresentou as menores taxas de trocas gasosas: $E = 3,3 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $Gs = 0,36 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e $A = 15,1 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Este acontecimento pode estar relacionado à baixa incidência de energia e demanda atmosférica ao longo de todo o período, ($Q_{leaf_{max}}$ às 10:00 hs, $368 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e DPV_{max} às 12:00 hs, 0,6 kPa) insuficientes para impulsionar as atividades ecofisiológicas.

3.2. Relações entre Ψ_{pd} , E, Gs e A em função da Q_{leaf} e DPV

As interações entre as trocas gasosas e as variáveis ambientais Q_{leaf} e DPV podem ser visualizadas na Figura 3. Desse modo, observa-se que a E, Gs e A acompanham de forma crescente o aumento da Q_{leaf} (Fig 3a, c, d), sendo este comportamento comprovado pelos coeficientes de correlação entre as variáveis ambientais e ecofisiológicas apresentados no Quadro 1. Isto mostra que, para estas condições de Ψ_{pd} , o comportamento das variáveis E, Gs e A estiveram melhor associadas à radiação incidente na folha. No entanto, as menores correlações estiveram presentes em E x DPV e A x DPV. A única associação não significativa

foi encontrada para Gs x DPV, e como mostra a Figura 3d, não há nenhuma tendência da interação entre essas duas variáveis.

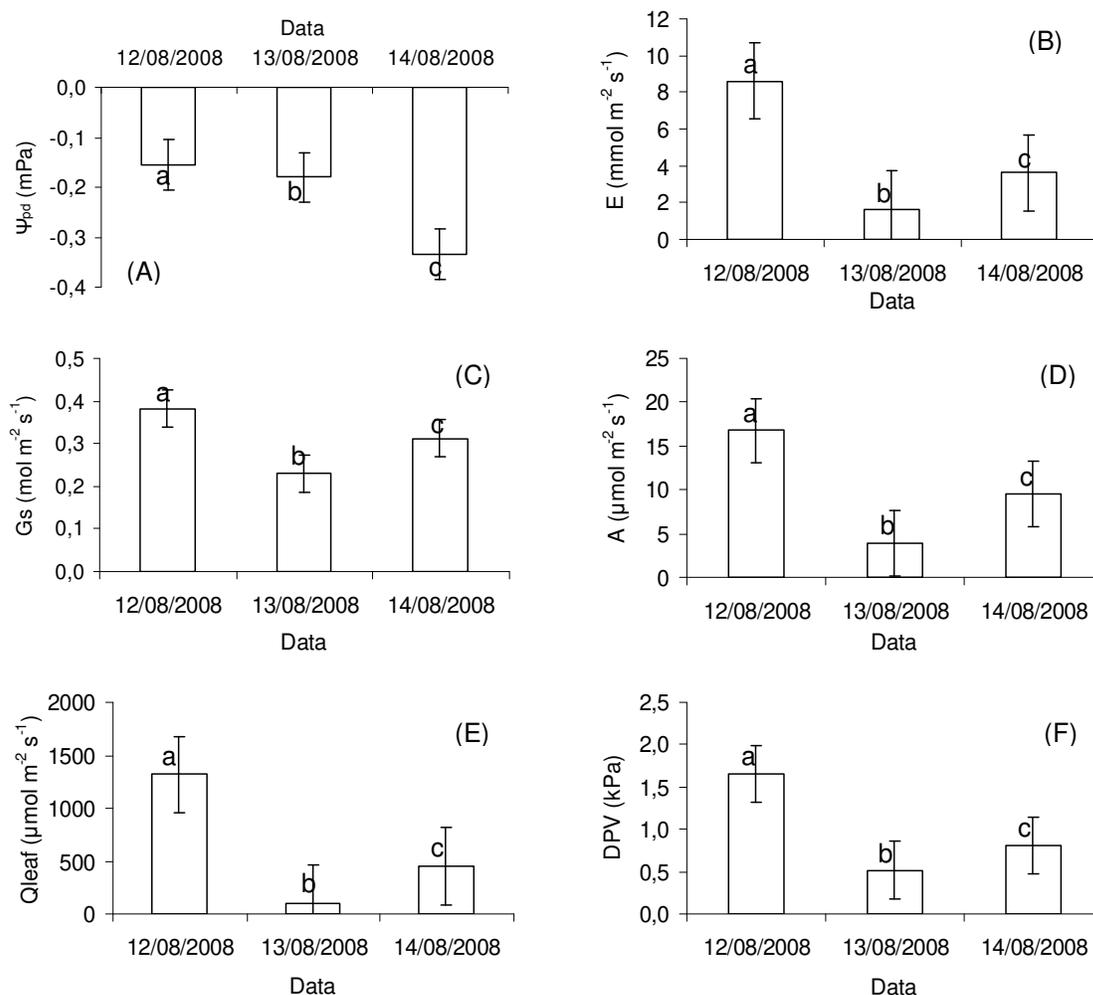


Figura 2. Ψ_{pd} (A) e média diária da E (B), Gs (C), A (D), Qleaf (E) e DPV (F) em um plantio clonal do clone C041 em Igaratá, SP, Brasil. Agosto, 2008. Média de 4 indivíduos por dia. Médias seguidas de mesma letra minúscula não possuem diferença estatística pelo teste de Tukey a 5%. Barras verticais correspondem ao erro padrão da média.

Quadro 1. Correlação simples (r) entre os valores médios horários de E, Gs e A com os respectivos valores de Qleaf e DPV do clone C041 no período de 12 a 14/08/2008. Igaratá, SP, Brasil.

Variáveis	r
E x Qleaf	0,87 *
E x DPV	0,56 *
Gs x Qleaf	0,66 *
Gs x DPV	0,07 ^{ns}
A x Qleaf	0,83 *
A x DPV	0,32 *

* = correlação significativa ao nível 5% ; ns = não significativo

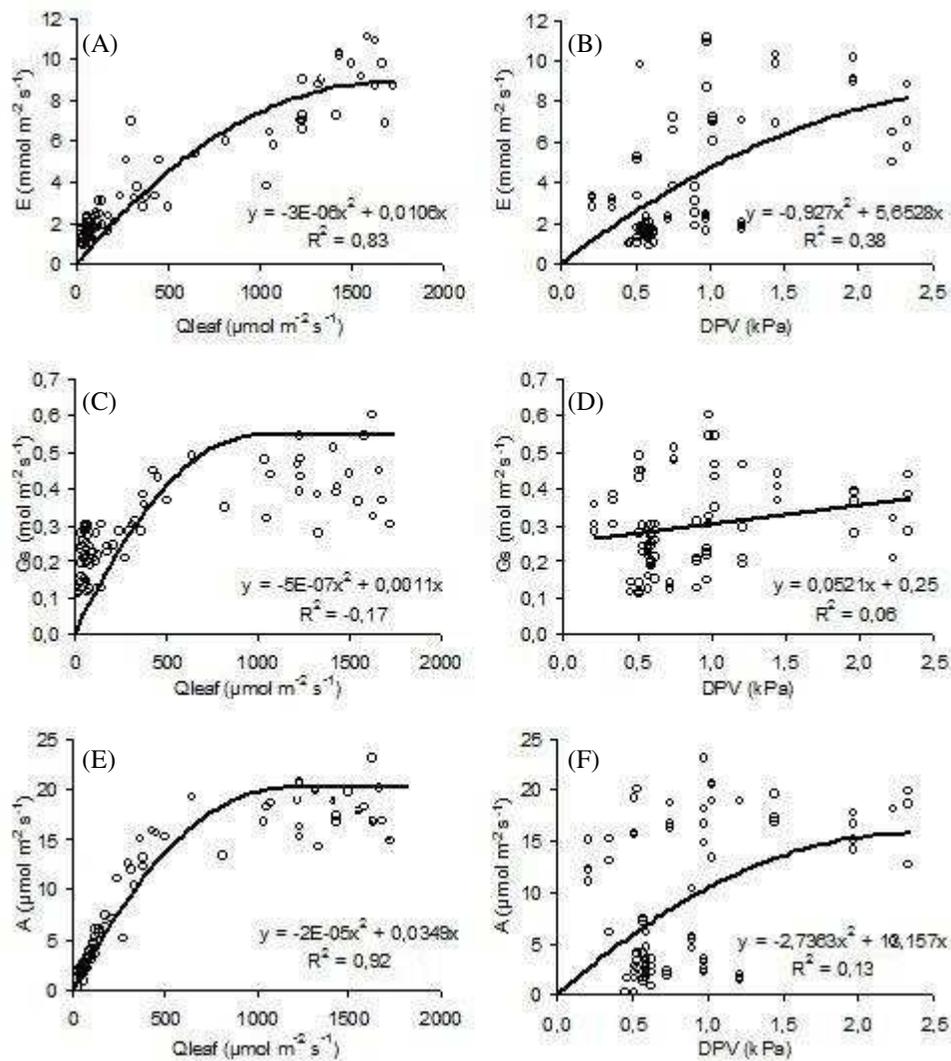


Figura 3. Relação entre variáveis ecofisiológicas e ambientais para o clone C041. E x Qleaf (A), E x DPV (B), Gs x Qleaf (C), Gs x DPV (D), A x Qleaf (E), A x DPV (F). Fazenda Santa Marta, Igaratá-SP, Brasil. Agosto 2008.

De forma a buscar um melhor detalhamento de como as variáveis ambientais e ecofisiológicas se relacionam, foi estabelecida uma razão entre a média horária de todos os valores observados ao longo do período de estudo de E, Gs e A e respectivas médias horárias de Qleaf e DPV (Figura 4). Com essa razão média, buscou-se excluir a influência da variação do gradiente de concentração de água e Qleaf ou DPV. Dessa forma, com o objetivo de

caracterizar a diferença no comportamento de difusão em função somente da estrutura e da fisiologia dos clones.

Os resultados obtidos para todas as razões envolvendo Q_{leaf} mostraram-se estatisticamente diferentes. O dia 13/08/2008 teve as variáveis ecofisiológicas (Figura 4A, C, E) mais afetadas pela Q_{leaf} , apresentando assim, os maiores valores na razão o que pode justificar as menores trocas gasosas observadas na Figura 2. Quando se compara o comportamento na resposta das variáveis fisiológicas em função das ambientais, observou-se que o fator limitante para as trocas gasosas no período de avaliação foi a Q_{leaf} . Quanto ao DPV, a tendência de resposta da E e A foram semelhantes (Figura 4B, F), e não se mostraram estatisticamente diferentes para os três dias de observação. A razão G_s/DPV mostrou-se menor para o dia 12/08/2008 (Figura 4D) e estatisticamente diferente dos demais dias, confrontando com o já observado na Figura 2F.

3.3. Eficiência instantânea do uso da água (WUE) e eficiência intrínseca do uso da água (WUE_i)

Não houve diferenças significativas da WUE entre os dias em cada regime hídrico. Contudo, a relação A/E foi progressivamente maior com o decréscimo do Ψ_{pd} e os maiores valores foram observados no dia 14/08/2008, indicando uma maior assimilação de biomassa nessa situação (Figura 5A). Ao contrário, na relação A/ G_s (Figura 5B) foram observadas diferenças estatísticas entre os três dias e o comportamento entre eles registrou as mesmas tendências observadas na Figura 2. O dia 12/08/2008 apresentou o maior valor da WUE_i condicionado pela maior capacidade fotossintética. A WUE_i teve decréscimos ao longo dos dias, possivelmente em virtude do declínio da condutância estomática durante a deficiência hídrica, a qual provoca redução na eficiência de assimilação pelo processo fotossintético, como já verificado na Figura 2. Alguns autores sugerem que o declínio no WUE_i, decorre da diminuição na condutância estomática, a qual afeta com maior intensidade a taxa fotossintética do que a taxa transpiratória da folha (Awal & Ikeda, 2002; Larcher, 2003).

4. Discussão

Os estômatos não são somente a via de entrada para as trocas gasosas por CO_2 , mas também a via de saída da água, na forma de vapor, do interior para o exterior da folha. Para

absorver CO_2 do meio externo, a planta, inexoravelmente, perde água e, quando diminui esta perda, também restringe a entrada de CO_2 . Essa interdependência foi reconhecida há muito tempo (Hellriegel, 1883; Maximov, 1923) e expressa numericamente pela razão global entre a assimilação e o consumo de água.

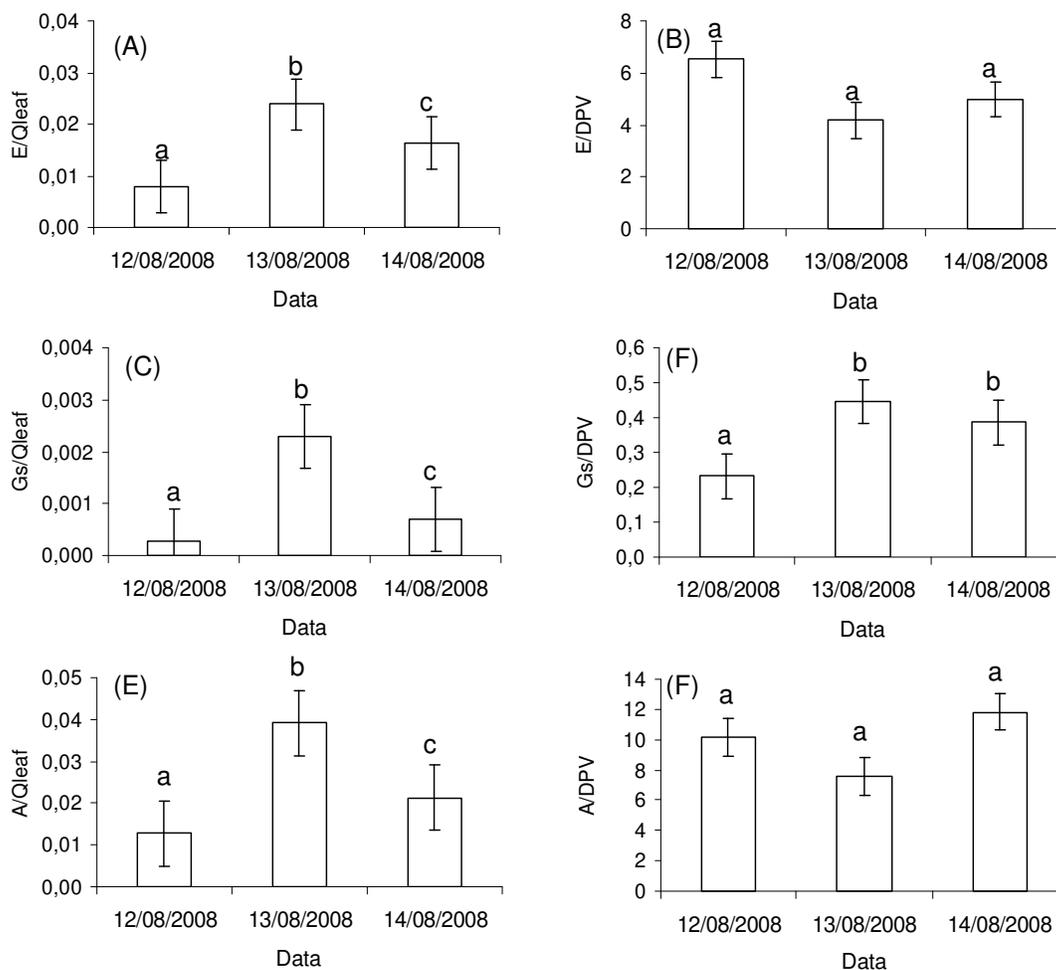


Figura 4. Razão média diária entre as variáveis ecofisiológicas e ambientais para o período de 12 a 14/08/2008. Igaratá-SP, Brasil. Médias seguidas de mesma letra minúscula não possuem diferença estatística pelo teste de Tukey a 5%. Barras verticais correspondem ao erro padrão da média. E/Qleaf ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}/\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), Gs/Qleaf ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}/\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), A/Qleaf ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}/\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), E/DPV ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{DPV}^{-1}$), Gs/DPV ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{DPV}^{-1}$), A/DPV ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{DPV}^{-1}$).

Segundo Lamaud et al. (1996), a eficiência de uso da água (WUE), representa a capacidade que a vegetação possui em assimilar carbono, enquanto limita as perdas de água, através dos estômatos. A água exerce influência em diversos processos como a assimilação de CO_2 , transpiração, expansão foliar e partição de fotoassimilados para os diversos órgãos da

planta. A redução na quantidade de água disponível às plantas leva à aceleração da respiração, ao aumento da atividade das enzimas hidrolíticas e a redução da intensidade fotossintética (Kudrev, 1994). Mas somente o estudo da relação água disponível e atividades fisiológicas não é suficiente para explicar o comportamento de trocas gasosas e desenvolvimento dos vegetais. Basta observar as informações disponíveis na Figuras 2a, b, c, d, onde não podemos concluir que as trocas gasosas seguem o decréscimo do Ψ_{pd} .

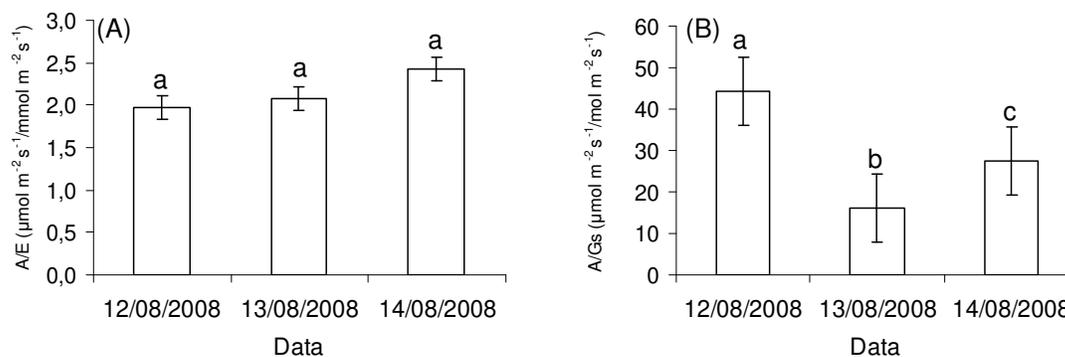


Figura 5. (A) Eficiência instantânea média diária do uso da água (A/E) e (B) eficiência intrínseca do uso da água (A/Gs) para o clone C041 ao longo dos dias de avaliação. Igaratá, SP, Brasil. Agosto, 2008. Média de 4 indivíduos, seguidas de mesma letra minúscula não possuem diferença estatística pelo teste de Tukey a 5%. Barras verticais correspondem ao erro padrão da média.

Na natureza, a WUE é influenciada não somente pela água, mas também pelas condições climáticas. A Figura 3 mostrou muito bem essa relação, onde pode ser observado as tendências do aumento das trocas gasosas acompanhada do aumento da Q_{leaf} ou DPV e ainda comprovado pelos coeficientes de correlação (Quadro 1). Situações semelhantes foram registradas por diversos autores em diferentes culturas, inclusive em vários gêneros de *Eucalyptus* sp (Granier et al., 2000; Whitehead & Beadle, 2004; Poni et al., 2005; Romero & Botía, 2006; Matsumoto et al., 2008). Geralmente, a correlação entre Gs e DPV apresenta-se com alta sensibilidade da Gs ao aumento do DPV (Whitehead & Beadle, 2004; Kumagai et al., 2008). No caso deste estudo, não foi observada uma tendência entre esses dois parâmetros, justificado talvez pela necessidade de uma maior quantidade de dados ou mesmo pelos baixos níveis de DPV ao longo do período de medidas, insuficientes para sensibilizar os estômatos. Tanto é que quando verificada a razão entre as variáveis fisiológicas e ambientais (Figura 4), visando caracterizar somente o resposta fisiológica (E, Gs e A) em função de um dos parâmetros ambientais (Q_{leaf} e DPV), somente as relações envolvendo a Q_{leaf} mostraram-se

estatisticamente diferentes entre os dias de observação. Uma exceção foi observada unicamente no dia 12/08/2008 em Gs/DPV (Figura 4d), sendo este justamente o dia com maior demanda atmosférica (Figura 2f).

A maioria dos estudos sobre eficiência de uso da água tem sido realizada em culturas agrícolas, com poucos trabalhos em ecossistemas florestais. Recentemente tem havido um grande aumento no número de pesquisas sobre a quantificação dos fluxos de CO₂ e de energia entre a atmosfera e os ecossistemas terrestres, não só para avaliar a situação atual desses ecossistemas, mas também a fim de analisar as suas variações ao longo do tempo.

Uma importante questão em estudos sobre o ciclo do carbono está relacionada com as respostas da vegetação às crescentes concentrações de CO₂ atmosférico. A maioria dos estudos nesta área foram realizados sob condições controladas em culturas agrícolas e mostraram aumento nas taxas de fotossíntese e de biomassa com a elevação ao teor de CO₂ do ar e com o conseqüente aumento na eficiência de uso da água (Lindroth & Cienciala, 1995). Usando técnicas de isótopos de carbono, Feng (1999) analisou as tendências na eficiência de uso da água em árvores dos últimos 100 a 200 anos, em resposta à concentração de CO₂ atmosférico, tendo concluído que a eficiência de uso da água de quase todas as árvores aumentou com o aumento da concentração de CO₂ atmosférico. Segundo o mesmo autor, esse resultado é devido a um aumento na taxa de assimilação de carbono e, ou, um decréscimo na condutância estomática, indicando um aumento na eficiência de transpiração tendo uma conexão direta com mudanças de biomassa da planta.

Nas espécies florestais, a eficiência do uso da água (WUE) auxilia a compreensão das relações hídricas em plantas, representando uma relação entre o incremento de biomassa e o volume de água utilizada no período. Em decorrência da crescente preocupação com a disponibilidade dos recursos hídricos na agricultura irrigada e pluvial, há um interesse renovado na tentativa de desenvolver uma compreensão de como a WUE pode ser melhorada e como os sistemas de cultivo podem ser modificados para serem mais eficientes no uso da água, seja na seleção de variedades tolerantes a seca ou na seleção de espécies mais adequadas a cada região (Doorenbos & Kassan, 1979; Hatifield et al., 2001).

Para dar suporte ao observado na Figura 5, situações também observadas por Schultz (2000), Poni et al. (2005) e Poni et al. (2008) indicaram claramente que independentemente do nível de estresse no solo, a WUE intrínscica tende a aumentar com o aumento do DPV,

enquanto WUE instantânea normalmente mostra uma tendência oposta. Em seu trabalho, Poni et al. (2005) alerta para o seguinte fato: os resultados dos efeitos da WUE de todo o dossel precisa ser conciliado com a conclusão elaborada a partir da avaliação de folha única. No entanto, uma questão importante é a metodologia de amostragem das folhas totalmente expostas à radiação para minimizar a variabilidade devido a diferentes locais do dossel e interação com a posição do sol. Um dossel é formado por uma população heterogênea de folhas, algumas das quais estão localizadas na sombra ou formam ângulos variando com a direção da radiação, recebendo assim radiação difusa. O estudo realizado por Intrieri et al. (1998) mostrou que as folhas totalmente sombreadas ou parcialmente geralmente apresentam baixos níveis de WUE. Na verdade, quando a eficiência na utilização da água é estudada em culturas agrícolas com a finalidade de, por exemplo, biomassa ou rendimento por quantidade de água transpirada, há um consenso geral de que as estratégias de déficit hídrico aumentariam a WUE em relação à irrigação plena (Dry & Loveys, 1999).

Os valores de WUE instantânea obtidos neste trabalho foram em média, inferiores aos observados por Tatagiba et al. (2007) em árvores adultas de *Eucalyptus* sp. com 2,5 a 3 anos de idade em Itauninhas-Ba no Brasil. Esse fato pode ser explicado pelo declínio do desenvolvimento ontogenético com o passar dos anos onde o vegetal tende à estabilidade.

A WUE permite avaliar os efeitos do manejo da água, do solo e da planta sobre o consumo de água e produção da cultura. Há grande evidência de que a eficiência do uso de água pelas plantas varia entre as espécies no mesmo ambiente, entre diferentes condições climáticas numa mesma cultura, entre sítios e estação do ano (Taylor & Willatt, 1983). A adaptação de espécies aos efeitos do clima pode ajudar no manejo de água em condições de diferente umidade; razão pela qual o uso da água reflete a complexidade de fatores envolvidos na interação planta/ambiente. De acordo com Olbrich et al. (1993), o conhecimento da eficiência do uso da água ajudaria selecionar melhores as espécies de eucalipto para determinadas condições.

5. Conclusões

A transpiração, condutância estomática e a fotossíntese acompanharam o incremento da radiação fotossinteticamente ativa e déficit de pressão de vapor da atmosfera. A transpiração e a fotossíntese foram as variáveis ecofisiológicas que apresentaram melhor

associação com a radiação fotossinteticamente ativa. Não foram observadas boas relações com o déficit de pressão de vapor da atmosfera. A relação A/E foi progressivamente maior com o decréscimo do Ψ_{pd} , embora não tenham apresentado diferença estatística ao longo do período de trabalho.

6. Referências Bibliográficas

AWAL, M.A; IKEDA, T. Recovery strategy following the imposition of episodic soil moisture deficit in stands of peanut (*Arachis hypogaea* L.). **Journal of Agronomy and Crop Science**, v.188, p.185-192, 2002.

DOORENBOS, J.; KASSAN, A.H. **Yield response to water**. Rome: FAO, 1979. 193p.

DRY, P.R.; LOVEYS, B.R. Grapevine shoot growth and stomatal conductance are reduced when part of the root system is dried. **Vitis**, v.38, p.151-156, 1999.

FENG, X. Trends in intrinsic water use efficiency of natural trees for the past 100-200 years: a response to atmospheric CO₂ concentration. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, v.63, n. 13/14, p.1891-1903, 1999.

GRANIER, A.; HUC, R.; BARIGAH, S.T. Transpiration of natural rain forest and its dependence on climatic factors. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.78, p.19-29, 1996.

GRANIER, A.; BIRON, P.; LEMOINE, D. Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.100, p.291-308, 2000.

HATFIELD, J. L.; SAUER, T. J.; PRUEGER, J. H. Managing soils to achieve greater water use efficiency: a review. **Agronomy Journal**, v.93, p.271-280, 2001.

HELLRIEGEL, F. Beiträge zu den naturwissenschaftlichen Grundlagen des Ackerbaues. Vieweg. **Braunschweig**, p.118-263, 1883.

INTRIERI, C.; PONI, S.; REBUCCI, B.; MAGNANINI, E. Row orientation effects on whole-canopy gas exchange of potted and field grown grapevines. **Vitis**, v.37, p.147-154, 1998.

IPT - INSTITUTO DE PESQUISAS TECNOLÓGICAS DE SÃO PAULO. **Mapa geomorfológico do Estado de São Paulo**. v.1., 1981. 94p.

KUDREV, T. G. **Água: vida das plantas**. São Paulo: Editora Ícone, 1994, 178p.

KUMAGAI, T; TATEISHI, M.; SHIMIZU, T.; OTSUKI, K. Transpiration and canopy conductance at two slope positions in a Japanese cedar forest watershed. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.148, p.1444-1455, 2008.

LAMAUD, E.; BRUNET, Y.; BERBIGIER, P. Radiation and water use efficiencies of two coniferous forest canopies. **Physics and Chemistry of the Earth**, v.21, n.5-6, p.361-365, 1996.

LARCHER, W. **Physiological plant ecology**. 3 ed. Berlin: Springer-Verlag, 2003, 513p.

LINDROTH, A.; CIENCIALA E. Measuring water use efficiency of eucalypt trees with chambers and micrometeorological techniques – comment, a short communication. **Journal of Hydrology**, v.164, p.281-283, 1995.

MAXIMOV, N.A. Physiologisch-ökologische Untersuchungen über die Dürresistenz der Xerophyten. **Jahrbuch für wissenschaftliche Botanik**, v.62, p.128-144, 1923.

MATSUMOTO, K.; OHTA, T.; NAKAI, T.; KUWADA, T.; DAIKOKU, K.; IIDA, S.; YABUKI, H.; KONONOV, A.V.; VAN DER MOLEN, M.K.; KODAMA, Y.; MAXIMOV, T.C.A.; DOLMAN, A.J.; HATTORI, S. Responses of surface conductance to Forest environments in the Far East. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.148, p.1926-1940, 2008.

NOVÁK, V.; HURTALIVÁ, T.; MATEJKA, F. Predicting the effects of soil water content and soil water potential on transpiration of maize. **Agricultural Water Management**, v.76, p.211-223. 2005.

OLBRICH, B.W., ROUX, D., POULTER, A.G. Variation in water use efficiency and $\delta^{13}C$ levels in *Eucalyptus grandis* clones. **Journal of Hydrology**, v.150, p.615-633, 1993.

PONI, S.; GRUBER, B.; PRESUTTO, P.; SCHULTZ, H.R. Response of potted Sangiovese grapevines to partial root-zone drying: water status, gas-exchange, growth and grape quality. In: Schultz, H.R. (Ed.), Proceeding of the XIV GESCO-Viticulture Meeting, Geisenheim, v.23-28, p.505–512. 2005.

PONI, S.; BERNIZZONI, F.; CIVARDI, S.; GATII, M.; PORRO, D.; CAMIN, F. Performance and water-use-efficiency (single-leaf vs. Whole-canopy) of well-watered and half-stressed split-root Lambrusco grapevines grown in Po Valley (Italy). **Agriculture Ecosystem and Environment**. 2008. doi:10.1016/j.agee.2008.07.009.

ROMERO, P.; BOTÍA, P. Daily and seasonal patterns of leaf water relations and gas exchange of regulated deficit-irrigated almond trees under semiarid conditions. **Environmental and Experimental Botany**, v.56, p.158-173, 2006.

SCHOLANDER, P.F.; HAMMEL, H.T.; BRADSTREET E.D.; HEMMINGSEN, E.A. Sap pressure in vascular plants. **Science**, v.148, p.339-346, 1965.

SCHULTZ, H.R. Physiological mechanisms of water use efficiency in grapevines under drought conditions. **Acta Horticulture**, v.526, p.115-136. 2000.

SENTELHAS, P.C.; PEREIRA, A.R.; MARIN, F.R.; ANGELOCCI, L.R.; ALFONSI, R.R.; CARAMORI, P.H.; SWART, S. **BHBRASIL – Balanços hídricos climatológicos de 500 localidades brasileiras.** Disponível em: <<http://www.lce.esalq.usp.br/BHBRASIL/BHBRASIL.DOC>>. Acesso em: 5 fev. 2007.

SOARES, J.V; ALMEIDA, A.C.; PENCHEL, R.M. Hydrological Balance of *Eucalypt* Plantations through Transpiration by Method of Penman-Monteith. In: **Proceedings of the IUFRO Conference on Silviculture and Improvement of *Eucalyptus***, Salvador, Brasil, v.4, p.80-88, 1997.

SOARES, J.V; ALMEIDA, A.C. Modeling de water balance and soil water fluxes in a fast growing *Eucalyptus* plantation in Brazil. **Journal of Hydrology**, v.253, p.130-147, 2001.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 3. ed. Porto Alegre: Artemed, 2004, 719p.

TATAGIBA, S.D.; PEZZOPANE, J.E.M.; REIS, E.F. Comportamento fisiológico de dois Clones de *Eucalyptus* na época seca e chuvosa. **Cerne**, v.13, n.2, p.149-159, 2007.

TAYLOR, H. M., WILLATT, S.T. Shrinkage of soybean roots. **Agronomy Journal**, v.75, p.818-820, 1983.

XAVIER, A.C.; SOARES, J.V.; ALMEIDA, A.C. Variação do índice de área foliar em clones de eucalipto ao longo de seu ciclo de crescimento. **Revista Árvore**, v.26, n.4, p.421-427, 2002.

WHITEHEAD, D.; BEADLE, C.L. Physiological regulation of productivity and water use in *Eucalyptus*: a review. **Forest Ecology and Management**, v.193, p.113-140, 2004.

Apêndice 5

MUDANÇA DE ESCALA DA TRANSPIRAÇÃO FOLIAR E CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA DE DOIS CLONES DE *Eucalyptus grandis* x *E. urophylla* ÀS VARIÁVEIS AMBIENTAIS

Resumo. Este estudo teve por objetivo caracterizar o comportamento ecofisiológico foliar de dois clones de *Eucalyptus* em função de variáveis ambientais como radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf) e déficit de pressão de vapor da atmosfera (DPV) em diferentes escalas, assim como promover a mudança das informações obtidas em uma escala inferior para outra de ordem superior. O estudo foi conduzido na Faculdade de Engenharia Agrícola da Universidade Estadual de Campinas (FEAGRI/UNICAMP), São Paulo, Brasil. Para tanto, dados de transpiração (E) e condutância estomática (Gs) foram obtidas por porometria pelo uso de um analisador de gás infravermelho e associadas às variáveis ambientais locais radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf) e déficit de pressão de vapor atmosfera (DPV), sendo este último, registrado pela estação automática do Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas à Agricultura (CEPAGRI/UNICAMP) instalada no local de estudo. Em todas as escalas, os indivíduos encontravam-se sob a mesma faixa de potencial hídrico foliar antemanhã (0 a -0,5 MPa). A mudança de escala das informações foi realizada pela aplicação do modelo ecofisiológico, de modo a simular a E e Gs em função da Qleaf e DPV. Observou-se uma tendência de comportamento entre as variáveis ambientais e as ecofisiológicas mesmo com diferentes idades. Os modelos propostos mostraram-se eficientes na extrapolação de E e Gs entre as diferentes escalas, contudo os melhores resultados foram obtidos nas relações E, Gs e Qleaf. O conhecimento do comportamento ecofisiológico entre as diversas escalas pode auxiliar a tomada de decisão quanto ao manejo de plantio incorporando a necessidade hídrica da cultura ao longo de seu estabelecimento e seu impacto sobre a produção de água numa dada bacia hidrográfica.

Palavras-chave: Continuum solo-planta-atmosfera; potencial hídrico, ecofisiologia, radiação, demanda de vapor da atmosfera

1. Introdução

A produtividade das florestas tropicais plantadas varia consideravelmente e vários são os fatores que contribuem para isso. O sucesso do desenvolvimento das plantações ocorre quando se têm informações detalhadas sobre a espécie e condições ambientais do local de plantio, sendo estas utilizadas para o desenvolvimento de estratégias eficazes de manejo florestal (Gholz & Lima, 1997). A característica desfavorável da silvicultura é o longo tempo necessário para estudar o comportamento das plantas. Na maioria dos casos, os estudos sobre a seleção genética e cultivo das árvores demanda um tempo maior do que uma geração de

pesquisadores (Inoue, 1989).

Muitos fracassos são atribuídos pela falta ou pelo uso inapropriado de informações sobre características vegetais de espécies selecionadas para determinado fim e questões sobre o ambiente onde tais espécies são introduzidas. Para o entendimento básico da ecofisiologia da produção florestal e como os fatores ambientais interagem com a fisiologia das espécies, é importante o estudo contínuo dessas relações. Forrester et al. (2009) relata que muitos estudos têm examinado o uso da água e a eficiência do uso da água no cultivo de eucalipto em diferentes ambientes e sob diferentes tratamentos silviculturais (Whitehead & Beadle, 2004). No entanto, poucos têm examinado como o uso da água se altera com o desenvolvimento dos indivíduos, havendo a necessidade de compreender essa dinâmica no ciclo da água local e global e ciclo do carbono.

Robustos e versáteis, os modelos de prognose que estimam a transpiração de uma cobertura vegetal vêm sendo amplamente utilizados a fim de solucionar questões que envolvem o ciclo hidrológico em escalas local e regional (Jackson et al., 2001). Além disso, esses modelos são cada vez mais utilizados para estimar o uso da água e resposta das plantas sob diferentes cenários climatológicos (Martinez-Vilalta et al., 2002). Entretanto, como afirmado por Zierl (2001), os modelos necessitam de uma estimativa ecofisiológica confiável onde se utilize a interação dos dados de entrada e otimização do tempo quando aplicados em escalas maiores.

Diversos trabalhos adotam a estimativa da transpiração de uma cobertura vegetal pela equação de Penman-Monteith, que incorpora variáveis de demanda evaporativa e energia disponível, área foliar, condutância estomática e velocidade do vento (Monteith, 1965; Whitehead et al., 1981; Soares & Almeida, 2001; Almeida & Soares, 2003; Landsberg, 2003; Ford et al., 2005; Novák et al., 2005). Neste caso, a transpiração de uma floresta é modelada a partir da teoria de “big leaf model”, no qual admite que a cobertura vegetal pode ser representada como uma grande folha. Entretanto, para a estimativa dos efeitos aerodinâmicos, dificilmente o modelo irá representar fielmente as condições das fontes de calor e vapor, uma vez que estão situadas em diferentes locais (Radin et al., 2000).

Estudos de transferência de fluxo de água podem ser efetuados em diferentes níveis de escala, onde cada nível apresenta aspectos particulares. Esses estudos podem ser conduzidos nos níveis de folha, cobertura vegetal e bacia hidrográfica (Jarvis & McNaughton,

1986). A mudança de escala dos processos a nível foliar para a cobertura vegetal, com a intenção de estimar o fluxo de transpiração do sistema planta-atmosfera, apresenta dois componentes principais: componente biológica - considera a arquitetura da cobertura vegetal e as características fisiológicas de cada espécie; componente da dinâmica de fluxo - considera os gradientes das grandezas físicas em vários níveis (Brutsaert, 1984). A extrapolação de escala é tão problemática por uma infinidade de razões, dentre elas o fato da condutância estomática, fotossíntese e transpiração dependerem diretamente das condições intrínsecas do ambiente, espécie vegetal e idade das folhas assim como posição e orientação das mesmas.

Diante do exposto, na tentativa de subsidiar a modelagem ecofisiológica de bacias hidrográficas com florestas plantadas, este estudo teve por objetivo caracterizar as propriedades ecofisiológicas intrínsecas de dois clones de *Eucalyptus* sp em função de variáveis ambientais visando relacionar o comportamento ecofisiológico em diferentes escalas ou estágios de desenvolvimento.

2. Material e Métodos

2.1. Caracterização da área de estudo

O estudo foi conduzido no campo experimental da Faculdade de Engenharia Agrícola da Universidade Estadual de Campinas (FEAGRI/UNICAMP), localizada no município de Campinas, Estado de São Paulo, Brasil, situada a 22°53'20"S de latitude, 47°04'40" W de longitude e altitude média de 640 m. Segundo a classificação de Köppen, a região possui clima de transição entre os tipos Cwa e Cfa, caracterizado como clima tropical de altitude com inverno seco e verão úmido. A temperatura média do mês mais quente (fevereiro) é superior a 22 °C e, a do mais frio (junho), inferior a 18 °C e umidade relativa média de 47,6%. A precipitação pluvial média anual é de 1.382 mm, com o período chuvoso entre outubro e março, o que representa 75% do total de chuva anual, ao passo que o período mais seco ocorre de junho a setembro.

2.2. Monitoramento ecofisiológico

As avaliações ecofisiológicas foram realizadas em indivíduos do híbrido de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla*, identificados como clone C041 e P4295, produzidos pelo método de mini-estaquia em tubetes plásticos em viveiro clonal. Após atingir

as condições de expedição para o campo, aproximadamente com 120 dias, os indivíduos dos clones foram transportados para a área experimental da FEAGRI/UNICAMP tendo como destino duas escalas diferentes de plantio. Para a descrição e quantificação dos principais mecanismos dos fluxos de água dos indivíduos, de modo a integrar as informações de escalas inferiores à uma escala superior, o estudo foi conduzido nas escalas denominadas como escala vaso (escala inferior) e escala parcela (escala superior).

Na escala vaso, os indivíduos dos clones foram transplantados para vasos de 100 dm³ (Figura 1a). Estes vasos apresentavam orifícios circulares em sua face lateral e inferior, de modo a permitir melhor aeração das raízes e escoar o excesso de água. O substrato utilizado foi composto por vermiculita, fibra de côco e casca de arroz. O estudo ecofisiológico teve início 30 dias após o plantio nos vasos e as medições de transpiração, condutância estomática, potencial hídrico foliar, radiação fotossinteticamente ativa e déficit de pressão de vapor atmosférico foram realizadas, no período de fevereiro de 2007 a junho de 2008.

À 100 metros de distância dos indivíduos da escala vaso, encontrava-se a escala parcela onde os indivíduos foram plantados em espaçamento 3 x 2 m constituindo um povoamento clonal. O solo predominante da área experimental é classificado como Latossolo Vermelho distroférico típico (Embrapa, 1999). O estudo ecofisiológico teve início aos 240 dias após plantio e para auxiliar a aquisição dos dados foi necessário a instalação de uma torre de medição de 4 metros de altura disposta entre as linhas de plantio para o alcance da copa das árvores (Figura 1b e c). Sendo assim, escolheu-se para o monitoramento ecofisiológico indivíduos de mesma idade e as avaliações se procederam no período de janeiro a julho de 2008.

2.2.1. Potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd})

Para o acompanhamento das disponibilidades hídricas no solo, foram realizadas medidas de potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}) utilizando-se a câmara de pressão de Scholander (Scholander et al., 1965), modelo 3035 (Soil Moisture Equipment Corp., USA) antes do nascer do sol, em folhas saudáveis totalmente expandidas.

Desse modo, coletaram-se simultaneamente, quatro ramos por indivíduo e para evitar a perda de água por transpiração, as folhas foram cortadas na inserção do pecíolo, envoltas em

filme plástico e acondicionadas sob refrigeração, sendo imediatamente levadas ao Laboratório de Hidráulica da FEAGRI/UNICAMP, onde se procederam as medidas.

2.2.2. Variáveis ecofisiológicas

A transpiração (E) e condutância estomática (Gs) do vapor d'água foram obtidas por dois equipamentos. De fevereiro de 2007 a novembro de 2007 utilizou-se o porômetro portátil de difusão de estado estacionário, modelo LI-1600 da LI-COR; a partir deste período, as medições foram realizadas pelo Analisador de Gás Infravermelho (IRGA) LC-PRO+ (ADC BioScientific Ltda., UK). A utilização posterior do IRGA se deve à sua aquisição após o início do estudo. Como já citado por Carneiro et al. (2008), a justificativa da utilização se atribui ao fato de o aparelho possuir melhores recursos operacionais e menores restrições às condições de operação que o utilizado no início do estudo. Testes mostraram que as medidas realizadas pelos aparelhos não se diferenciaram entre si.

Desse modo, escolheram-se quatro folhas sadias e totalmente expandidas para cada indivíduo, expostas à radiação solar por todo período de medição e localizadas no terço médio da copa. As leituras se procederam em intervalos horários ao longo do dia, no período das 8 às 17 horas.

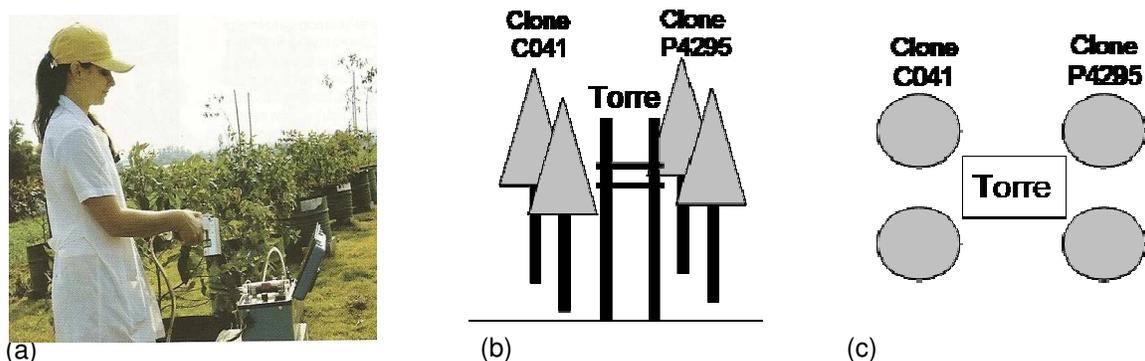


Figura 1 Escala vaso de observação (a) Posicionamento da torre entre o povoamento clonal de C041 e P4295 para as medições ecofisiológicas na Escala parcela: vista frontal (b) e vista superior (c). Campo experimental, FEAGRI/UNICAMP, 2007-2008.

2.3. Fatores do Clima

Variáveis ambientais tais como, radiação fotossinteticamente ativa e déficit de pressão de vapor atmosférico, foram escolhidas para correlacionar com a E e Gs.

A radiação fotossinteticamente ativa na superfície da folha (Q_{leaf}) foi determinada simultaneamente às medições das variáveis ecofisiológicas, utilizando-se o sensor acoplado na câmara dos porômetros, sempre disposto perpendicularmente à luz solar incidente na superfície foliar ao longo de cada dia de trabalho.

Dados complementares de temperatura do ar e da umidade relativa do ar, específicas dos dias de medição, foram obtidos da estação meteorológica do Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas à Agricultura – CEPAGRI/UNICAMP, que armazena informações diárias em intervalos de 10 minutos. Essas informações foram utilizadas para o cálculo do déficit de pressão de vapor de água (DPV) a cada intervalo horário correspondente ao período de estudo.

$$DPV = e_s - e_a \quad (1)$$

A pressão de saturação do vapor (e_s) foi calculada de acordo com a seguinte equação:

$$e_s = 0,6108 * 10^{7,5 * T_{ar} / 237,3 + T_{ar}} \quad (2)$$

onde T_{ar} corresponde à temperatura do ar em °C e e_s , em kPa.

A pressão parcial de vapor (e_a) foi obtida pela seguinte equação:

$$e_a = UR * e_s / 100, \quad (3)$$

onde UR é a umidade relativa do local, expressa em %.

2.4. Modelos ecofisiológicos e Mudança de escala

2.4.1. Estruturação do modelo ecofisiológico na escala de vaso

A mudança de escala das informações mensuradas na escala vaso foi realizada pela aplicação do modelo utilizado por Teixeira Filho (2005), de modo a simular a E e G_s em função da Q_{leaf} , DPV e Ψ_{pd} considerando a escala de tempo horária do período de estudo. Assim, tem-se que:

$$E = f(\Psi_{pd}, Q_{leaf}, DPV) \quad (4)$$

$$G_s = f(\Psi_{pd}, Q_{leaf}, DPV) \quad (5)$$

Os modelos que relacionam E e Gs (variáveis dependentes) às variáveis ambientais Qleaf e DPV (variáveis independentes) serão:

$$E = \beta_1 * Qleaf^2 + \beta_1' * Qleaf \quad (6)$$

$$Gs = \beta_2 * Qleaf^2 + \beta_2' * Qleaf \quad (7)$$

$$E = \beta_3 * DPV^2 + \beta_3' * DPV \quad (8)$$

$$Gs = \beta_4 * \ln DPV + \beta_4' \quad (9)$$

Onde: E = transpiração foliar ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); Gs = condutância estomática foliar ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); Qleaf = radiação fotossinteticamente ativa ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), DPV = déficit de pressão de vapor da atmosfera (kPa); $\beta_1, \beta_2, \beta_3, \beta_4$ e $\beta_1', \beta_2', \beta_3', \beta_4'$ = coeficientes a serem explicitados para cada escala e modelo.

2.4.2. Calibração do modelo ecofisiológico em vaso para a parcela

O ajuste do modelo ecofisiológico desenvolvido na escala vaso foi dado pelo coeficiente angular k, obtido pela razão entre as equações geradas para a escala vaso e parcela, assim sendo:

- Para E = Modelo linear para mudança de escala de vaso para parcela (E_p')

$$k = E_p / E_v \quad (10)$$

$$E_p' = E_v * k \quad (11)$$

Onde: E_v = equação de $E = f(Qleaf)$ ou $E = f(DPV)$ para escala vaso; E_p = equação de $E = f(Qleaf)$ ou $E = f(DPV)$ para escala parcela; E_p' = modelo linear ajustado para mudança de escala de $E = f(Qleaf)$ ou $E = f(DPV)$ de vaso para parcela pelo coeficiente angular de cada modelo (k) a ser explicitado para mudança de escala e clone.

- Para Gs = Modelo linear para mudança de escala de vaso para parcela (G_{sp}')

$$k = G_{sp} / G_{sv} \quad (8)$$

$$G_{SP'} = G_{SP} * k \quad (9)$$

Onde: G_{SV} = equação de $G_s = f(Qleaf)$ ou $G_s = f(DPV)$ para escala vaso; G_{SP} = equação de $G_s = f(Qleaf)$ ou $G_s = f(DPV)$ para escala parcela; $G_{SP'}$ = modelo linear ajustado para mudança de escala de $G_s = f(Qleaf)$ ou $G_s = f(DPV)$ de vaso para parcela pelo coeficiente angular de cada modelo (k) a ser explicitado para mudança de escala e clone.

2.5. Análises Estatísticas

Foram realizadas análise de variância (ANOVA) de E e G_s e suas interações com Qleaf e DPV para os clones C041 e P4295 entre as escalas de avaliação. Quando significativas, as médias foram comparadas pelo teste de Tukey utilizando *software* Minitab 14.0. Para testar a sensibilidade dos modelos propostos com os dados observados foram realizadas análises de regressão linear com E e G_s como variável dependente e Qleaf e DPV como independente.

3. Resultados

3.1. Relações entre E e G_s em função da Qleaf e DPV nas duas escalas de avaliação

Nas Figuras 2, 3 e 4 são apresentadas as interações entre as trocas gasosas e as variáveis ambientais Qleaf e DPV para os clones nas duas escalas. Para ambos os clones e independente da escala, observa-se que a E e G_s acompanham o aumento da Qleaf (Figura 2), porém, a escala parcela apresentou maior troca gasosa pela E em função da Qleaf quando comparada à escala vaso (Figuras 2a e 2c). Os valores médios horários de E foram, respectivamente para os clones C041 e P4295, 5,41 e 5,99 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para a escala vaso, ao passo que para a escala parcela foi de 5,60 e 6,19 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Essa mesma tendência é observada para a G_s . No entanto, próximo à 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ o clone C041 na escala parcela apresentou uma estabilidade da G_s , ao passo que neste mesmo instante, a escala vaso ainda mostrou uma tendência crescente da relação (Figura 4c).

Na caracterização da influência do DPV na E, optou-se pela avaliação do comportamento da E separadamente no período da manhã e tarde em virtude da maior demanda evaporativa da atmosfera no período da tarde (Cuevas et al., 2006; Nicolas et al., 2008; O'Grady et al., 2008). No período da manhã, os valores entre escala vaso e parcela

estiveram próximos para ambos os clones, entretanto, a faixa de observações para a escala vaso do clone C041 se concentrou até 1,7 kPa ao passo que para a escala parcela a faixa de observação se estendeu próximo à 3,0 kPa (Figura 3a). No período da tarde, a escala parcela mostrou não somente as maiores trocas de E em função do DPV, mas também a maior amplitude entre escalas vaso e parcela nos dois clones. Na relação Gs x DPV, os valores de Gs apresentaram um comportamento inversamente proporcional ao aumento do DPV, em especial na escala vaso, onde a Gs variou aproximadamente de 0,03 a 0,8 mol m⁻² s⁻¹ para os clones (Figura 4). No caso da escala parcela do clone C041, a Gs se manteve no intervalo de 0,07 a 0,5 mol m⁻² s⁻¹ mesmo com variações dos níveis de DPV (Figura 4a). Em contrapartida, para o clone P4295, a tendência de resposta da escala parcela segue a escala vaso (Figura 4b).

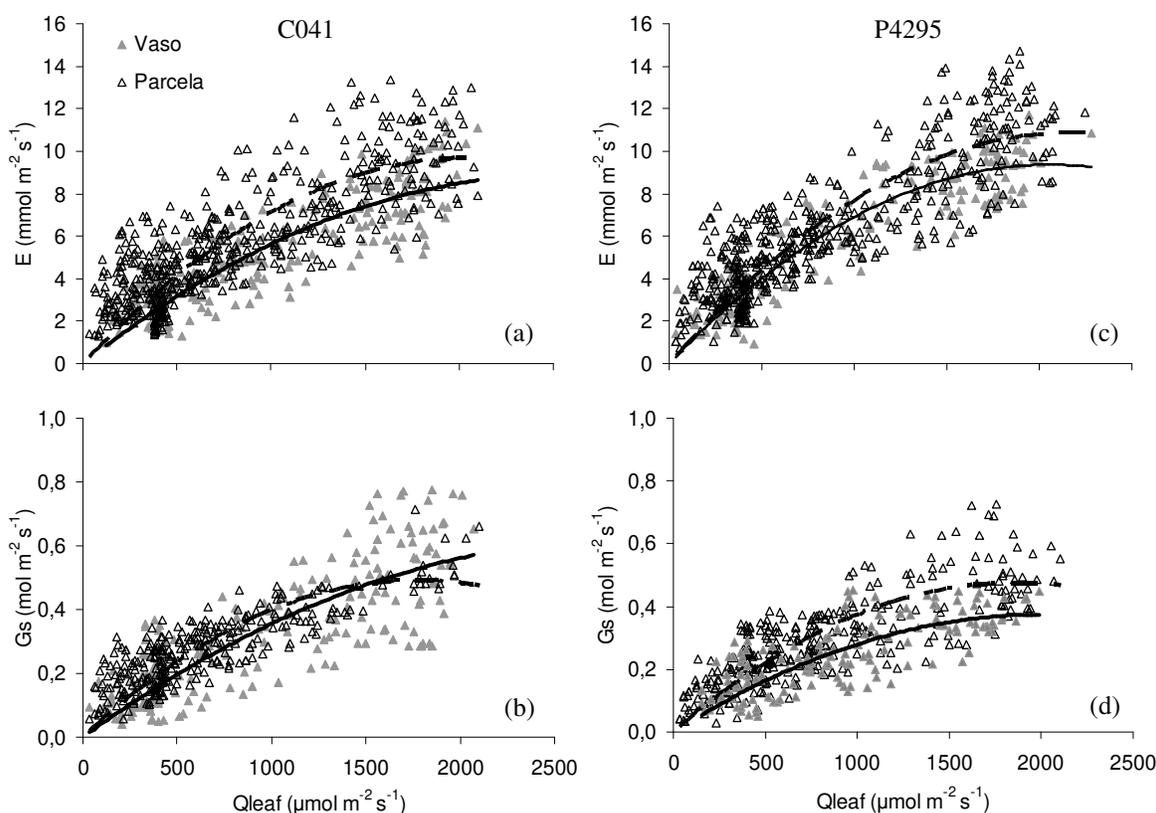


Figura 2. Comportamento da E e Gs dos clones C041 (a e b) e P4295 (c e d) em função da Qleaf nas escalas vaso e parcela. FEAGRI/UNICAMP, 2007-2008. Cada ponto corresponde a média de 4 medições. (— Vaso e ---Parcela).

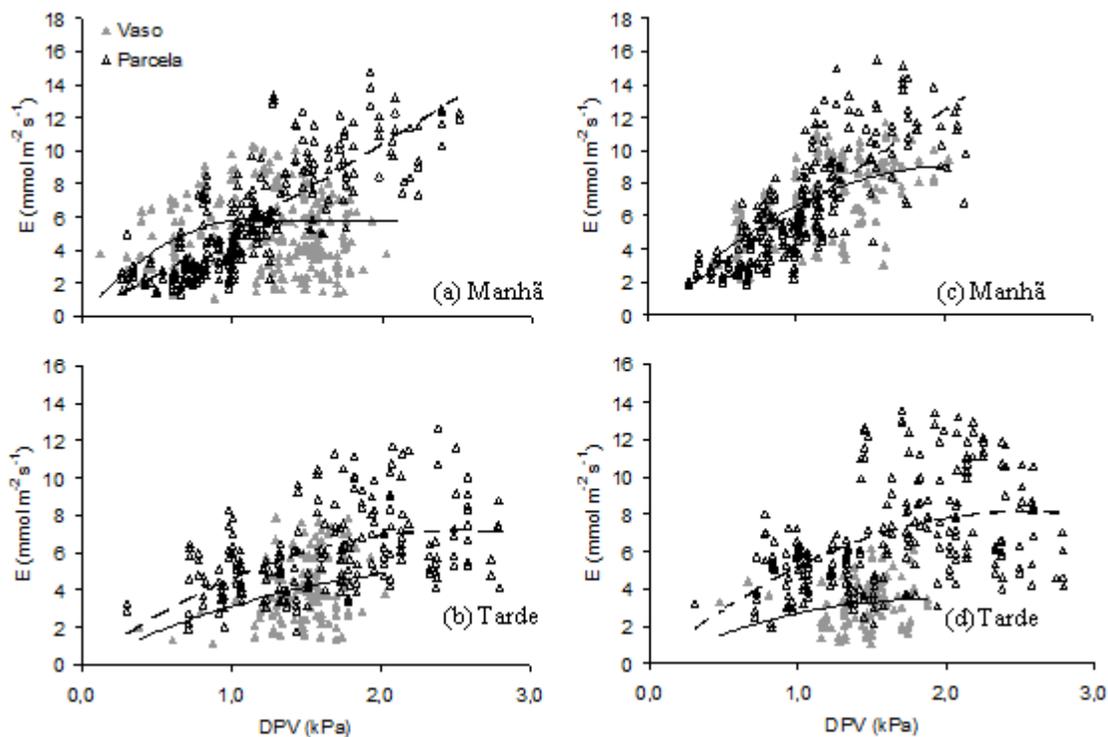


Figura 3 Comportamento da E manhã e tarde dos clones C041 (a e b) e P4295 (c e d) em função do DPV nas escalas vaso e parcela. FEAGRI/UNICAMP, 2007-2008. Cada ponto corresponde a média de 4 medições. (—Vaso e ---- Parcela).

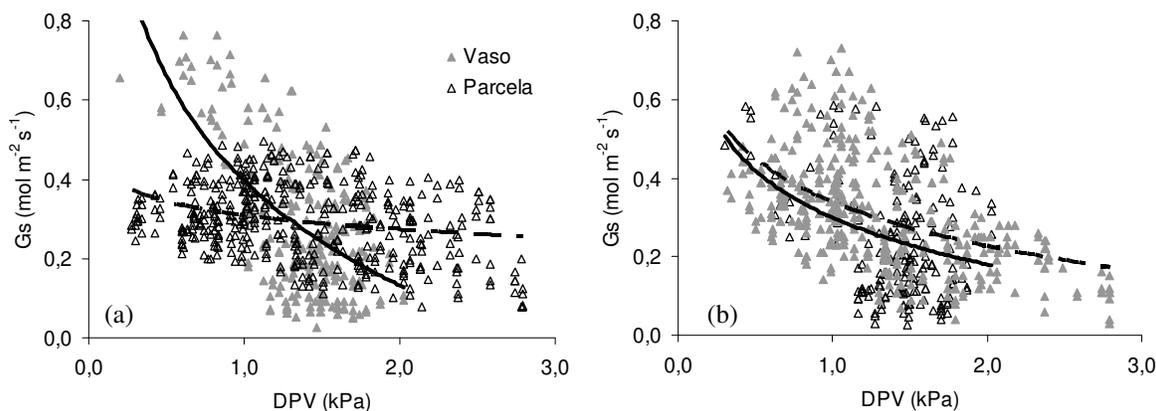


Figura 4. Comportamento da Gs dos clones C041 (a) e P4295 (b) em função do DPV nas escalas vaso e parcela. FEAGRI/UNICAMP, 2007-2008. Cada ponto corresponde a média de 4 medições. (— Vaso e --- Parcela).

3.2. Interdependência das variáveis ecofisiológicas e ambientais

Como verificado nas Figuras 2, 3 e 4, é evidente a correlação entre o mecanismo de E e Gs com Q_{leaf} e DPV para ambos os clones. Para melhor compreender a interdependência

das variáveis fisiológicas (E e Gs) e as ambientais (Qleaf e DPV), foi estabelecida uma razão entre a média horária de todos os valores observados ao longo do período de estudo de E e Gs e respectivas médias horárias de Qleaf e DPV (Quadro 1). Com essa razão média, buscou-se excluir a influência da variação do gradiente de concentração de água e Qleaf ou DPV e dessa forma, caracterizar a diferença no comportamento de difusão em função somente da estrutura e da fisiologia dos clones. O Quadro 1 mostra os testes de médias dessas razões pelo teste de Tukey ao nível de 1% e 5%. No caso do clone C041, todas as razões apontam diferenças no comportamento entre as escalas reforçando o já observado nas Figuras 2, 3 e 4. Para o clone P4295, a única razão que se mostrou igual estatisticamente foi E x DPV para o período da manhã, indicando que independente da escala de observação, os indivíduos possuem comportamento semelhante.

O estudo da correlação entre variáveis ecofisiológicas é tido como ferramenta auxiliar para identificação de funções correlacionadas. As correlações entre E x Gs (Figura 5), apresentaram resultados significativos e positivos, mostrando uma base de relacionamento estreita entre as variáveis analisadas de trocas gasosas, principalmente na escala vaso. Esta relação apresentou um coeficiente de correlação de 0,91 e 0,96 respectivamente, para o clone C041 e P4295 na escala vaso, o que mostra que a E variou proporcionalmente à Gs, numa relação linear. Entretanto, na escala parcela a correlação entre essas variáveis mostrou-se menor (0,33), obtendo-se tendências semelhantes para os dois clones.

Quadro 1. Teste de médias das razões médias diárias das variáveis ecofisiológicas e ambientais para os clones C041 e P4295 entre as escalas vaso e parcela. FEAGRI/UNICAMP, 2007-2008.

Variáveis	E/Qleaf	E/DPV		Gs/Qleaf	Gs/DPV
		Manhã	Tarde		
Clone C041 - Vaso x Parcela	**	*	**	**	*
Clone P4295 - Vaso x Parcela	**	ns	**	**	**

** e * = diferença significativa ao nível de 1% e 5% respectivamente, ns = não significativo

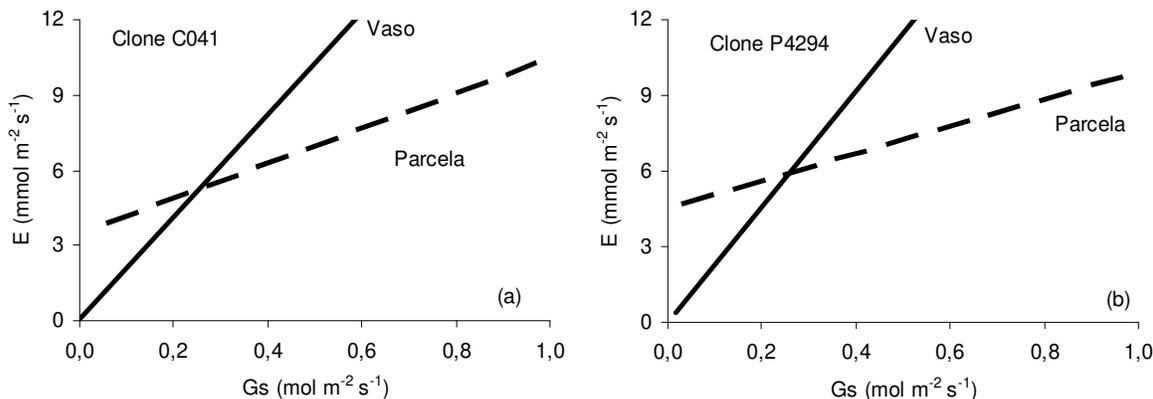


Figura 5. Relação entre E e Gs entre as diferentes escala de observação para o clone C041 (a) e P4295 (b). FEAGRI/UNICAMP, 2007-2008.

3.3. Mudança de escala de vaso para parcela

A análise de variância mostrou-se significativa para todas as relações ao nível de 1% de probabilidade. As equações matemáticas assim como a comparação entre os valores médios horários observados e os simulados pelos modelos encontram-se nos Quadros 2, 3, 4 e 5. Dentre as relações observadas, a Gs se relacionou mais fortemente com a Q_{leaf} , pois apresentou os maiores coeficientes de determinação (R^2) quando comparado ao DPV, independente da escala de observação. Por esta razão, a Q_{leaf} pode ser usada com maior segurança do que as demais variáveis por se mostrar mais consistente. Na relação com E x DPV, os menores R^2 foram obtidos no período da tarde, independente do clone e escala de observação, mostrando essa relação ser mais consistente no período da manhã.

Quadro 2. Coeficientes do modelo de $E = f(Q_{leaf})$ com dados observados de E_V e E_P e ajuste para simulação da mudança de escala (E_P'), coeficiente de determinação (R^2), k, E e Q_{leaf} médios \pm desvio padrão médio (k_{vp} e $E_m \pm S.D.$, $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; $Q_{leaf_m} \pm S.D.$, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para os clones P4295 e C041. FEAGRI/UNICAMP, 2007-2008.

Clone	Escala	n	β_1	β_1'	R^2	$k_{vp} \pm S.D.$	P-level	$E_m \pm S.D.$	$Q_{leaf_m} \pm S.D.$
P4295	Vaso (E_V)	197	-0,000002	0,0091	0,84	-	< 0,05	$5,99 \pm 2,64$ a	972 ± 569
	Parcela (E_P)	489	-0,000002	0,01	0,70	-	< 0,05	$6,19 \pm 2,49$ b	834 ± 496
	Mudança de escala (E_P')	489	-0,000002	0,0091	1,00	$1,12 \pm 0,01$	< 0,05	$6,29 \pm 3,01$ b	834 ± 496
C041	Vaso (E_V)	199	-0,000001	0,007	0,69	-	< 0,05	$5,41 \pm 2,07$ a	1027 ± 517
	Parcela (E_P)	516	-0,000002	0,0094	0,64	-	< 0,05	$5,60 \pm 2,27$ b	802 ± 465
	Mudança de escala (E_P')	516	-0,000001	0,007	1,00	$1,25 \pm 0,06$	< 0,05	$5,65 \pm 2,62$ b	802 ± 465

Médias seguidas de mesma letra minúscula nas colunas não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. n = número de medidas (média de 4 medidas).

Embora todas as equações tenham se mostradas significativas ao nível de 5% de probabilidade, o teste de média não foi significativo para os dois clones em E_p período da tarde e G_{sp} . A única situação possível de mudança de escala sem a inserção do coeficiente linear no modelo foi em $E = f(DPV)$ para o clone P4295 no período da manhã, comportamento este já esperado pelo resultado apresentado no Quadro 1. As melhores relações foram obtidas na mudança de escala envolvendo as variáveis E, Gs com Qleaf.

Quadro 3. Coeficientes do modelo de $G_s = f(Qleaf)$ com dados observados de G_{sv} e G_{sp} e ajuste para simulação da mudança de escala (G_{sp}), coeficiente de determinação (R^2), k, Gs e Qleaf médios \pm desvio padrão médio (k e $G_{sm} \pm S.D.$, mol m⁻² s⁻¹; Qleaf_m \pm S.D., μ mol m⁻² s⁻¹) para os clones P4295 e C041. FEAGRI/UNICAMP, 2007-2008.

Clone	Escala	n	β_2	β_2'	R^2	K \pm S.D.	P-level	$G_{sm} \pm S.D.$	Qleaf _m \pm S.D.
P4295	Vaso (G_{sv})	197	-0,00000009	0,0004	0,60	-	< 0,05	0,27 \pm 0,11 a	972 \pm 569
	Parcela (G_{sp})	489	-0,00000001	0,0005	0,63	-	< 0,05	0,29 \pm 0,11 b	834 \pm 496
	Mudança de escala (G_{sp})	489	-0,00000009	0,0004	1,00	1,28 \pm 0,02	< 0,05	0,31 \pm 0,14 b	834 \pm 496
C041	Vaso (G_{sv})	199	-0,00000007	0,004	0,64	-	< 0,05	0,34 \pm 0,16 a	1027 \pm 517
	Parcela (G_{sp})	516	-0,00000002	0,0006	0,59	-	< 0,05	0,28 \pm 0,09 b	802 \pm 465
	Mudança de escala (G_{sp})	516	-0,00000007	0,004	1,00	1,31 \pm 0,12	< 0,05	0,26 \pm 0,10 b	802 \pm 465

Médias seguidas de mesma letra minúscula nas colunas não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. n = número de medidas (média de 4 medidas).

Quadro 4. Coeficientes do modelo de $E = f(DPV)$ com dados observados de E_v e E_p e ajuste para simulação da mudança de escala (E_p), coeficiente de determinação (R^2), k, E e DPV médios \pm desvio padrão médio (k e $E_m \pm S.D.$, mmol m⁻² s⁻¹; DPV_m \pm S.D., kPa) para os clones P4295 e C041. FEAGRI/UNICAMP, 2007-2008.

Clone	Período	Escala	n	β_{3i}	β_{3i}'	R^2	P-level	k \pm S.D.	$E_m \pm S.D.$	DPV _m \pm S.D.
P4295	Manhã	Vaso (E_v)	197	-2,097	8,714	0,41	< 0,05	-	6,93 \pm 2,06 a	1,15 \pm 0,32
		Parcela (E_p)	249	-0,083	6,360	0,63	< 0,05	-	6,34 \pm 2,79 b	1,02 \pm 0,33
		Mudança de escala (E_p)	249	-2,097	8,714	1,00	< 0,05	-	6,34 \pm 1,40 b	1,02 \pm 0,33
	Tarde	Vaso (E_v)	101	-0,973	3,650	-0,02	< 0,05	-	3,22 \pm 1,00 a	1,45 \pm 0,17
		Parcela (E_p)	237	-1,270	6,431	0,24	< 0,05	-	6,70 \pm 2,30 b	1,63 \pm 0,48
		Mudança de escala (E_p)	237	-0,973	3,650	1,00	< 0,05	2,18 \pm 0,22	9,94 \pm 3,82 c	1,63 \pm 0,48
C041	Manhã	Vaso (E_v)	102	-3,1883	10,215	0,49	< 0,05	-	6,63 \pm 1,92 a	0,90 \pm 0,30
		Parcela (E_p)	291	0,1623	4,8752	0,68	< 0,05	-	5,59 \pm 2,75 b	1,11 \pm 0,39
		Mudança de escala (E_p)	291	-3,188	10,215	1,00	< 0,05	0,82 \pm 0,18	5,63 \pm 1,91 b	0,88 \pm 0,41
	Tarde	Vaso (E_v)	123	-0,7116	3,8382	0,23	< 0,05	-	4,11 \pm 1,43 a	1,50 \pm 0,18
		Parcela (E_p)	215	-1,1362	5,719	0,08	< 0,05	-	5,96 \pm 1,74 b	1,63 \pm 0,47
		Mudança de escala (E_p)	215	-0,7116	3,8382	1,00	< 0,05	1,44 \pm 0,02	5,94 \pm 0,97 c	1,63 \pm 0,47

Médias seguidas de mesma letra minúscula nas colunas não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. n = número de medidas (média de 4 medidas).

As Figuras 6 e 7 comparam os valores observados e os simulados significativos pelo teste de Tukey. Todas as relações apresentaram bons coeficientes de correlação e mostraram-se altamente significativos ($P < 0,01$), com variação de 0,79 à 0,86. A Figura 8 apresenta os dados observados e os simulados pelo modelo nas relações significativas ao longo de um dia característico. Embora em algumas situações os valores simulados sejam superestimados em relação aos valores observados, os modelos seguem o padrão de comportamento. Cabe lembrar que os modelos foram elaborados a partir de valores médios, e, que por esse motivo, é de se esperar a não exatidão da simulação. Todavia, a sensibilidade do modelo é facilmente verificada.

Quadro 5. Coeficientes do modelo de $G_s = f(DPV)$ com dados observados de G_{sV} e G_{sP} e ajuste para simulação da mudança de escala (G_{sP}'), coeficiente de determinação (R^2), k , G_s e Q_{leaf} médios \pm desvio padrão médio (k e $G_{sm} \pm S.D.$, $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; $DPV_m \pm S.D.$, kPa) para os clones P4295 e C041. FEAGRI/UNICAMP, 2007-2008.

Clone	Escala	n	β_{4i}	β_{4i}'	R^2	$k \pm S.D.$	P-level	$G_{sm} \pm S.D.$	$DPV_m \pm S.D.$
P4295	Vaso (G_{sV})	298	-0,173	0,299	0,11	-	< 0,05	$0,37 \pm 0,23$ a	$1,29 \pm 0,32$
	Parcela (G_{sP})	486	-0,161	0,337	0,26	-	< 0,05	$0,31 \pm 0,11$ b	$1,29 \pm 0,44$
	Mudança de escala (G_{sP}')	486	-0,173	0,299	1,00	$1,17 \pm 0,06$	< 0,05	$0,31 \pm 0,06$ c	$1,29 \pm 0,44$
C041	Vaso (G_{sV})	225	-0,4015	0,4052	0,47	-	< 0,05	$0,33 \pm 0,19$ a	$1,32 \pm 0,30$
	Parcela (G_{sP})	506	-0,0505	0,3075	0,07	-	< 0,05	$0,30 \pm 0,08$ b	$1,36 \pm 0,51$
	Mudança de escala (G_{sP}')	506	-0,4015	0,4052	1,00	$1,46 \pm 1,64$	< 0,05	$0,28 \pm 0,01$ c	$1,36 \pm 0,51$

Médias seguidas de mesma letra minúscula nas colunas não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. n = número de medidas (média de 4 medidas).

4. Discussão

Poucos são os trabalhos desenvolvidos no intuito de verificar as relações ecofisiológicas de uma única folha pelo método de porometria e sua extrapolação para uma escala maior. O sucesso da extrapolação de medições realizadas em nível foliar para o indivíduo ou para outras escalas depende da qualidade dos dados obtidos pelos sensores dos equipamentos de medição e da rapidez de resposta das manifestações fisiológicas com a mudança dos fatores ambientais. A mudança de escala das informações obtidas de uma escala inferior para outra de ordem maior sofre uma série de dificuldades como, por exemplo, condições ambientais que se alteram frequentemente, principalmente em relação à própria posição da folhagem; espécie e idade das folhas. Um grande número de observações quanto aos fatores ambientais e fisiológicos da espécie, incluindo a representação de diferentes

estágios de desenvolvimento foliar, são necessários para que a extrapolação seja bem sucedida.

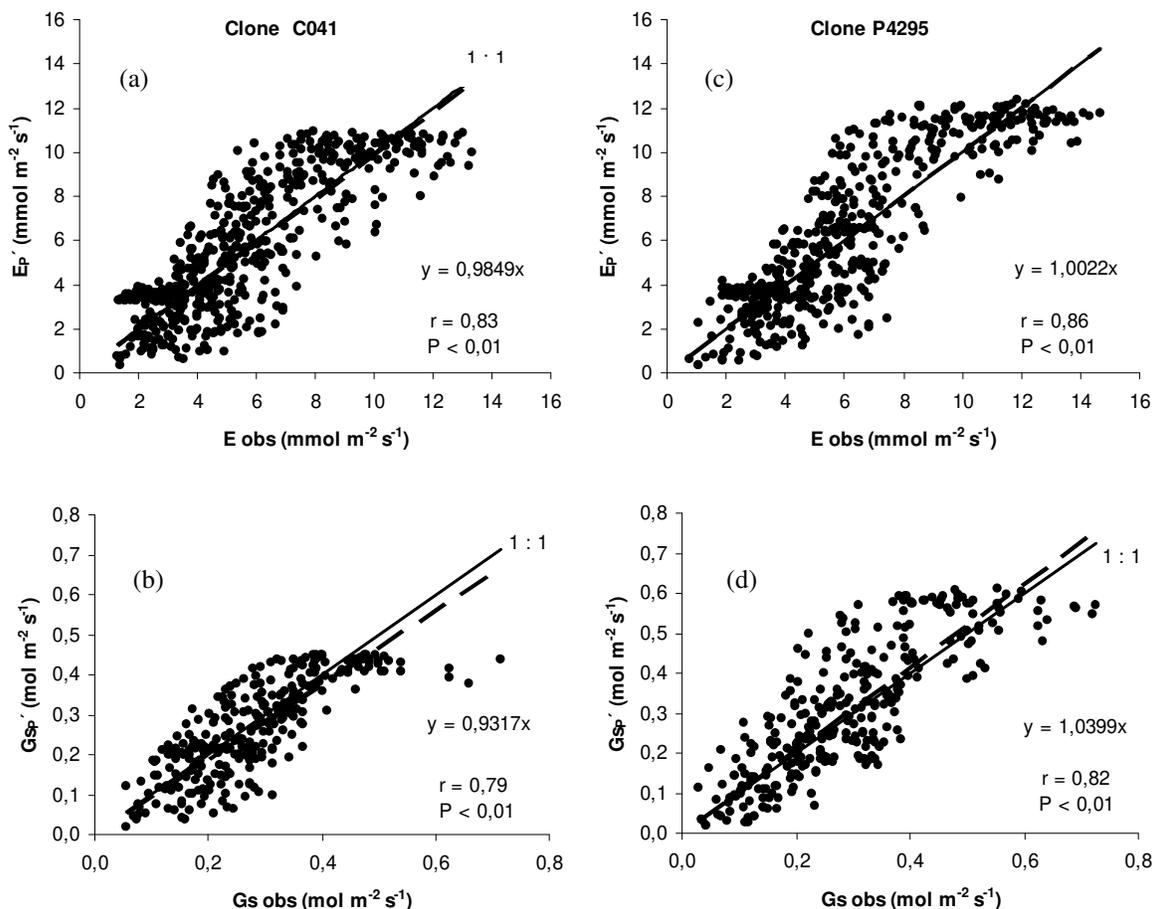


Figura 6. Regressão linear (com intercepto forçado a zero) entre valores simulados (E_P' e G_{SP}') e observados de E e G_s em função de Q_{leaf} para os clones C041 (a,b) e P4295 (c, d) na escala parcela (Linha interrompida) e 1:1 (Linha cheia).

Neste trabalho, pôde-se observar que os dois clones de eucalipto apresentaram diferentes respostas ecofisiológicas em função de variáveis ambientais entre os dois estágios de desenvolvimento (Figuras 2, 3 e 4 e Quadro 1), todavia, uma tendência foi mantida. Isso possibilitou prever este comportamento ecofisiológico a partir de indivíduos jovens, neste caso, a escala vaso com 120 dias de idade, para indivíduos em idade mais avançada, 240 dias. O clone P4295 em especial mostrou praticamente a mesma tendência de comportamento mesmo em estágios diferentes de desenvolvimento, visto que na maioria das situações a mudança da escala pôde-se basear apenas no aumento da magnitude das repostas para a escala parcela (Figuras 2b, 2d). Isto é, pela multiplicação do modelo da escala vaso por uma

constante linear (Figuras 6 e 7). Sem esse modelo, com exceção da relação $E \times DPV$ manhã, a acurácia da predição não foi possível.

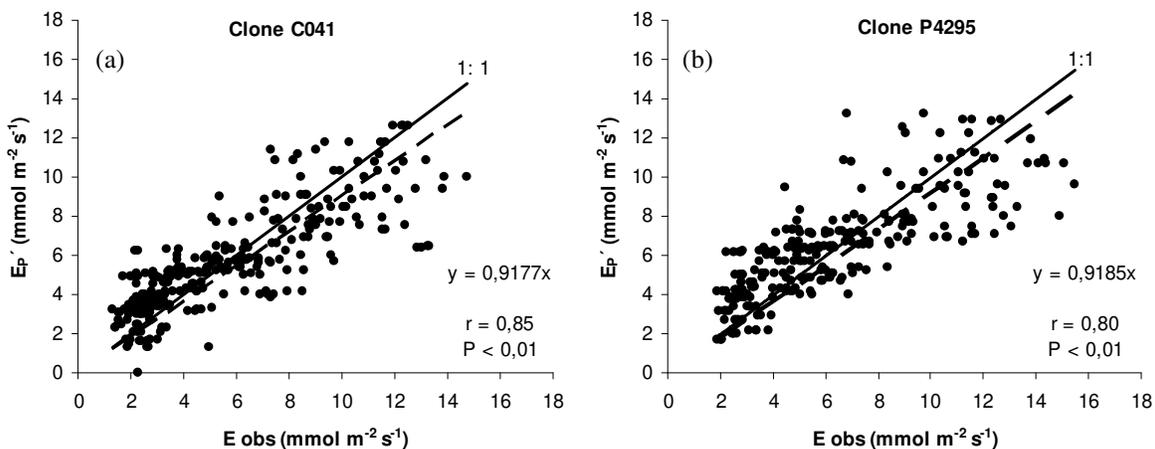


Figura 7. Regressão linear (com intercepto forçado a zero) entre valores simulados ($E_P \hat{}$) e observados (E_{obs}) em função do DPV no período da manhã para os clones (a) C041 e (b) P4295 (Linha interrompida) e 1:1 (Linha cheia).

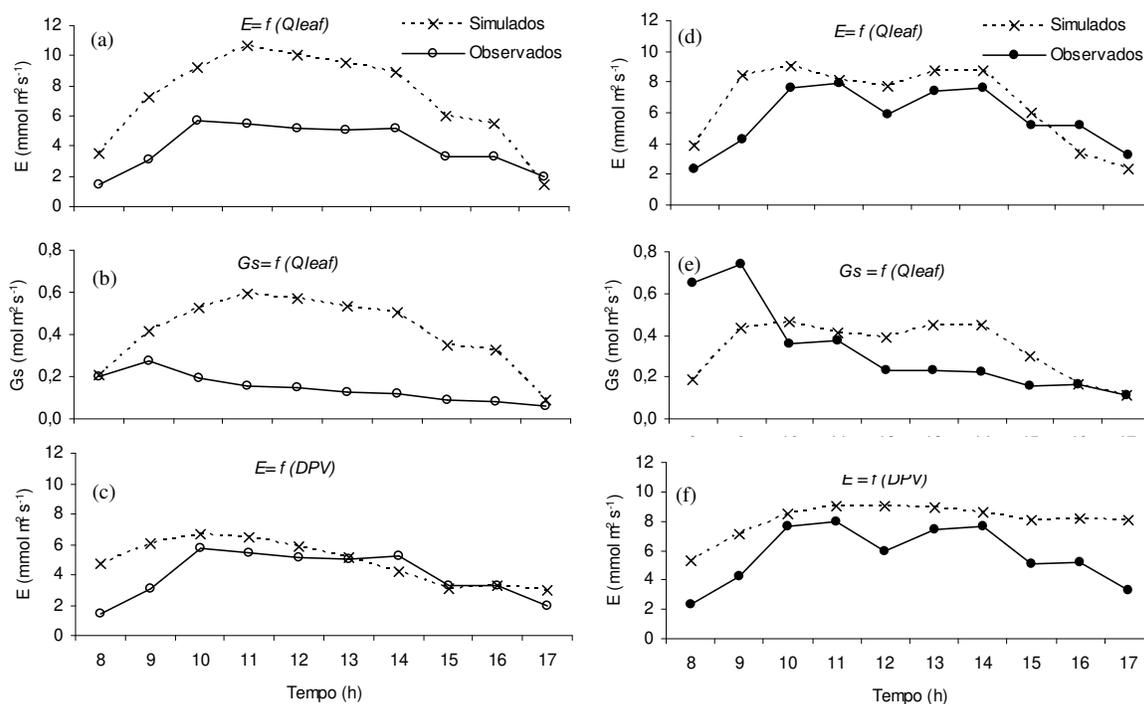


Figura 8. Comparação valores observados e simulados significativos ao longo de um dia de estudo (30/07/2008). (a) $E = f(Q_{leaf})$, (b) $G_s = f(Q_{leaf})$ e (c) $E = f(DPV)$ para o clone C041; (d) $E = f(Q_{leaf})$, (e) $G_s = f(Q_{leaf})$ e (f) $G_s = f(DPV)$ para o clone P4295.

No caso do clone C041, a tendência de resposta de $G_s = f(DPV)$ nas escalas vaso e parcela merece destaque (Figura 4a) pela nítida diferença de comportamento, o que ocasionou a dificuldade no ajuste da equação G_{sp} . Conforme Schulze (1993) e Yong et al. (1997) existem numerosas observações de que a G_s diminui em resposta a um aumento do DPV entre a folha e o ar, e esse comportamento foi realmente observado na escala vaso. No entanto, na escala parcela do clone C041 este comportamento teve pouca variação entre os valores de G_s mesmo com o aumento do DPV. Alguns autores relatam que com o envelhecimento da árvore, os estômatos tendem a aumentar sua sensibilidade ao déficit de pressão de vapor da atmosfera e por consequência, menores valores de condutância estomática são observados (Domec & Gartner, 2001 e McDowell et al., 2002). Já o clone P4295 apesar de apresentar a mesma tendência de comportamento entre as escalas vaso e parcela, também não foi significativo o uso do modelo proposto (Figura 4b, Quadro 5). Em todo caso, se comparado ao clone C041, o clone P4295 manteve a tendência entre as escalas. É fato reconhecido que o déficit de pressão de vapor d'água entre o interior da folha e o ar externo (DPV) é um importante fator ambiental que afeta o funcionamento estomático. Entretanto, são muitas as discussões no intuito de identificar as causas da real influência do DPV na G_s .

De acordo com Streck (2003) a explicação da resposta estomática ao DPV em plantas superiores ainda são conflitantes e o mecanismo que causa esta resposta também não é bem entendido. As hipóteses propostas na comunidade científica para justificar este mecanismo estão ora relacionadas com a atuação do ácido abscísico (ABA) (hipótese de “feedforward”), ora com a transpiração foliar e o potencial de água na folha (hipótese de “feedback” ou retroalimentação).

Landsberg (2003), ao longo de seu trabalho “Physiology in forest models: history and the future” discorre sobre a importância do entendimento do funcionamento fisiológico e sua abordagem nos modelos de produção florestal. De acordo com esse autor, há uma enorme dificuldade de exprimir o comportamento estomático dos vegetais, principalmente pela grande variação ao longo da copa assim como ao longo do tempo.

De acordo com Binkley et al. (2002), a produtividade da floresta aumenta após o início da rotação, atinge um pico próximo ao período em que a área foliar é máxima e então diminui substancialmente. Mas as razões para este declínio ainda não estão completamente esclarecidas (Ryan et al., 2006; Vanderklein, 2007). Vários esforços têm sido realizados no

intuito de esclarecer essa queda de produtividade com a idade. Yoda et al. (1965) desenvolveram a hipótese da respiração, afirmando que esta aumenta com o tamanho da árvore devido ao fato da parte viva respirar. Mais tarde esta hipótese foi refutada por Ryan e Waring (1992). Outra justificativa para a redução do crescimento com a idade foi dada por Grower et al. (1996), propondo que a disponibilidade de nutrientes diminui à medida que o povoamento envelhece, aumentando a alocação de fotossintetizados para a raiz. Posteriormente trabalhos foram realizados mostrando que esta hipótese não servia como uma explicação geral para padrões de crescimento em altura (Yoder et al., 1994). Outras hipóteses foram formuladas (Day et al., 2001), mas a mais recente sobre a queda da produtividade com a idade foi desenvolvida por Ryan e Yoder (1997), denominada hipótese da limitação hidráulica.

À medida que as árvores envelhecem, suas propriedades hidráulicas mudam, e ao mesmo tempo, a quantidade de radiação interceptada pelas copas varia substancialmente (Irvine et al., 2004). Com o aumento do tamanho da árvore, a água e os nutrientes devem ser transportados ao longo de distâncias cada vez maiores entre a raiz e o ápice (Day et al., 2002). O suprimento de água para as folhas do ápice se torna restringido pela gravidade e pela condutância hidráulica. Estas restrições requerem um maior fechamento estomático para manter um potencial hídrico mínimo que evite a cavitação do xilema (Hubbard et al., 2001), acarretando em diminuições nas trocas gasosas a um ponto em que um balanço de carbono positivo não pode ser atingido (Burgess & Dawson, 2007). Alguns autores, por meio da medição da transpiração pelo fluxo de seiva constataram que a queda da produtividade é acompanhada pela queda das taxas de trocas gasosas (Ryan et al., 2000; Barnard & Ryan, 2003). Moore et al. (2004) estudaram os efeitos da idade na transpiração de uma floresta de *Pseudotsuga menziesii* com 40 e 450 anos em Oregon-USA. Utilizando a metodologia do fluxo de seiva, também atribuíram à hipótese de limitação hidráulica a menor transpiração nos indivíduos na floresta mais velha e que a maior transpiração da floresta de 40 anos fornece evidências adicionais de alteração do balanço hídrico local pela sua maior transpiração. Barnard & Ryan (2003) por sua vez relatam que a hipótese de limitação hidráulica propõe que o aumento do caminho a ser percorrido pela água no interior da planta diminui a condutância hidráulica da folha. Se o estômato se fecha para regular o status do potencial hídrico foliar, árvores mais altas deverão fechar seus estômatos a baixos níveis de déficit de pressão de vapor quando comparadas a árvores mais jovens ou de alturas menores. Novamente, reforçando o

comportamento observado principalmente para o clone C041, já discutido anteriormente ($G_s = f(DPV)$, Figura 4). O clone P4295, embora tenha mantido entre as escalas a mesma tendência de G_s com o incremento do DPV, os valores médios foram inferiores para a escala parcela.

A hipótese da limitação hidráulica falhou em alguns outros estudos ao explicar a redução do crescimento (Barnard & Ryan, 2003; Ryan et al., 2004) e o mecanismo responsável por este fato não foi identificado. Ryan et al. (2006) acredita que não há um mecanismo universal para explicar o declínio da produtividade com o aumento da altura da árvore e sim que vários são os componentes envolvidos.

Forrestier et al. (2009), com o objetivo de caracterizar o comportamento ecofisiológico do eucalipto em diferentes idades na Austrália, relacionaram a área foliar e taxa de crescimento de *E. globulus* Labill com a transpiração e condutância estomática pelo método de fluxo de seiva em indivíduos de 2 à 8 anos idade. Os autores observaram um aumento da transpiração do povoamento dos 2 aos 5 anos de idade, onde atingiu-se o pico das taxas de trocas gasosas com posterior declínio após esse período. Esse decréscimo foi relacionado ao declínio do índice de área foliar, com consequência nas taxas de crescimento anual e eficiência do uso da água. Em nosso estudo, embora a transpiração e condutância estomática tenham sido obtidas na escala foliar, estas variáveis tiveram o mesmo comportamento encontrado por eles, ou seja, as maiores tendências das taxas de transpiração foram observadas na escala parcela, onde os indivíduos encontravam-se mais desenvolvidos. A diferença entre os dois estudos é que as avaliações realizadas pelo método de fluxo de seiva estão estritamente relacionadas com a área foliar total da copa e ao cerne. O índice de área foliar é geralmente considerado o mais importante determinante de diferenças na transpiração entre diferentes povoamentos florestais (Hewlett, 1982). Geralmente, as florestas jovens têm uma concentração maior da sua área foliar em uma única camada de dossel, ao passo que com o crescimento da árvore, as folhas são mais uniformemente distribuídas na vertical gerando vários perfis de área foliar (Parker et al. 2002). De acordo com Moore et al. (2004) a distribuição das folhas pode ter efeitos marcantes na transpiração da copa.

Assim como justificado por Moore et al. (2004) e Forrester et al. (2009), em nosso estudo, as tendências de maiores trocas gasosas na escala foliar na parcela pode ser explicado pelos indivíduos não terem atingindo o seu pico de desenvolvimento. Claro que os indivíduos dos clones de *Eucalyptus* monitorados na escala parcela são mais maduros que os da escala

vaso, entretanto, continuam jovens e em crescimento e por esse motivo não podem ser considerados estagnados. Dessa maneira, as atividades fisiológicas continuam “à todo vapor” favorecendo o incremento da biomassa. Nas empresas florestais, em termos de produção de madeira, na tomada de decisão do melhor momento para o corte da floresta plantada (*Eucalyptus*), faz-se o estudo do balanço das curvas de produção e incrementos médio e anual, de modo a identificar a máxima taxa média de incremento da produção. Quando este ponto é atingido, diz-se que este é o pico de produção da floresta, ou seja, é quando ela atinge sua maior eficiência na produção (idade técnica de corte). Após esse pico, ocorre o declínio da curva de produção e economicamente, não é viável mantê-la em pé.

De acordo com Samuelson et al. (2007) a transpiração é proporcional ao crescimento dos vegetais e ao índice de área foliar, que ao mesmo tempo, está relacionado ao controle da produtividade máxima. Por isso, é normal esperar que a taxa de transpiração varie de espécie para espécie, assim como com o desenvolvimento vegetativo (Gholz & Lima, 1997). Desde que a transpiração está relacionada com o desenvolvimento da área foliar, nas plantações de curta duração, como é o caso do eucalipto, que possuem altas taxas de crescimento inicial, pode ocorrer também uma rápida maximização da utilização de água por essas plantações, o que acaba tendo implicações na predição das suas necessidades de água e impactos na hidrologia de bacias hidrográficas.

Modelos empíricos de crescimento e desenvolvimento se baseiam em correlações existentes entre elementos de um sistema, sem, no entanto significar que exista uma relação de causa-efeito entre eles, e assim, seus parâmetros não têm significado físico ou biológico. Já os modelos baseados em processos são descritos em relações que necessariamente contenham uma relação de causa-efeito, sejam elas físicas ou biológicas, e cientificamente embasadas. O problema central na formulação desses modelos é a identificação dos reais processos e níveis de interação entre eles (Landsberg, 2003). Um aspecto fundamental dos processos ecológicos é o fato de serem afetados pelas dimensões espaciais e temporais. Em termos espaciais, por exemplo, as mensurações efetuadas numa folha, em termos de produtividade primária líquida, não podem ser extrapoladas diretamente para a copa da árvore, pois para essa extrapolação são necessários conhecimentos sobre a distribuição da copa, a disposição das folhas, a disponibilidade de água no solo etc. Este estudo abordou em todas as medições realizadas, somente folhas totalmente expandidas e plenamente dispostas à radiação incidente. Na

realidade sabemos que não há como expandirmos esses resultados para a copa já formada, já que neste caso, as folhas não possuem um desenvolvimento uniforme e variação na incidência de radiação. Da mesma forma a extrapolação para a floresta e para o ecossistema, necessitam de informações antes dispensáveis, nas escalas menores. Entretanto, esta noção de escalas e suas extrapolações são imprescindíveis para evitar visões equivocadas e fenômenos numa certa escala para escalas maiores ou menores. À medida que se amplia a escala, mais interações ocorrem entre o crescente número de compartimentos do sistema, tornando mais difícil e laboriosa os estudos das relações causa-efeito dos modelos baseados em processos. Por esse motivo, resolvemos desenvolver este estudo, em princípio, no escalonamento de folha para folha.

5. Conclusões

Com exceção da relação $E \times DPV$ manhã para o clone P4295, as demais relações de E e G_s com Q_{leaf} e DPV entre as escalas, apresentaram diferença significativa ao nível de 1 ou 5% para os dois clones. Os valores medidos de E e G_s foram sistematicamente superiores na escala parcela quando comparada à escala vaso tanto para o clone C041 quanto para o clone P4295. Para cada escala vaso foi desenvolvido um modelo para mudança de escala para parcela. Por meio do ajuste do modelo da escala vaso, foi possível realizar a mudança de escala de E e G_s em função de Q_{leaf} e DPV para escala parcela. Os modelos de simulação da E em função da Q_{leaf}/DPV e da G_s e Q_{leaf}/DPV mostraram-se robustos em cada uma das escalas e para cada clone. A única relação que não houve necessidade de ajuste do modelo foi de $E \times DPV$ manhã para o clone P4295. Como todos os resultados foram obtidos para a faixa de Ψ_{pd} de 0 à -0,5 MPa, propõe-se a complementação desse estudo com medidas de E e G_s em outras escalas e faixas de Ψ_{pd} a fim de confirmar as conclusões deste trabalho.

6. Referências Bibliográficas

ALMEIDA, A.C.; SOARES, J.V. Comparação entre uso de água em plantações de *Eucalyptus grandis* e floresta ombrófila densa (Mata Atlântica) na costa leste do Brasil. **Revista Árvore**, v.27, n.2, p.159-170, 2003.

BARNARD, H.R.; RYAN, M.G. A test of the hydraulic limitation hypothesis in fast-growing *Eucalyptus saligna*. **Plant, Cell and Environment**, v.26, p.1235-1245, 2003.

BINKLEY, D.; STAPE, J.L.; RYAN, M.G.; BARNARD, H.R.; FOWNES, J. Age-related decline in forest ecosystem growth: an individual-tree, stand-structure hypothesis. **Ecosystems**, v.5, p.58-67, 2002.

BRUTSAERT, W. **Evaporation into the atmosphere - theory, history and application**. Reidel Publishing Company, 1984. 300p.

BURGESS, S.S.O.; DAWSON, T.E. Predicting the limits to tree height using statistical regressions of leaf traits. **New Phytologist**, v.311, p.1-11, 2007.

CARNEIRO, R.L.C.; RIBEIRO, A.; HUAMAN, C.A.M.; LEITE, F. P.; SEDIYAMA, G.C.; NEVES, J.C.L. Consumo de água em plantios de eucalipto: parte 1 determinação da condutância estomática em tratamentos irrigado e não-irrigado. **Revista Árvore**, v.32, n.1, p. 1-10, 2008.

CUEVAS, E.; BAEZA, P.; LISSARRAGUE, J.R. Variation in stomatal behaviour and gas exchange between mid-morning and mid-afternoon of north-south oriented grapevines (*Vitis vinifera* L. Cv. Tempranillo) at different levels of soil water availability. **Scientia Horticulturae**, v. 108, p.173-180, 2006.

DAY, M.E.; GREENWOOD, M.G. WHITE, A.S. Age-relates changes in foliar morphology and physiology in red spruce and their influence on declining photosynthetic rates and productivity with tree age. **Tree Physiology**, v.21, p.1195-1204, 2001.

DAY, M.E.; GREENWOOD, M.G.; DIAZ, C. Age and size-relates trends in woody plant shoot development: regulatory pathways and evidence for genetic control. **Tree Physiology**, v.22, p.507-513, 2002.

DOMEC, J.C.; GARTNER, B.L. Cavitation and water storage capacity in bole xylem segments of mature and young Douglas-fir trees. **Trees**, v.15, p.204-214, 2001.

EMBRAPA. **Sistema Brasileiro de Classificação de solos**. Centro Nacional de Pesquisa de Solos, 412 p. 1999.

FORD, C.R.; GORANSON, C.E.; MITCHELL, R.J.; WILL, R.E.; TESKEY, R.O. Modelling canopy transpiration using time series analysis: a case study illustrating the effect of soil moisture deficit on *Pinus taeda*. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.130, p.163-175, 2005.

FORRESTER, D.I.; COLLOPY, J.J.; MORRIS, J.D. Transpiration along an age series of *Eucalyptus globulus* plantations in southeastern Australia. **Forest Ecology and Management** (2009), doi:10.1016/j.foreco.2009.04.023.

GHOLZ, H.L.; LIMA, W.P. The ecophysiological basis for productivity in the tropics. In.: Nambiar, E.K.S.; Brown, A.G. (Eds.) **Management of soil, nutrients and water in tropical plantation forests**. ACIAR Monograph, v.43, p.213-246, 1997.

GROWER, S.T.; McMURTRIE, R.E.; MURTY, D. Aboveground net primary production decline with stand age: potential causes. **Trends in Ecological and Evolutionary Research**, Amsterdam, v.11, p.378-382, 1996.

HEWLETT, J.D. **Principles of forest hydrology**. University of Georgia Press, Athens, GA, 183 p., 1982.

HUBBARD, R.M.; RYAN, M.G.; STILLER, V.; SPERRY, J.S. Stomatal conductance and photosynthesis vary linearly with plant hydraulic conductance in ponderosa pine. **Plant, Cell and Environment**, v.24, p.113-121, 2001.

INOUE, M.T. Estudo comparativo da fotossíntese, transpiração e resistência difusiva em clones jovens de *Populus nigra* e *P. trichocarpa* em relação à radiação solar. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v.1, p.25-29, 1989.

IRVINE, J.; LAW, B.E.; KURPIUS, M.R. Age-related changes in ecosystem structure and function and effects on water and carbon exchange in ponderosa pine. **Tree Physiology**, v.24, p.753-763, 2004.

JACKSON, R.B.; CARPENTER, S.R.; DAHM, C.N.; MCKNIGHT, D.M.; NAIMAN, R.J.; POSTEL, S.L.; RUNNING, S.W. Water in a changing world. **Ecological Applications**, v.11, n.4, p.1027-1045, 2001.

JARVIS, P.G.; McNAUGHTON, K.G. Stomatal control of transpiration: scaling up from leaf to region. **Advances in Ecological Research**, v.15, p.1-49, 1986.

LANDSBERG, J. Physiology in forest models: history and the future. **FBMIS**, v.1, p.49-63, 2003.

MARTINEZ-VILALTA, J., PINOL, J., BEVEN, K. A hydraulic model to predict drought-induced mortality in woody plants: an application to climate change in the Mediterranean. **Ecological Modelling**, v.155, p.127-147, 2002.

McDOWELL, N.G.; PHILLIPS, N.; LUNCH, C.; BOND, B.J.; RYAN, M.G. An investigation of hydraulic limitation and compensation in large, old Douglas-fir trees. **Tree Physiology**, v.22, p.763-774, 2002.

MONTEITH, J.L. Evaporation and environment. In: FOGG, G.E.(ed). **The state and movement of water in living organisms**. University Press. Cambridge, p.205-234, 1965.

MOORE, G.W.; BOND, B.J.; JONES, J.A., PHILLIPS, N. MEINZER, F. Structural and compositional controls on transpiration in 40- and 450-year-old riparian forests in western Oregon, USA. **Tree Physiology**, v.24, p.481-491, 2004.

NICOLÁS, E.; BARRADAS, V.L.; ORTUÑO, M.F.; NAVARRO, A.; TORRECILLAS, A.; ALARCÓN, J.J. Environmental and stomatal control of transpiration, canopy conductance and

decoupling coefficient in young lemon trees under shading net. **Environmental and Experimental Botany**, v.63, p.200-206, 2008.

NOVÁK, V.; HURTALIVÁ, T.; MATEJKA, F. Predicting the effects of soil water content and soil water potential on transpiration of maize. **Agricultural Water Management**, v.76, p.211-223. 2005.

O'GRADY, A.P.; WORLEDGE, D.; BATTAGLIA, M. Constraints on transpiration of *Eucalyptus globulus* in southern Tasmania, Australia. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.148, p.453-465. 2008.

PARKER, G.G.; M.M. DAVIS; CHAPOTIN, S.M. Canopy light transmittance in Douglas-fir-western hemlock stands. **Tree Physiology**, v.22, p.147-157, 2002.

RADIN, B.; SANTOS, A.O.; BERGAMASCHI, H.; ROSA, L.M.G.; BERGONCI, J.I. Estimativa da evapotranspiração da cultura de milho pelo método de Penman-Monteith modificado. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v.8, n.2, p.185-191, 2000.

RYAN M.G.; BOND, B.J.; LAW, B.E.; HUBBARD, R.M.; WOODRUFF, D.; CIENCIALA, E.; KUCERA, J. Transpiration and whole-tree conductance in ponderosa pine trees of different heights. **Oecologia**, v. 124, p. 553-560. 2000.

RYAN, M.G.; PHILLIPS, N.; BOND, B.J. The hydraulic limitation hypothesis revisited. **Plant, Cell and Environment**, v.29, p.367-381, 2006.

RYAN M.G.; YODER B.J. Hydraulic limits to tree height and tree growth. **Bioscience**, v.47, p. 235-242, 1997.

RYAN M.G.; WARING, R.H. Stem maintenance and stand development in a subalpine lodgepole pine forest. **Ecology**, Ohio, v.73, p.2100-2108, 1992.

RYAN, M.G.; BINKLEY, D.; FOWNES, J.H.; GIARDINA, C.P.; SENOCK, R.S. An experimental test of the causes of forest growth decline with stand age. **Ecological Monographs**, v.74, n.3, p.393-414, 2004.

SAMUELSON, L.J.; STOKES, T.A.; COLEMAN, M.D. Influence of irrigation and fertilization on transpiration and hydraulic properties of *Populus deltoids*. **Tree Physiology**, v.27, p.765-774, 2007.

SCHOLANDER, P.F.; HAMMEL, H.T.; BRADSTREET E.D.; HEMMINGSEN, E.A. Sap pressure in vascular plants. **Science**, v.148, p.339-346, 1965.

SCHULZE, E.D. Soil, water deficits and atmospheric humidity as environmental signals. In Water deficits: plant responses from cell to community. Smith, J.A.C. and Griffiths, H. **BIOS Scientific Publisher**, Oxford, United Kingdom, p.98-125, 1993.

SOARES, J.V; ALMEIDA, A.C. Modeling de water balance and soil water fluxes in a fast growing *Eucalyptus* plantation in Brazil. **Journal of Hydrology**, v.253, p.130-147, 2001.

STRECK, N.A. Stomatal response to water vapor pressure deficit: an unsolved issue. **Revista Brasileira Agrociência**, v.9, n.4, p.317-322, 2003.

TEIXEIRA FILHO, A. J. **Fluxos de água em espécie de citro (*Citrus sinensis* L. Osbeck – Laranja Pêra)**. 322p. Tese (Doutorado em Engenharia Agrícola) - Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Campinas, SP, 2005.

VANDERKLEIN, D.; VILALTA, M.; LEE, S.; MENCUCCINI, M. Plant size, not age, regulates growth and gás exchange in grafted scots pine trees. **Tree Physiology**, v.27, p.71-79, 2007.

YODA, B.J.; SHINOZAKI, K.; OGAWA, H.; HOZUMI, K.; KIRA, T. Estimation of the total amount of respiration in woody organs of trees and Forest communities. **Journal of Biology**, Osaka City University, v.16, p.15-26, 1965.

YODER, B.J.; RYAN, M.G.; WARING, R.H.; SCHOETTLE, A.W.; KAUFMANN, M.R. Evidence of reduced photosynthetic rates in old trees. **Forest Science**, v.40, p.513-527, 1994.

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

WHITEHEAD, D.; BEADLE, C.L. Physiological regulation of productivity and water use in *Eucalyptus*: a review. **Forest Ecology and Management**, v.193, p.113-140, 2004.

WHITEHEAD, D.; OKALI, D.U.U.; FASEHUN, F.E. Stomatal response to environmental variables in two tropical forest species during the dry season in Nigeria. **Journal of Applied Ecology**, v.18: p.571-87, 1981.

ZIERL, B. A water balance model to simulate drought in forested ecosystems and its application to the entire forested area in Switzerland. **Journal of Hydrology**, v.242, p.115-136, 2001.

Apêndice 6

MUDANÇA DE ESCALA DA TRANSPIRAÇÃO FOLIAR E CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA DE UM CLONE *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla* EM RESPOSTA ÀS VARIÁVEIS AMBIENTAIS

Resumo. Este estudo realizou a mudança de escala foliar do comportamento ecofisiológico de indivíduos de *Eucalyptus* em três idades diferentes de desenvolvimento, denominando-se assim como escalas de informação: escala vaso (120 dias), escala parcela (240 dias) e escala bacia hidrográfica (60 meses). Para tanto, dados de transpiração (E) e condutância estomática (Gs) de um mesmo clone foram obtidas pelo uso do analisador de gás infravermelho (porômetro) e associadas às variáveis ambientais locais radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf) e déficit de pressão de vapor atmosfera (DPV). Em todas as escalas, os indivíduos encontravam-se sob a mesma faixa de potencial hídrico foliar antemanhã (0 a -0,5 MPa). A mudança de escala das informações mensuradas nas escalas foram realizadas pela aplicação do modelo ecofisiológico de modo a simular a E e Gs em função da Qleaf, DPV considerando a escala de tempo horária do período de estudo. Observou-se uma tendência de comportamento entre as variáveis ambientais e as ecofisiológicas mesmo com diferentes idades. Os modelos propostos mostraram-se eficientes na extrapolação de E e Gs entre as diferentes escalas, contudo os melhores resultados foram obtidos nas relações E, Gs e Qleaf. O conhecimento do comportamento ecofisiológico entre os diversos estágios de desenvolvimento de *Eucalyptus* auxiliará a tomada de decisão quanto ao manejo de plantio incorporando a necessidade hídrica da cultura ao longo de seu estabelecimento e seu impacto sobre a produção de água numa dada bacia hidrográfica.

Palavras-chave: processos fisiológicos, porômetro, modelos baseados em processos, trocas gasosas, meteorologia

1. Introdução

Estimativas do uso da água pelos vegetais estão se tornando cada vez mais importante para a ciência florestal. Pesquisadores utilizam estimativas do uso da água para prever o controle da transpiração e condutância do dossel (Hinckley et al. 1991; Meinzer et al., 1995; Tognetti et al., 2009), onde essas informações são úteis para ajudar a resolver problemas relacionados à gestão dos recursos hídricos (Schiller & Cohen, 1995; Loustau et al., 1996, Roberts et al., 2001), ao papel da transpiração em florestas nativas (Barrett et al., 1996) e para quantificar a exigência de água em florestas de curta rotação como nos plantios de *Eucalyptus* sp (Soares & Almeida, 2001; Stape et al., 2004a; Forrester et al., 2009).

O crescimento e o desenvolvimento dos vegetais é consequência de vários processos fisiológicos controlados pelas condições ambientais e características genéticas de cada espécie

vegetal. Portanto, para melhor compreender o crescimento, o desenvolvimento e o impacto hidrológico de uma plantação de eucalipto, faz-se necessário conhecer os fatores que controlam o uso da água. Grandes esforços surgem no sentido de investigar a contribuição dos componentes do balanço hídrico na produtividade do eucalipto, com a necessidade de integrar os efeitos do clima e práticas de manejo na produção de madeira de florestas plantadas de *Eucalyptus*.

Modelos baseados em processos constituem-se em relações cientificamente embasadas, que necessariamente contenham uma relação de causa-efeito, sejam elas físicas ou biológicas, (Stape et al., 2004b). Um aspecto fundamental dos processos ecológicos é o fato de serem afetados pelas dimensões espaciais e temporais. Em termos espaciais, por exemplo, as mensurações efetuadas numa folha, em termos de produtividade primária líquida, não podem ser extrapoladas diretamente para a copa da árvore, pois para essa extrapolação são necessários conhecimentos sobre a distribuição da copa, a disposição das folhas, a disponibilidade de água no solo etc. Da mesma forma a extrapolação para a floresta e para o ecossistema, necessitam de informações antes dispensáveis, nas escalas menores. Esta noção de escalas, e suas extrapolações são imprescindíveis para evitar visões equivocadas e fenômenos numa certa escala para escalas maiores ou menores. À medida que se amplia a escala, mais interações ocorrem entre o crescente número de compartimentos do sistema, tornando mais difícil e laboriosa os estudos das relações causa-efeito dos modelos baseados em processos.

Neste sentido, este estudo busca caracterizar o comportamento ecofisiológico de um clone de *Eucalyptus* sp ao nível foliar em associação às variáveis ambientais em três estágios de desenvolvimento, de forma a fornecer subsídios para a elaboração modelos que possam prever as respostas ecofisiológicas de uma escala inferior e sua extrapolação para uma escala superior.

2. Material e Métodos

Para a descrição e quantificação dos principais mecanismos dos fluxos de água dos indivíduos de *Eucalyptus*, de modo a integrar informações na escala foliar a partir de escalas inferiores à uma escala superior, o estudo foi conduzido em três idades (escalas) diferentes de desenvolvimento vegetal, denominadas como: vaso, parcela e bacia hidrográfica. Para todas as

escalas, os indivíduos do híbrido de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla*, identificados como clone C041, foram produzidos pelo método de mini-estaquia em tubetes plásticos em viveiro clonal. Com aproximadamente 120 dias, quando atingiram as condições de expedição para campo, os indivíduos foram destinados para o plantio em:

Escala Vaso: Os indivíduos do clone foram transportados para a área experimental da Faculdade de Engenharia Agrícola da Universidade Estadual de Campinas - FEAGRI/UNICAMP e transplantados para vasos de 100 dm³ (Figura 1a). Estes vasos apresentavam orifícios circulares em suas faces laterais e inferior, de modo a permitir melhor aeração das raízes e escoamento do excesso de água. O substrato utilizado foi composto por vermiculita, fibra de côco e casca de arroz. O estudo ecofisiológico teve início 120 dias após o plantio nos vasos e as medições de transpiração, condutância estomática, potencial hídrico foliar, radiação fotossinteticamente ativa e déficit de pressão de vapor atmosférico foram realizadas no período de fevereiro de 2007 a junho de 2008.

Escala Parcela: Os indivíduos do clone foram transportados para a área experimental FEAGRI/UNICAMP e plantados em espaçamento 3 x 2 m constituindo um povoamento clonal. O solo predominante da área experimental é classificado como Latossolo Vermelho distroférico típico (Embrapa, 1999). O estudo ecofisiológico teve início aos 240 dias após plantio (Figura 1b) e para auxiliar a aquisição dos dados, foi necessária a implantação de uma torre de medição de 3 metros de altura disposta entre as linhas de plantio para o alcance da copa das árvores. O monitoramento ecofisiológico da transpiração, condutância estomática, potencial hídrico foliar, radiação fotossinteticamente ativa e déficit de pressão de vapor atmosférico foi realizado no período de janeiro a julho de 2008.

Escala bacia hidrográfica: O estudo foi conduzido na Fazenda Santa Marta, localizada no município de Igaratá-SP entre as coordenadas 23°10'22" S de latitude e 46°06'50" W e 745 m de altitude. Pela divisão geomorfológica do Estado de São Paulo, segundo o Instituto de Pesquisas Tecnológicas - IPT (1981), a área de estudo situa-se no planalto atlântico que se caracteriza como uma região de terras altas, constituída predominantemente por rochas cristalinas pré-cambrianas, cortadas por intrusivas básicas e alcalina mesozóico-terciárias. O

relevo da região da bacia é denominado de relevo de morros, onde predominam amplitudes locais de 100 a 300 metros e declividades médias a altas – acima de 15%, com drenagem de alta densidade, vales fechados a abertos e planícies aluvionares interiores restritas (IPT, 1981). O solo do talhão de interesse é do tipo Cambissolo Háplico Tb distrófico, latossólico, com textura argilosa. Para o acompanhamento do comportamento ecofisiológico, as aferições foram realizadas em povoamento clonal do híbrido de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla*, 60 meses após o plantio em espaçamento 3 x 2 m com o auxílio de uma plataforma elevatória com o alcance de 18 metros de altura (Figura 1c). O monitoramento ecofisiológico da transpiração, condutância estomática, potencial hídrico foliar, radiação fotossinteticamente ativa e déficit de pressão de vapor atmosférico foram realizados ao longo do mês de agosto de 2008.

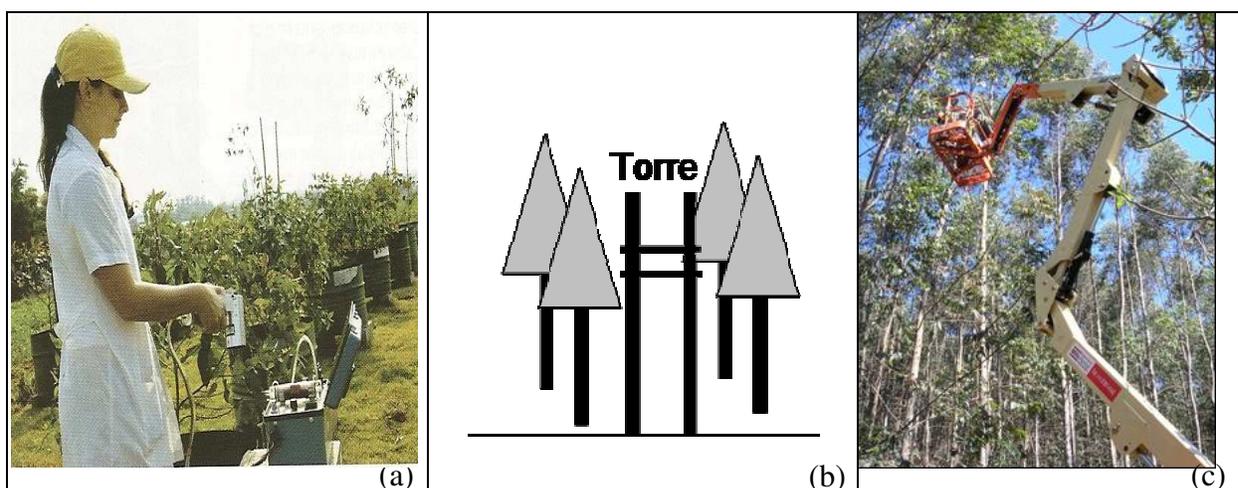


Figura 2. As diferentes escalas de estudo: (a) Escala vaso, (b) Escala parcela e (c) Escala bacia hidrográfica: plataforma elevatória utilizada para observação das variáveis ecofisiológicas no plantio clonal da Fazenda Santa Marta, Igaratá-SP, Brasil.

2.1. Variáveis Ecofisiológicas

As observações das disponibilidades hídricas no solo foram realizadas por meio de medidas de potencial hídrico antemanhã (Ψ_{pd}) utilizando-se uma câmara de pressão de Scholander (Scholander et al., 1965), modelo 3035 (Soil Moisture Equipment Corp., USA) antes do nascer do sol, em folhas sadias totalmente expandidas. Segundo Chaves et al. (2004), o Ψ_{pd} mantém uma relação de equilíbrio com o potencial hídrico do substrato, em razão das baixas taxas de transpiração apresentadas pelas plantas durante a noite. Para isso, coletaram-se

simultaneamente, quatro ramos por indivíduo e para evitar a perda de água por transpiração, as folhas foram cortadas na inserção do pecíolo, envoltas em filme plástico e acondicionadas sob refrigeração. As medidas se procederam imediatamente após a coleta do material.

As aferições fisiológicas da transpiração e condutância estomática foram realizadas pelo analisador de gás infravermelho (IRGA) LC-PRO+ (ADC BioScientific Ltda., UK). Para tanto, escolheram-se quatro folhas saudáveis aleatórias e totalmente expandidas para cada indivíduo. As leituras se procederam em intervalos horários ao longo do dia, no período das 8 às 17 horas.

2.2. Variáveis Ambientais

Variáveis ambientais tais como, radiação fotossinteticamente ativa e déficit de pressão de vapor atmosférico, foram escolhidas para correlacionar com a E e Gs. A radiação fotossinteticamente ativa na superfície da folha (Qleaf) foi determinada simultaneamente às medições das variáveis ecofisiológicas, utilizando-se o sensor acoplado na câmara dos porômetros, sempre disposto perpendicularmente à luz solar incidente na superfície foliar ao longo de cada dia de trabalho.

Dados complementares de temperatura do ar e da umidade relativa do ar específicos dos dias de medição foram obtidos a partir de uma estação meteorológica automática Campbell Scientific Inc. instalada no local de estudo de cada escala de avaliação. Essas informações foram utilizadas para o cálculo do déficit de pressão de vapor de água (DPV), como segue:

$$DPV = e_s - e_a , \quad (1)$$

A pressão de saturação do vapor foi calculada de acordo com a seguinte equação:

$$e_s = 0,6108 * 10^{7,5 * T_{ar} / 237,3 + T_{ar}} \quad (2)$$

onde T_{ar} corresponde à temperatura do ar em °C e e_s , em kPa.

A pressão parcial de vapor foi obtida pela seguinte equação:

$$e_a = UR * e_s / 100 , \quad (3)$$

onde UR é a umidade relativa do local, expressa em %.

2.4. Modelos ecofisiológicos e Mudança de escala

2.4.1. Estruturação do modelo ecofisiológico na escala de vaso

A mudança de escala das informações mensuradas na escala vaso foi realizada pela aplicação do modelo ecofisiológico utilizado por Teixeira Filho (2005), de modo a simular a E e Gs em função da Qleaf, DPV e Ψ_{pd} considerando a escala de tempo horária do período de estudo. Assim, tem-se que:

$$E = f(\Psi_{pd}, Q_{leaf}, DPV) \quad (4)$$

$$G_s = f(\Psi_{pd}, Q_{leaf}, DPV) \quad (5)$$

Os modelos que relacionam a E e Gs (variáveis dependentes) às variáveis ambientais Qleaf e DPV (variáveis independentes) serão:

$$E = \beta_1 * Q_{leaf}^2 + \beta_1' * Q_{leaf} \quad (6)$$

$$G_s = \beta_2 * Q_{leaf}^2 + \beta_2' * Q_{leaf} \quad (7)$$

$$E = \beta_3 * DPV^2 + \beta_3' * DPV \quad (8)$$

$$G_s = \beta_4 * \ln DPV + \beta_4' \quad (9)$$

Em que: E – transpiração foliar ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); Gs – condutância estomática foliar ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); Qleaf – radiação fotossinteticamente ativa ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), DPV – déficit de pressão de vapor da atmosfera (kPa); $\beta_1, \beta_2, \beta_3, \beta_4$ e $\beta_1', \beta_2', \beta_3', \beta_4'$ = coeficientes a serem explicitados para cada escala e modelo.

2.4.2. Calibração do modelo ecofisiológico de vaso para a parcela

O ajuste do modelo ecofisiológico desenvolvido na escala vaso foi dado por meio do coeficiente angular k, obtido pela razão entre as equações geradas para a escala vaso e parcela, assim sendo:

- E: Mudança de escala de vaso para parcela (E_p')

$$k = E_p' / E_v \quad (10)$$

$$E_p' = E_p * k \quad (11)$$

Onde: E_v – equação de $E = f(Qleaf\ ou\ DPV)$ na escala vaso; E_p - equação de $E = f(Qleaf\ ou\ DPV)$ para escala parcela; E_p' – equação ajustada da mudança de escala de $E = f(Qleaf\ ou\ DPV)$ de vaso para parcela pelo coeficiente angular do modelo (k) a ser explicitado para cada mudança de escala e clone.

- Gs: Mudança de escala de vaso para parcela (G_{sp}')

$$k = G_{sp} / G_{sv} \quad (8)$$

$$G_{sp}' = G_{sp} * k \quad (9)$$

Onde: G_{sv} – equação de $Gs = f(Qleaf\ ou\ DPV)$ na escala vaso; G_{sp} - equação de $Gs = f(Qleaf\ ou\ DPV)$ para escala parcela; G_{sp}' – equação ajustada da mudança de escala de $Gs = f(Qleaf\ ou\ DPV)$ de vaso para parcela pelo coeficiente angular do modelo (k) a ser explicitado para cada mudança de escala e clone.

A mesma metodologia foi adotada para o ajuste do modelo da escala vaso para bacia hidrográfica (E_B' e G_{SB}') e de parcela para bacia hidrográfica (E_B'' e G_{SB}''), sendo E_B – equação de $E = f(Qleaf\ ou\ DPV)$ e G_{SB} – equação de $Gs = f(Qleaf\ ou\ DPV)$ para escala bacia hidrográfica.

2.4. Análises Estatísticas

O modelo ecofisiológico dos clones C041 e P4295 entre as escalas de avaliação foram submetidos à análise de variância, e quando significativas, as médias foram comparadas pelo teste Tukey utilizando software Minitab 14.0.

3. Resultados

O Quadro 1 apresenta a média diária do Ψ_{pd} e das variáveis ambientais. O maior conforto hídrico ocorreu na escala parcela, onde também observou-se uma maior taxa de transpiração média. Na avaliação das variáveis ambientais, nota-se que a situação de DPV

entre vaso e parcela, em média foram semelhantes, diferenciando-se da escala bacia hidrográfica que apresentou média inferior à 33%, aproximadamente. A energia disponível para as atividades fisiológicas esteve maior na escala vaso, superior em até 100% que na escala bacia hidrográfica.

Quadro 1. Média do Ψ_{pd} e variáveis ambientais para o clone C041 nas três escalas de avaliação.

Variável	Vaso	Parcela	Bacia Hidrográfica
Ψ_{pd} (MPa)	-0,30	-0,15	-0,21
DPV (kPa)	1,32	1,36	0,88
Qleaf ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	1027	802	505

3.1. Relações entre E e Gs em função da Qleaf e DPV

Na Figura 2 são apresentadas as interações entre as trocas gasosas e as variáveis ambientais Qleaf e DPV. Os valores de E acompanharam a evolução da Qleaf e DPV sendo quase imperceptível a diferença entre as curvas da escala parcela e bacia hidrográfica. Os valores observados tanto para a escala vaso quanto bacia hidrográfica estiveram entre 0,9 e 11,4 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e para a escala parcela, 1,3 a 13,3 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. A Gs também acompanhou o incremento da Qleaf, no entanto, a maior tendência foi observada na escala bacia hidrográfica. Quanto ao DPV, a Gs mostrou uma resposta de menor amplitude nas escalas parcela e bacia hidrográfica, concentrada na faixa de 0,1 a 0,5 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Na escala vaso, foi observado a redução da Gs com o incremento do DPV, com valores próximos a 0,8 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em situações de 1,0 kPa à 0,02 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em extremos de DPV (3,0 kPa).

3.2. Interdependência das variáveis ecofisiológicas e ambientais

Para melhor compreender a interdependência das variáveis ecofisiológicas (E e Gs) e as ambientais (Qleaf e DPV), foi estabelecida uma razão entre a média horária de todos os valores observados ao longo do período de estudo de E, Gs e respectivas médias horárias de Qleaf e DPV (Quadro 2). Com essa razão média, buscou-se excluir a influência da variação do gradiente de concentração de água e Qleaf ou DPV de forma a caracterizar a diferença no comportamento de difusão em função somente da estrutura e da fisiologia do clone. As

diferenças entre as escalas de estudo mostraram-se significativas em quase toda maioria. As exceções foram observadas na relação E/DPV entre as escalas parcela e bacia hidrográfica que se mostraram semelhantes (Figura 2b) e a razão G_s/DPV entre as escalas vaso e bacia hidrográfica, ao contrário neste caso, ao que foi observado na Figura 2d.

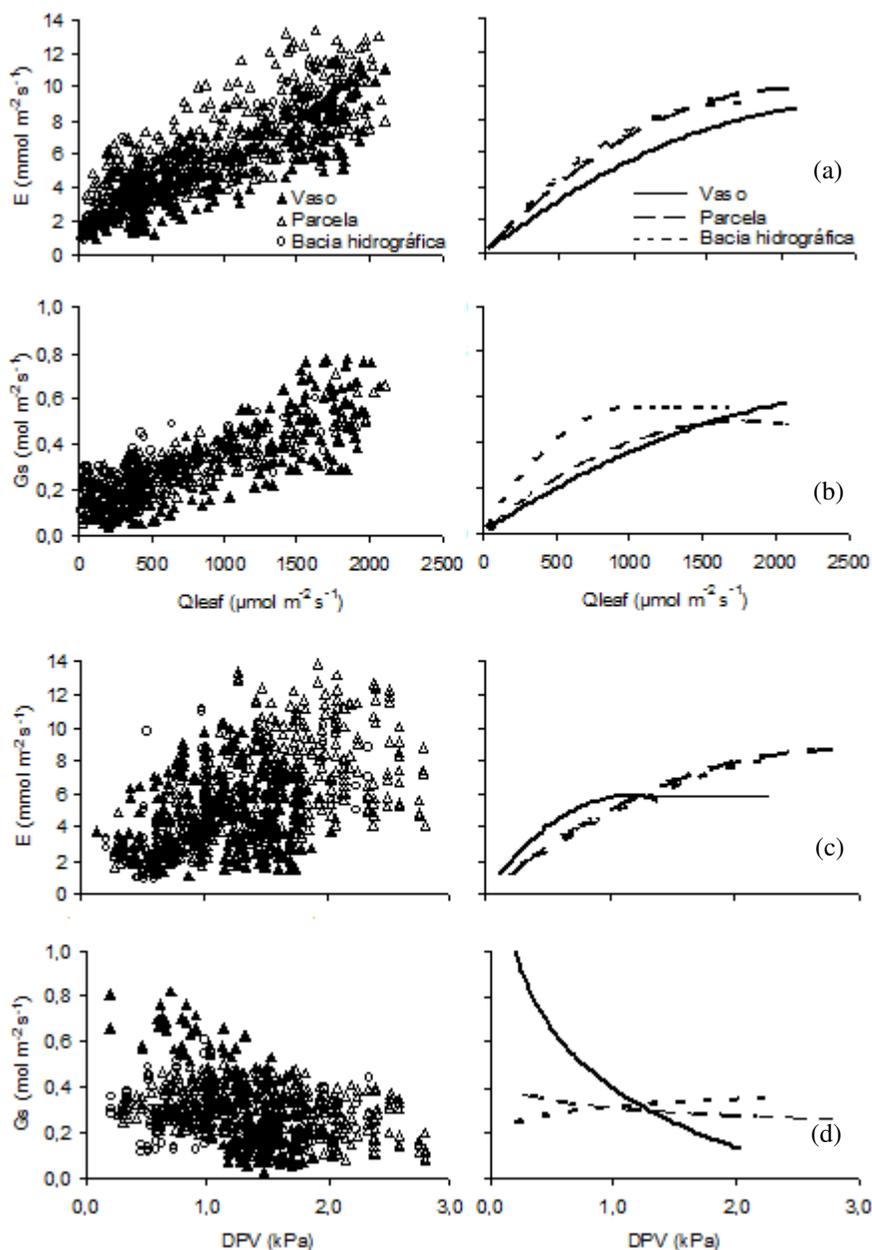


Figura 3. Comportamento de $E \times Q_{\text{leaf}}$ (a), $G_s \times Q_{\text{leaf}}$ (b), $E \times DPV$ (c) e $G_s \times DPV$ (d) nas três escalas de observação: vaso, parcela e bacia hidrográfica. Cada ponto corresponde a média de 4 medições.

O Quadro 3 apresenta a matriz de correlação entre as variáveis ecofisiológicas e ambientais nas três escalas de estudo. As melhores associações estiveram presentes nas relações E e Gs com Qleaf, reforçando os comportamentos apresentados da Figura 2. Na escala parcela todas as correlações apresentaram-se significativas e assim como na escala vaso, a relação entre Gs e DPV mostrou-se negativa, ao passo que na escala bacia hidrográfica não foi consistente.

Quadro 2. Resultado do teste de Tukey comparando as médias da razão E/Qleaf, E/DPV, Gs/Qleaf e Gs/DPV para o clone C041 nas três escalas de estudo.

Entre Escalas	E/Qleaf	E/DPV	Gs/Qleaf	Gs/DPV
Vaso x Parcela	**	**	**	*
Vaso x Bacia Hidrográfica	**	**	**	ns
Parcela x Bacia Hidrográfica	**	ns	**	**

** e * = significativa ao nível de 1% e 5% respectivamente, ns = não significativo

Quadro 3. Matriz de correlação simples entre as variáveis ecofisiológicas e ambientais nas escalas vaso, parcela e bacia hidrográfica.

Variáveis	Vaso	Parcela	Bacia Hidrográfica
E x Qleaf	0,86**	0,83**	0,87*
E x DPV	0,30 ^{ns}	0,63**	0,56*
Gs x Qleaf	0,80**	0,85**	0,66*
Gs x DPV	-0,76**	-0,33**	0,07 ^{ns}

** e * = correlação significativa ao nível de 1% e 5% respectivamente, ns = não significativo

3.3. Mudança de escala: vaso, parcela e bacia hidrográfica

As análises de variância entre os parâmetros estudados mostraram-se significativas ao nível de 1% de probabilidade. As equações matemáticas assim como a comparação entre os valores médios horários observados e os simulados pelos modelos encontram-se nos Quadros 4, 5, 6 e 7. Dentre as relações, a E se relacionou mais uniformemente com a Qleaf, com os maiores coeficientes de determinação (R^2) quando comparado ao DPV, independente da escala de observação. Por esta razão, a Qleaf pode ser usada com maior segurança do que as demais variáveis por se mostrar mais consistente.

No modelo $E = f(Qleaf)$ o teste de média foi significativo para E_V e E_B' , indicando que o modelo da escala vaso, ajustado com k permitiu a extrapolação para escala parcela e bacia hidrográfica. Embora o resultado do Quadro 2 tenha mostrado que a razão $E/Qleaf$ entre escala parcela e bacia hidrográfica sejam estatisticamente diferentes, não foi necessário o uso de k para a predição para E_B'' (Quadro 2). Os valores observados e os simulados pelos modelos foram comparados e mostraram bons coeficientes de correlação (Figuras 3a, 3b e 3c), apesar do modelo subestimar os valores em algumas situações (Figuras 3b e 3c). Quanto à variável G_s , o modelo $G_s = f(Qleaf)$ pôde ser aplicado na mudança de escala G_{sP}' e G_{sB}' (Figura 4), não sendo significativo para G_{sB}'' . O modelo $E = f(DPV)$ foi ajustado para a mudança de escala E_{VP} e E_{VB} , porém na extrapolação da escala parcela para a bacia hidrográfica não foi necessário o ajuste com a constante k, reforçando o já observado na Figura 2 e Quadro 2. Apesar de neste caso ser possível a mudança de escala, os coeficientes de correlação entre os valores observados e simulados pelo modelo estiveram entre 0,66 e 0,62 e foram altamente significativos ($P < 0,01$) (Figuras 3d, 3e e 3f). Para $G_s = f(DPV)$ a metodologia proposta não pode ser aplicada em nenhuma situação.

A mudança de escala com o envolvimento da $Qleaf$ na E_B' e E_B'' geraram valores tão semelhantes que não é possível a distinção entre esses dois modelos nas Figuras 3b e 3c. Do mesmo modo quando do uso da variável DPV (Figura 3e, 3f).

4. Discussão

Muitos estudos ecológicos estão relacionados às pequenas escalas espaciais e temporais em virtude da melhor facilidade de exploração e entendimento da interação dos fatores (Jarvis, 1995). Considerando esse viés, a mudança de escala das informações pode constituir uma ferramenta útil para explorar escalas superiores a partir de outra inferior e vice-versa (Ramirez et al., 2007). Este procedimento envolve um processo gradual em que o conhecimento de como a informação é transferida de uma escala para outra é fundamental para compreender os mecanismos responsáveis pela geração natural de um fenômeno padrão, que por sua vez são importantes para o manejo dos recursos naturais. Por outro lado, a mudança de escala é feita a partir de uma perspectiva reducionista baseada na detecção de mecanismos determinantes para os principais processos operacionais em um determinado nível ou escala, e sua posterior extrapolação para uma escala superior ou inferior à escala estudada (Loehle, 1988).

A partir desse princípio, pôde-se constatar a correlação entre as variáveis ecofisiológicas E e G_s com as variáveis ambientais Q_{leaf} e DPV (Figura 2 e Quadro 3) nos três estágios diferentes de desenvolvimento do clone de *Eucalyptus*. Da caracterização do comportamento foliar de E e G_s em função de Q_{leaf} e DPV desde a escala vaso até a escala bacia hidrográfica, observou-se uma mesma tendência de resposta, o que facilitou a extrapolação dos dados da escala vaso para a escala parcela e/ou bacia hidrográfica na maioria das relações, exceto a relação $G_s = f(DPV)$.

Quadro 4. Coeficientes do modelo de $E = f(Q_{leaf})$ com dados observados de E_V , E_P , E_B e ajuste para simulação da mudança de escala (E_P' , E_B' , E_B''), coeficiente de determinação (R^2), k , E e Q_{leaf} médios \pm desvio padrão médio (k e $E_m \pm S.D.$, $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; $Q_{leaf_m} \pm S.D.$, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para os clones P4295 e C041. FEAGRI/UNICAMP, 2007-2008.

Escala	n	β_1	β_1'	R^2	$k \pm S.D.$	P-level	$E_m \pm S.D.$	$Q_{leaf_m} \pm S.D.$
Vaso (E_V)	199	-0,000001	0,007	0,69	-	< 0,01	$5,41 \pm 2,07$ a	1027 ± 517
Parcela (E_P)	516	-0,000002	0,0094	0,64	-	< 0,01	$5,60 \pm 2,27$ ab	802 ± 465
Bacia (E_B)	78	-0,000003	0,0106	0,83	-	< 0,01	$3,96 \pm 2,66$ c	505 ± 508
Mudança de escala (E_P')	516	-0,000001	0,007	1,00	$1,25 \pm 0,06$	< 0,01	$5,65 \pm 2,62$ b	802 ± 465
Mudança de escala (E_B')	78	-0,000001	0,007	1,00	$1,38 \pm 0,14$	< 0,01	$3,56 \pm 2,66$ c	505 ± 508
Mudança de escala (E_B'')	78	-0,000002	0,0094	1,00	-	< 0,01	$3,58 \pm 3,12$ c	505 ± 508

Médias seguidas de mesma letra minúscula nas colunas não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. n = número de medidas (média de 4 medidas).

Quadro 5. Coeficientes do modelo de $G_s = f(Q_{leaf})$ com dados observados de G_{sV} , G_{sP} , G_{sB} e ajuste para simulação da mudança de escala (G_{sP}' , G_{sB}' , G_{sB}''), coeficiente de determinação (R^2), k , G_s e Q_{leaf} médios \pm desvio padrão médio (k e $G_{s_m} \pm S.D.$, $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; $Q_{leaf_m} \pm S.D.$, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para o clone C041. 2007-2008.

Escala	n	β_2	β_2'	R^2	$k \pm S.D.$	P-level	$G_{s_m} \pm S.D.$	$Q_{leaf_m} \pm S.D.$
Vaso (G_{sV})	199	-0,00000009	0,004	0,64	-	< 0,01	$0,34 \pm 0,16$ a	1027 ± 517
Parcela (G_{sP})	516	-0,0000002	0,0006	0,59	-	< 0,01	$0,28 \pm 0,09$ b	802 ± 465
Bacia (G_{sB})	78	-0,0000005	0,0011	-0,17	-	< 0,01	$0,30 \pm 0,09$ bc	505 ± 508
Mudança de escala (G_{sP}')	516	-0,00000007	0,004	1,00	$1,31 \pm 0,12$	< 0,01	$0,26 \pm 0,10$ b	802 ± 465
Mudança de escala (G_{sB}')	78	-0,00000007	0,004	1,00	$2,26 \pm 0,53$	< 0,01	$0,26 \pm 0,19$ b	505 ± 508
Mudança de escala (G_{sB}'')	78	-0,0000002	0,0006	1,00	$1,43 \pm 0,41$	< 0,01	$0,18 \pm 0,11$ d	505 ± 508

Médias seguidas de mesma letra minúscula nas colunas não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. n = número de medidas (média de 4 medidas).

Quadro 6. Coeficientes do modelo de $E = f(DPV)$ com dados observados de E_V , E_P , E_B e ajuste para simulação da mudança de escala (E_P' , E_B' , E_B''), coeficiente de determinação (R^2), k , E e DPV médios \pm desvio padrão médio (k e $E_m \pm S.D.$, $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; $DPV_m \pm S.D.$, kPa) para o clone C041. 2007-2008.

Escala	n	β_3	β_3'	R^2	P-level	$k \pm S.D.$	$E_m \pm S.D.$	$DPV_m \pm S.D.$
Vaso (E_V)	225	-0,4519	10,311	0,06	< 0,01	-	$5,07 \pm 1,87$ a	$1,23 \pm 0,35$
Parcela (E_P)	506	-1,0627	6,0481	0,44	< 0,01	-	$5,75 \pm 2,32$ b	$1,33 \pm 0,49$
Bacia (E_B)	78	-0,927	5,6528	0,38	< 0,01	-	$3,96 \pm 2,62$ c	$0,88 \pm 0,41$
Mudança de escala (E_P')	506	-0,4519	10,311	1,00	< 0,01	$1,02 \pm 1,24$	$5,79 \pm 1,49$ b	$1,33 \pm 0,49$
Mudança de escala (E_B')	78	-0,4519	10,311	1,00	< 0,01	$0,57 \pm 1,26$	$3,99 \pm 1,47$ c	$0,88 \pm 0,41$
Mudança de escala (E_B'')	78	-1,0627	6,0481	1,00	< 0,01	-	$4,19 \pm 1,51$ c	$0,88 \pm 0,41$

Médias seguidas de mesma letra minúscula nas colunas não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. n = número de medidas (média de 4 medidas).

Quadro 7. Coeficientes do modelo de $G_s = f(DPV)$ com dados observados de G_{SV} , G_{SP} , G_{SB} e ajuste para simulação da mudança de escala (G_{SP}' , G_{SB}' , G_{SB}''), coeficiente de determinação (R^2), k , G_s e Q_{leaf} médios \pm desvio padrão médio (k e $G_{sm} \pm S.D.$, $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; $DPV_m \pm S.D.$, kPa) para os clones P4295 e C041. FEAGRI/UNICAMP, 2007-2008.

Escala	n	β_4	β_4'	R^2	$k \pm S.D.$	P-level	$G_{sm} \pm S.D.$	$DPV_m \pm S.D.$
Vaso (G_{SV})	225	-0,4015	0,4052	0,47	-	< 0,01	$0,33 \pm 0,19$ a	$1,32 \pm 0,30$
Parcela (G_{SP})	506	-0,0505	0,3075	0,07	-	< 0,01	$0,30 \pm 0,08$ b	$1,36 \pm 0,51$
Bacia (G_{SB})	78	0,046	0,3092	0,52	-	< 0,01	$0,30 \pm 0,10$ b	$0,88 \pm 0,41$
Mudança de escala (G_{SVP})	506	-0,4015	0,4052	1,00	$3,85 \pm 0,82$	< 0,01	$0,28 \pm 0,01$ c	$1,36 \pm 0,51$
Mudança de escala (G_{SVB})	78	-0,4015	0,4052	1,00	$0,94 \pm 0,69$	< 0,01	$0,30 \pm 0,02$ d	$1,36 \pm 0,51$
Mudança de escala (G_{SPB})	78	-0,0505	0,3075	1,00	$0,93 \pm 0,13$	< 0,01	$0,30 \pm 0,02$ e	$0,88 \pm 0,41$

Médias seguidas de mesma letra minúscula nas colunas não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. n = número de medidas (média de 4 medidas).

O padrão de comportamento de E e G_s em função à Q_{leaf} como observado neste estudo (Figura 2a, 2b, 2c), já é bem encontrado na literatura (Jassal et al., 2009; Langensiepen et al., 2009), assim como o padrão de $G_s = f(DPV)$ para a escala vaso (Figura 2d). Contudo, o padrão de resposta praticamente linear de $G_s = f(DPV)$ encontrado para as escalas parcela e bacia hidrográfica mostraram menores valores G_s nestas situações mesmo com o aumento do DPV . Essa nítida diferença na tendência de resposta de $G_s = f(DPV)$ entre a escala vaso com as escalas parcela e bacia hidrográfica ocasionou a dificuldade no ajuste das equações G_{SVP} , G_{SVB} e G_{SPB} (Quadro 7).

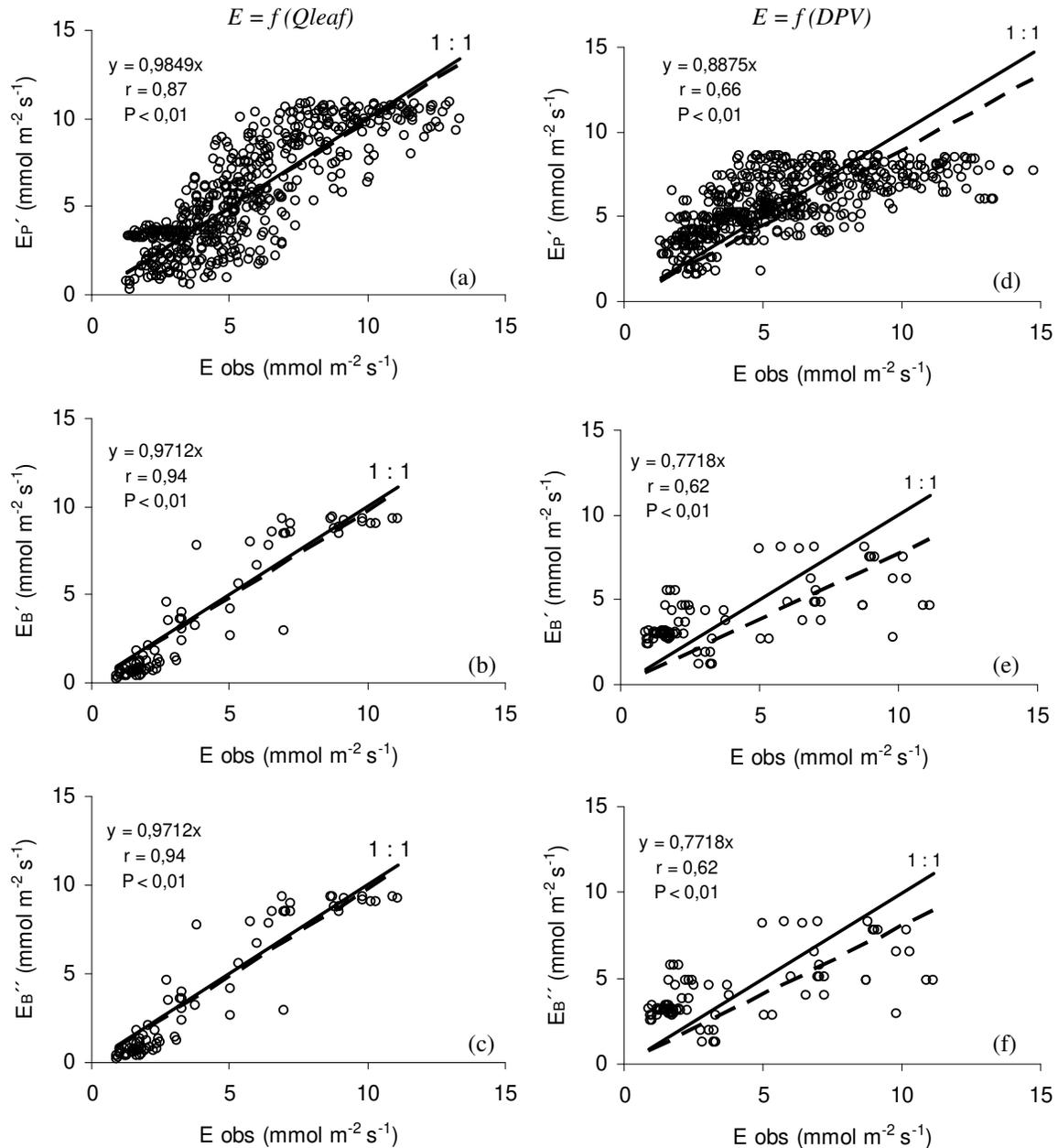


Figura 4. Regressão linear (com intercepto forçado a zero) entre valores simulados de E na escala parcela (E_P') a partir de dados observados na escala vaso (E_{obs}) em função de Q_{leaf} (a) e DPV (d); valores simulados de E na escala bacia hidrográfica (E_B') a partir de dados observados na escala vaso (E_{obs}) em função de Q_{leaf} (b) e DPV (e); valores simulados de E na escala bacia hidrográfica (E_B'') a partir de dados observados na escala parcela (E_{obs}) em função de Q_{leaf} (c) e DPV (f).

Conforme Schulze (1993) e Yong et al. (1997) existem numerosas observações de que a Gs diminui em resposta a um aumento do DPV entre a folha e o ar. No entanto, nas escalas

parcela e bacia hidrográfica, onde os indivíduos encontravam-se mais maduros que na escala vaso, este comportamento foi um tanto tímido, com pouca variação entre os valores de Gs. Este fato pode ser justificado pelas constatações obtidas por Domec & Gartner (2001) e McDowell et al. (2002), onde relatam que com o envelhecimento dos indivíduos, os níveis máximos de condutância estomática diminuem devido à maior sensibilidade dos estômatos ao déficit de pressão de vapor da atmosfera. O Quadro 3 inclusive mostra a queda dos valores de correlação entre Gs e DPV com o incremento da idade (escala) até apresentar-se não significativo na escala bacia hidrográfica.

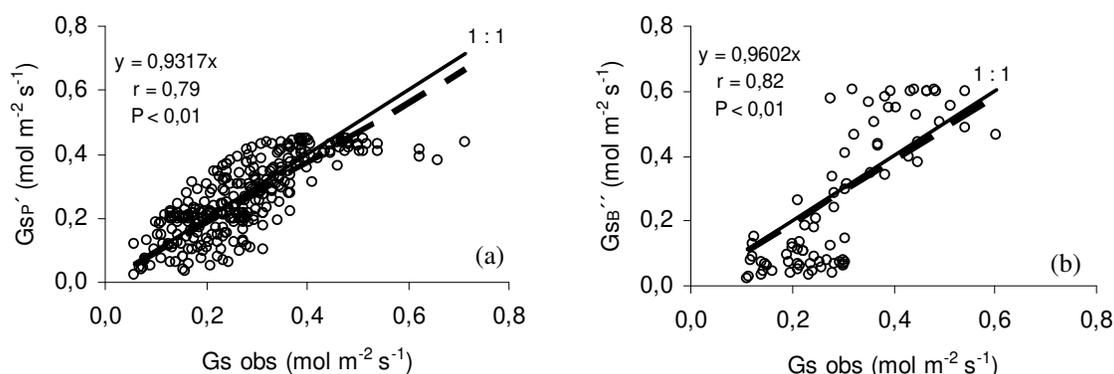


Figura 5. Regressão linear (com intercepto forçado a zero) entre valores simulados de Gs na escala parcela (G_{sP}) a partir de dados observados na escala vaso ($G_{s_{obs}}$) (a); valores simulados de Gs na escala bacia hidrográfica (G_{sB}) a partir de dados observados na escala vaso ($G_{s_{obs}}$) (b) em função de Q_{leaf} .

Nas demais relações foi possível prever o comportamento ecofisiológico com o ajuste do modelo proposto a partir de indivíduos jovens, neste caso, a escala vaso com 120 dias de idade, para indivíduos com 240 dias (escala parcela) e para indivíduos com 60 meses (escala bacia hidrográfica), aproximadamente (Quadros 4, 5 e 6). Não obstante, também pôde-se constatar a acurácia do modelo proposto para extrapolação da escala parcela para a bacia hidrográfica nas situações envolvendo E, Q_{leaf} e DPV sem necessidade de ajuste do modelo (Quadros 4 e 6). É clara a semelhança das respostas ecofisiológicas entre essas duas escalas nas Figuras 2a, 2b e 2c.

O uso de modelos busca simplificar a complexidade do mundo real privilegiando certos aspectos fundamentais de um sistema, às expensas dos detalhes. Para apresentar uma visão aproximada da realidade, um modelo deve ser simples o bastante para compreensão e uso, e complexo o suficiente para representar o sistema em estudo (Anderson & Burt, 1985). A

idéia de se propor um modelo baseado nas variáveis ambientais (Qleaf e DPV) foi reforçada por Teixeira Filho (1998), ao afirmar que o modelo reflete as condições da dinâmica do processo de transporte no sistema solo-planta-atmosfera, constituindo o principal componente responsável pelo fluxo de água na planta.

Embora as curvas de regressão da E em função da Qleaf e DPV (Figura 2a e 2c) mostrem uma proximidade da tendência de resposta da E entre as escalas parcela e bacia hidrográfica com o aumento da Qleaf e/ou DPV, os valores médios obtidos no campo apresentaram-se menores para a escala bacia hidrográfica (Quadros 4 e 6). Este fato talvez esteja relacionado ao número de observações reduzidas para a escala bacia hidrográfica quando comparado às demais, o que pode acabar por mascarar os resultados. Outro detalhe importante está relacionado às variáveis ambientais, tanto Qleaf quanto DPV que se apresentaram, em média, inferiores aos dias de avaliação das escalas vaso e parcela.

Landsberg (2003), ao longo de seu trabalho “Physiology in forest models: history and the future” discorre sobre a importância do entendimento do funcionamento ecofisiológico e sua abordagem nos modelos de produção florestais. Na literatura, diversos trabalhos são apresentados no intuito de relacionar as maiores taxas de trocas gasosas e crescimento em indivíduos ou florestas jovens com os mais maduros. Binkley et al. (2002), por exemplo, discutem que a produtividade da floresta aumenta após o início da rotação, atinge um pico próximo ao período em que a área foliar é máxima e então diminui substancialmente. Mas as razões para este declínio ainda não estão completamente esclarecidas (Ryan et al., 2006; Vanderklein, 2007). A mais recente hipótese sobre a queda da produtividade com a idade foi desenvolvida por Ryan e Yoder (1997), denominada hipótese da limitação hidráulica.

À medida que as árvores envelhecem, suas propriedades hidráulicas mudam, e ao mesmo tempo, a quantidade de radiação interceptada pelas copas varia substancialmente (Irvine, et al., 2004). Com o aumento do tamanho da árvore, a água e os nutrientes devem ser transportados ao longo de distâncias cada vez maiores entre a raiz e o ápice (Day et al., 2002). O suprimento de água para as folhas do ápice se torna restringido pela gravidade e pela condutância hidráulica. Estas restrições requerem um maior fechamento estomático para manter um potencial hídrico mínimo que evite a cavitação do xilema (Hubbard et al., 2001), acarretando em diminuições nas trocas gasosas a um ponto em que um balanço de carbono positivo não pode ser atingido (Burgess & Dawson, 2007). Alguns autores, por meio da

medição da transpiração pelo fluxo de seiva constataram que a queda da produtividade é acompanhada da queda das taxas de trocas gasosas (Ryan et al., 2000; Barnard & Ryan, 2003). Moore et al. (2004) estudaram os efeitos da idade na transpiração de uma floresta de *Pseudotsuga menziesii* com cerca de 40 e 450 anos em Oregon-USA e, pela metodologia do fluxo de seiva, também atribuíram à hipótese de limitação hidráulica a menor transpiração nos indivíduos da floresta mais velha, sendo que a maior transpiração da floresta de 40 anos fornece evidências adicionais de alteração do balanço hídrico local pela sua maior transpiração. Barnard & Ryan (2003) por sua vez relatam que a hipótese de limitação hidráulica propõe que o aumento do caminho a ser percorrido pela água no interior da planta diminui a condutância hidráulica da folha. Se o estômato se fecha para regular o status do potencial hídrico foliar, árvores mais altas deverão fechar seus estômatos a baixos níveis de déficit de pressão de vapor quando comparadas às árvores mais jovens ou de alturas menores. Novamente, este relato vêm confirmar o comportamento observado nas escalas parcela e bacia hidrográfica para $G_s = f(DPV)$ (Figura 2d, Quadro 3), entretanto não foi o comportamento observado para a transpiração.

É fato reconhecido que o déficit de pressão de vapor d'água entre o interior da folha e o ar externo (DPV) é um importante fator ambiental que afeta o funcionamento estomático. Contudo, as causas para esse acontecimento ainda são muito discutidos na literatura. Streck (2003) realizou uma revisão sobre o assunto e analisou a resposta estomática ao DPV em plantas superiores e os possíveis mecanismos propostos para explicar esta resposta. De acordo com o autor, os resultados são conflitantes. Quando existe resposta estomática ao DPV, o mecanismo que causa esta resposta também não é bem entendido, sendo duas hipóteses propostas para este mecanismo. A hipótese de “feedforward”, que considera a diretamente a diminuição da G_s com o aumento do DPV, sendo o ácido abscísico (ABA) o sinal para a resposta. Na hipótese de “feedback” ou retroalimentação, G_s diminui com o aumento do DPV devido ao aumento na transpiração foliar, o que abaixa o potencial de água na folha. Ou seja, o aumento da E poderia ser responsável pelo fechamento dos estômatos devido ao aumento do gradiente de potencial de água entre as células-guardas e outras células da epiderme ou simplesmente, pela redução do potencial de água na folha (Stewart & Dwyer, 1983; Friend, 1991; Monteith, 1995). Estes dois mecanismos têm sido objeto de debates na comunidade científica, pois existem resultados publicados na literatura que suportam ambas as hipóteses.

Em todo caso, nossos resultados concordam com o comportamento justificado pela hipótese de “feedback”, até por quê não fizemos análise do ABA durante o estudo. Streck (2003) conclui seu trabalho como um assunto não resolvido, justificando a continuação da pesquisa nesta área.

A hipótese da limitação hidráulica falhou em alguns outros estudos em explicar a redução do crescimento (Barnard & Ryan, 2003; Ryan et al., 2004) e o mecanismo responsável por este fato não foi identificado. Ryan et al. (2006) acredita que não há um mecanismo universal para explicar o declínio da produtividade com o aumento da altura da árvore e sim que vários são os componentes envolvidos.

Na busca da caracterização do comportamento ecofisiológico do eucalipto em diferentes idades, Forrester et al. (2009) relacionaram a área foliar e taxa de crescimento de *Eucalyptus globulus* Labill na idade de 2 a 8 anos com a transpiração e condutância estomática pelo método de fluxo de seiva na Austrália. Esses autores observaram um aumento da transpiração do povoamento dos 2 aos 5 anos de idade, onde atingiu-se o pico das taxas de trocas com posterior declínio após esse período. Esse decréscimo foi relacionado ao declínio do índice de área foliar, com consequência nas taxas de crescimento anual e eficiência do uso da água. Embora em nosso estudo, a transpiração e condutância estomática tenham sido obtidas na escala foliar por porometria, estas variáveis tiveram o mesmo comportamento encontrado por eles, ou seja, as maiores tendências das taxas de transpiração foram observadas nas escalas parcela e bacia hidrográfica, onde os indivíduos encontravam-se mais desenvolvidos. Cabe lembrar ainda, que as aferições, em qualquer que fosse a idade (escala vaso, parcela ou bacia hidrográfica), foram sempre realizadas unicamente em folhas totalmente expandidas no topo da copa e diretamente expostas à radiação solar. A diferença entre o nosso estudo e o de Forrester et al. (2009) é que as avaliações realizadas pelo método de fluxo de seiva estão estritamente relacionadas com a área foliar total da copa, não havendo a necessidade de quantificar as folhas que a constituem e muito menos a diversidade do grau de desenvolvimento de cada uma delas. O índice de área foliar é geralmente considerado o mais importante determinante de diferenças na transpiração entre diferentes povoamentos florestais (Hewlett, 1982, Moore et al., 2004). Geralmente, as florestas jovens têm uma maior concentração da sua área foliar em uma única camada de dossel, ao passo que com o crescimento da árvore, as folhas são mais uniformemente distribuídas na vertical gerando

vários perfis de área foliar (Parker et al. 2002) e essas mudanças na haste e distribuição de folhas podem ter efeitos marcantes na transpiração da copa.

A justificativa de neste trabalho se ter tendências de maiores trocas gasosas, ao nível de folha, nas escalas parcela e bacia hidrográfica talvez possa ser explicado pelos indivíduos não terem atingindo o seu pico de desenvolvimento, assim como justificado por Forrester et al. (2009). Dessa maneira, as atividades fisiológicas continuam “à todo vapor” favorecendo o incremento da biomassa. Tanto é que, em termos de produção florestal, na tomada de decisão do melhor momento para o corte da floresta plantada (*Eucalyptus*), faz-se o estudo do balanço das curvas de produção e incrementos médio e anual, com o objetivo de identificar a máxima taxa média de incremento da produção. Quando este ponto é atingido, diz-se que este é o pico de produção da floresta, ou seja, é quando ela atinge sua maior eficiência na produção (idade técnica de corte). Após esse pico, ocorre o declínio da curva de produção e, economicamente, não é viável mantê-la em pé.

A mudança de escala de informações realizadas em uma escala inferior para outra superior é problemática por várias razões. A transpiração da maioria das espécies vegetais, incluindo o eucalipto, é determinada por diversos fatores que variam continuamente. Além da idade, dentre eles estão a demanda climática (radiação solar e déficit de pressão de vapor da atmosfera, temperatura e velocidade do vento), mecanismos fisiológicos relacionados com a resposta estomática a fatores ambientais, disponibilidade de água no solo e nutrientes (Calder, 1986; Landsberg, 2003). Outra questão abordada por Gholz & Lima, 1997, é que normal esperar que a taxa de transpiração varie de espécie para espécie, assim como com o desenvolvimento vegetativo.

Desde que a transpiração está relacionada com o desenvolvimento da área foliar, nas plantações de curta duração como é o caso do eucalipto, que possuem altas taxas de crescimento inicial, pode ocorrer também uma rápida maximização da utilização de água por essas plantações, o que acaba por gerar implicações na predição das suas necessidades de água e impactos na hidrologia de bacias.

Um aspecto fundamental dos processos ecológicos é o fato de serem afetados pelas dimensões espacial e temporal. Em termos espaciais, por exemplo, as mensurações efetuadas numa folha, em termos de produtividade primária líquida, não podem ser extrapoladas diretamente para a copa da árvore, pois para essa extrapolação são necessários conhecimentos

sobre a distribuição da copa, a disposição das folhas, a disponibilidade de água no solo etc. Da mesma forma a extrapolação para a floresta e para o ecossistema, necessitam de informações antes dispensáveis, nas escalas menores. Este estudo abordou em todas as medições, somente folhas totalmente expandidas e plenamente dispostas à radiação incidente. Na realidade sabemos que não há como expandirmos esses resultados para a copa já formada, já que neste caso, as folhas não possuem um desenvolvimento uniforme, assim como variação na incidência de radiação e assim, haveria a necessidade de dados adicionais que não foram abordados neste estudo. No entanto, as tendências foram constatadas e simuladas pelos modelos desenvolvidos. Esta noção de escalas e suas extrapolações são imprescindíveis para evitar visões equivocadas e fenômenos numa certa escala para escalas maiores ou menores. À medida que se amplia a escala, mais interações ocorrem entre o crescente número de compartimentos do sistema, tornando mais difícil e laboriosa os estudos das relações causa-efeito dos modelos baseados em processos.

Além da complexidade do entendimento das interações entre as variáveis ecofisiológicas, existe também a dificuldade de protocolo experimental. Este fato reforça o mérito da metodologia aqui apresentada. Como afirmado por Landsberg & Waring (1997), para gerar ferramentas práticas, esses cálculos baseados em processos devem ser combinados com relações empíricas derivadas de experimentos e medições realizadas ao longo de vários períodos.

5. Conclusões

As relações entre E e Gs com Qleaf e DPV apresentaram diferença significativa ao nível de 1 ou 5% em todas as relações de mudança de escala, exceto para a relação E x DPV, na mudança de escala parcela/bacia hidrográfica, e, Gs x DPV vaso/bacia hidrográfica. A relação que obteve melhor resposta entre E e Gs e as variáveis ambientais foi E/Qleaf, cuja correlação foi significativa em todas as escalas ao nível de 1 ou 5%. Os valores medidos de E e Gs foram sistematicamente superiores na escala parcela e bacia hidrográfica quando comparada à escala vaso. Para cada escala inferior foi desenvolvido um modelo para mudança de escala superior. Foi possível realizar a mudança de escala (vaso, parcela e bacia hidrográfica) da E e Gs. Os modelos de simulação da E em função da Qleaf/DPV e da Gs e Qleaf/DPV mostraram-se robustos em cada uma das escalas. Não foi necessário o ajuste dos

modelos de mudança de escala entre parcela e bacia hidrográfica nas relações envolvendo E e Qleaf, e, E e DPV. Todos os resultados foram obtidos para a faixa de Ψ_{pd} de 0 à -0,5 MPa. Sugere-se que sejam realizadas medidas de E e Gs nas três escalas em outras faixas de Ψ_{pd} para confirmam as conclusões deste trabalho.

6. Referências Bibliográficas

ANDERSON, M.G.; BURT, T.P. **Hydrological Forecasting**. John Wiley and Sons, 1985.

BARNARD, H.R.; RYAN, M.G. A test of the hydraulic limitation hypothesis in fast-growing *Eucalyptus saligna*. **Plant, Cell and Environment**, v.26, p.1235-1245. 2003.

BARRETT, D.J.; HATTON, T.J.; ASH, J.E.; BALL, M.C. Transpiration by trees from contrasting forest types. **Australian Journal of Botany**, v. 44, p: 249-263, 1996.

BURGESS, S.S.O.; DAWSON, T.E. Predicting the limits to tree height using statistical regressions of leaf traits. **New Phytologist**, v.311, p.1-11, 2007.

BINKLEY, D; STAPE, J.L.; RYAN, M.G.; BARNARD, H.R.; FOWNES, J. Age-related decline in forest ecosystem growth: an individual-tree, stand-structure hypothesis. **Ecosystems**, v.5, p.58-67, 2002.

CALDER, I.R.; WRIGHT, I.R.; MURDIYARSO, D. A study of evapotranspiration from tropical rain forest – West Java. **Journal of Hydrology**, v.89, p.13-31, 1986.

DAY, M.E.; GREENWOOD, M.G.; DIAZ, C. Age and size-relates trends in woody plant shoot development: regulatory pathways and evidence for genetic control. **Tree Physiology**, v.22, p.507-513, 2002.

DOMEC, J.C.; GARTNER, B.L. Cavitation and water storage capacity in bole xylem segments of mature and young Douglas-fir trees. **Trees**, v.15, p.204-214. 2001.

EMBRAPA. **Sistema Brasileiro de Classificação de solos**. Centro Nacional de Pesquisa de Solos, 412 pp. 1999.

FORRESTER, D.I.; COLLOPY, J.J.; MORRIS, J.D. Transpiration along an age series of *Eucalyptus globulus* plantations in southeastern Australia. **Forest Ecology and Management** (2009), doi:10.1016/j.foreco.2009.04.023.

FRIEND, A.D. Use of a model of photosynthesis and leaf microenvironment to predict optimal stomatal conductance and leaf nitrogen partitioning. **Plant, Cell and Environment**, v.14, n.6, p.895-905, 1991.

GHOLZ, H.L.; LIMA, W.P. The ecophysiological basis for productivity in the tropics. In.: Nambiar, E.K.S.; Brown, A.G. (Eds.) **Management of soil, nutrients and water in tropical plantation forests**. ACIAR Monograph, v.43, p.213-246, 1997.

HEWLETT, J.D. **Principles of forest hydrology**. University of Georgia Press, Athens, GA, 1982, 183 p.

HINCKLEY, T.M.; RICHTER, H.; SCHULTE, P.J. Water relations. In.: Raghavendra AS (ed) **Physiology of trees**. New York: John Wiley Sons, p.137-162, 1991.

HUBBARD, R.M.; RYAN, M.G.; STILLER, V.; SPERRY, J.S. Stomatal conductance and photosynthesis vary linearly with plant hydraulic conductance in ponderosa pine. **Plant, Cell and Environment**, v.24, p.113-121, 2001.

IPT - INSTITUTO DE PESQUISAS TECNOLÓGICAS DE SÃO PAULO. **Mapa geomorfológico do Estado de São Paulo**. v.1. São Paulo, 1981. 94p.

IRVINE, J.; LAW, B.E.; KURPIUS, M.R. Age-related changes in ecosystem structure and function and effects on water and carbon exchange in ponderosa pine. **Tree Physiology**, v.24, p.753-763, 2004.

JARVIS P.G. Scaling processes and problems. **Plant Cell Environment**, 18, p.1079-1089. 1995.

JASSAL, R.S.; BLACK, T.A.; SPITTLEHOUSE, D.; BRÜMMER, C.; NESIC, Z. Evapotranspiration and water use efficiency in different-aged Pacific Northwest Douglas-fir stands. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.149, p.1168-1178, 2009.

LANDSBERG, J. Physiology in forest models: history and the future. **FBMIS**, v.1, p.49-63, 2003.

LANDSBERG, J.J.; WARING, R.H. A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use-efficiency, carbon balance and partitioning. **Forest Ecology and Management**, v.95, p.209-228, 1997.

LANGENSIEPEN, M.; FUCHS, M.; BERGAMASCHI, H.; MORESHET, S.; COHEN, Y.; WOLFF, P.; JUTZI, S.C.; COHEN, S.; ROSA, L.M.G.; LI, Y.; FRICKE, T. Quantifying the uncertainties of transpiration calculations with Penman-Monteith equation under different climate and optimum water supply conditions. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 149, p.1063-1072, 2009.

LOEHLE, C. Philosophical tools: potential contributions to ecology. **Oikos**, v.51, p.97-104, 1988.

LOUSTAU, D.; BERBIGIER, P.; ROUMAGNAC, P.; PACHECO-ARRUDA, C.; DAVID, J.S.; FERREIRA, M.I.; PEREIRA, J.S.; TAVARES, R. Transpiration of a 64-yearold

maritime pine stand in Portugal. 1. Seasonal course of water flux through maritime pine. **Oecologia**, v.107, p.33-42, 1996.

McDOWELL, N.G.; PHILLIPS, N.; LUNCH, C.; BOND, B.J.; RYAN, M.G. An investigation of hydraulic limitation and compensation in large, old Douglas-fir trees. **Tree Physiology**, v.22, p.763-774, 2002.

MEINZER, F.C.; GOLDSTEIN, G.; JACKSON, P.C.; HOLBROOK, N.M.; GUTIERREZ, M.V.; CAVELIER, J. Environmental and physiological regulation of transpiration in tropical forest gap species: the influence of boundary layer and hydraulic properties. **Oecologia**, v.101, p.514-522, 1995.

MONTEITH, J.L. A reinterpretation of stomatal responses to humidity. **Plant, Cell and Environment**, v.18, n.2, p.357-364, 1995.

MOORE, G.W.; BOND, B.J.; JONES, J.A.; PHILLIPS, N. MEINZER, F. Structural and compositional controls on transpiration in 40- and 450-year-old riparian forests in western Oregon, USA. **Tree Physiology**, v.24, p.481-491, 2004.

PARKER, G.G.; M.M. DAVIS; CHAPOTIN, S.M. Canopy light transmittance in Douglas-fir-western hemlock stands. **Tree Physiology**, 22, p.147-157, 2002.

PEREIRA, A.; ANGELOCCI, L.R.; SENTELHAS, P.C. **Agrometeorologia fundamentos e aplicações**. Guaíba: Agropecuária, 2002. 478p.

RAMIREZ, D.A.; BELLOT, J.; DOMINGO, F.; BLASCO, A. Stand transpiration os *Stipa tenacissima* grassland by sequential scaling and multi-source evapotranspiration modelling. **Journal of Hydrology**, v.342, p.124-133, 2007.

ROBERTS, S.; VERTESSY, R.; GRAYSON, R. Transpiration from *Eucalyptus sieberi* (L. Johnson) forests of different age. **Forest Ecology and Management**, v.143, p.153-161, 2001.

RYAN, M.G.; PHILLIPS, N.; BOND, B.J. The hydraulic limitation hypothesis revisited. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v.29, p.367-381, 2006.

RYAN M.G.; YODER B.J. Hydraulic limits to tree height and tree growth. **Bioscience**, v.47, p.235-242. 1997.

RYAN M.G.; BOND, B.J.; LAW, B.E.; HUBBARD, R.M.; WOODRUFF, D.; CIENCIALA, E.; KUCERA, J. Transpiration and whole-tree conductance in ponderosa pine trees of different heights. **Oecologia**, v.124, p.553-560. 2000.

RYAN, M.G.; BINKLEY, D.; FOWNES, J.H.; GIARDINA, C.P.; SENOCK, R.S. An experimental test of the causes of forest growth decline with stand age. **Ecological Monographs**, v.74, n.3, p.393-414, 2004.

SCHILLER, G.; COHEN, Y. Water regime of a pine forest under a Mediterranean climate. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.74, p.181-193, 1995.

SCHOLANDER, P.F.; HAMMEL, H.T.; BRADSTREET E.D.; HEMMINGSEN, E.A. Sap pressure in vascular plants. **Science**, v.148, p.339-346, 1965.

SCHULZE, E.D. Soil, water deficits and atmospheric humidity as environmental signals. In Water deficits: plant responses from cell to community. Smith, J.A.C. and Griffiths, H. **BIOS Scientific Publisher**, Oxford, United Kingdom, p.98-125, 1993.

SOARES, J.V; ALMEIDA, A.C. Modeling de water balance and soil water fluxes in a fast growing *Eucalyptus* plantation in Brazil. **Journal of Hydrology**, v.253, p.130-147, 2001.

STAPE, J.L.; BINKLEY, D.; RYAN, M.G.; GOMES, A.N. Water use, water limitation, and water use efficiency in a *Eucalyptus* plantation. **Bosque**, v.25, n.2, p.35-41, 2004a.

STAPE, J.L.; RYAN, M.G.; BINKLEY, D. Testing the utility of the 3-PG model growth of *Eucalyptus grandis* x *urophylla* with natural and manipulated supplies of water and nutrients. **Forest Ecology and Management**, 193, p.219-234, 2004b.

STEWART, D.W.; DWYER, L.M. Stomatal response to plant water deficits. **Journal of Theoretical Biology**, London, v.104, n.3, p.655-666, 1983.

STRECK, N.A. Stomatal response to water vapor pressure deficit: an unsolved issue. **Revista Brasileira Agrociência**, v.9, n. 4, p.317-322, 2003.

TEIXEIRA FILHO, J.; DAMESIN, C.; RAMBAL, S.; JOFFRE, R. Retrieving leaf conductances from sap flows in a mixed Mediterranean woodland: a scaling exercise. **Annales des Sciences Forestières**, v. 55, p.173-190, 1998.

TOGNETTI, R.; GIOVANNELLI, A.; LAVINI, A.; MORELLI, G., FRAGNITO, F.; D'ANDRIA, R. Assessing environmental controls over conductances trough the soil-plant-atmosphere continuum in an experimental olive tree plantation of southern Italy. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.149, p.1229-1243, 2009.

VANDERKLEIN, D.; VILALTA, M.; LEE, S.; MENCUCCINI, M. Plant size, not age, regulates growth and gás exchange in grafted scots pine trees. **Tree Physiology**, v.27, p.71-79, 2007.

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