

**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**

Caracterização da capacidade fotossintética e da condutância estomática em sete clones comerciais de *Eucalyptus* e seus padrões de resposta ao déficit de pressão de vapor

Ana Heloisa Carnaval Marrichi

Dissertação apresentada para obtenção do título de Mestre em Recursos Florestais, com opção em Silvicultura e Manejo Florestal

**Piracicaba
2009**

**Ana Heloisa Carnaval Marrichi
Engenheiro Florestal**

Caracterização da capacidade fotossintética e da condutância estomática em sete clones comerciais de *Eucalyptus* e seus padrões de resposta ao déficit de pressão de vapor

Orientador:

Prof. Dr. JOSÉ LUIZ STAPE

Dissertação apresentada para obtenção do título de Mestre em Recursos Florestais, com opção em Silvicultura e Manejo Florestal

**Piracicaba
2009**

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - ESALQ/USP**

Marrichi, Ana Heloisa Carnaval

Caracterização da capacidade fotossintética e da condutância estomática em sete clones comerciais de *Eucalyptus* e seus padrões de resposta ao déficit de pressão de vapor / Ana Heloisa Carnaval Marrichi. - - Piracicaba, 2009.

104 p. : il.

Dissertação (Mestrado) - - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 2009.
Bibliografia.

1. Ecofisiologia vegetal 2. Eucalipto 3. Fotossíntese 4. Transpiração vegetal I. Título

634.9734

CDD

M359c

“Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte – O autor”

A Deus, por sempre iluminar meu caminho

Aos meus pais, João Clério e Zuleica, pelo amor, dedicação, força, e especialmente por sempre acreditarem em mim

Sou muito grata!

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. José Luiz Stape e pesquisador Mike Ryan, pelas oportunidades, pela confiança depositada desde a graduação e também pelo apoio nos momentos mais difíceis.

Ao Prof. Dan Binkley, por me receber com tanta atenção em sua Universidade no início do projeto; pelo auxílio, incentivo e ensinamentos.

Aos engenheiros florestais Cláudio Silva, Ernesto Takahashi, Jacyr Mesquita Alves, Rodrigo Hakamada, Sérgio Silva, Sebastião Fonseca, Rodolfo Loos, Fernando Leite, Gualter Silva, José Luiz Gava, José Mário Ferreira, Augusto Lima e Hélder Andrade do Projeto BEPP, e ao IPEF, pela oportunidade de tentar contribuir para a ampliação da base científica do manejo florestal no Brasil.

Ao Grupo Florestal Monte Olimpo, pelo aprimoramento de minha formação acadêmica e pela ajuda durante a realização deste trabalho.

Aos funcionários e amigos José Martins de Oliveira e Luis Fernando Marchiori, pela dedicação e esforço para tornarem possíveis as atividades de campo.

À Cristiane, Juliana, Otávio, Ana Paula e Marina, amigos do LEFS - Laboratório de Ecofisiologia Florestal e Silvicultura pelo estímulo, ajuda, amizade e aprendizado.

À ESALQ, pela minha formação, e pela cessão da área do experimento.

À Capes, pela bolsa de mestrado concedida.

SUMÁRIO

| | |
|---|----|
| RESUMO | 7 |
| ABSTRACT | 8 |
| 1 INTRODUÇÃO | 9 |
| 2 DESENVOLVIMENTO | 13 |
| 2.1 Fotossíntese em espécies arbóreas | 13 |
| 2.1.1 Fotossíntese e genética de plantas | 14 |
| 2.1.2 Fotossíntese e nutrição | 15 |
| 2.1.3 Fotossíntese e ambiente | 16 |
| 2.1.4 Fotossíntese e idade | 17 |
| 2.2 Trocas gasosas | 19 |
| 2.2.1 Condutância estomática | 19 |
| 2.2.2 Transpiração | 21 |
| 2.2.3 Déficit de pressão de vapor | 22 |
| 2.3 Modelo de Farquhar e curvas A/C _i | 23 |
| 3 MATERIAL E MÉTODOS | 28 |
| 3.1 Área experimental e delineamento | 28 |
| 3.2 Balanço hídrico | 30 |
| 3.3 Medições dendrométricas | 30 |
| 3.4 Fotossíntese máxima, nitrogênio foliar e área foliar específica | 31 |
| 3.5 Resposta da fotossíntese, condutância estomática ao DPV e transpiração | 35 |
| 3.6 Curvas A/C _i | 37 |
| 3.7 Análises estatísticas | 37 |
| 4 RESULTADOS E DISCUSSÃO | 39 |
| 4.1 Clima e fertilidade do solo | 39 |

| | |
|--|----|
| 4.2 Crescimento dos clones | 42 |
| 4.3 Nitrogênio foliar e área foliar específica | 43 |
| 4.4 Fotossíntese máxima | 48 |
| 4.5 Fotossíntese, condutância estomática e transpiração | 54 |
| 4.6 Resposta da condutância estomática em relação ao DPV | 60 |
| 4.7 Resposta da fotossíntese em relação ao DPV | 67 |
| 4.8 Relação entre fotossíntese e transpiração | 74 |
| 4.9 Taxa máxima de carboxilação da Rubisco (V_{cmax}), Taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max}) e Utilização da triose fosfato (V_{TPU}) | 79 |
| 4.10 Relação entre crescimento, fotossíntese máxima e fotossíntese | 86 |
| 5 Conclusões | 88 |
| REFERÊNCIAS | 91 |

RESUMO

Caracterização da capacidade fotossintética e da condutância estomática em sete clones comerciais de *Eucalyptus* e seus padrões de resposta ao déficit de pressão de vapor

O estudo caracterizou as variáveis fisiológicas da fotossíntese, em 7 clones de *Eucalyptus* de alta produtividade, determinando-se as capacidades fotossintéticas máximas (A_{max}), e o comportamento da fotossíntese (A), condutância (g_s) e transpiração (E) em relação ao Déficit de Pressão de Vapor (DPV). Para isso, um ensaio foi instalado em 2004, na ESALQ/USP, contendo os clones do Projeto BEPP (Brasil *Eucalyptus* Produtividade Potencial), sendo cada parcela composta de 49 plantas (7x7) no espaçamento de 3,0m x 2,7m. Mediram-se as alturas ou DAPs e selecionaram-se 3 árvores médias para as mensurações fisiológicas, aos 16 e 36 meses. A amostragem para A_{max} foi composta de duas posições superiores da copa (2 e 3), dois galhos por posição e duas folhas por galho. As medições foram feitas das 8 às 10 horas (baixo DPV). Para o comportamento de A e g_s frente ao DPV, as medições continuaram, de hora em hora, das 11 às 15 horas, nas folhas do primeiro galho da posição 2. Ao final as folhas foram coletadas para determinação da área foliar específica (AFE) e do nitrogênio (N). Aos 16 meses, foram feitas curvas A/C_i , para posterior cálculo de V_{cmax} (taxa máxima de carboxilação), J_{max} (taxa máxima de transporte de elétrons) e V_{TPU} (utilização da triose fosfato), pelo programa Photosyn Assistant. As curvas foram feitas em 2 árvores por clone, nas posições superiores e inferiores da copa. Todas mensurações foram realizadas com o aparelho LiCor-6400. Os resultados mostraram que A_{max} foi similar para as posições 2 e 3. Entre os clones, houve variação, porém não consistente entre idades, e todos mostraram altos valores de A_{max} na idade de 16 meses (entre 26 e 31, com média de $29 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), reduzindo-se aos 36 meses (entre 19 e 26, com média de $22 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). A AFE e o N também foram similares entre as posições 2 e 3 e maiores na idade mais jovem ($11 \text{ versus } 8 \text{ m}^2\text{kg}^{-1}$, $29 \text{ versus } 21 \text{ gN kg}^{-1}$), podendo estar associados à queda de A_{max} . A , g_s e E também apresentaram menores valores aos 36 meses, para todos os clones ($23 \text{ versus } 18 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; $0,41 \text{ versus } 0,26 \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; $9,2 \text{ versus } 6,1 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Os clones mostraram sensibilidade ao DPV, reduzindo os valores de g_s e A ao longo do dia, sendo a sensibilidade menor aos 36 meses. As sensibilidades foram distintas, evidenciando potencial de seleção de materiais mais aptos a tolerarem estresse hídrico. Em geral, maiores valores de fotossíntese estão relacionados a maiores valores de transpiração, evidenciando a necessidade de se conhecer a disponibilidade hídrica local quando do uso de clones de alta produtividade. V_{cmax} , J_{max} e V_{TPU} foram maiores para as posições superiores da copa, e não diferiram entre os clones. Devido à semelhança fisiológica entre as posições 2 e 3, pode-se sugerir que não haja distinção entre elas em futuras medições de fotossíntese, essenciais para a parametrização de modelos. Não houve relação direta entre crescimento do tronco e fotossíntese, evidenciando a necessidade de integração com estudos relacionados à alocação do carbono dentro da planta.

Palavras-chave: Fotossíntese; Déficit de pressão de vapor; Condutância estomática; Transpiração; *Eucalyptus*; Ecofisiologia

ABSTRACT

Photosynthetic capacity and stomatal conductance characterization for seven commercial *Eucalyptus* clones and their variation due to vapor pressure deficit

This study aimed to characterize the physiological variables related to photosynthesis, in seven commercial *Eucalyptus* clones with high productivity, by evaluating maximum photosynthetic capacity (A_{\max}), and the response of photosynthesis (A), stomatal conductance (g_s) and transpiration (E) to Vapor Pressure Deficit (VPD). A trial was installed in 2004, at ESALQ/USP, with the clones that were part of BEPP Project (Brazil *Eucalyptus* Potential Productivity), and each plot had 49 plants (7x7) in a 3 m x 2.7m spacing. We measured tree height or DBHs and three average trees were selected for measurements, at 16 and 36 months. The sample to estimate A_{\max} was: two crown positions (2 and 3), two branches per tree and two leaves per branch. The measurements which were taken from 8 to 10 am (low VPD). To get the response of A and g_s to VPD measurements continued hourly, from 11 am to 3 pm, on the leaves from the first branch and position 2. At the end of the measurements leaves were collected for specific leaf area (SLA) and nitrogen (N) determination. Additionally, at 16 months, A/C_i curves were established, and parameters V_{cmax} , J_{max} and V_{TPU} were estimated through the program Photosyn Assistant. The curves were done for 2 trees per clone, at superior crown positions (2 and 3) and inferior ones (4 and 5). The physiological measurements and A/C_i curves were made using LiCor-6400. The results showed that A_{\max} was similar for positions 2 and 3. There was variation among clones, but not consistent between ages, and all the clones had high A_{\max} at 16 months (between 26 and 31 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, with an average of 29 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), decreasing at 36 months (between 19 and 26 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, with an average of 22 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). SLA and N were also similar between positions 2 and 3 and higher at younger age (11,1 versus 8,3 m^2kg^{-1} , 29,6 versus 21,1 gN kg^{-1}); what may be associate with A_{\max} decrease. A , g_s and E also showed lower values at age 36, for all the clones (23 versus 18 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; 0,41 versus 0,26 $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; 9,2 versus 6,1 $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). All clones showed sensitivity to VPD, reducing g_s and A with increasing VPD. However, the clones showed different sensitivities and all of them were less sensitive to VPD at age 36, highlighting a selection potential of genetic materials for water stress. In general, higher photosynthesis values were associated with higher transpiration, showing the necessity to know the water conditions of sites when planting genetic materials with high productivity. V_{cmax} , J_{max} and V_{TPU} were greater for superior positions compared to inferior ones, and were not different among clones. Due to a similarity in SLA, N and physiological and biochemical traits between positions 2 and 3, no distinction on future photosynthesis measurements between these positions is needed. Finally, there was not a direct relation between stem growth and photosynthesis, at both ages, showing that photosynthesis at crown level by itself can not capture all the ecophysiological processes related to wood productivity, being necessary the integration with studies related to carbon allocation inside the plant.

Keywords: Photosynthesis; Vapor pressure deficit; Stomatal conductance; Transpiration; *Eucalyptus*; Ecophysiology

1 INTRODUÇÃO

Novas áreas de plantios florestais têm sido estabelecidas mundialmente a uma taxa de 4,5 milhões de hectares por ano, principalmente na Ásia e na América do Sul, com o gênero *Eucalyptus* representando em torno de 10% destes plantios (FAO, 2001).

No Brasil, os plantios de eucalipto ocupam uma área de 3,5 milhões de hectares, concentrando-se principalmente nos estados de Minas Gerais, São Paulo e Bahia (SOCIEDADE BRASILEIRA DE SILVICULTURA - SBS, 2007). A escolha por este gênero é justificada pela sua alta produtividade e adaptabilidade a diferentes condições de solo e clima, sendo que o uso cada vez maior de materiais genéticos clonais sítio-específicos, uma vez que o Brasil tem sido o pioneiro no desenvolvimento de técnicas de viveiro para a propagação clonal de *Eucalyptus* (GONÇALVES et al., 2002). Isto vem possibilitando ainda a homogeneização da matéria-prima utilizada pelas indústrias (BERGER, 2002).

Esta alta produção de madeira é muito sensível à disponibilidade de recursos naturais como luz, água e nutrientes (LITTON et al., 2007), e portanto, características que afetam a captura e o uso destes recursos pelas árvores influenciam diretamente no crescimento das plantas (ACKERLY et al., 2000). Assim, o crescimento vegetal é complexo, resultado da interação entre processos fisiológicos influenciados pela constituição genética e pela disponibilidade de recursos do ambiente. Dentre os fatores ambientais que influenciam o crescimento da planta, destacam-se a temperatura, a quantidade de radiação fotossinteticamente ativa, a disponibilidade de nutrientes, e notadamente a umidade, tanto do solo quanto do ar (umidade relativa).

Conhecer estas interações faz parte da Ecofisiologia Florestal, que visa compreender o crescimento através do entendimento dos processos que o governam, para permitir manejar as florestas em sintonia com o uso dos recursos naturais (STAPE et al., 2004). 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 a produtividade potencial dos sítios, os efeitos do clima sobre o crescimento da floresta (por ex., períodos de seca) e entender os efeitos das práticas silviculturais (ALMEIDA et al., 2004).

Dentre tais processos que governam o crescimento, é de destaque aqueles que ocorrem em nível de folha, relacionados com a captura de carbono (fotossíntese), e a perda de água pela planta (transpiração) (LARCHER, 2006).

De acordo com Dixon et al. (1990), a fotossíntese (A, de “*Assimilation*”, em inglês) é um dos processos fisiológicos chave fundamentais na modelagem de aspectos de crescimento da árvore, e é utilizada como ferramenta para indicar condições de estresses causadas pelo ambiente e na seleção de condições de crescimento apropriadas para diferentes espécies (PASTENES et al., 2003; LIN; HSU, 2004; ZHANG et al., 2007).

Os processos de fotossíntese e transpiração estão intimamente relacionados através dos estômatos, pois ao mesmo tempo em que os estômatos oferecem resistência à difusão da água de dentro da folha para a atmosfera, constituem-se de 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, 1986). 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 da aquisição de carbono pela planta e das respostas fisiológicas a mudanças nas variáveis ambientais, notadamente o DPV, é fundamental para predizer o crescimento da floresta e para uma seleção mais precisa de espécies para plantios em áreas com condições ambientais adversas (NGUGI et al., 2004), principalmente onde ocorre déficit hídrico, uma condição freqüente nas condições tropicais, e notadamente no Brasil (STAPE et al., 2004). Assim, o uso de um material genético de eucalipto capaz de se estabelecer e desenvolver em condições de deficiência hídrica no solo pode ser de relevância para o êxito de um povoamento florestal (CHAVES, 2001).

A mensuração dos processos de fotossíntese e condutância estomática em plantas é comumente efetuada em casa de vegetação (INOUE et al., 1998; REICH et al., 1998; GRASSI et al., 2002), onde as condições ambientais são controladas. Porém, em campo, o comportamento da árvore se diferencia, devido ao seu grande porte, à competição pelos recursos naturais tais como luz, água e nutrientes, e também por estar sujeita a condições adversas que acarretem em déficit hídrico, baixa umidade relativa do ar ou altas temperaturas (LARCHER, 2006).

Assim, este trabalho estudou, em condições de campo, sete clones comerciais de *Eucalyptus* de reconhecida produtividade no país, para caracterizar suas taxas fotossintéticas e a condutância estomática, além de avaliar a variação destas características em relação à idade e ao déficit de pressão de vapor (DPV).

Tais resultados possibilitarão estabelecer parâmetros úteis aos modelos ecofisiológicos que descrevem os processos responsáveis pelo crescimento da árvore, com destaque para a fotossíntese e a transpiração. Estes modelos processuais são cada vez mais necessários para estimar o crescimento e a produtividade da floresta sob diferentes condições ambientais e disponibilidade de recursos (DIXON et al., 1990), encontrando grande aplicação para florestas de eucaliptos (ALMEIDA et al., 2004; STAPE et al., 2004).

Seguindo esta abordagem ecofisiológica para tentar entender alguns dos fatores que influenciam o crescimento, foi instalado, em janeiro de 2004, no campus da USP, em Piracicaba-SP, um ensaio experimental constituído por sete clones de *Eucalyptus* de alta produtividade pertencentes a sete empresas florestais distintas e provenientes de diferentes regiões do país (STAPE et al., 2007).

Foram quantificadas a taxa máxima de assimilação de carbono sob saturação de luz e níveis normais de CO_2 (A_{max}), a condutância estomática (g_s), e a transpiração (E), além do comportamento dessas variáveis em relação a mudanças no DPV a longo do dia, para os sete clones de *Eucalyptus* em duas idades diferentes, aos 16 e aos 36 meses, quando as árvores tinham em média 9 m e 20 m de altura, respectivamente. Adicionalmente, na primeira campanha, foram feitas curvas que relacionam a fotossíntese e a concentração de CO_2 no mesofilo foliar (curvas A/C_i), para posterior cálculo da taxa máxima de carboxilação da Ribulose-1,5-bifosfato

carboxilase/oxigenase (Rubisco) (V_{cmax}), taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max}) e utilização da triose fosfato (V_{TPU}).

Assim, o objetivo do estudo foi determinar as taxas fotossintéticas, a condutância estomática e as taxas de transpiração, bem como suas respostas em relação ao aumento do DPV, nos clones de *Eucalyptus* de alta produtividade em condições de campo, buscando assim, caracterizar as variáveis relacionadas à captura de CO_2 e sensibilidade ao vapor d'água que possam ser utilizados no aprimoramento de modelos ecofisiológicos. Para tanto, do ponto de vista científico, foram testadas as seguintes hipóteses:

- I. Os valores de A_{max} , J_{max} , V_{cmax} e V_{TPU} serão semelhantes entre os sete clones, face à alta produtividade dos mesmos (WHITEHEAD; BEADLE, 2004);
- II. As respostas da fotossíntese, da condutância estomática e da transpiração em relação ao DPV serão diferentes entre os clones por terem distintas origens genéticas e terem sido selecionados em diferentes condições climáticas (LIMA et al., 2003; ACKERLY et al., 2000); e
- III. Os maiores valores de fotossíntese serão alcançados na idade mais jovem (16 meses), em que a taxa de crescimento é maior e há menor competição por recursos de crescimento (BINKLEY et al., 2002; BARNARD; RYAN, 2003).

2 DESENVOLVIMENTO

2.1 Fotossíntese em espécies arbóreas

Durante as últimas três décadas o processo da fotossíntese tem sido estudado intensivamente (SCHIEVING; POORTER, 1999). Desde a década de 70 estudos ecofisiológicos têm sido realizados em espécies arbóreas, destacando-se a importância da fotossíntese nos programas de melhoramento florestal e enfocando a utilização deste parâmetro na identificação de comportamentos ecológicos e como instrumento auxiliar nas decisões silviculturais (INOUE et al., 1979; INOUE; GALVÃO, 1986; INOUE; RIBEIRO, 1988). Na mesma época, Mooney et al. (1978) examinaram as propriedades fotossintéticas e padrões de alocação para verificar a adaptação ao clima de cinco espécies de *Eucalyptus*, concluindo a existência de comportamentos fisiológicos distintos.

Assim, o entendimento dos processos fisiológicos é importante para tentar explicar o crescimento em função das variáveis edafobioclimáticas. Por exemplo, no trabalho efetuado por Marshall et al. (2001), diferenças na duração sazonal da fotossíntese puderam explicar, em parte, as variações nas taxas de crescimento entre três espécies de coníferas. O conhecimento das respostas ecofisiológicas das plantas, como fotossíntese e condutância estomática, sob diferentes condições ambientais também pode auxiliar no esclarecimento da dinâmica de sucessão na floresta (PEZZOPANE et al., 2003). Estudos sobre o efeito da luminosidade e da temperatura nos processos fotossintéticos têm sido efetuados em matas nativas objetivando-se entender a dinâmica de clareiras, e assim, contribuir para o aprimoramento de práticas silviculturais, para o uso, conservação e restauração de espécies sob reflorestamento em áreas degradadas ou em condições naturais (DIAS; MARENCO, 2007).

As diferentes espécies arbóreas possuem taxas fotossintéticas distintas. De acordo com Larcher (2006), as médias das taxas fotossintéticas variam de 12 a 20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para espécies tropicais pioneiras, de 10 a 16 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para tropicais climáticas, de 8 a 10 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para temperadas caducifólias e de 8 a 15 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para coníferas. Maiores valores também foram registrados, como no trabalho realizado

por Tatagiba et al. (2007), em que a fotossíntese máxima foi de $24 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para clones de eucalipto na época chuvosa. Já em época com déficit hídrico a taxa máxima para *E. globulus* variou de 5 a $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (MACFARLANE et al., 2004), mostrando a influência da disponibilidade hídrica sobre a taxa fotossintética.

2.1.1 Fotossíntese e genética de plantas

O conhecimento da diversidade genética é importante tanto para estratégias de planejamento de clonagem como também para fornecer uma base científica para aprimorar o manejo de recursos genéticos em espécies arbóreas florestais (POLTRI et al., 2003). A variabilidade genética forma a base para mudanças fenotípicas dentro da seleção, seja ela natural ou artificial, através de programas de melhoramento (EMHART et al., 2007). Embora a fotossíntese venha sendo pesquisada intensamente no último século, os estudos relacionando a produção fotossintética ao melhoramento genético florestal são mais recentes no Brasil (INOUE; MARTINS, 2006).

As diferenças genéticas em relação à fotossíntese são consideráveis, pois a eficiência com que a energia radiante é convertida em formas químicas depende das propriedades anatômicas das folhas (LANDSBERG, 1986), como eficiência e quantidade de enzimas de carboxilação, e facilidade com que o ar pode se difundir nos espaços intercelulares (forma e distribuição do aparato estomático) (LARCHER, 2006). Características que afetam a assimilação e o uso de recursos tais como carbono, água, e nutrientes influenciam diretamente no crescimento da planta (ACKERLY et al., 2000), e são importantes aspectos a serem considerados no processo de seleção do material genético. Marshall et al. (2001) concluíram que as diferenças genotípicas em relação às respostas fotossintéticas à temperatura são aspectos chaves das bases fisiológicas que explicam as diferenças no crescimento.

A capacidade de um indivíduo produzir e manter uma grande área foliar é um outro fator genético que influencia nos parâmetros fisiológicos, e que pode interferir no desempenho em campo (INOUE; RIBEIRO, 1988). Em folhas com uma área foliar específica (AFE - área foliar projetada por unidade de massa foliar) baixa, proporcionalmente mais nitrogênio pode ser alocado a componentes não

fotossintéticos, deixando menos nitrogênio disponível para os processos relacionados à fotossíntese (MARENCO et al., 2005).

No entanto, a adaptação genética ao déficit hídrico, pode nem sempre estar associada diretamente à fotossíntese ou à condutância estomática. Assim, Ngugi et al. (2004) concluíram que o menor crescimento em altura e diâmetro de *E. argophloia* com relação a *E. cloeziana* foi devido a uma maior quantidade de biomassa alocada abaixo do solo.

2.1.2 Fotossíntese e nutrição

Os nutrientes influenciam a fotossíntese de plantas em diversos aspectos. Por exemplo, o magnésio é um constituinte chave da clorofila. Sua deficiência em árvores causa reduções nas taxas fotossintéticas e na distribuição de carboidratos (SUN; PAYN, 1999). Relações entre fósforo e fotossíntese geralmente são encontradas (BRAHIM et al., 1999; WARREN; ADAMS, 2002), pois deficiências de fósforo afetam a fotossíntese através da diminuição do tilacóide e de processos do estroma (LOUSTAU et al., 1999).

O nitrogênio (N) é o nutriente mineral que as plantas requerem em maiores quantidades, e que com maior frequência limita o crescimento tanto em sistemas agrícolas como em sistemas silviculturais. Uma vez que o nitrogênio frequentemente limita o crescimento e a maior parte do nitrogênio foliar é investida em componentes fotossintéticos, entender a relação fotossíntese-nitrogênio é fundamental (CHAPIN et al., 1987). Vários estudos mostram que existe uma relação positiva entre fotossíntese e N foliar (NIINEMETS et al., 2006; WARREN; ADAMS, 2001). Este resultado possui uma importante implicação em modelos que têm como base a quantidade de N foliar (NIINEMETS et al., 2006).

O conteúdo de nitrogênio foliar não só é fortemente relacionado com a capacidade fotossintética, como também com outras características relacionadas à fotossíntese, como a capacidade de carboxilação e a taxa de transporte de elétrons (HIKOSAKA, 2004). No trabalho realizado por Grassi et al. (2002), os autores concluem que o N é um grande determinante da capacidade fotossintética em *E. grandis*. Isto

pode ser explicado devido ao fato de aproximadamente 50% do N fotossintético ser utilizado para constituir a enzima Rubisco, que é a enzima mais abundante e importante da fotossíntese (EVANS, 1989; ONODA et al., 2004). Warren et al. (2000) concluíram que das espécies arbóreas até então estudadas, os *Eucalyptus* alocam comparativamente uma grande proporção de N para a Rubisco.

Muitos autores têm proposto que a fotossíntese da copa é maximizada quando as folhas de sol (recebendo maior densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos, *PPFD* em inglês) possuem uma maior quantidade de N por unidade de área projetada (FIELD, 1983; HIROSE; WERGER, 1987a, 1987b; WARREN; ADAMS, 2001; ROBINSON et al., 2001).

2.1.3 Fotossíntese e ambiente

As taxas fotossintéticas dependem de inúmeras variáveis ambientais, como radiação, temperatura, umidade e concentração de CO_2 . A resposta fotossintética à temperatura constitui uma importante parte dos modelos processuais (MEDLYN et al., 2002). Sob altas temperaturas, a solubilidade do O_2 é maior que a do CO_2 , portanto a fotorrespiração é estimulada e a fotossíntese é inibida (RENNENBERG et al., 2006). Além disso, altas temperaturas aumentam as taxas de transpiração, o que pode ocasionar o fechamento dos estômatos, diminuindo assim, a quantidade de CO_2 assimilada pelas plantas.

Reduções na quantidade de energia radiante com o aumento da profundidade da copa é a maior restrição à fotossíntese nas folhas situadas na base e no interior (NIINEMETS et al., 2004; O'GRADY et al., 2008). Tipicamente, a capacidade fotossintética aumenta de duas a quatro vezes da base para o topo da copa (NIINEMETS, 2007).

A quantidade de luz absorvida pela copa é uma variável importante para os processos da planta como a fotossíntese (NOUVELLON, 2000). Ao longo de uma gama de espécies, a aclimação a ambientes que possuem baixa intensidade luminosa é caracterizada pelo aumento da alocação de nitrogênio orgânico foliar a proteínas pigmentares, assim como pelo aumento da AFE (EVANS; POORTER, 2001). A luz

também pode influenciar na condutância estomática da planta, o que acarretará em diferentes potenciais fotossintéticos. No trabalho realizado por Will e Teskey (1999), houve uma relação positiva entre condutância e PPFD em *Pinus taeda*, e o efeito da luz sobre a condutância diminuiu com o aumento de PPFD. Niinemets et al. (2007) também demonstrou o efeito positivo da luz na condutância de difusão dentro da folha. Devido ao sombreamento, folhas tiveram suas taxas fotossintéticas e condutâncias reduzidas (PEPIN et al., 2002).

Estudos recentes sobre as variações fotossintéticas em relação ao aumento da concentração de CO₂ demonstram uma ampla variação de respostas, entretanto, em média um aumento de 30% - 55% é comumente observado (por exemplo, BERNACCHI et al., 2003). A resposta a curto prazo pode ser amplamente atribuída à estimulação da Rubisco. Esta enzima é limitada sob condições atmosféricas, mas um aumento na concentração de CO₂ favorece a carboxilação e inibe a oxigenação, portanto reduzindo a fotorrespiração e aumentando a fotossíntese (SHARKEY, 1988; LONG, 1991).

Déficits hídricos, tanto do solo quanto do ar, são os fatores mais importantes que limitam a fotossíntese e o crescimento, embora a alta luminosidade e alta temperatura também contribuam para a redução da aquisição de carbono (FARIA et al., 1998). Sob condições de temperaturas mais elevadas, os sistemas limitados pela disponibilidade de água possuem a tendência de usar a água disponível mais rapidamente, portanto limitando o crescimento (KIRSCHBAUM, 2000). Espécies semi-decíduas mostraram uma queda de 25 - 75% na fotossíntese entre a estação úmida e a estação seca (EAMUS et al., 1999). A baixa taxa de fotossíntese pode também ser devida à falta de água para o transporte de minerais (GONÇALVES, 1982). No trabalho conduzido por TATAGIBA et al. (2007), devido a um excedente hídrico no solo, maiores valores de fotossíntese e condutância estomática foram encontrados na época chuvosa para dois clones de *Eucalyptus*.

2.1.4 Fotossíntese e idade

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

(BINKLEY et al., 2002), 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 explicar o porquê da 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 (câmbio e parênquimas) 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 Gower (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 os 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 vão ficando mais velhas, suas propriedades hidráulicas mudam, e ao mesmo tempo, a quantidade de radiação interceptada pelas copas varia substancialmente, comparada com a de outra vegetação ou superfície do solo (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). Mas em alguns trabalhos a hipótese da limitação hidráulica falhou em explicar a redução do crescimento (BARNARD; RYAN, 2003; RYAN et al., 2004), e o mecanismo responsável por este fato não foi identificado.

Resumindo os resultados de mais de uma década de pesquisa, Ryan et al. (2006) sugere que não há um mecanismo universal para explicar o declínio da produtividade com o aumento da altura da árvore, mas vários componentes podem estar envolvidos juntos.

2.2 Trocas gasosas

2.2.1 Condutância estomática

Entender as influências do ambiente sobre a condutância estomática (g_s) tem sido foco central das pesquisas fisiológicas de plantas há décadas, devido à relação entre g_s e aquisição de carbono e, portanto, crescimento da planta (ADDINGTON et al., 2004).

O CO_2 que será utilizado na fotossíntese entra na folha por difusão, e por esta mesma via, ocorre perda de água no sentido da superfície interna hidratada da folha para a atmosfera (MACHADO; LAGÔA, 1994). Como a planta pode se expor a uma atmosfera seca, ela precisa se proteger contra a desidratação (CUNNINGHAM, 2004), portanto o crescimento e desenvolvimento de árvores em sítios onde ocorrem períodos de estresse hídrico dependem da habilidade do estômato em controlar a perda de água enquanto mantém o crescimento (LIMA et al., 2003). As diferentes estratégias de resposta à seca podem contribuir em grande parte para explicar as diferenças em produtividade, habilidade de competição, e padrões de distribuição de diferentes espécies (TRETIACH, 1993; DAMESIN et al., 1998; MEDIAVILLA; ESCUDERO, 2004). Soares e Almeida (2001) verificaram que o eucalipto exerce controle estomático eficiente sobre a transpiração durante a estação seca. Já a falta de um controle significativo da condutância estomática foi observada para seringueira, um dos fatores que ajudaria a justificar a queda acentuada de sua produção no período seco (CONFORTO et al., 2005).

A restrição da perda de água através do fechamento dos estômatos e aumento da aquisição de água através do sistema radicular são mecanismos importantes para manter uma turgescência positiva, o crescimento e a sobrevivência das plantas (NGUGI et al., 2004). Assim, a condutância estomática representa uma variável de estado chave para predizer o uso da água e a fotossíntese líquida e, portanto, a eficiência de uso da radiação e da produtividade primária líquida (KATUL et al., 2000; MACFARLANE et al., 2004), e sua parametrização é essencial na simulação da produtividade de plantações e da eficiência do uso da água em ecossistemas de produção (YU et al., 2004).

Uma das variáveis ambientais mais importantes à qual o estômato responde é o déficit de pressão de vapor (DPV). A resposta da condutância estomática em relação ao DPV é um importante fator em relação à quantidade de água utilizada pelo eucalipto (LEUNING et al., 1991; MIELKE et al., 1999). De acordo com o estudo realizado por Shirke e Pathre (2004), há um declínio relevante na condutância e portanto na fotossíntese líquida sob altos valores de DPV. Pathre et al. (1998) concluíram que o DPV foi o fator que mais causou estresse ao meio dia na fotossíntese líquida e na condutância estomática.

Embora o fechamento estomático seja uma resposta comum ao estresse hídrico e a altos valores de déficit de pressão de vapor (DPV), diferentes espécies podem exibir distintos níveis de sensibilidade e taxas de resposta (MEDIIVILLA; ESCUDERO, 2004). A magnitude da redução de g_s com o DPV reflete a sensibilidade de resposta das espécies (OREN et al., 1999). De acordo com o trabalho realizado por Tatagiba et al. (2007), dois clones de eucalipto alcançaram distintos valores de condutância estomática, e ambos tiveram suas condutâncias reduzidas na época seca, demonstrando que o eucalipto exerce controle estomático eficiente em condições de limitado suprimento hídrico no solo. Esse declínio da condutância estomática com a diminuição da quantidade de água disponível no solo também é verificado no trabalho conduzido por Lima et al. (2003) para *Eucalyptus phaeotrica*, e esta queda é linear. Procedências de *E. cloeziana* fecharam seus estômatos ao meio-dia, demonstrando sua capacidade em controlar efetivamente a perda de água quando a demanda evaporativa é maior (NGUGI et al., 2004).

Embora reduções nos valores de condutância estomática em relação ao aumento do DPV tenham sido demonstradas para diversas espécies, não é sempre que elas ocorrem. Mesmo durante períodos de altos valores de déficit de pressão de vapor (>3 kPa), *E. argophloia* manteve uma alta condutância estomática (NGUGI et al., 2004). Há também outros trabalhos que não demonstram relação entre condutância e DPV (RAWSON et al., 1977; INOUE et al., 1989), os quais devem estar associados ao sistema radicular das plantas, e seu acesso à água.

2.2.2 Transpiração

A transpiração (E) é um fenômeno influenciado pelas condições do ambiente, principalmente a temperatura e o déficit de pressão de vapor (DPV) (INOUE; RIBEIRO, 1988). Em espécies de savana na Austrália, por exemplo, as taxas de transpiração aumentaram significativamente conforme o DPV aumentou durante a estação úmida, iniciando com $2 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e atingindo valores de 8 a $9 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ sob um DPV de aproximadamente 3 kPa (EAMUS et al., 2001). Já na estação seca, reduções na condutância estomática sob altos valores de DPV beneficiaram a planta pela diminuição das taxas de transpiração, o que mantém maiores potenciais hídricos e evita a cavitação do xilema (BUNCE, 2006; DAVID et al., 1997). Mielke et al. (1999) concluiu que em clones de *Eucalyptus* a transpiração é fortemente influenciada pelo DPV e é controlada principalmente pela condutância estomática. Em quatro das cinco espécies estudadas por Franco e Lüttge (2002) houve uma alta relação linear entre a aquisição de CO_2 e as taxas de transpiração. O mesmo padrão de resposta também foi encontrado em clones de *Eucalyptus*, em que os que apresentaram alto potencial fotossintético também alcançaram as maiores taxas de transpiração (INOUE; RIBEIRO, 1988).

A diferença de pressão de vapor entre a folha e o ar é a força que guia a transpiração e mudanças na condutância estomática regulam a perda de água, portanto ajustam a transpiração a níveis compatíveis com o suprimento de água (FRANCO; LÜTTGE, 2002). Os estômatos são o sítio primário de perda de água em plantas, conseqüentemente, um controle estomático é importante para evitar um stress hídrico sob condições de déficit hídrico do solo ou do ar (CUNNINGHAM, 2004). A fotossíntese, na maioria das espécies, se torna irreversivelmente comprometida quando o conteúdo relativo de água na folha diminui para aproximadamente 70% (LAWLOR; CORNIC, 2002). Em contrapartida, controles instantâneos da transpiração pelo estômato geralmente representam um impedimento adicional para a produtividade da floresta (GUCCI et al., 1996), devido à diminuição da captura de CO_2 .

2.2.3 Déficit de pressão de vapor

O Déficit de Pressão de Vapor (DPV) é um dos principais fatores que influenciam a fotossíntese. Na maioria das espécies, um aumento no DPV ao redor da folha ou da planta resulta no fechamento do estômato (GUEHL; AUSSENAC, 1987), em condições tanto controladas quanto naturais (SHIRKE; PATHRE, 2004).

A modulação da condutância estomática pelo DPV do ar é particularmente importante para que as plantas possam evitar uma perda excessiva de água em condições de alta demanda evaporativa da atmosfera (MIELKE, 1997). Reduções na condutância estomática sob altos valores de DPV têm sido observadas para diferentes espécies (GUEHL; AUSSENAC, 1987; KALLARACKAL; SOMEN, 1996; MORECROFT; ROBERTS, 1999; MACFARLANE, 2004), e na maioria dos casos permanece baixa no restante do dia.

Quanto maior o DPV, maior a tendência da planta perder água. No ar com umidade relativa alta, o gradiente de difusão que move a perda de água é aproximadamente 50 vezes maior do que o gradiente que promove a absorção de CO₂ (TAIZ; ZEIGER, 2004), daí a importância do controle estomático para evitar altas taxas de transpiração. Portanto, o DPV é uma variável que impulsiona a transpiração e altos valores ao longo do dia causam o fechamento estomático e reduzem o crescimento (ALMEIDA, 2003).

De acordo com os resultados obtidos por Ngugi et al. (2004), o déficit de pressão de vapor foi o principal fator responsável pela diminuição das trocas gasosas em procedências de *Eucalyptus cloeziana* no período do verão. Quando o DPV aumentou de 0,8 para 1,5 kPa, a fotossíntese diminuiu de 45 a 50% em todos os níveis de luminosidade utilizados (ZHANG et al., 1996). Adicionalmente, resultados do trabalho efetuado por Catovsky et al. (2002), demonstraram que mesmo mudanças relativamente pequenas no DPV produziram proporcionalmente grandes mudanças na fotossíntese; por exemplo, uma mudança de 20% no DPV provocou uma queda de 20 a 30% na fotossíntese.

2.3 Modelo de Farquhar e curvas A/C_i

A fotossíntese depende, entre outras coisas, da temperatura, da concentração de CO₂ no sítio de carboxilação, da radiação absorvida, e das características bioquímicas (DE PURY; FARQUHAR, 1997). Farquhar et al. (1980) estabeleceram um modelo de fotossíntese baseado nas características bioquímicas que influenciam as trocas gasosas em plantas, e inclui a atividade da Ribulose-1,5-Bifosfato carboxilase-oxigenase (V_{cmax}), a taxa de regeneração da Ribulose 1,5-Bifosfato via transporte de elétrons (J_{max}) e a taxa de utilização da triose fosfato (V_{TPU}). Assim, em condições naturais, mesmo sob alta disponibilidade de luz, as taxas fotossintéticas tendem a diminuir devido a um decréscimo nas taxas das reações bioquímicas (MIYAZAWA; KIKUZAWA, 2006).

Sob concentrações de CO₂ baixas a intermediárias, a fotossíntese é limitada pela capacidade de carboxilação da Rubisco, e sob concentrações altas, a fotossíntese é limitada pela capacidade do Ciclo de Calvin de regenerar a molécula aceptora Ribulose – 1,5 – bifosfato, que depende da taxa de transporte de elétrons (TAIZ; ZEIGER, 2004). Grassi et al. (2002) mediram em mudas de *E. grandis* valores de V_{cmax} e J_{max} de 78 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e 114 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente. Valores similares foram estimados para espécies folhosas de clima temperado (WULLSCHLEGER, 1993).

Uma terceira fase ocorre quando as reações do cloroplasto possuem uma capacidade maior do que a capacidade da folha em usar os produtos do cloroplasto, primeiramente, mas não exclusivamente, a triose fosfato. Esta terceira fase é denominada utilização da triose fosfato (V_{TPU}) (SHARKEY et al., 2007).

Relações entre os parâmetros V_{cmax} e J_{max} geralmente são encontradas, indicando que espécies C3 mantêm uma relação entre a carboxilação e o transporte de elétrons (WULLSCHLEGER, 1993; WOHLFAHRT et al., 1999; MANTER; KERRIGAN; 2004). Esta relação é comumente vista como uma evidência de que a alocação de nitrogênio entre a carboxilação (Rubisco + outras enzimas do ciclo de Calvin) e absorção de luz (clorofila + complexos pigmento-proteína) é bioquimicamente controlada (WARREN; ADAMS, 2001).

Devido ao fato destes três parâmetros causarem respostas distintas em relação ao CO_2 , relacionar a fotossíntese (A) com a concentração de CO_2 no mesofilo foliar (C_i) (curva A/C_i) permite determinar as capacidades bioquímicas com relação à fotossíntese e ver quanto os fatores internos e externos afetam os componentes da fotossíntese (SHARKEY et al., 2007). Uma vantagem da curva A/C_i é que a limitação estomática da fotossíntese pode ser distinguida das limitações do mesofilo.

O modelo utilizado para calcular estes três parâmetros é o de Farquhar et al. (1980), modificado por Von Caemmerer e Farquhar (1981), Sharkey (1985), e Harley et al. (1992). Estes autores reconhecem que a curva A/C_i consiste de 3 fases (Fig. 1), representadas abaixo:

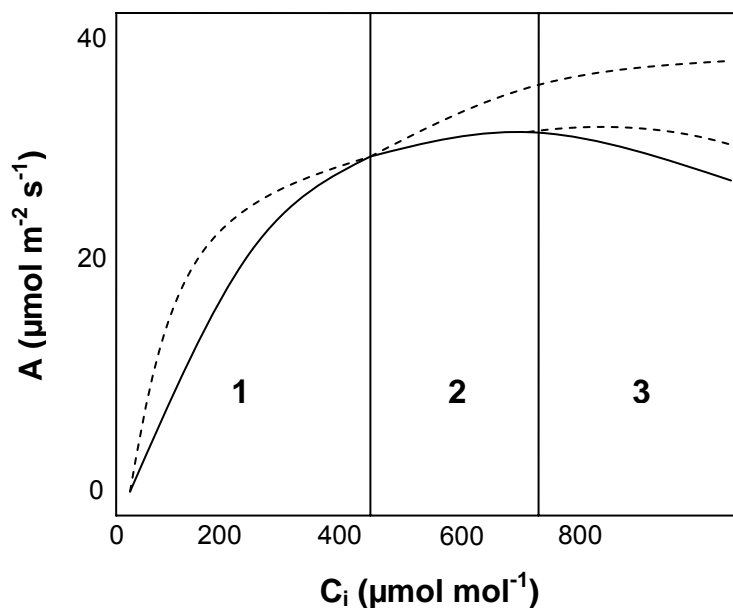


Figura 1 - Curva característica relacionando a taxa de assimilação de CO_2 (A , em $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e a concentração de CO_2 no mesofilo foliar (C_i , em $\mu\text{mol mol}^{-1}$). As fases 1, 2 e 3 correspondem à taxa máxima de carboxilação da Rubisco (V_{cmax}), taxa máxima de transporte de elétrons para a regeneração da Ribulose (J_{max}) e utilização da triose fosfato para formação de amido e sacarose (V_{TPU}), respectivamente

O modelo pode ser utilizado para fornecer estimativas de V_{cmax} , J_{max} e V_{TPU} . No cálculo destes parâmetros, a eq. (1) é utilizada para expressar a relação entre a fotossíntese e a concentração interna de CO_2 .

Esta é baseada no conceito de que um mínimo de qualquer um dos três fatores limita a assimilação de CO₂. Portanto:

$$A = \left(1 - \frac{0.5 O}{\tau C_i}\right) \times \min(W_c, W_j, W_p) - R_{day} \quad (1)$$

Onde:

A: taxa de assimilação de CO₂ (μmol m⁻² s⁻¹)

W_c: taxa de carboxilação da Rubisco (μmol m⁻² s⁻¹)

W_j: taxa de transporte de elétrons (μmol m⁻² s⁻¹)

W_p: utilização da triose fosfato (μmol m⁻² s⁻¹)

R_{day}: taxa de respiração (μmol m⁻² s⁻¹)

R_{day} se refere à liberação de CO₂ na luz através de processos que não sejam a fotorrespiração (BROOKS; FARQUHAR, 1985), e pode ser estimada usando as equações de modelagem abaixo ou através de procedimentos experimentais (PARSONS et al., 1997).

Quando a taxa de carboxilação é limitada apenas pela atividade da Rubisco, a carboxilação pode ser descrita pela eq. (2):

$$W_c = \frac{V_{c_{max}} \cdot C_i}{[C_i + K_c(1 + O / K_o)]} \quad (2)$$

Onde:

W_c: taxa de carboxilação da Rubisco (μmol m⁻² s⁻¹)

V_{cmax}: taxa máxima de carboxilação da Rubisco (μmol m⁻² s⁻¹)

C_i: concentração de CO₂ no mesofilo foliar (μbar)

K_c: constante de Michaelis-Menten da Rubisco para o CO₂ (μbar)

K_o: constante de Michaelis-Menten da Rubisco para o O₂ (mbar)

O: concentração de oxigênio no estroma (mbar)

A condição para esta limitação pode ser imposta por baixos valores de C_i (<20 Pa) e alta radiação (>1500 $\mu\text{mol de f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Quando o transporte de el\u00e9trons limita a fotoss\u00edntese, a taxa de carboxila\u00e7\u00e3o pode ser expressa pela eq. (3):

$$W_j = \frac{J.C_i}{4(C_i + O/\tau)} \quad (3)$$

Onde:

W_j : taxa de transporte de el\u00e9trons ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

J : taxa potencial de transporte de el\u00e9trons ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

C_i : concentra\u00e7\u00e3o de CO_2 no mesofilo foliar (μbar)

O: concentra\u00e7\u00e3o de oxig\u00eanio no estroma (mbar)

τ : ponto de compensa\u00e7\u00e3o do CO_2 (μbar)

O fator 4 significa que s\u00e3o necess\u00e1rios 4 el\u00e9trons para gerar suficiente ATP e NADPH para regenerar a Ribulose (FARQUHAR; VON CAEMMERER, 1982). J , a taxa potencial de transporte de el\u00e9trons, \u00e9 calculada utilizando-se a eq. (4) (HARLEY et al., 1992):

$$J = I \div \sqrt{1 + \left(\frac{I}{J_{\max}}\right)^2} \quad (4)$$

Onde:

J : taxa potencial de transporte de el\u00e9trons ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

I : radia\u00e7\u00e3o ($\mu\text{mol de f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

J_{\max} : taxa m\u00e1xima de transporte de el\u00e9trons ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

A carboxilação limitada pela regeneração de P inorgânico pode ser descrita pela eq. (5):

$$W_p = 3(TPU) + \frac{0.5 \times V_o \times O}{C_i \times \tau} \quad (5)$$

Onde:

W_p : carboxilação limitada pelo P inorgânico ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

TPU: utilização da triose fosfato ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

V_o : velocidade de oxigenação da Rubisco ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

O: concentração de oxigênio no estroma (mbar)

C_i : concentração de CO_2 no mesofilo foliar (μbar)

τ : ponto de compensação do CO_2 (μbar)

Utilizando-se o modelo de Farquhar et al. (1980), baseado nestas equações, válidas informações da limitação bioquímica da fotossíntese podem ser obtidas através da aplicação do modelo à curva A/C_i obtida experimentalmente.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Área experimental e delineamento

O presente trabalho utiliza um ensaio da Rede Experimental criada em 2001, denominada BEPP (Brasil *Eucalyptus* Produtividade Potencial), que é um projeto de pesquisa cooperativa entre 2 universidades (ESALQ/USP e Colorado State University), 7 empresas florestais (Aracruz, Bahia Sul Celulose, Cenibra, Copener Florestal, International Paper, VCP e Veracel), e a Rocky Mountain Research Station do USDA (United States Department of Agriculture) (STAPE et al., 2007).

O projeto BEPP visa abordar os conceitos ecofisiológicos associados ao crescimento florestal. Para tanto, definiram-se tópicos básicos de pesquisa e um delineamento experimental único que foi implantado em várias localidades brasileiras que constituiu uma rede experimental com ampla variabilidade genética, ambiental e de manejo, fortalecendo a caracterização e interpretação das variáveis ecofisiológicas.

O presente trabalho reuniu os 7 clones do projeto BEPP em um único local, situado na Fazenda Areão, pertencente à ESALQ/USP, no município de Piracicaba – SP (22° 42' 30" S e 47° 38' 00" W). O solo da área experimental é um Latossolo vermelho-escuro álico (LEa), relevo suave ondulado com altitude de 546 m.

Segundo Köppen, o clima local é classificado como Cwa, ou seja, tropical úmido, com três meses mais secos (junho, julho e agosto). A temperatura média do mês mais quente ultrapassa 22°C e a do mês mais frio não é inferior a 16°C, com média anual de 21,1°C. A precipitação média anual é de 1.253 mm, com ventos que atingem uma velocidade média de 2,2 m/s, e umidade relativa do ar média de 74% (COLTRI, 2006).

Foram plantados, em janeiro de 2004, os sete clones de *Eucalyptus* de alta produtividade, selecionados pelas empresas florestais participantes do projeto BEPP: Aracruz (Aracruz, ES), Suzano Bahia Sul (Teixeira de Freitas, BA), Cenibra (Ipatinga, MG), Copener (Alagoinhas, BA), International Paper do Brasil (Mogi-Guaçu, SP), Votorantim Celulose e Papel (Luis Antônio, SP) e Veracel (Eunápolis, BA) (Tabela 1).

Tabela 1 - Empresa florestal, identificação do clone de *Eucalyptus* spp, e mnemônico utilizado no presente estudo para cada clone

| Empresa | Identificação | Mnemônico |
|----------------|----------------------|------------------|
| Aracruz | 3918 | A |
| Bahia Sul | 10 | B |
| Copener | 321 | C |
| Veracel | 43 | E |
| I.Paper | H013 | I |
| Cenibra | 57 | N |
| VCP | C041 | V |

Estes clones são clones comerciais das empresas, e suas produtividades médias nas regiões de origem estão entre 45 e 70 m³ ha⁻¹ ano⁻¹ (STAPE et al., 2007).

O delineamento utilizado no plantio foi o de blocos ao acaso, com 4 repetições. As parcelas constituem-se de 49 plantas (7 linhas x 7 plantas) no espaçamento de 3 m x 2,7 m. O sítio utilizado fora previamente plantado com culturas de milho e soja (rotação), possuindo portando fertilização residual. A adubação feita para o plantio da floresta e modos de aplicação estão descritos na Tabela 2.

Tabela 2 – Tipo, fórmula, dose e data da adubação do ensaio com *Eucalyptus* utilizado no trabalho

| Adubação | Fórmula | Dose | | Aplicação | Data |
|-----------------|----------------|---------------------|------------------------|------------------|-------------|
| - | - | kg ha ⁻¹ | g planta ⁻¹ | - | meses |
| Base | 06:30:06 | 222 | 180 | Cova | 0 |
| Cobertura 1 | 20:00:20 | 150 | 120 | Coroa | 3 |
| Corretivo | Calcáreo | 2000 | 1620 | Área Total | 6 |
| Cobertura 2 | 20:00:20 | 150 | 120 | Coroa | 6 |

3.2 Balanço hídrico

O balanço hídrico foi estimado pelo método de Thornthwaite; Mather (1955), com base em Rolim et al. (1998), sendo utilizados dados climáticos da estação meteorológica da ESALQ/USP no período.

O valor da capacidade de água disponível no solo considerado para o experimento foi de 200 mm, com base nos dados da Reunião de Classificação, Correlação de Solos e interpretação de Aptidão Agrícola (1988). Os valores considerados no estudo estão apresentados na Tabela 3.

Tabela 3 – Teor de argila (%) e capacidade de água disponível no solo (mm)

| Argila (%) | CAD (mm) |
|------------|----------|
| ≤ 15 | 100 |
| 16 a 35 | 150 |
| > 35 | 200 |

Foram realizadas análises de solo nos locais de estudo de cada clone. Para compor a amostra, sub-amostras foram retiradas na linha, na transição e na entre-linha das árvores utilizadas no estudo, em duas profundidades (0 – 20 cm e 20 – 40 cm).

As análises físicas e químicas foram realizadas no Laboratório de Ecologia Aplicada da ESALQ/USP, utilizando os métodos padrões de análise recomendados pelo IAC.

3.3 Medições dendrométricas

Foram realizadas medições de altura total ou diâmetro à altura do peito (DAP, a 1,30 m) nas parcelas do experimento usadas no estudo, no início e final das campanhas de medição das variáveis ecofisiológicas, que ocorreram, em média, aos 16 meses (primeira campanha, medição de altura) e 36 meses (segunda campanha, medição de diâmetro). Com base nas médias destes valores, selecionaram-se as

árvores utilizadas para as mensurações fisiológicas, localizadas no bloco 1 (clone I), bloco 2 (clone B), bloco 3 (clones E e V), e bloco 4 (clones A, C e N).

Equações de biomassa, por clone, fornecidas pelas empresas com base em amostras destrutivas, foram utilizadas para estimar a biomassa das árvores medidas, no início e final de cada campanha, estimando-se também o ganho em biomassa no período, por árvore. A Tabela 4 contém os valores dos parâmetros utilizados para estimativa da biomassa nas campanhas.

Tabela 4 – Valores dos parâmetros a e b, aos 16 e 36 meses, por clone, para determinar a biomassa das árvores. Aos 16 meses ($B=a.H^b$) e aos 36 meses ($B=a.DAP^b$), sendo B biomassa do tronco em kg, H altura total em m, e DAP em cm

| Clone | 16 meses | | 36 meses | |
|-------|----------|-------|----------|-------|
| | a | b | a | b |
| A | 0,007 | 3,018 | 0,024 | 2,978 |
| B | 0,015 | 2,931 | 0,042 | 2,808 |
| C | 0,015 | 2,931 | 0,09 | 2,532 |
| E | 0,017 | 2,752 | 0,027 | 2,929 |
| I | 0,02 | 2,678 | 0,023 | 2,974 |
| N | 0,022 | 2,637 | 0,012 | 3,171 |
| V | 0,054 | 2,272 | 0,017 | 3,084 |

3.4 Fotossíntese máxima, nitrogênio foliar e área foliar específica

A determinação das variáveis ecofisiológicas de cada clone exigiu o estabelecimento de uma metodologia experimental que se preocupasse com a variabilidade existente dentro da árvore, e horário de medição, face à sensibilidade da fotossíntese às condições ambientais.

As medições de fotossíntese, condutância estomática e transpiração foram feitas concomitantemente, utilizando-se o aparelho Li-Cor 6400 (Li-Cor Biosciences, Inc.,

Lincoln, NE). Durante as medições, estabeleceu-se uma concentração de CO₂ igual a 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, foi mantida uma umidade relativa alta dentro da câmara (acima de 50%), e estabeleceu-se uma quantidade de luz de 1500 $\mu\text{mol de f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, gerada pelo pr\u00f3prio aparelho.

Assim, amostrou-se 1 parcela por clone, dada a uniformidade das parcelas, e de 3 \u00e1rvores por parcela, em 2 posi\u00e7\u00f5es superiores da copa (ditas 2 e 3) de cada \u00e1rvore (Figura 2A), com 2 galhos em cada posi\u00e7\u00e3o e 2 folhas por galho, totalizando 24 medi\u00e7\u00f5es por clone.

Para possibilitar o acesso \u00e0 copa das \u00e1rvores, sete torres (andaimes) foram montadas, uma para cada clone, situadas na entrelinha para permitir o alcance das tr\u00eas \u00e1rvores a serem medidas em cada parcela (Figura 2B).

As folhas das posi\u00e7\u00f5es 2 e 3 foram escolhidas por serem as que apresentam maior capacidade fotossint\u00e9tica da planta, e as grandes respons\u00e1veis pelo crescimento da \u00e1rvore. Deve-se ressaltar que as medidas sempre foram efetuadas em dias de pleno sol, em folhas maduras e saud\u00e1veis.

Entre maio de 2005 e fevereiro de 2007 foram realizadas 2 campanhas para coleta de dados, sendo cada campanha composta de um dia amostral para cada clone. As datas da primeira campanha foram: 18 (clone E), 19 (clone I), 20 (clone C) e 27 (clone V) de Maio; 2 (clone A), 3 (clone N) e 20 (clone B) de Junho de 2005; e as datas da segunda campanha foram: 28 de Outubro (clone B); 9 de Novembro (clone A) de 2006; 25 (clone V) e 31 (clone E) de Janeiro; 1 (clone I), 3 (clone C) e 7 (clone N) de Fevereiro de 2007. Assim, na primeira campanha as \u00e1rvores possu\u00edam uma idade m\u00e9dia de 16 meses, enquanto na segunda campanha a idade m\u00e9dia foi de 36 meses. Em mar\u00e7o de 2006 houve uma forte tempestade na regi\u00e3o danificando v\u00e1rias \u00e1rvores do ensaio, impossibilitando a an\u00e1lise do ensaio a n\u00edvel de parcela. No entanto, as avalia\u00e7\u00f5es por \u00e1rvore puderam ser continuadas, pela localiza\u00e7\u00e3o de \u00e1reas sem efeito do vento.

As medi\u00e7\u00f5es de fotoss\u00edntese m\u00e1xima (A_{max}) foram feitas realizadas entre 8 e 10 horas da manh\u00e3, para garantir menores valores de DPV e m\u00e1xima abertura estom\u00e1tica, e eram feitas alternando-se as \u00e1rvores a cada galho para garantir menor varia\u00e7\u00e3o no hor\u00e1rio de medi\u00e7\u00e3o entre as posi\u00e7\u00f5es da \u00e1rvore.

Ao final do dia as folhas foram coletadas para posterior cálculo da área foliar específica (AFE, em $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$) e análise de nitrogênio. A AFE foi calculada com base no quociente entre a área da folha (medida pelo LI-3000 - Li-Cor Biosciences, Inc., Lincoln, NE) e o peso da matéria seca da folha (obtido após 72 horas em estufa a 70°C). Após este processo, as folhas foram moídas em moinho fino tipo Willey, encaminhadas ao Laboratório de Ecologia Aplicada do Departamento de Ciências Florestais da ESALQ/USP para a determinação do nitrogênio por meio da digestão úmida/sulfúrica, pelo método de Kjeldahl (MALAVOLTA et al., 1989).

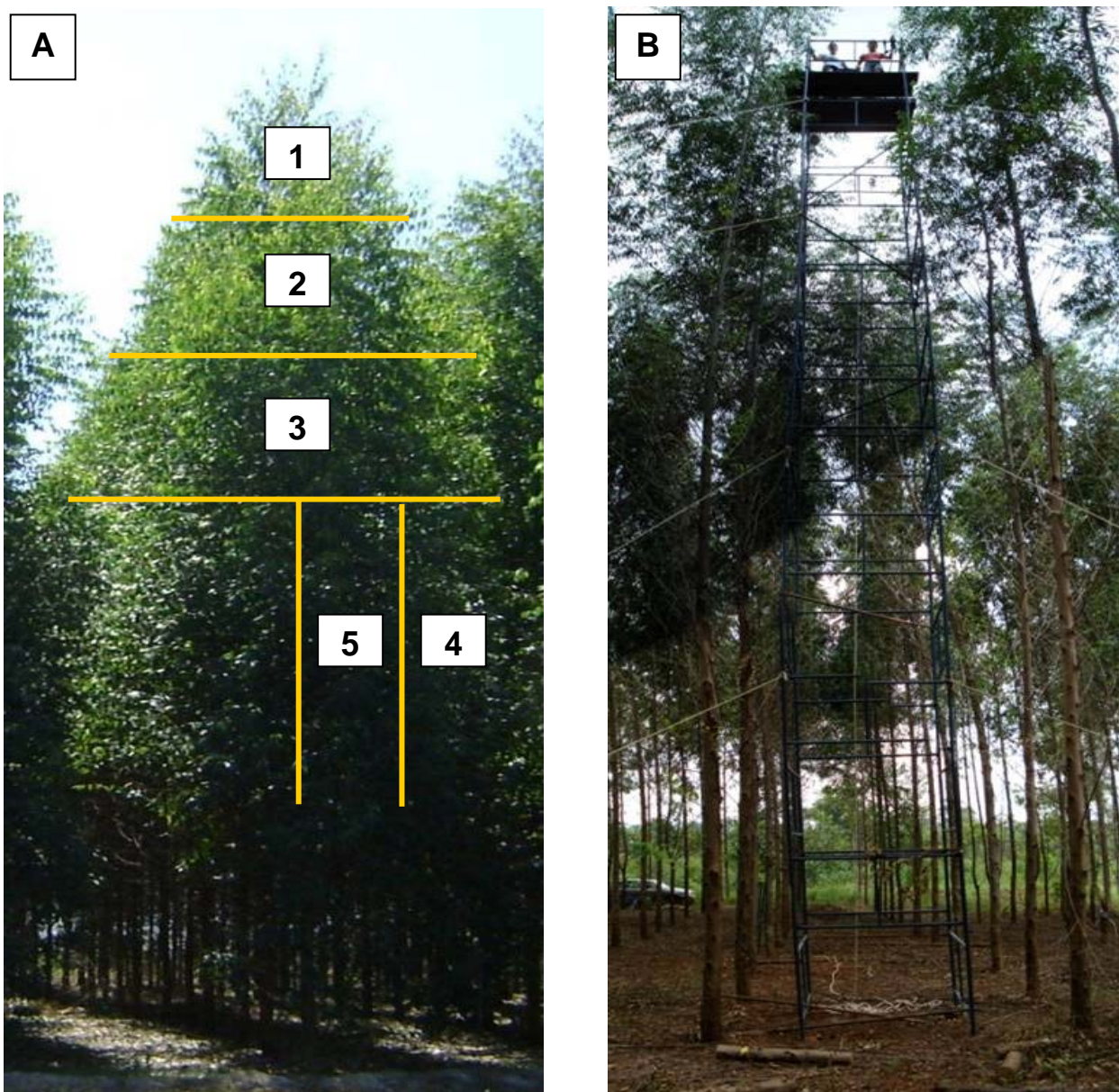


Figura 2 - Representação das posições 2, 3, 4 e 5 da copa aos 16 meses (A) e torre de andaime utilizada para acesso à copa dos clones aos 36 meses (B)

3.5 Resposta da fotossíntese, condutância estomática ao DPV e transpiração

Após as medições para determinação da fotossíntese máxima (item 3.4), as medições com o Li-Cor 6400 continuavam sendo efetuadas somente nas folhas do primeiro galho da posição 2 de cada árvore, iniciando às 11 da manhã e finalizando às 15 horas, totalizando mais 30 medições. Estas medições ao longo do dia possibilitaram capturar variações do DPV.

Portanto, para o estudo do comportamento da fotossíntese (A), da condutância estomática (g_s) em relação ao déficit de pressão de vapor (DPV) e da transpiração (E), foram utilizadas 54 medições no total.

O déficit de pressão de vapor (DPV) foi calculado de acordo com a eq. (6) (BUCK, 1981):

$$\text{DPV} = e_s (\text{folha}) - e_s (\text{ar}) \quad (6)$$

Onde:

DPV: déficit de pressão de vapor (kPa)

$e_{s(\text{folha})}$: pressão de vapor de saturação à temperatura da folha (kPa)

$e_{s(\text{ar})}$: pressão real de vapor d'água à temperatura ambiente (kPa)

Esta equação indica que o DPV é a força que impulsiona o movimento da água de dentro da folha para o ambiente, um processo denominado transpiração (E). Quanto maior o DPV maior quantidade de água sai da folha. Se esta difusão aumenta acima de uma taxa que não pode ser suprida pela estrutura vascular da planta, a folha e a planta inteira podem entrar em uma situação de estresse hídrico. Portanto, os estômatos devem regular sua abertura para evitar a desidratação à medida que o DPV aumenta (STRECK, 2003).

A pressão de vapor de saturação da folha é calculada da seguinte forma pela eq. (7):

$$e_{s(\text{folha})} = 0,61365 \cdot e^{\left(\frac{17,502 \cdot T_{\text{folha}}}{240,97 + T_{\text{folha}}}\right)} \quad (7)$$

Onde:

$e_{s(\text{folha})}$: pressão de vapor de saturação à temperatura da folha (kPa)

T_{folha} = temperatura da folha (°C)

A pressão real de vapor de água é calculada pela eq. (8):

$$e_{s(\text{ar})} = \frac{UR}{100} 0,61365 \cdot e^{\left(\frac{17,502 \cdot T_{\text{ar}}}{240,97 + T_{\text{ar}}}\right)} \quad (8)$$

Onde:

$e_{s(\text{ar})}$: pressão real de vapor d'água à temperatura ambiente (kPa)

UR = umidade relativa do ar

T_{ar} = temperatura do ar (°C)

Os valores da temperatura e umidade relativa do ar nos dias e horários das campanhas foram obtidos na Estação Meteorológica automatizada da ESALQ/USP, localizada no campus da Universidade, em Piracicaba.

Assim, a transpiração (E) foi então calculada através do DPV estimado e da condutância estomática, como demonstrado pela eq. (9):

$$E = g_s \frac{DPV}{p} \quad (9)$$

Onde:

E = transpiração ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

DPV = Déficit de Pressão de Vapor (kPa)

p = pressão atmosférica (94 kPa em Piracicaba)

g_s = condutância estomática ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

3.6 Curvas A/C_i

Para elaboração das curvas A/C_i , a amostragem foi constituída de 1 parcela por clone, 2 árvores por parcela, 4 posições da copa (ditas 2, 3, 4 e 5, como mostrado na Figura 2A) e 1 folha por posição, totalizando oito curvas por clone. As medições foram realizadas durante o mês de Maio de 2005, nos seguintes dias: 9 (clone N), 11 (clone I), 12 (clone C), 13 (clone A), 14 (clone E), 15 (clone V) e 17 (clone B), correspondendo à primeira campanha (16 meses de idade).

As curvas foram feitas automaticamente pelo programa do aparelho Li-Cor 6400 (Li-Cor Biosciences, Inc., Lincoln, NE). O protocolo utilizado foi o seguinte: induz-se a fotossíntese sob concentração ambiente de CO_2 ($400 \mu\text{mol mol}^{-1}$), até esta se estabilizar. Este processo é importante para garantir que a ativação da Rubisco fique constante (LONG; BERNACCHI, 2003). Depois C_a (concentração de CO_2 fora da folha) é reduzida para $300 \mu\text{mol mol}^{-1}$. Assim que C_a se torna estável ($\text{cv} < 0,7\%$), os valores de A e C_i são gravados. Este procedimento é repetido para as concentrações 150, 110 e 80, e finalmente para $50 \mu\text{mol mol}^{-1}$. Após isso, C_a retorna para $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ para verificar se o valor original de fotossíntese pode ser alcançado novamente. Se isto ocorre, então C_a aumenta para 600 e $800 \mu\text{mol mol}^{-1}$. Um protocolo similar para determinação de A versus C_i foi utilizado por Ainsworth et al. (2002).

Através das curvas A/C_i , a taxa máxima de carboxilação da Rubisco (V_{cmax}), a taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max}), e a utilização da triose fosfato (V_{TPU}) foram estimadas pelo programa de regressão não-linear Photosyn Assistant® (Dundee Scientific, Scotland, UK), que utiliza o modelo bioquímico descrito por Von Caemmerer; Farquhar (1981).

3.7 Análises estatísticas

Foram realizadas análises de variância (ANOVA), por idade (16 e 36 meses), posição da copa (2 e 3) e suas interações para as variáveis A_{max} , N e AFE , e apenas

por posição da copa (2, 3, 4 e 5) para as variáveis V_{cmax} , J_{max} e V_{TPU} . No caso de efeitos significativos, testes de comparação de médias pelo método de Duncan com nível de significância de 0,05 foram usados.

Análises de covariância (ANCOVA) foram utilizadas para A, g_s e E, por clone, em cada idade, tendo o DPV como covariável, face à sua variação em dias distintos das campanhas. No caso de efeitos significativos, testes de comparação de médias pelo método de Tukey com nível de significância de 0,05 foram usados.

Realizaram-se análises de regressão linear tendo g_s e A como variável dependente, e DPV como variável independente para testar a sensibilidade dos clones ao DPV, nas duas idades. Os intervalos de confiança dos parâmetros (0,05) foram usados para interpretar o comportamento dos clones, nas idades. A regressão linear entre A e E foi usada para averiguar o padrão de transpiração dos clones nas duas idades.

Regressões lineares entre A_{max} e A, A_{max} e N, J_{max} e V_{cmax} , Crescimento e A_{max} , e Crescimento e A, foram utilizadas para interpretações dos resultados.

Todas as análises foram efetuadas com o pacote estatístico SAS 9.1 (Statistical Analysis System, SAS Institute Inc., Cary, NC, EUA).

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Clima e fertilidade do solo

Os dados de precipitação pluviométrica mensal e temperatura média mensal do período correspondente ao experimento (2004 a 2007) obtidos na estação meteorológica da ESALQ/USP (Piracicaba-SP) estão representados na Figura 3.

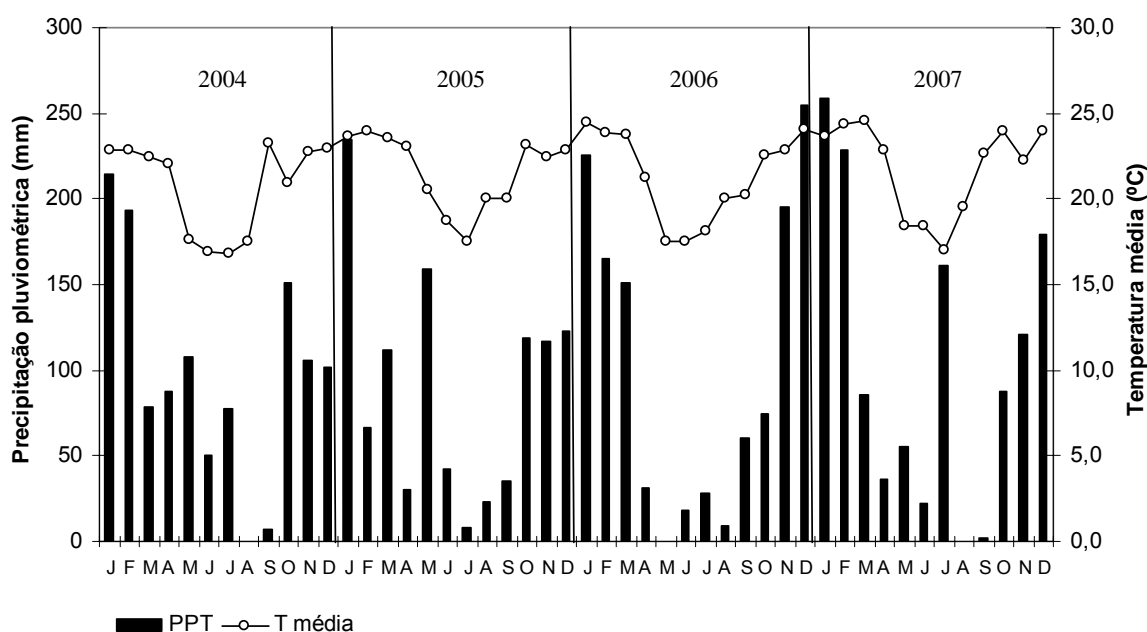


Figura 3 - Precipitação pluviométrica mensal (PPT) e Temperatura média mensal (T média) da estação meteorológica da Esalq/USP em Piracicaba, de Janeiro de 2004 a Dezembro de 2007. Plantio em Janeiro de 2004

Para o período de 2004 a 2007, a precipitação média foi de 1174 mm. Observa-se uma distribuição desuniforme de chuvas, a qual se concentra mais nos meses de outubro a março, sendo de menor intensidade nos meses de abril a setembro. A temperatura média nos meses mais quentes foi de 23 °C, e nos meses mais frios de 19 °C. Estes dados climáticos possibilitaram o adequado crescimento dos clones das distintas regiões em Piracicaba, que apresenta um clima apto para todos.

Foi realizado o cálculo do balanço hídrico normal para o período, sendo que a capacidade de água disponível no solo considerada foi de 200 mm, por tratar-se de um solo argiloso (mais de 35% de argila, Tabela 3). O balanço hídrico está representado pela Figura 4.

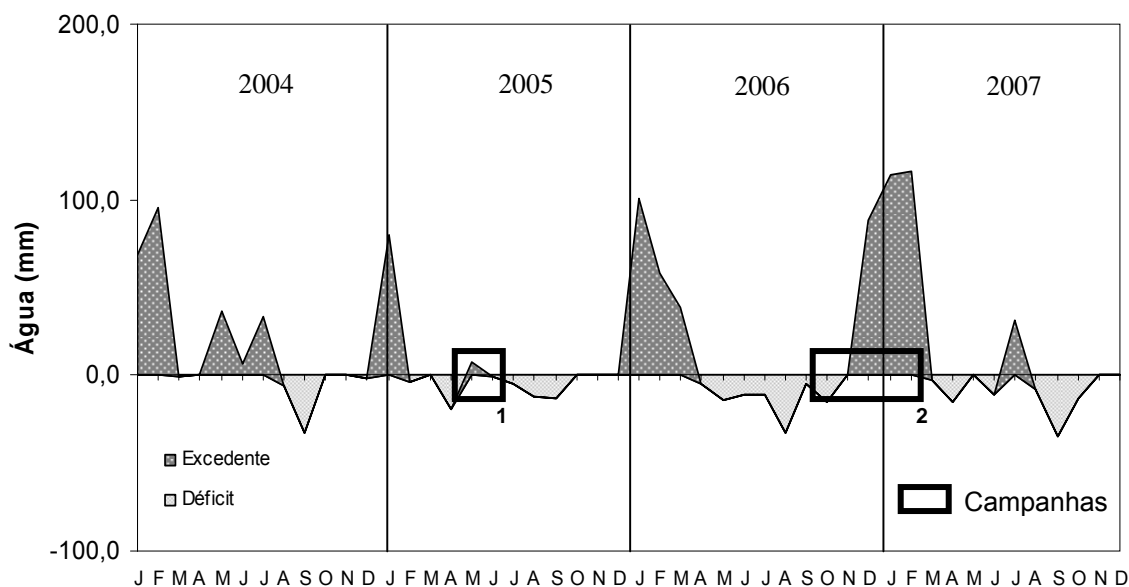


Figura 4 - Balanço hídrico pelo método de Thornthwaite & Mather (1955) para o período de Janeiro de 2004 a Novembro de 2007, para capacidade de água disponível no solo de 200 mm

Nota-se a típica variação da disponibilidade hídrica do solo ao longo do ano. No entanto, observa-se que tanto na primeira quanto na segunda campanha não havia déficit hídrico no solo. Na segunda campanha, apenas o mês de outubro apresentou um pequeno déficit hídrico, mês em que foi medido o clone B, mas já haviam se iniciado as chuvas. Assim, as possíveis diferenças observadas entre as duas campanhas, não foram creditadas às condições hídricas do solo, mas sim em relação ao estágio de desenvolvimento da floresta (idade).

A Tabela 5 relaciona a análise de fertilidade e física do solo por clone. Os resultados mostram que a área é muito argilosa, fértil e homogênea, com todos as parcelas eutróficas ($V\% > 50$) e com zero de alumínio, e elevado teor de matéria orgânica. Os únicos nutrientes potencialmente limitantes ao crescimento do *Eucalyptus* (P e K) foram aplicados em quantidade suficiente (Tabela 2), segundo recomendação

de Gonçalves e Benedetti (2005). Esta informação descarta a possibilidade de que diferenças de crescimento ou na capacidade fotossintética dos clones fossem advindas de baixos teores de nutrientes no solo. De qualquer modo, este resultado já confirmou o fato da área haver sido ocupada por plantações de milho/soja (onde altos níveis de fertilizações são aplicados) (Tabela 2).

Tabela 5 – Variáveis químicas e físicas dos solos sob cada clone, nas profundidades de 0-20 e 20-40 cm

| Clone | Profund. cm | pH | P CaCl ₂ mg dm ⁻³ | K | Ca | Mg | Al | H | SB | V | | | | |
|-------|----------------|-----|--|-----|----|----|----|----|------|----|-----|-----|-----|----|
| | | | | | | | | | | MO | ARE | SIL | ARG | % |
| A | 0-20 | 4,6 | 4 | 2,3 | 38 | 12 | 0 | 38 | 52,3 | 58 | 2,8 | 39 | 15 | 46 |
| | 20-40 | 4,8 | 2 | 1,5 | 37 | 11 | 0 | 34 | 49,5 | 59 | 2,4 | 29 | 14 | 57 |
| B | 0-20 | 4,8 | 9 | 5,0 | 52 | 14 | 0 | 34 | 71,0 | 68 | 2,7 | 47 | 15 | 38 |
| | 20-40 | 5,0 | 3 | 3,2 | 60 | 16 | 0 | 28 | 79,2 | 74 | 2,2 | 35 | 12 | 53 |
| C | 0-20 | 5,5 | 8 | 5,8 | 58 | 15 | 0 | 22 | 78,8 | 78 | 2,5 | 26 | 12 | 62 |
| | 20-40 | 5,5 | 4 | 5,1 | 44 | 13 | 0 | 22 | 62,1 | 74 | 1,9 | 22 | 10 | 68 |
| E | 0-20 | 5,1 | 5 | 3,2 | 52 | 15 | 0 | 31 | 70,2 | 69 | 2,8 | 31 | 16 | 53 |
| | 20-40 | 5,2 | 4 | 1,9 | 48 | 14 | 0 | 28 | 63,9 | 70 | 2,0 | 26 | 14 | 60 |
| I | 0-20 | 4,8 | 7 | 3,2 | 46 | 14 | 0 | 42 | 63,2 | 60 | 3,0 | 31 | 16 | 53 |
| | 20-40 | 5,0 | 4 | 2,3 | 46 | 12 | 0 | 31 | 60,3 | 66 | 2,7 | 30 | 16 | 54 |
| N | N0-20 | 5,0 | 14 | 3,6 | 51 | 18 | 0 | 34 | 72,6 | 68 | 3,1 | 29 | 16 | 55 |
| | N20-40 | 5,1 | 6 | 2,9 | 50 | 15 | 0 | 31 | 67,9 | 69 | 2,7 | 27 | 18 | 55 |
| V | V0-20 | 4,7 | 12 | 2,5 | 47 | 14 | 0 | 47 | 63,5 | 57 | 3,0 | 37 | 15 | 48 |
| | V20-40 | 4,7 | 3 | 1,8 | 37 | 12 | 0 | 38 | 50,8 | 57 | 2,5 | 33 | 16 | 51 |

4.2 Crescimento dos clones

A Tabela 6 apresenta os dados de desenvolvimento dos clones ao longo do período estudado.

Tabela 6 – Valores médios de DAP (cm), altura (m) e biomassa (kg), no início e final dos períodos das campanhas, incremento (kg/período), incremento médio mensal (IMM, $\text{kg árv}^{-1} \text{mês}^{-1}$) e incremento relativo (IR), para os 7 clones

| Campanha | Clone | DAP _i * | DAP _f ** | H _i * | H _f ** | Biom _i * | Biom _f ** | Incremento | IMM | IR |
|----------|-------|--------------------|---------------------|------------------|-------------------|---------------------|----------------------|------------|--------------------------------------|-----|
| - | - | cm | cm | m | m | kg | kg | kg | $\text{kg árv}^{-1} \text{mês}^{-1}$ | - |
| 1 | A | 4,3 | 9,6 | 7,8 | 11,3 | 3,6 | 11,2 | 7,6 | 1,3 | 2,1 |
| | B | 3,6 | 9,1 | 7,3 | 11,0 | 5,2 | 17,4 | 12,2 | 2,0 | 2,3 |
| | C | 3,4 | 9,9 | 7,2 | 11,6 | 5,0 | 20,0 | 15,0 | 2,5 | 3,0 |
| | E | 4,3 | 10,2 | 7,8 | 11,7 | 4,8 | 14,7 | 9,9 | 1,7 | 2,1 |
| | I | 2,8 | 8,3 | 6,1 | 10,5 | 2,5 | 10,5 | 8,1 | 1,3 | 3,3 |
| | N | 3,7 | 9,2 | 7,4 | 11,1 | 4,3 | 12,7 | 8,3 | 1,4 | 1,9 |
| | V | 4,9 | 10,6 | 8,2 | 12,0 | 6,5 | 15,4 | 8,9 | 1,5 | 1,4 |
| 2 | A | 11,7 | 14,6 | 18,6 | 20,2 | 35,3 | 69,1 | 33,7 | 11,2 | 1,0 |
| | B | 12,6 | 14,8 | 20,6 | 22,5 | 51,4 | 80,8 | 29,3 | 9,8 | 0,6 |
| | C | 13,2 | 14,8 | 21,2 | 22,6 | 61,0 | 82,5 | 21,5 | 7,2 | 0,4 |
| | E | 13,2 | 15,3 | 20,1 | 21,9 | 50,7 | 78,3 | 27,6 | 9,2 | 0,5 |
| | I | 11,9 | 14,9 | 18,2 | 20,8 | 36,9 | 71,9 | 34,9 | 11,6 | 0,9 |
| | N | 12,8 | 14,3 | 18,5 | 19,8 | 38,8 | 54,4 | 15,6 | 5,2 | 0,4 |
| | V | 13,8 | 15,8 | 21,1 | 22,9 | 55,1 | 84,2 | 29,1 | 9,7 | 0,5 |

* início da campanha

** final da campanha

A Tabela 6, elaborada com base nas 3 árvores medidas de cada clone, aponta que todos tiveram desenvolvimento satisfatório em Piracicaba, com altura média, entre todos os clones, de 9 m com 16 meses (médias entre início e fim da campanha), e de 20 m aos 36 meses (média entre início e fim da campanha), não havendo diferença estatística entre os mesmos (n= 3 árvores). Verifica-se portanto que todos são

materiais genéticos de alta produtividade, como relatado nos resultados do projeto BEPP (STAPE et al., 2007).

Nota-se ainda que na primeira campanha, aos 16 meses, o crescimento médio mensal por árvore era de cerca de 10 kg, passando a 27 kg aos 36 meses. Apesar deste aumento, o incremento relativo foi maior aos 16 meses (230%), comparativamente aos 36 meses (60%), evidenciando as altas taxas de assimilação das árvores na idade mais jovem.

4.3 Nitrogênio foliar e área foliar específica

A Tabela 7 mostra a concentração de nitrogênio foliar para os sete clones, nas duas idades em que foram realizadas as medições, aos 16 e 36 meses.

Tabela 7 - Nitrogênio foliar (g kg^{-1}) nas idades 16 e 36 meses, para as 2 posições e 7 clones, em ordem decrescente. Valores seguidos da mesma letra, por idade e posição, não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan ($P=0,05$)

| Idade | Posição | Clone | N | Idade | Posição | Clone | N |
|-------|---------|-------|--------------------|-------|---------|-------|--------------------|
| meses | - | - | g kg^{-1} | meses | - | - | g kg^{-1} |
| 16 | 2 | A | 39,7 a | 36 | 2 | V | 26,2 a |
| | | C | 36,1 b | | | I | 23,3 b |
| | | V | 32,5 c | | | A | 21,6 b |
| | | E | 31,0 c | | | E | 21,6 b |
| | | N | 26,7 d | | | C | 19,8 c |
| | | I | 26,5 d | | | B | 19,7 c |
| | | B | 26,1 d | | | N | 18,3 c |
| | 3 | A | 32,6 a | | 3 | V | 26,4 a |
| | | C | 31,7 a | | | A | 21,6 b |
| | | V | 30,5 a | | | I | 20,3 c |
| | | E | 27,6 b | | | B | 20,2 c |
| | | B | 25,5 bc | | | E | 18,8 d |
| | | I | 24,7 bc | | | N | 18,6 d |
| | | N | 24,0 c | | | C | 18,3 d |

Os valores de N foliar observados, para os clones e idades, são todos superiores a 18 g kg^{-1} , considerado como valor de referência (GONÇALVES; BENEDETTI, 2005), reforçando a adequada fertilidade do solo local. Além disso, a Tabela 7 mostra que há semelhança entre as posições 2 e 3 no que diz respeito ao teor de N foliar (Tabela 9).

Entre idades, no entanto, houve redução do N foliar (Tabela 9) entre 16 e 36 meses. Observam-se, para a posição 2 aos 16 meses, valores entre 26 e 39 g kg^{-1} (Tabela 7), similares aos observados em *E. grandis* em área fertilizada por Leuning et al. (1991), e que se reduziram para concentrações de N entre 18 e 26 g kg^{-1} , aos 36 meses. Esta redução na concentração de N de 31% na posição 2, também ocorreu na posição 3, em 27% (Tabela 10).

Assim, a redução mostra-se geral, independentemente do clone ou posição, e deve estar associada à dinâmica normal de crescimento das copas do *Eucalyptus*, pois os teores de matéria orgânica no solo são elevados (> entre 2,5 e 3,0%, Tabela 5). Esta redução está condizente com os resultados obtidos por Turner e Lambert (2008) para duas espécies de *Eucalyptus*, em que a taxa anual de acúmulo de nitrogênio atingiu um pico próximo ao fechamento da copa e depois decaiu, e essa queda foi associada à própria espécie, mais do que ao sítio.

A Tabela 8 relaciona a área foliar específica dos clones, nas duas idades.

Tabela 8 - Área foliar específica ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$) nas idades 16 e 36 meses, para os 7 clones, em ordem decrescente. Valores seguidos da mesma letra, por idade e posição, não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan ($P=0,05$)

| Idade | Posição | Clone | AFE | Idade | Posição | Clone | AFE |
|-------|---------|-------|-----------------------------|-------|---------|--------|-----------------------------|
| meses | - | - | $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ | meses | - | - | $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ |
| 16 | 2 | C | 13,6 a | 36 | 2 | E | 9,8 a |
| | | A | 12,8 a | | | I | 9,4 ab |
| | | E | 12,7 a | | | V | 8,9 cb |
| | | B | 10,0 b | | | C | 8,6 cd |
| | | N | 9,9 b | | | N | 8,1 de |
| | | V | 9,7 b | | | A | 7,5 e |
| | | I | 9,3 b | | | B | 6,5 f |
| | 3 | E | 15,8 a | 3 | E | 9,4 a | |
| | | C | 13,4 ab | | V | 9,2 a | |
| | | A | 11,9 bc | | I | 8,9 ab | |
| | | V | 10,1 bc | | A | 8,3 bc | |
| | | B | 9,7 bc | | C | 8,3 c | |
| | | I | 8,9 c | | N | 8,0 c | |
| | | N | 8,9 c | | B | 7,1 d | |

Pela Tabela 8, vê-se que os clones, tanto na primeira como na segunda medição e em ambas as posições da copa, apresentaram altos valores de AFE, se comparados com a variação encontrada em eucaliptos nativos (2 a 8 $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$) (WHITEHEAD; BEADLE, 2004), e em *Eucalyptus* subtropicais (4 a 7 $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$) (WHITE, 1996; MEDHURST; BEADLE, 2002), e sendo similares aos observados em *Eucalyptus* clonais em condições tropicais (7 a 14 $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$) (STAPE et al., 2004; ALMEIDA et al., 2004).

A área foliar específica variou entre os clones, sendo que para a posição 2, a variação foi em torno de 30%, em ambas as idades (9 a 13 $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ aos 16 meses, e 6 a 10 $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ aos 36 meses). Tais variações podem estar associadas às diferentes origens genéticas dos materiais, em geral híbridos de *E.grandis* e *E.urophylla*, que apresentam, respectivamente, maior e menor AFE.

Além disso, como reportado em vários trabalhos com *Eucalyptus*, a área foliar específica se reduz com a idade (ENGLAND; ATTIWILL, 2006) (Tabela 9), ou seja, as folhas ficam mais coriáceas, e este fato tem grandes implicações nos modelos ecofisiológicos ao conectar os fotossintetizados alocados para a copa, e a expansão da área foliar (LANDSBERG, 1986; STAPE et al., 2004).

Tabela 9 - Valores médios de nitrogênio foliar (g kg^{-1}) e área foliar específica ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$) para as posições 2 e 3 da copa, nas idades 16 e 36 meses. Valores seguidos da mesma letra, por idade, não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan ($P=0,05$)

| Idade | Posição | N | AFE |
|--------------|----------------|--------------------|-----------------------------|
| meses | - | g kg^{-1} | $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ |
| 16 | 2 | 31,2 a | 11,1 a |
| | 3 | 28,1 b | 11,2 a |
| 36 | 2 | 21,5 a | 8,4 a |
| | 3 | 20,6 b | 8,4 a |

Através dos dados apresentados na Tabela 8, nota-se que a AFE diminuiu em todos os clones na segunda campanha. O valor médio de AFE diminuiu em torno de 25%, tanto na posição 2 quanto na posição 3, aos 36 meses (Tabela 10).

De uma maneira geral, pela Tabela 9 percebe-se que também há uma semelhança entre as posições 2 e 3 da copa, no que diz respeito à AFE. Comparando-se as médias em cada idade, não houve diferença estatística entre estas duas posições para AFE.

Tabela 10 - Valores médios de nitrogênio foliar (g kg^{-1}) e área foliar específica ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$) para as idades 16 e 36 meses, nas posições 2 e 3 da copa. Valores seguidos da mesma letra, por posição, não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan ($P=0,05$)

| Posição | Idade | N | AFE |
|----------------|--------------|--------------------|-----------------------------|
| - | meses | g kg^{-1} | $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ |
| 2 | 16 | 31,2 a | 11,1 a |
| | 36 | 21,5 b | 8,4 b |
| 3 | 16 | 28,1 a | 11,2 a |
| | 36 | 20,6 b | 8,2 b |

4.4 Fotossíntese máxima

Os dados de fotossíntese máxima, por clone, nas posições superiores da copa (2 e 3), aos 16 e 36 meses, são apresentados pela Tabela 11.

Tabela 11 - Fotossíntese máxima ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) nas idades 16 e 36 meses, em duas posições da copa (2 e 3), para os 7 clones, em ordem decrescente. Valores seguidos da mesma letra, por idade e posição, não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan ($P=0,05$)

| Idade | Posição | Clone | A_{max} | Idade | Posição | Clone | A_{max} |
|-------|---------|-------|--------------------------------------|-------|---------|---------|--------------------------------------|
| meses | - | - | $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | meses | - | - | $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ |
| 16 | 2 | B | 31,6 a | 36 | 2 | N | 26,1 a |
| | | A | 30,8 ab | | | V | 25,7 a |
| | | E | 30,8 ab | | | C | 25,3 a |
| | | N | 29,6 bc | | | I | 24,4 a |
| | | V | 28,4 cd | | | E | 21,1 b |
| | | C | 27,7 d | | | A | 20,6 b |
| | | I | 25,7 e | | | B | 19,3 b |
| | 3 | A | 33,0 a | | C | 24,1 a | |
| | | N | 29,8 b | | I | 23,4 ab | |
| | | B | 29,5 b | | N | 22,9 ab | |
| | | E | 28,9 bc | | V | 22,4 b | |
| | | V | 27,3 cd | | E | 19,9 c | |
| | | C | 26,8 cd | | A | 17,7 d | |
| | | I | 25,2 d | | B | 17,1 d | |

Os valores de A_{max} aos 16 meses variaram de 25,7 a 31,6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (23%) na posição 2, e de 25,2 a 33,0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ na posição 3 (31%), evidenciando que todos os clones possuem uma elevada capacidade fotossintética, se comparados com outros gêneros, como coníferas, cujas taxas variam em média de 8 a 15 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, e tropicais pioneiras, variando de 12 a 20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (LARCHER, 2006). Da mesma forma, estes valores estão no extremo superior dos valores relatados por Whitehead; Bidley (2004) para 11 espécies de *Eucalyptus*, que variaram entre 13 e 32 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Assim, provavelmente a seleção destes clones comerciais está de forma indireta associada as suas altas taxas fotossintéticas, e que em última instância, é a única forma de entrada do C nas árvores, via estômatos (LARCHER, 2006). Colocando de outra forma, seria muito pouco provável observar baixos valores de fotossíntese máxima em alguns destes clones comerciais.

Nota-se ainda que na primeira campanha, para a posição 2, os maiores valores de A_{\max} foram alcançados pelos clones B, A e E, em torno de $31 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, sendo apenas 10% superior à média dos outros 4 clones ($28 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), o que nos leva a interpretar que tais diferenças são pequenas para serem confiavelmente creditadas ao material genético, haja vista que os clones foram medidos em dias distintos (Figura 5).

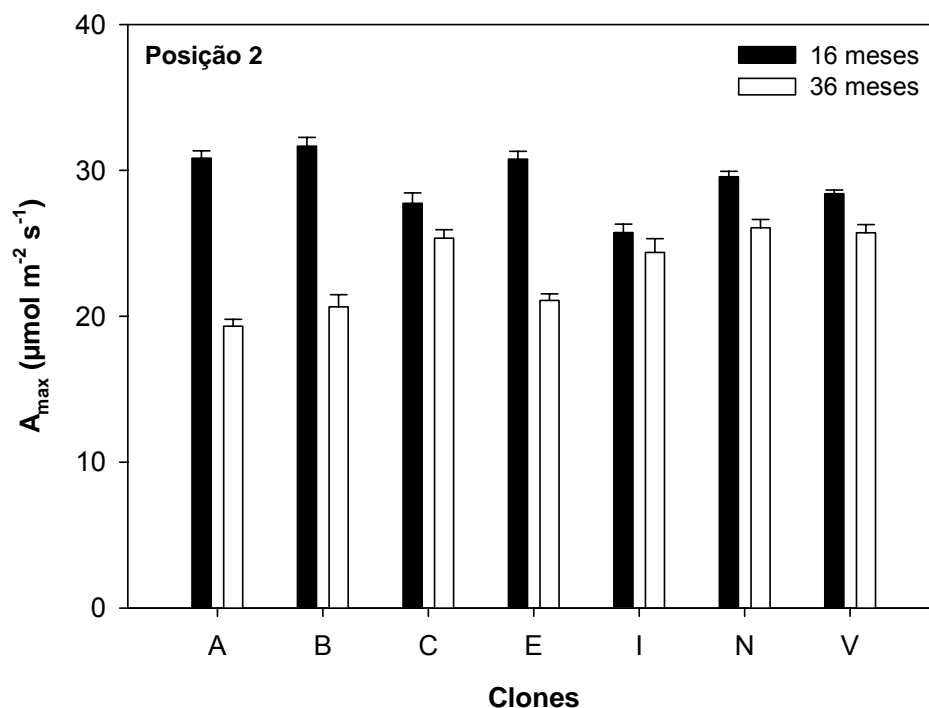


Figura 5 – Representação gráfica da fotossíntese máxima (A_{\max}) na posição 2, para os 7 clones, nas idades 16 e 36. As barras representam o desvio padrão da média ($n=12$)

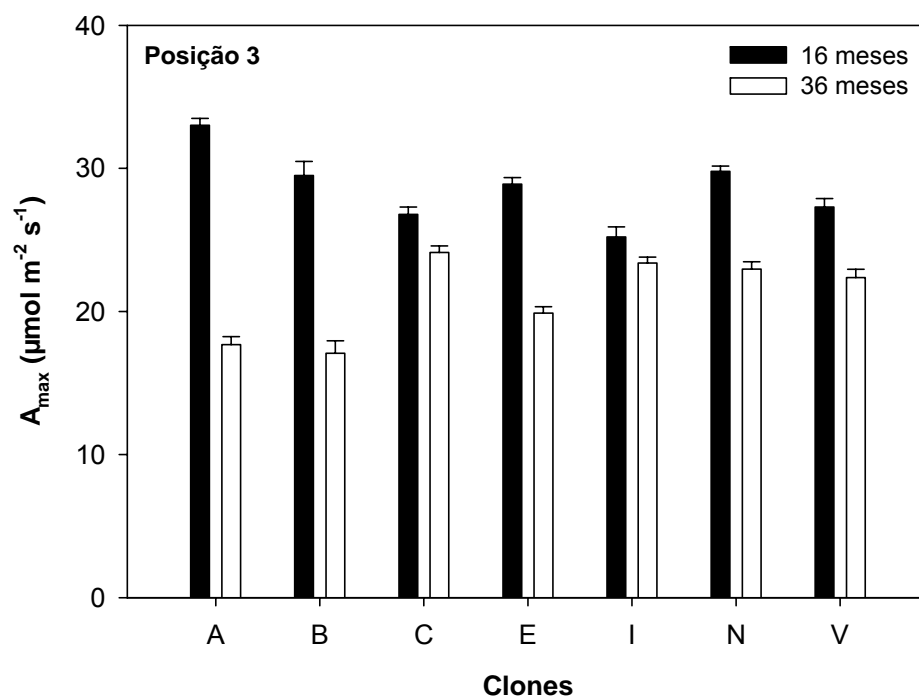


Figura 6 - Representação gráfica da fotossíntese máxima (A_{max}) na posição 3, para os 7 clones, nas idades 16 e 36. As barras representam o desvio padrão da média ($n=12$)

Ao compararmos as posições 2 e 3, na idade de 16 meses, por clone (Tabela 11, Figuras 5 e 6), e em média (Tabela 12), nota-se suas semelhanças, reforçando o fato destas posições superiores da copa terem comportamento fisiológico assemelhado (Figura 2), por compartilharem, provavelmente, mesmas condições nutricionais (Tabela 9) e microclimáticas (LANDSBERG, 1986; O'GRADY et al., 2008).

Tabela 12 - Comparação da fotossíntese máxima ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) entre as posições 2 e 3 da copa, para as idades 16 e 36 meses. Valores seguidos da mesma letra, por idade, não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan ($P=0,05$)

| Idade meses | Posição | A_{max} $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ |
|-----------------------|----------------|--|
| 16 | 2 | 29,4 a |
| | 3 | 29,1 a |
| 36 | 2 | 23,2 a |
| | 3 | 21,2 b |

Já aos 36 meses, os valores de A_{max} variaram de 19,3 a 26,1 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (35%) na posição 2, e de 17,1 a 24,1 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ na posição 3 (41%), inferiores aos valores de 16 meses, mas ainda assim acima dos patamares de outros gêneros e espécies (LARCHER, 2006), e coerente com o fato de serem clones comerciais de alta produtividade (STAPE et al., 2007) (Figuras 5 e 6).

Novamente, houve semelhança de padrão fisiológico entre as posições superiores 2 e 3 (Tabela 12). Este resultado deve ser devido ao fato das duas posições possuírem valores semelhantes de N e a AFE (Tabela 9), e estarem submetidas a quantidades similares de luz (WILL; TESKEY, 1999).

Aos 36 meses, os clones A, B e E, que foram os que tiveram maiores taxas aos 16 meses, apresentaram as menores taxas fotossintéticas na posição 2 (Tabela 11, Figuras 5 e 6). Este comportamento, antes de ser tomado como uma interação clone x idade, é interpretada como sendo uma variação normal, dada a pequena diferença entre as medidas, e novamente ao fato de cada clone ter sido avaliado em dias diferentes, com condições climáticas algo distintas. Assim, por exemplo, na segunda campanha, o clone B foi medido em outubro, no fim do período seco, e o clone N (maior valor), em fevereiro, em pleno período chuvoso. A confirmação da diferença entre clones dependeria de mais campanhas, dentro da mesma idade, possibilitando tal comparação.

Pela Tabela 11, e Figuras 5 e 6, é evidenciado que as taxas fotossintéticas alcançadas, tanto na posição 2 quanto na posição 3, foram menores para todos os clones aos 36 meses. Comparando-se as médias para as duas campanhas (Tabela 13), constata-se a redução de 21% e 27% entre as campanhas, nas posições 2 e 3, respectivamente (figura 7).

Tabela 13 - Diferença significativa da fotossíntese máxima ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) entre as idades 16 e 36 meses, para as posições 2 e 3 da copa. Valores seguidos da mesma letra, por posição, não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan ($P=0,05$)

| Posição | Idade | A_{max} |
|---------|-------|--------------------------------------|
| - | meses | $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ |
| 2 | 16 | 29,4 a |
| | 36 | 23,2 b |
| 3 | 16 | 29,1 a |
| | 36 | 21,2 b |

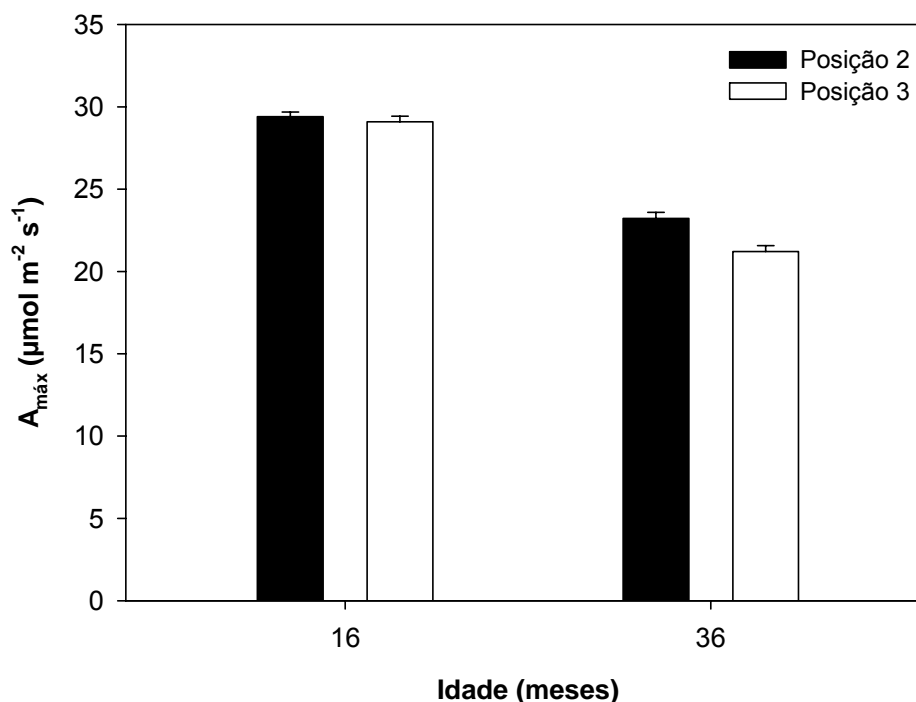


Figura 7 – Fotossíntese máxima (A_{max}) nas idades 16 e 36 meses para as posições 2 e 3 da copa. As barras representam o desvio padrão da média ($n=84$)

A queda de fotossíntese máxima média de todos os clones, de $29 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, para $22 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Figura 7) é altamente consistente, pois ocorreu para todos os materiais genéticos, e nas duas posições (Figuras 5 e 6). Este fato está coerente com resultados de menores taxas fotossintéticas em idades mais avançadas, devido a maiores limitações hídricas, nutricionais ou lumínicas (YODER et al., 1994; GOWER, 1996; O'GRADY et al., 2008).

Os resultados mostraram que efetivamente as copas aos 16 meses (9 metros de altura) e 36 meses (20 metros de altura) (Tabela 6) são distintas, com menores teores de N nas folhas, e folhas mais coriáceas (menor AFE), aos 36 meses, o que pode estar ligado à queda da fotossíntese máxima. O nitrogênio comumente possui uma relação positiva com a fotossíntese (NIINEMETS et al., 2006; WARREN; ADAMS, 2001), por fazer parte das enzimas que participam dos processos fotossintéticos, notadamente a Rubisco (ONODA et al., 2004); e uma alta AFE maximiza a captura de luz e a assimilação de CO_2 (FIELD et al., 1983). Assim, embora não tenha ocorrido relação significativa entre fotossíntese máxima e teor de N nas folhas, dentro das idades ($P=0,54$ e $P=0,30$ para 16 e 36 meses, respectivamente), esta relação é significativa entre idades. No entanto, não pode ser interpretada como uma relação causa-efeito, pois os níveis de N são menores, mas ainda assim são considerados adequados nutricionalmente, e houve mudança na altura das copas (de 9 para 20 metros), morfologia das folhas, e provavelmente no ambiente microclimático (GUEHL; AUSSENAC, 1987; SCHÄFER et al., 2001; ENGLAND; ATTIWILL, 2006; O'GRADY et al., 2008).

Assim, a análise da fotossíntese máxima, AFE e nitrogênio dos clones, nas duas idades, e posições da copa 2 e 3, evidenciou quão dinâmico é o dossel florestal em plantações clonais de *Eucalyptus*, com rápidas mudanças em sua estrutura da copa, morfologia das folhas, e fisiologia. E, tomando-se em conjunto, as duas idades e duas posições superiores da copa, não houve diferença estatística entre os clones ($P=0,37$) e os valores médios de fotossíntese máxima foram elevados, na faixa de $24,4$ a $27,0 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

4.5 Fotossíntese, condutância estomática e transpiração

As Figuras 8 e 9 mostram a variação do DPV ao longo dos dias de medição aos 16 e aos 36 meses.

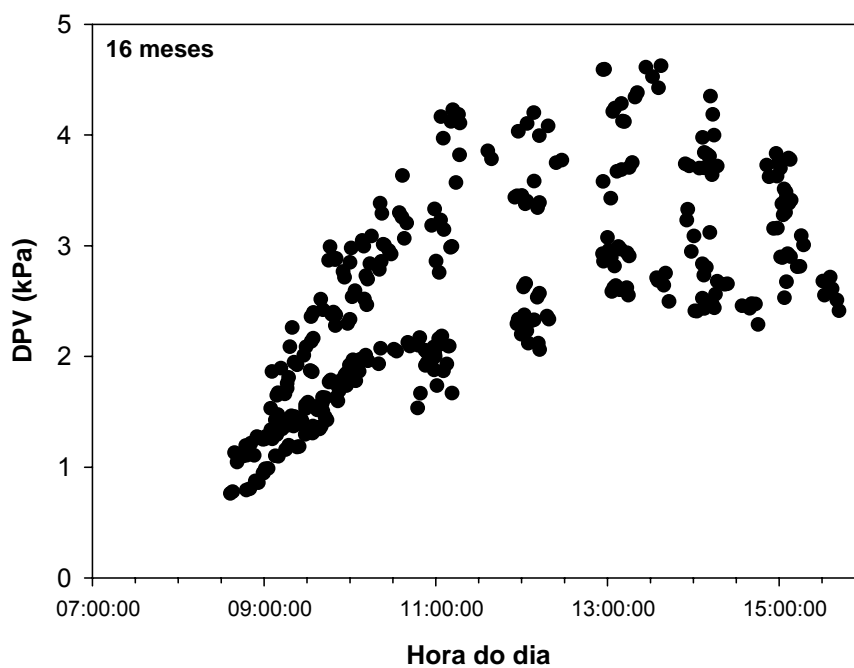


Figura 8 – Déficit de Pressão de Vapor (DPV) ao longo do dia para os dias de medição aos 16 meses

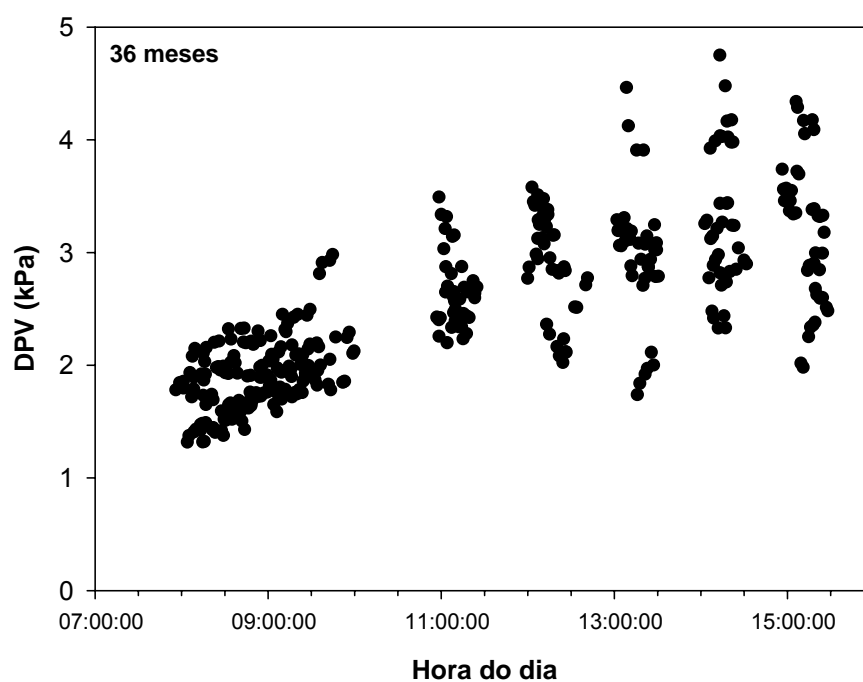


Figura 9 – Déficit de Pressão de Vapor (DPV) ao longo do dia para os dias de medição aos 36 meses

Nota-se assim, que em todos os dias houve um aumento no DPV do período da manhã para o período da tarde, e que as magnitudes entre as campanhas foram semelhantes. No entanto, tomando-se cada dia isoladamente, nota-se que houve dias que atingiram maiores valores de DPV do que outros, fato este que requereu o uso do DPV como covariável nas análises para adequado ajuste e comparação da fotossíntese (A), condutância estomática (g_s) e transpiração (E), médias ao longo do dia.

A Tabela 14 mostra os valores de fotossíntese média diária, por clone, aos 16 e 36 meses. Nota-se que houve uma variação de 42% entre as fotossínteses dos clones na primeira campanha (entre 18,9 e 26,8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), com média geral de 23,1 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 80% do valor médio de A_{max} aos 16 meses.

Já aos 36 meses, a variação foi de 66% (13,4 a 22,3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), com média de 18,2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, também, 80% do valor médio de A_{max} aos 36 meses.

Tabela 14 - Fotossíntese média diária ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) corrigida para efeito do DPV nas idades 16 e 36 meses, para os 7 clones, em ordem decrescente. Valores seguidos da mesma letra, por idade, não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey ($P=0,05$)

| Fotossíntese (A) ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) | | | |
|---|-----------------|--------------|-----------------|
| Clone | 16 meses | Clone | 36 meses |
| E | 26,8 a | I | 22,3 a |
| C | 25,1 ab | C | 21,5 a |
| I | 24,2 ab | V | 20,7 a |
| N | 23,8 b | N | 18,5 b |
| A | 22,6 b | E | 15,4 c |
| B | 19,6 c | B | 15,3 c |
| V | 18,9 c | A | 13,4 d |

Novamente, constata-se que todos os materiais genéticos possuíram, ao longo do dia, na primeira campanha, elevados valores de fotossíntese, comparativamente a outras espécies arbóreas (LARCHER, 2006). No entanto, na segunda campanha, os clones A, B e E apresentaram valores menores, o que pode já ser um indicativo da

maior sensibilidade destes clones ao DPV. No entanto, o fato de terem sido amostrados em apenas 1 dia, não possibilita certeza nesta afirmativa, a despeito da significância do teste. Para isso haveria necessidade de mais repetições (campanhas) dentro desta idade.

Embora haja um certo grau de correlação entre a fotossíntese máxima e a fotossíntese média diária aos 36 meses, ela é inexistente aos 16 meses, como mostra a Figura 10. Este fato já pode ser advindo das diferenças de respostas ao DPV existentes entre os clones, dado suas distintas origens genéticas, ressaltando-se a necessidade de se mensurar não só a fotossíntese máxima, mas também seu comportamento ao longo do dia, e das estações do ano, para caracterizar por completo um material genético (MIELKE, 1997; TATAGIBA, 2007).

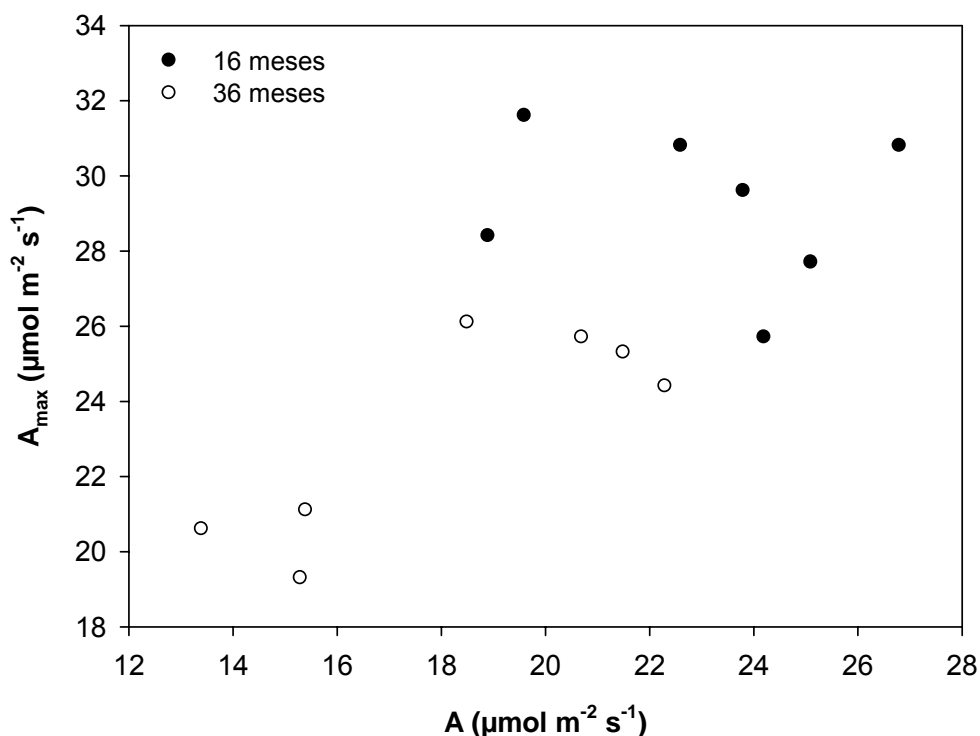


Figura 10 – Relação entre fotossíntese máxima (A_{max}) e fotossíntese corrigida para efeito do DPV (A), nas idades 16 e 36 meses

De uma maneira geral, todos os clones tiveram suas taxas fotossintéticas reduzidas com a idade (Tabela 14). Comparando-se as médias de todos os clones, esta redução foi significativa, com a fotossíntese aos 36 meses atingindo apenas 78% da

fotossíntese aos 16 meses (Tabela 17), confirmando a mesma tendência da fotossíntese máxima (Tabela 13). Resultados similares foram encontrados por BARNARD; RYAN (2003), em que a fotossíntese da copa das árvores mais velhas correspondeu a 74% da fotossíntese das árvores mais novas.

A Tabela 15 apresenta os valores de condutância estomática para cada clone, nas idades 16 e 36 meses.

Tabela 15 - Condutância estomática ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) corrigida para efeito do DPV nas idades 16 e 36 meses, para os 7 clones, em ordem decrescente. Valores seguidos da mesma letra, por idade, não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey ($P=0,05$)

| Condutância (g_s) ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) | | | |
|--|-----------------|--------------|-----------------|
| Clone | 16 meses | Clone | 36 meses |
| E | 0,55 a | E | 0,35 a |
| A | 0,49 ab | I | 0,34 a |
| N | 0,43 b | V | 0,31 ab |
| I | 0,43 b | C | 0,27 b |
| B | 0,36 bc | N | 0,25 b |
| C | 0,33 bc | B | 0,16 c |
| V | 0,28 c | A | 0,14 c |

Nota-se a variação de 96% na condutância estomática entre os clones na primeira campanha. O maior valor ($0,55 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) foi encontrado para o clone E, o qual também obteve a maior fotossíntese diária (Tabela 14). O menor valor pertenceu ao clone V ($0,28 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), o qual também apresentou um dos menores valores de A (Tabela 14). Esta tendência entre condutância e fotossíntese é significativa ao relacionarmos todos os clones ($r^2=0,72$, $P<0,001$). Estes resultados confirmam a relação entre A e g_s , já demonstrada por vários autores (GRANTZ, 1990; DAI et al., 1992), destacando a alta sensibilidade destes clones comerciais de alta produção às condições de estresse hídrico (GUEHL; AUSSÉNAC, 1987; SHIRKE; PATHRE, 2004).

Aos 36 meses, a variação de valores de g_s entre os clones foi maior (150%), havendo novamente uma relação positiva e significativa entre condutância estomática e fotossíntese ($r^2=0,60$, $P<0,001$). A média de g_s na segunda campanha foi de $0,26 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Tabela 15), sendo 60% da condutância estomática na primeira campanha ($0,41 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), evidenciando uma copa mais conservadora no uso de água, levando a menores magnitudes de fotossíntese (Tabela 17) (PEARCY; PFTISCH, 1991). As causas destas mudanças fisiológicas devem estar relacionadas à grande mudança da altura e estrutura da copa, morfologia das folhas e sua nutrição, e condições microclimáticas (GUEHL; AUSSENAC, 1987; SCHÄFER et al., 2001; ENGLAND; ATTIWILL, 2006).

A Tabela 16 apresenta os valores de transpiração média diária para cada clone, aos 16 e 36 meses.

Tabela 16 - Transpiração ($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) corrigida para efeito do DPV nas idades 16 e 36 meses, para os 7 clones, em ordem decrescente. Valores seguidos da mesma letra, por idade, não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey ($P=0,05$)

| Transpiração (E) ($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) | | | |
|--|-----------------|--------------|-----------------|
| Clone | 16 meses | Clone | 36 meses |
| E | 12,64 a | I | 8,33 a |
| I | 11,23 a | E | 8,17 a |
| A | 10,55 a | V | 7,66 ab |
| N | 10,23 a | C | 6,57 b |
| C | 7,08 b | N | 5,78 b |
| V | 6,64 b | B | 3,29 c |
| B | 6,54 b | A | 3,09 c |

Há uma variação de transpiração, entre os clones, de 93% e 170% na primeira e na segunda campanha, respectivamente, evidenciando que com o passar do tempo, os clones foram se tornando mais distintos entre si, à semelhança da fotossíntese e condutância estomática. Assim, uma análise precoce de características ecofisiológicas dos clones pode não ser adequada para avaliar o seu comportamento ao longo de todo

o ciclo (INOUE et al., 1998; GINDABA et al., 2004; SUSILUOTO; BERNINGER, 2007; THOMAS et al., 2007).

Em ambas idades, há correlação significativa entre fotossíntese e transpiração ($r^2=0,44$ e $r^2=0,40$, $P<0,001$) evidenciando a relação entre fotossíntese e transpiração através da condutância estomática (MACHADO; LAGÔA, 1994). Assim, as taxas transpiratórias aos 36 meses, são apenas 66% das de 16 meses (Tabela 17). Estes resultados, considerando que, em geral, há uma redução do índice de área foliar (m^2 de folha por m^2 de solo), entre 16 e 36 meses (ALMEIDA et al., 2004) destaca claramente a grande demanda hídrica dos clones nas idades mais jovens, estando portanto sujeitos a maiores estresses hídricos, por possuírem também menor sistema radicular (STAPE et al., 2004; LIMA et al., 2003; TATAGIBA et al., 2007).

Tabela 17 - Diferença significativa da fotossíntese ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), condutância estomática ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e transpiração ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), corrigidas para efeito do DPV, entre as idades 16 e 36 meses. Valores seguidos da mesma letra, por clone, não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey ($P=0,05$)

| Idade | Fotossíntese | Condutância | Transpiração |
|--------------|--------------------------------------|-----------------------------------|------------------------------------|
| meses | $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ |
| 16 | 23,1 a | 0,41 a | 9,3 a |
| 36 | 18,2 b | 0,26 b | 6,1 b |

Assim, os resultados do acompanhamento do padrão diário da fotossíntese, condutância estomática e transpiração, para os 7 clones comerciais, apontam para elevada demanda hídrica na fase jovem, com altos valores de condutância e fotossíntese, e maiores semelhanças entre materiais. Com a idade, as taxas caem, pela mudança da copa e estrutura da árvore, e há maior variabilidade de comportamento entre os materiais, o que já deve estar expressando suas distinções genéticas. Assim, o conhecimento da ecofisiologia dos clones pressupõe a realização de campanhas ao longo de seu ciclo.

4.6 Resposta da condutância estomática em relação ao DPV

As Figuras 11 a 17 mostram a resposta da condutância estomática em relação ao DPV nas duas idades, para cada clone.

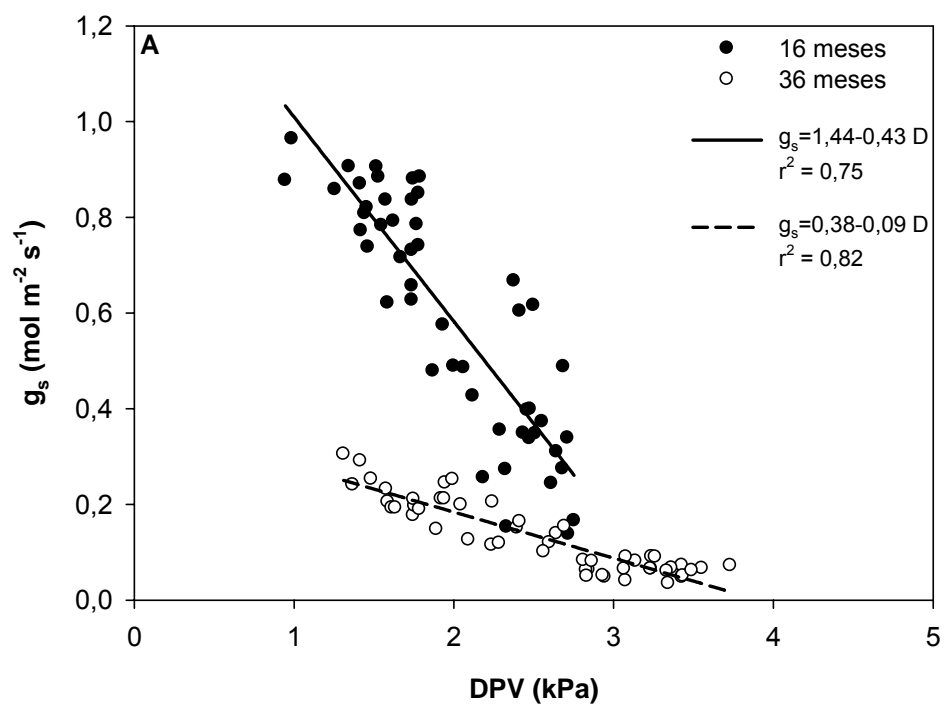


Figura 11 – Regressão linear, relacionando a condutância estomática (g_s) com o Déficit de Pressão de Vapor (DPV) para o clone A, nas idades 16 e 36 meses

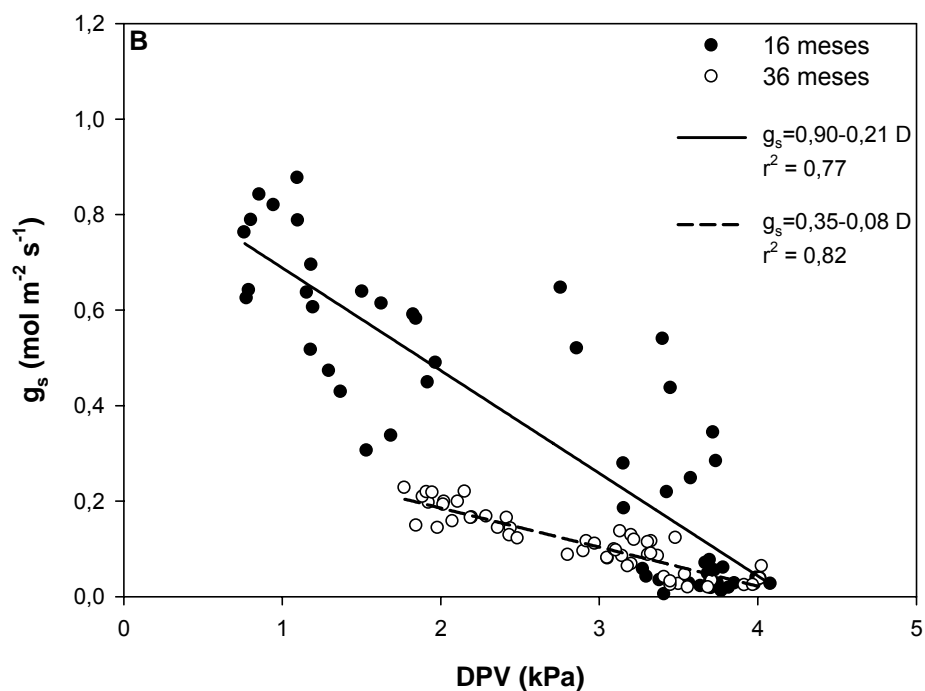


Figura 12 – Regressão linear, relacionando a condutância estomática (g_s) com o Déficit de Pressão de Vapor (DPV) para o clone B, nas idades 16 e 36 meses

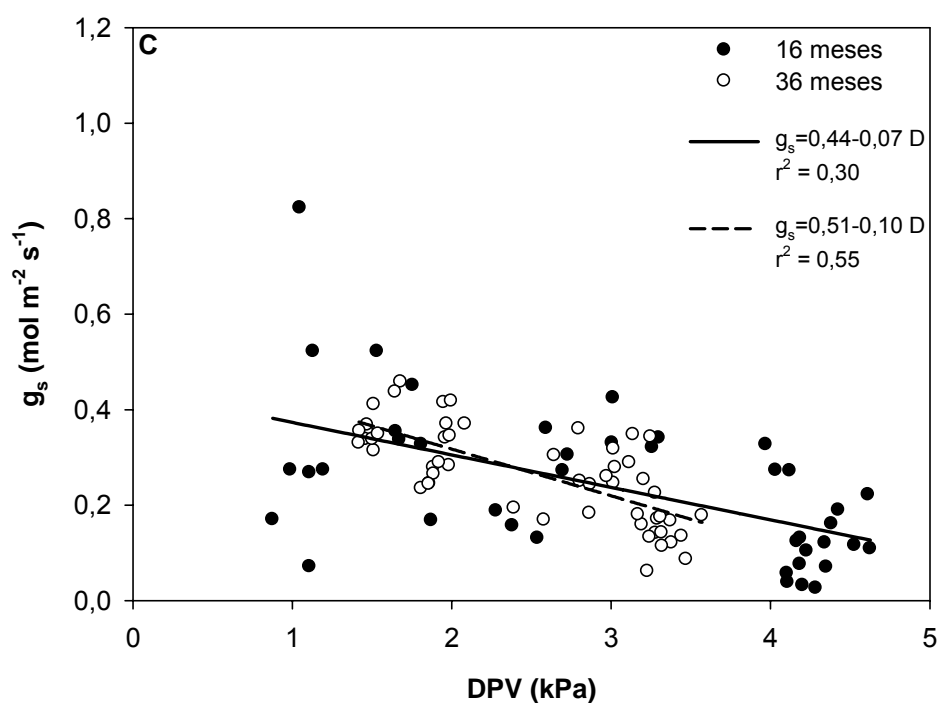


Figura 13 – Regressão linear, relacionando a condutância estomática (g_s) com o Déficit de Pressão de Vapor (DPV) para o clone C, nas idades 16 e 36 meses

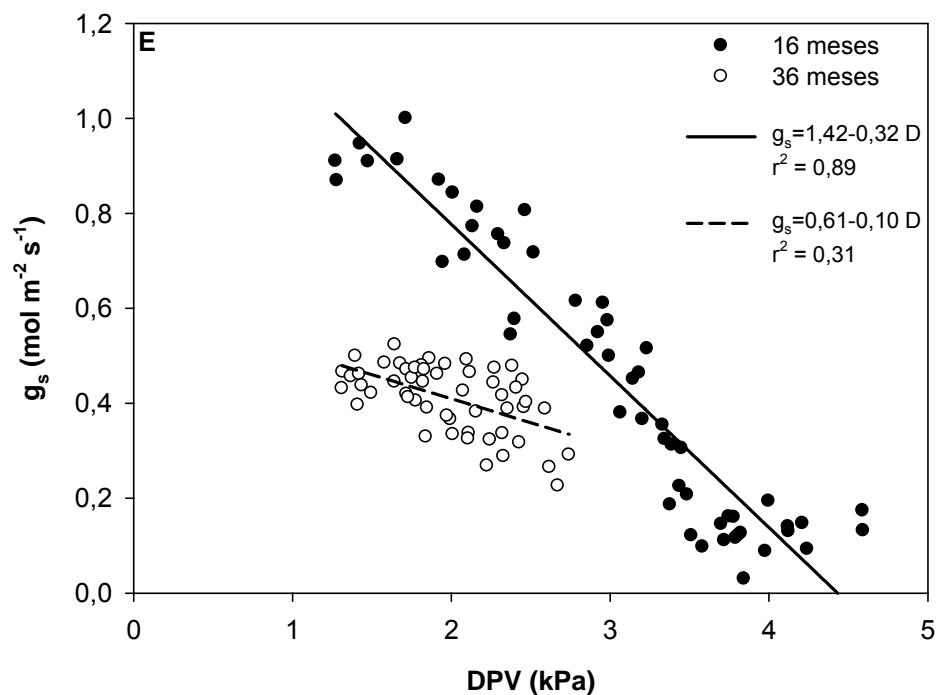


Figura 14 – Regressão linear, relacionando a condutância estomática (g_s) com o Déficit de Pressão de Vapor (DPV) para o clone E, nas idades 16 e 36 meses

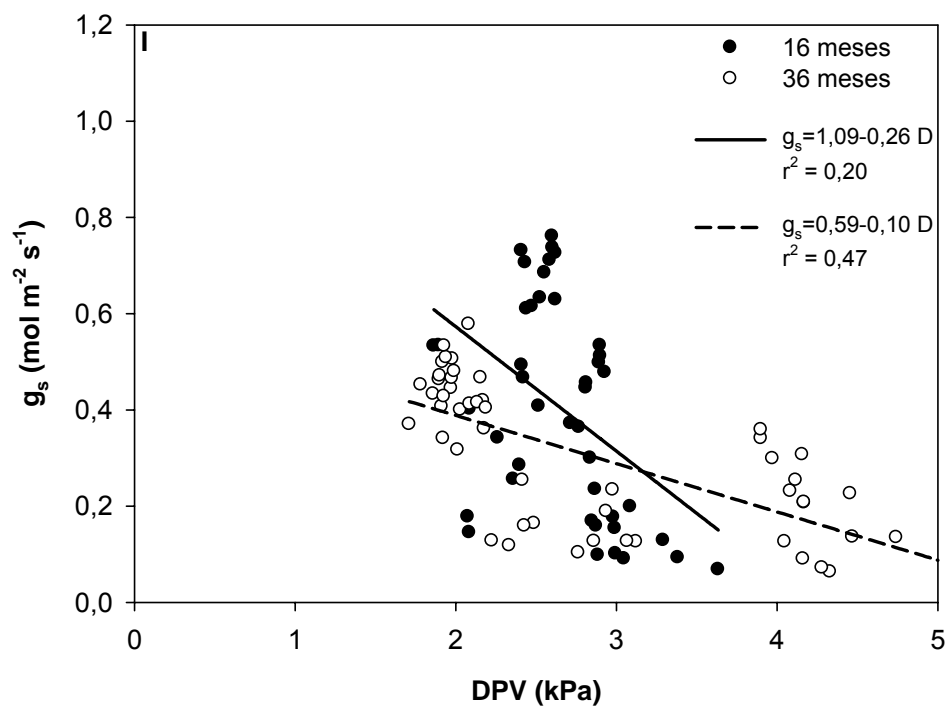


Figura 15 – Regressão linear, relacionando a condutância estomática (g_s) com o Déficit de Pressão de Vapor (DPV) para o clone I, nas idades 16 e 36 meses

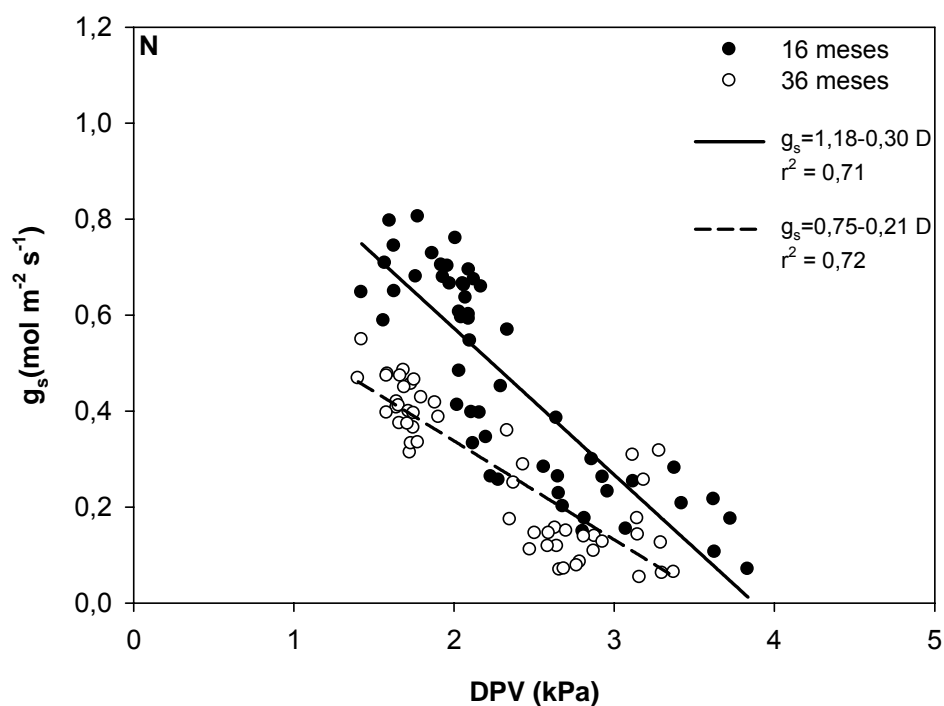


Figura 16 – Regressão linear, relacionando a condutância estomática (g_s) com o Déficit de Pressão de Vapor (DPV) para o clone N, nas idades 16 e 36 meses

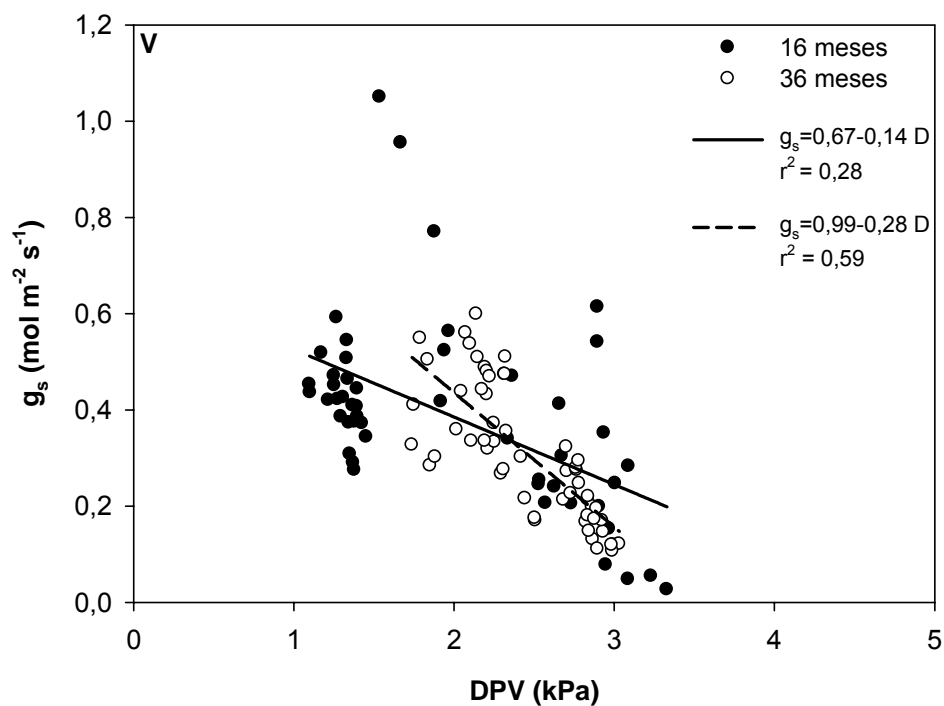


Figura 17 – Regressão linear, relacionando a condutância estomática (g_s) com o Déficit de Pressão de Vapor (DPV) para o clone V, nas idades 16 e 36 meses

Em todas as figuras, observa-se que a condutância estomática (g_s) se reduz com o aumento do DPV ao longo do dia, em todos os clones, e em ambas as campanhas. Este comportamento geral é sintetizado nas Figuras 18 e 19.

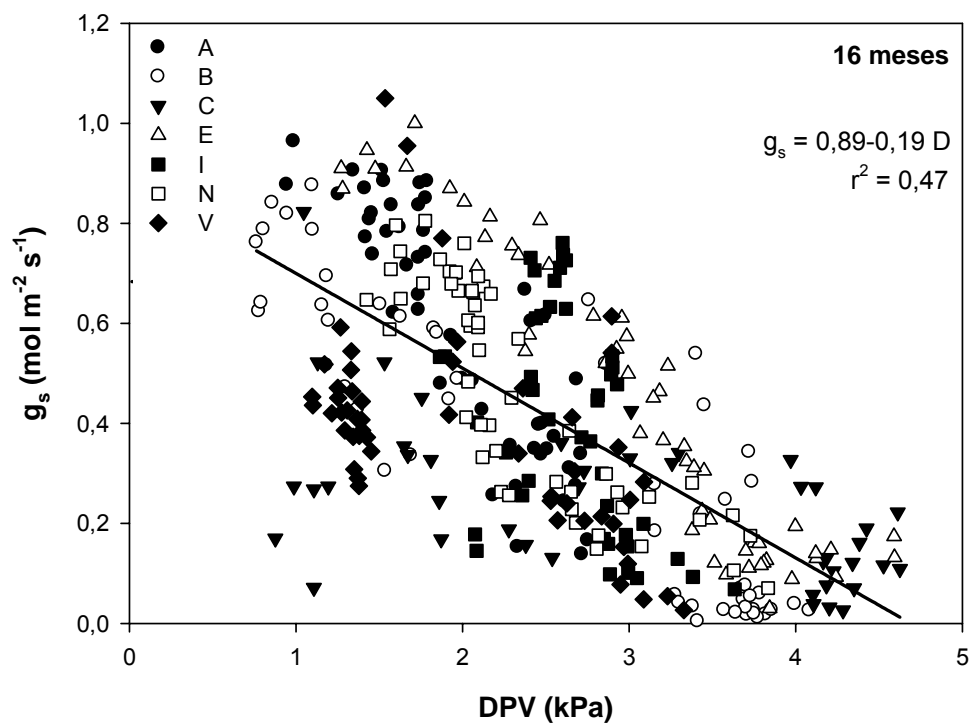


Figura 18 – Representação gráfica da relação entre condutância estomática (g_s) e Déficit de Pressão de Vapor (DPV), para os 7 clones, aos 16 meses

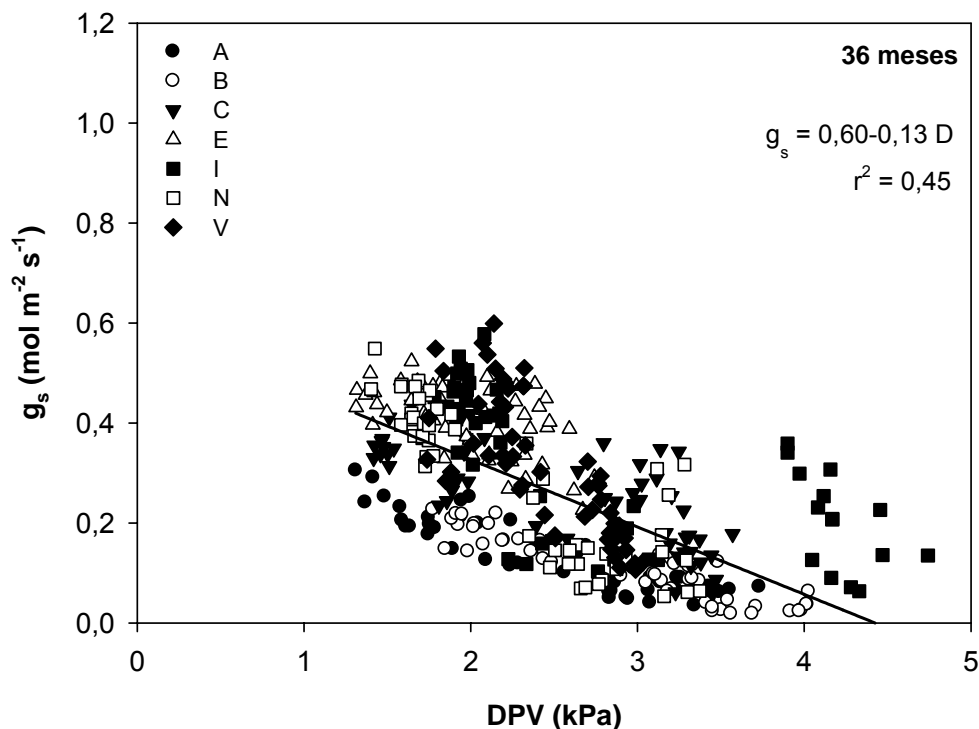


Figura 19 – Representação gráfica da relação entre condutância estomática (g_s) e Déficit de Pressão de Vapor (DPV), para os 7 clones, aos 36 meses

A queda da condutância estomática com o aumento do DPV é comportamento conhecido e essencial para a sobrevivência das plantas, mantendo seu status hídrico (SCHULZE; HALL, 1982).

O que se destaca nos resultados observados, aos 16 meses, é que apesar dos materiais clonais terem alta condutância estomática, possibilitando altas taxas de fotossíntese, eles reduziram sua condutância a um valor mínimo, com exceção do clone C, quando o DPV estava entre 3,5 e 4,5 kPa (Figuras 11 a 17). Lima et al. (2003) também observaram queda linear de g_s para espécies de *Eucalyptus* frente ao DPV. Estes resultados evidenciam a necessidade de se conhecer o comportamento dos distintos materiais frente ao DPV, e verificar se comportamentos como o do clone C são efetivamente consistentes, replicáveis e herdáveis (POLTRI et al., 2003).

Pelas Figuras 11 a 19, nota-se que aos 36 meses, todos clones tiveram menores valores de condutância comparativamente aos 16 meses, como já abordado no item 4.5. Porém, nota-se que a magnitude da redução da g_s com DPV, o qual reflete a

sensibilidade das espécies ao DPV (OREN et al., 1999), é mais acentuada aos 16 meses, comparativamente aos 36 meses (inclinação da reta), com exceção novamente do clone C, e do clone V. Assim, em média, os 7 clones apresentaram aos 16 meses uma queda de aproximadamente $0,2 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ na condutância, para cada 1 kPa de aumento no DPV, e aos 36 meses a queda foi menor, de aproximadamente $0,1 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para cada 1 kPa de aumento do DPV (Figuras 18 e 19), podendo ser usados como valores gerais para parametrização de materiais clonais tropicais de *Eucalyptus*.

A Figura 20 mostra a relação entre a sensibilidade de g_s ao DPV (inclinação da reta) e seu intercepto (condutância estimada para DPV igual a zero), para cada clone, nas idades 16 e 36 meses.

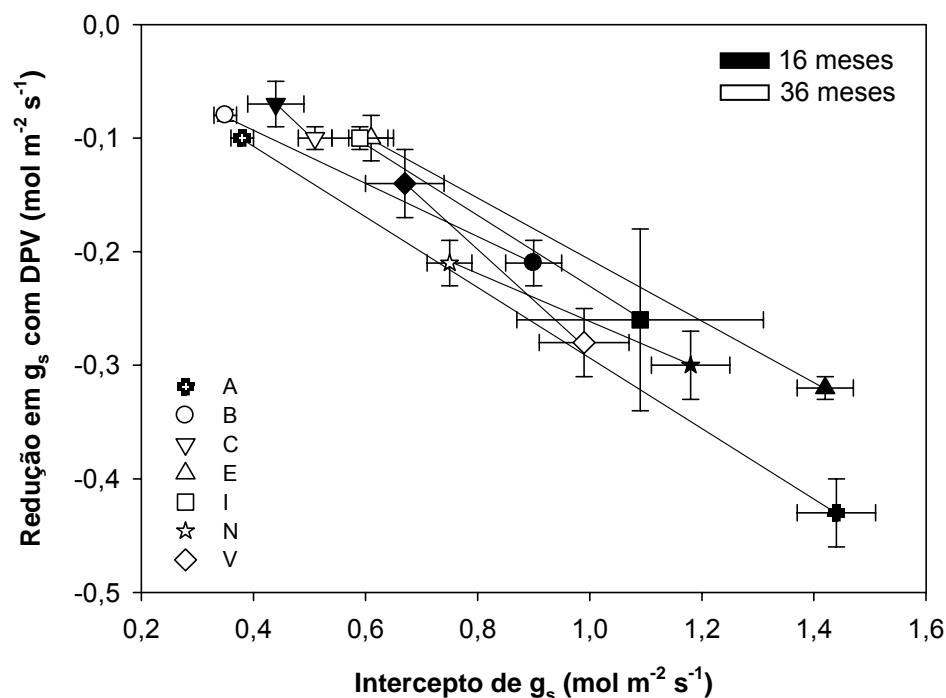


Figura 20 – Representação gráfica da relação entre a redução da condutância stomática (g_s) com o DPV, e seu intercepto. As linhas unem o mesmo clone, nas duas campanhas. As barras representam o desvio padrão da média (n=42 a 54)

Nota-se que, em geral, quanto maior a redução de g_s com o DPV (maior inclinação, valor mais negativo), maior seu intercepto, em ambas as campanhas. É comum observar que espécies com maiores g_s máximos (sob baixos valores de DPV) demonstram uma maior sensibilidade ao DPV (CUNNINGHAM, 2004; OREN et al.,

1999). Isso resulta do fato de que, independentemente da condutância máxima, os clones se assemelharam no DPV limite para completo fechamento estomático, e que se situa entre 3,5 e 4,5 kPa, em ambas idades (Figuras 18 e 19) (MIELKE, 1997).

Além disso, observa-se pela Figura 20, que a sensibilidade de g_s em relação ao DPV é menor aos 36 meses, exceto para os clones C e V (cujas sensibilidades foram maiores na primeira campanha). Este fato pode estar ligado ao fato de que quando as plantas são expostas a um estresse hídrico elas geralmente apresentam um menor g_s máximo e uma menor sensibilidade estomática com relação ao aumento do DPV, o que não constitui necessariamente uma adaptação ao estresse, mas sim uma resposta passiva a limitações hidráulicas (LUDLOW, 1980). Assim, novamente, maior número de campanhas, em condições de diferentes estatus hídrico do solo, e diferentes idades da floresta, se faz necessário para isolar o efeito da variabilidade genética possivelmente existente entre os clones (EMHART et al., 2007).

4.7 Resposta da fotossíntese em relação ao DPV

As Figuras 21 a 27 mostram a resposta da fotossíntese em relação ao DPV aos 16 e 36 meses, para cada clone.

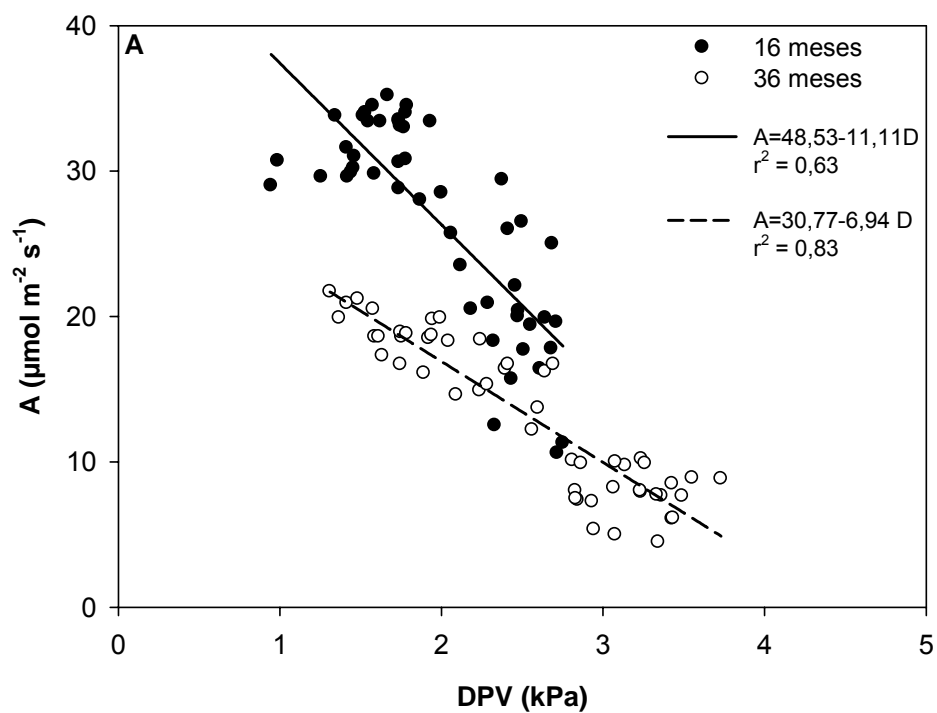


Figura 21 – Regressão linear, relacionando a fotossíntese (A) com o Déficit de Pressão de Vapor (DPV) para o clone A, nas idades 16 e 36 meses

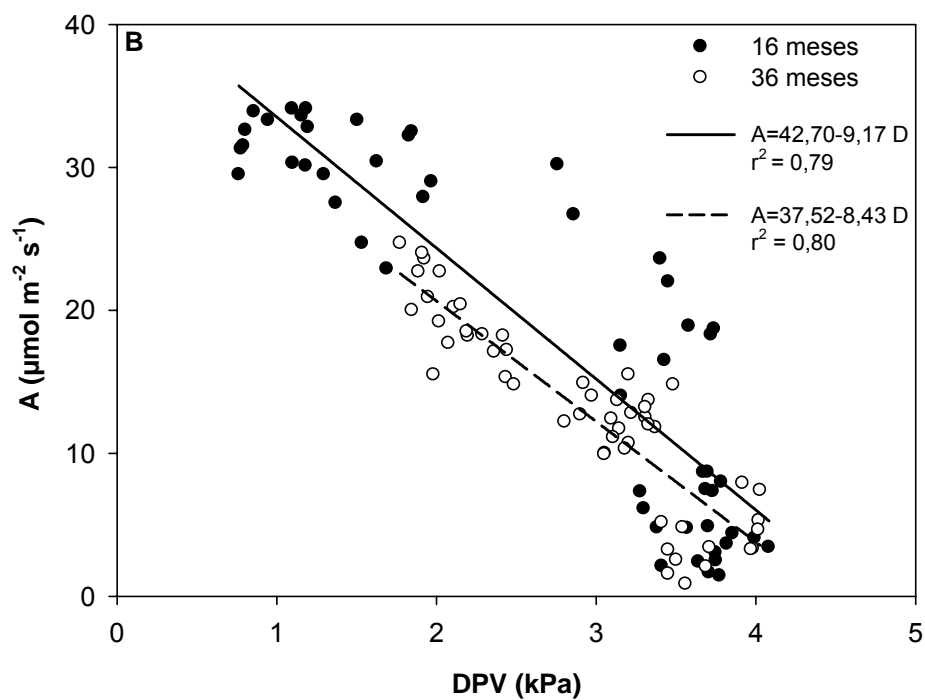


Figura 22 – Regressão linear, relacionando a fotossíntese (A) com o Déficit de Pressão de Vapor (DPV) para o clone B, nas idades 16 e 36 meses

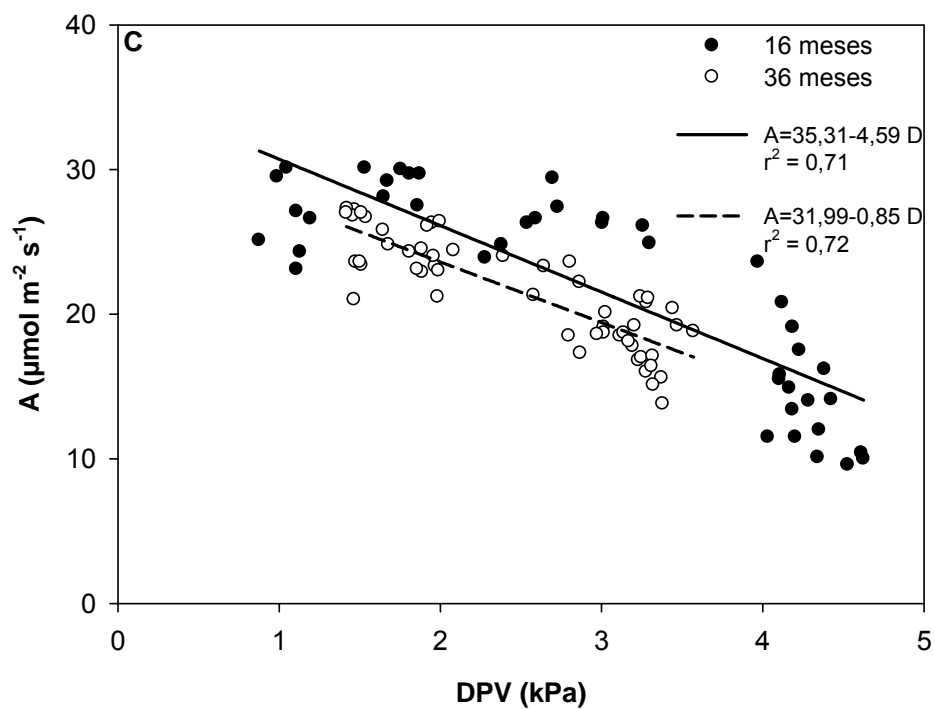


Figura 23 – Regressão linear, relacionando a fotossíntese (A) com o Déficit de Pressão de Vapor (DPV) para o clone C, nas idades 16 e 36 meses

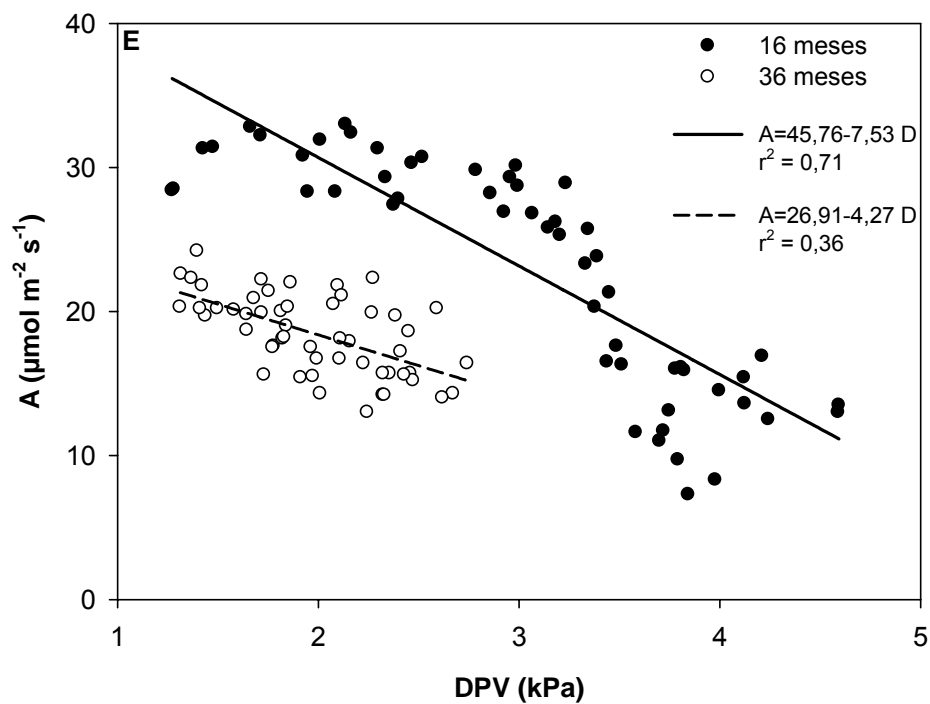


Figura 24 – Regressão linear, relacionando a fotossíntese (A) com o Déficit de Pressão de Vapor (DPV) para o clone E, nas idades 16 e 36 meses

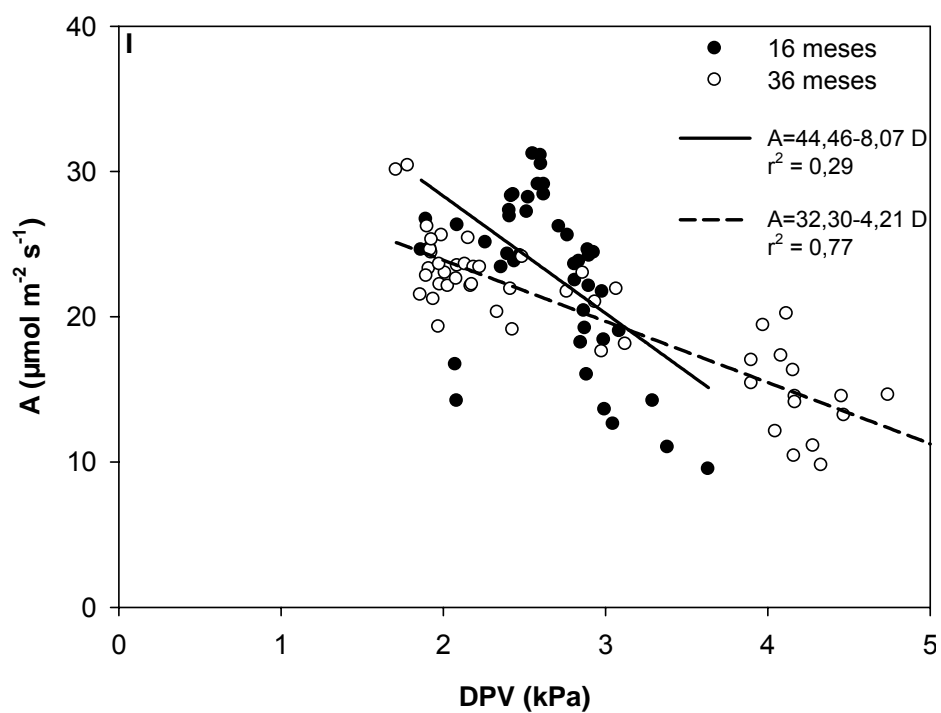


Figura 25 – Regressão linear, relacionando a fotossíntese (A) com o Déficit de Pressão de Vapor (DPV) para o clone I, nas idades 16 e 36 meses

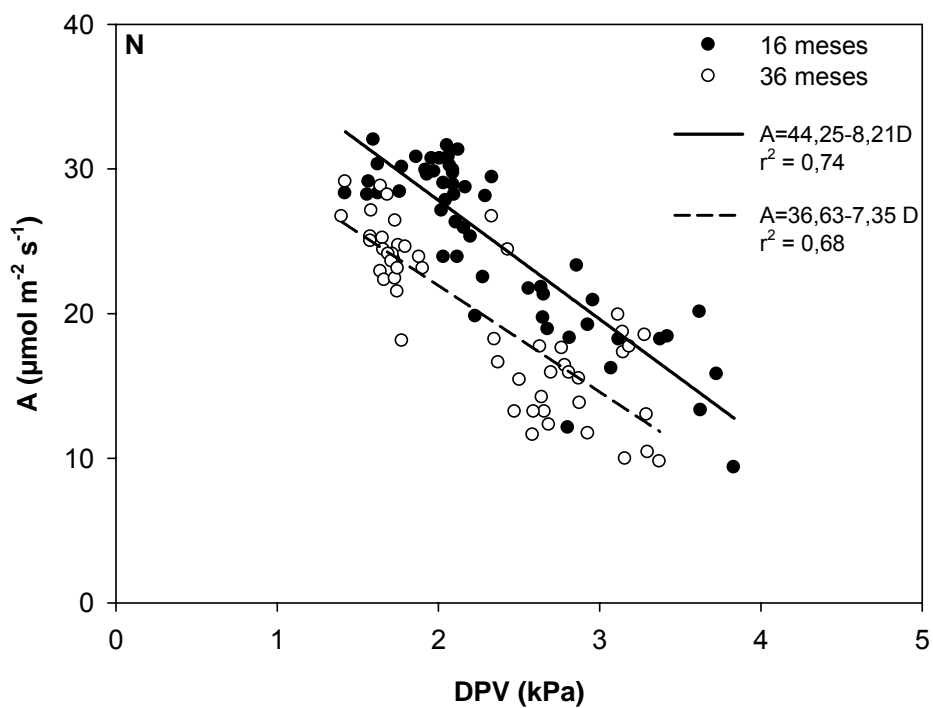


Figura 26 – Regressão linear, relacionando a fotossíntese (A) com o Déficit de Pressão de Vapor (DPV) para o clone N, nas idades 16 e 36 meses

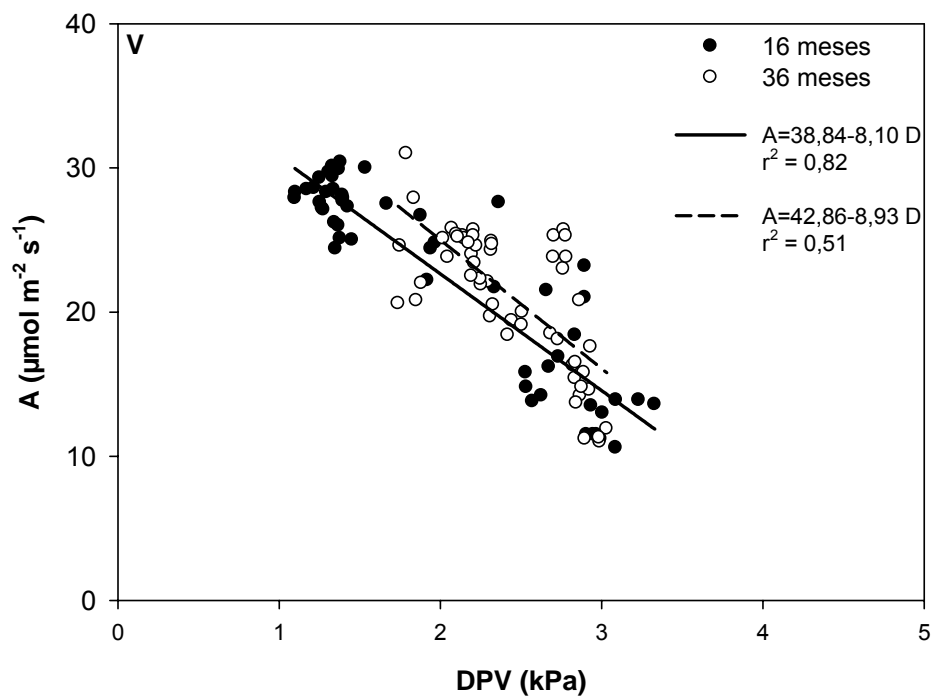


Figura 27 – Regressão linear, relacionando a fotossíntese (A) com o Déficit de Pressão de Vapor (DPV) para o clone V, nas idades 16 e 36 meses

Observa-se que as taxas fotossintéticas diminuíram com o aumento do DPV, ao longo do dia, para todos os clones, tanto na primeira como na segunda campanha. Este padrão é bem ilustrado pelas Figuras 28 e 29, nas quais fica notória a redução da fotossíntese entre as idades, conforme discutido no item 4.5.

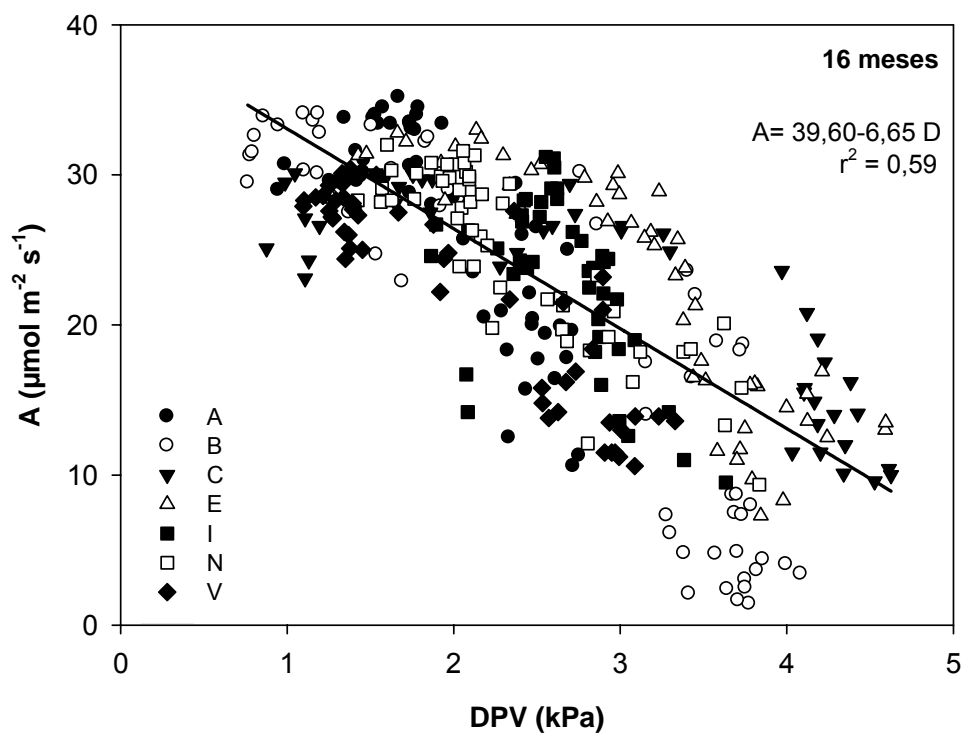


Figura 28 – Representação gráfica da relação entre fotossíntese (A) e Déficit de Pressão de Vapor (DPV), para os 7 clones, aos 16 meses

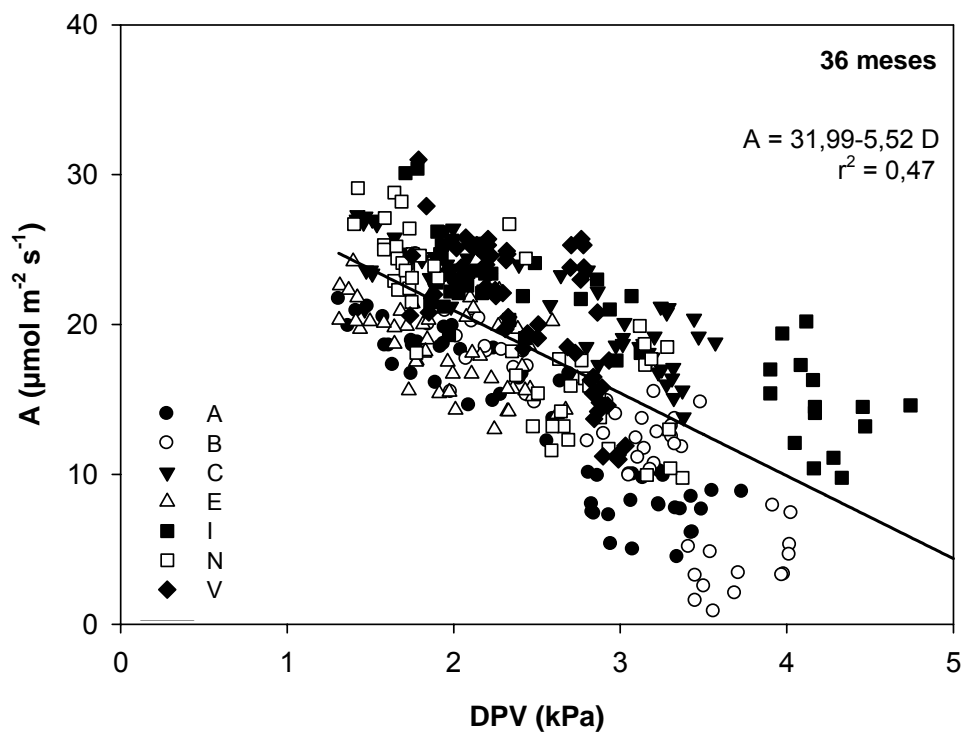


Figura 29 – Representação gráfica da relação entre fotossíntese (A) e Déficit de Pressão de Vapor (DPV), para os 7 clones, aos 36 meses

Assim, em média, os 7 clones apresentaram aos 16 meses uma queda de aproximadamente $7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ na fotossíntese, para cada 1 kPa de aumento no DPV, e aos 36 meses a queda foi menor, de aproximadamente $5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para cada 1 kPa de aumento do DPV (Figuras 28 e 29), podendo ser usados como valores gerais para parametrização de materiais clonais tropicais de *Eucalyptus*.

Sabendo-se que a fotossíntese é dependente da condutância estomática (DAI et al., 1992), uma redução de g_s com o DPV (Figuras 18 e 19) leva às reduções de fotossíntese obtidas (Figuras 21 a 29). Observa-se também que todos os clones tiveram o mesmo padrão de resposta da fotossíntese em relação ao DPV, uma queda linear, como mostrado por Guehl; Aussenac (1987).

A Figura 30 mostra a relação entre a sensibilidade da fotossíntese (inclinação das retas) e seu intercepto (fotossíntese para DPV igual a zero), para cada clone, nas idades 16 e 36 meses. Nota-se que, em geral, quanto maior a redução da fotossíntese com o DPV, maior seu intercepto, em ambas as campanhas, novamente evidenciando um limite de fotossíntese entre 4,0 e 4,5 kPa.

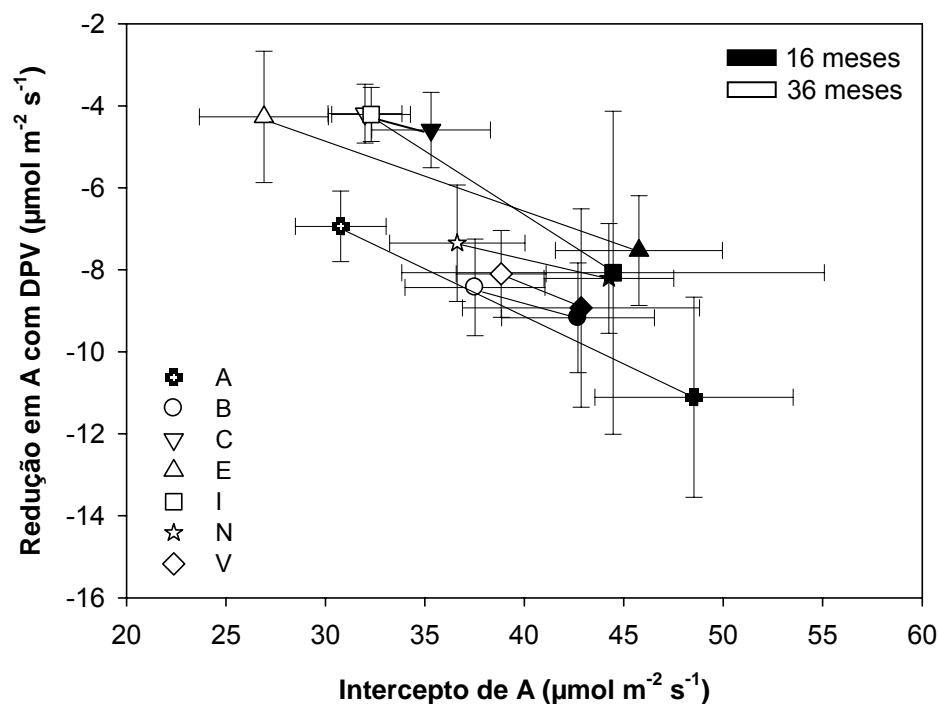


Figura 30 – Representação gráfica da relação entre a redução na fotossíntese (A) com o DPV, e seu intercepto. As barras representam o desvio padrão da média ($n=42$ a 54)

Observa-se também, pela Figura 30, que a sensibilidade da fotossíntese em relação ao DPV é menor aos 36 meses. Os interceptos, que representam uma estimativa de uma fotossíntese para DPV igual a zero, são elevados, e estão entre 42 e 48 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ aos 16 meses, exceto para o clone C, e entre 27 e 37 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ aos 36 meses, sendo consistentes com materiais clonais de alta produtividade, e com os A_{max} observados (TATAGIBA et al., 2007).

Os resultados obtidos com a variação da fotossíntese são em termos de interpretação similares aos apresentados no item 4.6 para a condutância estomática, embora aspectos de nutrição das folhas, e seu microclima possam afetar as respostas da fotossíntese (WARREN; ADAMS, 2001; HARI; MAKELA, 2003).

4.8 Relação entre fotossíntese e transpiração

As Figuras 31 a 37 apresentam a relação entre a fotossíntese (A) e a transpiração (E) para cada clone, nas idades 16 e 36 meses; e as Figuras 38 e 39 contemplam todos os clones, por idade.

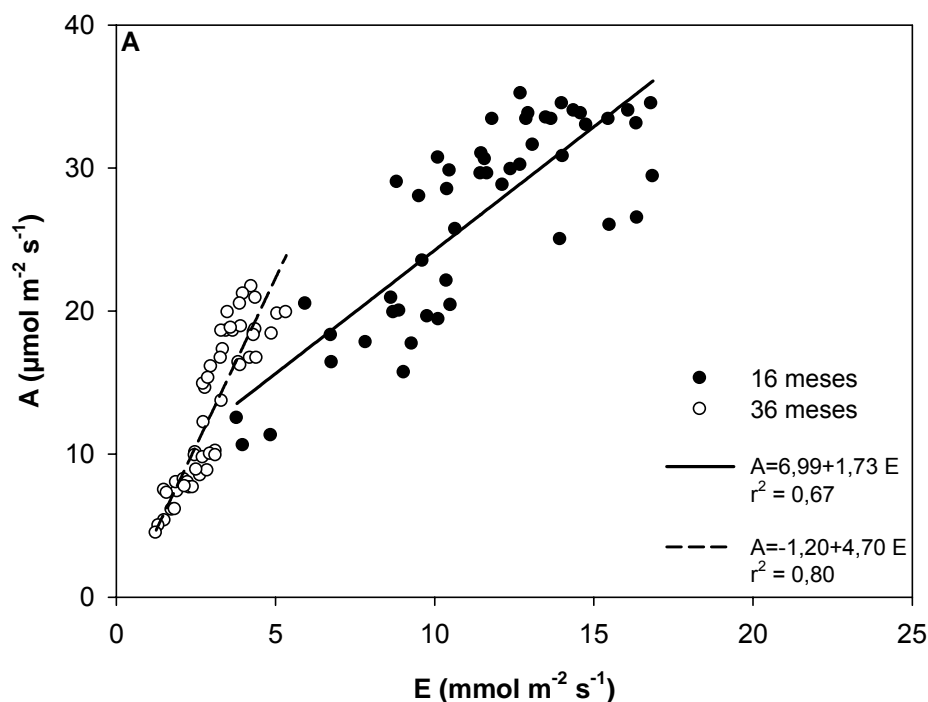


Figura 31 – Regressão linear, relacionando a fotossíntese (A) com a transpiração (E) para o clone A, nas idades 16 e 36 meses

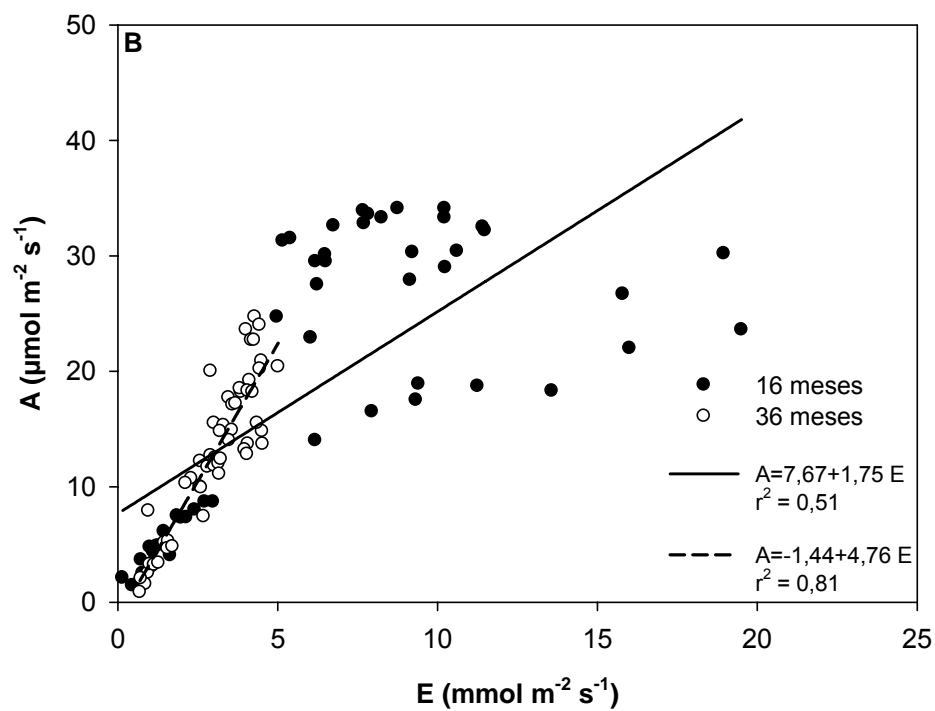


Figura 32 – Regressão linear, relacionando a fotossíntese (A) com a transpiração (E) para o clone B, nas idades 16 e 36 meses

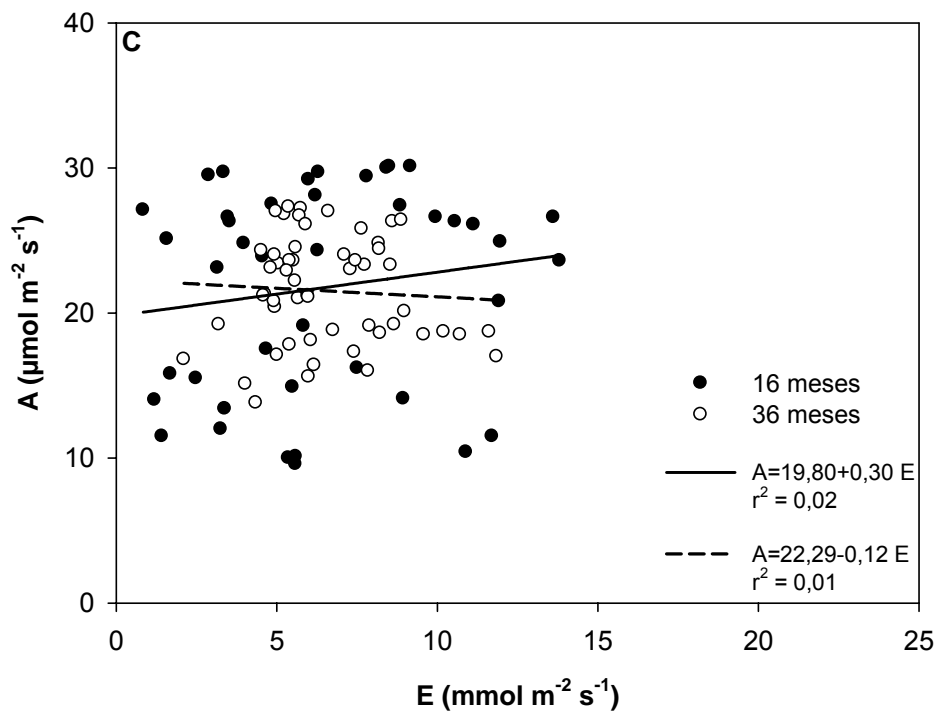


Figura 33 – Regressão linear, relacionando a fotossíntese (A) com a transpiração (E) para o clone C, nas idades 16 e 36 meses

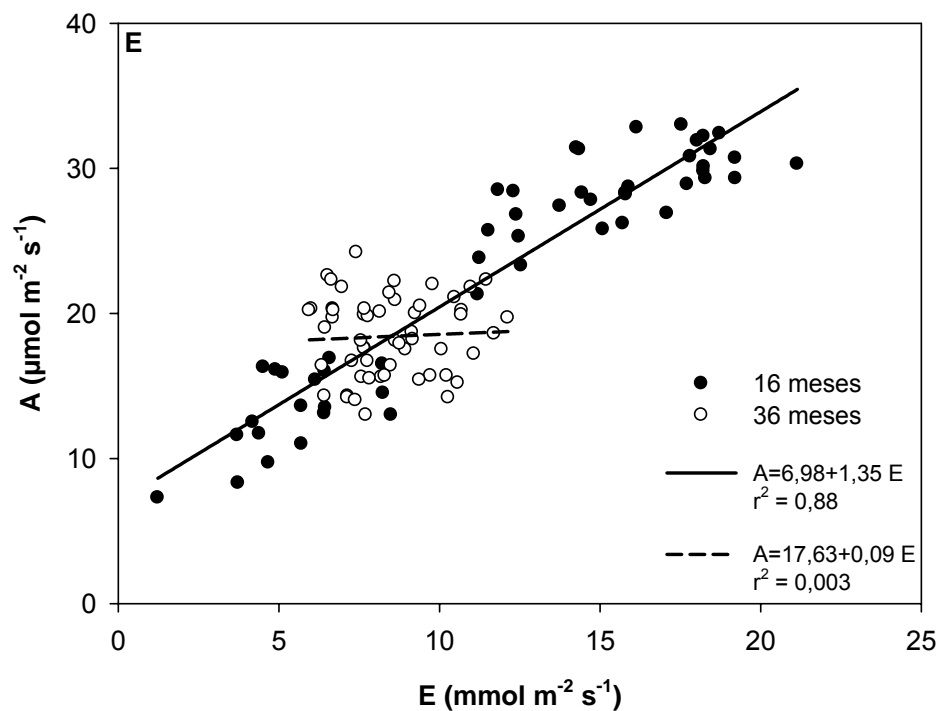


Figura 34 – Regressão linear, relacionando a fotossíntese (A) com a transpiração (E) para o clone E, nas idades 16 e 36 meses

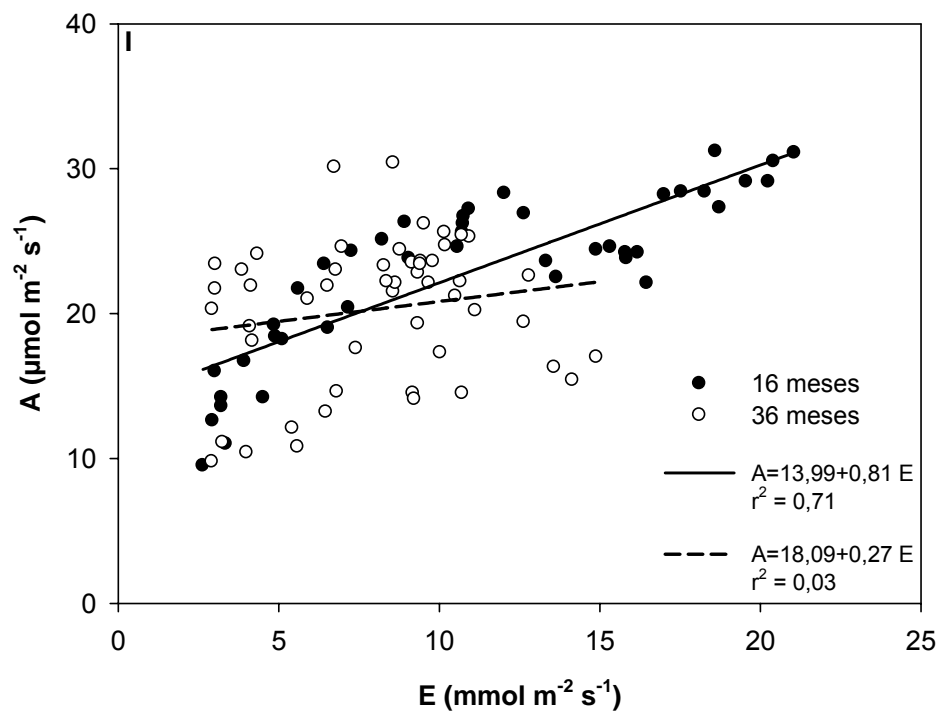


Figura 35 – Regressão linear, relacionando a fotossíntese (A) com a transpiração (E) para o clone I, nas idades 16 e 36 meses

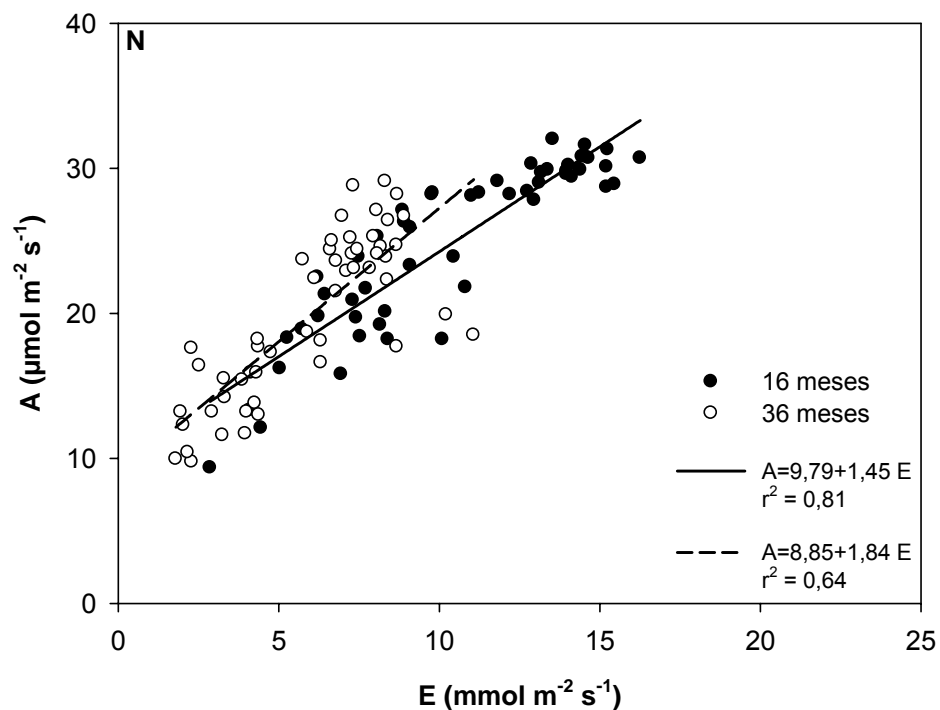


Figura 36 – Regressão linear, relacionando a fotossíntese (A) com a transpiração (E) para o clone N, nas idades 16 e 36 meses

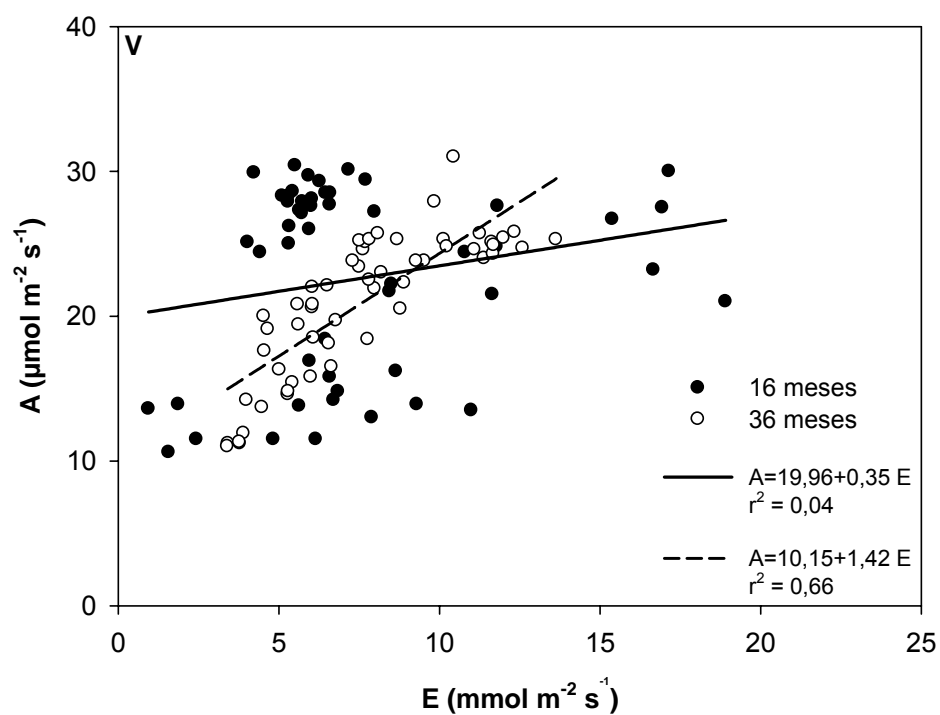


Figura 37 – Regressão linear, relacionando a fotossíntese (A) com a transpiração (E) para o clone V, nas idades 16 e 36 meses

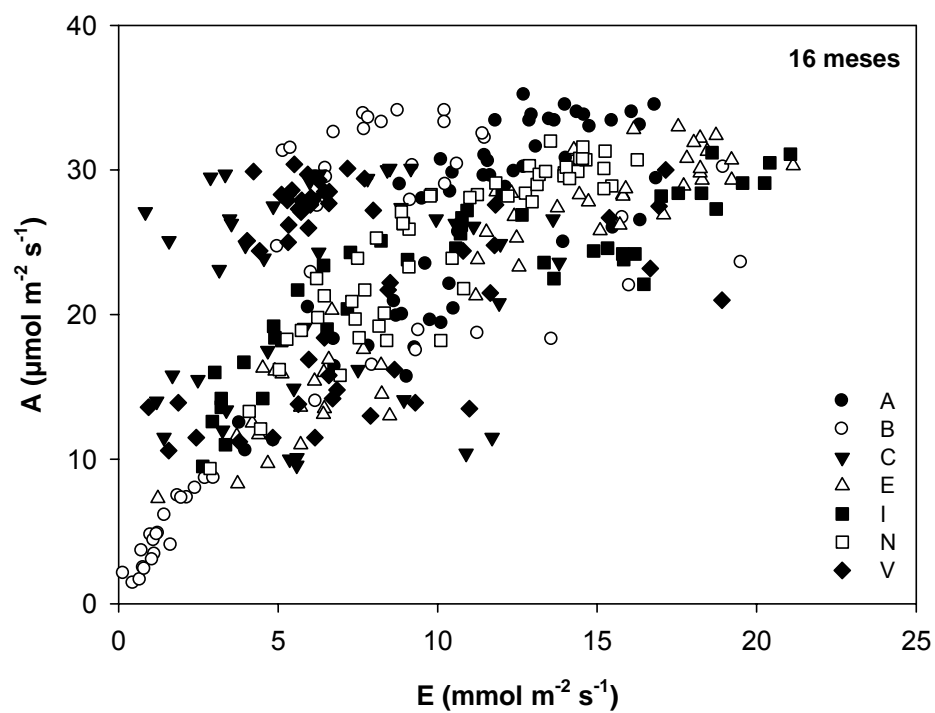


Figura 38 – Representação gráfica da relação entre fotossíntese (A) e transpiração (E), para os 7 clones, aos 16 meses

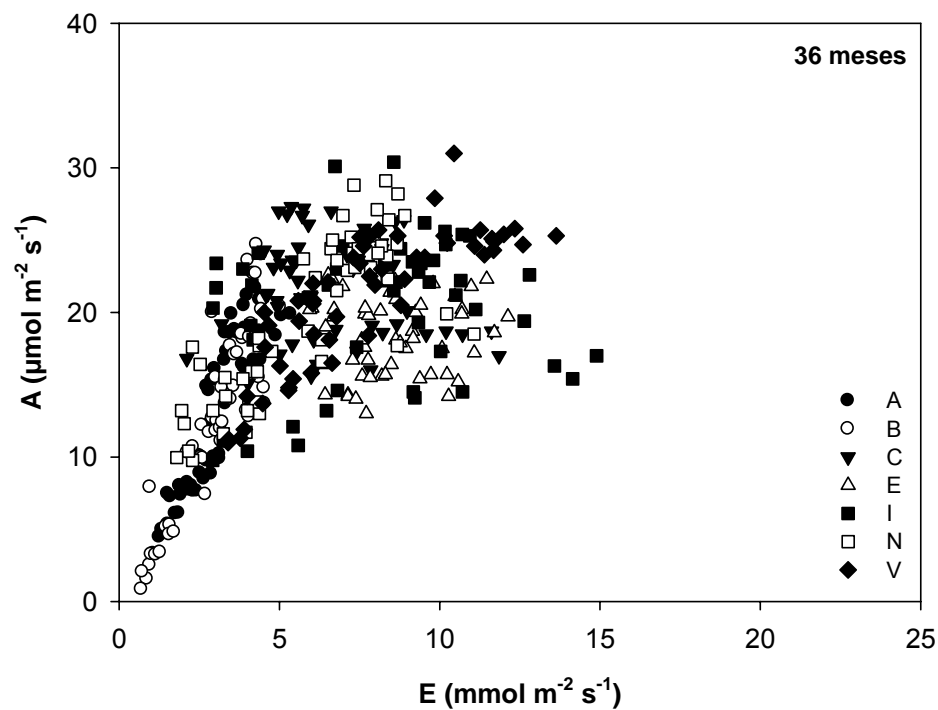


Figura 39 – Representação gráfica da relação entre fotossíntese (A) e transpiração (E), para os 7 clones, aos 36 meses

Quase a totalidade dos clones apresentou uma relação positiva e significativa entre a fotossíntese e a transpiração, exceto os clones C e V na primeira campanha, e os clones C, E e I na segunda campanha. O comportamento diferencial destes clones, e a nuvem de pontos observada nas Figuras 38 e 39, levam a conjecturar quanto da variabilidade na eficiência de uso da água (razão entre A e E) observada, que pode ser creditada à diferença genética dos materiais (LI, 2000). Assim, a busca de clones de alta produtividade, e alta eficiência de uso da água ainda é uma questão em aberto (CERNUSAK et al., 2007; RYAN et al., 2008), e os dados aqui apontam para uma possível variabilidade, que demandaria maior número de campanhas nos materiais mais promissores (PEARCY; PFTISCH, 1991).

4.9 Taxa máxima de carboxilação da Rubisco (V_{cmax}), Taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max}) e Utilização da triose fosfato (V_{TPU})

As Figuras 40 e 41 exemplificam os resultados da campanha A/C_i realizada nas 2 posições superiores da copa (2 e 3), e nas 2 posições inferiores (4 e 5), aos 16 meses. Os exemplos são para as posições 2 e 4 do clone A.

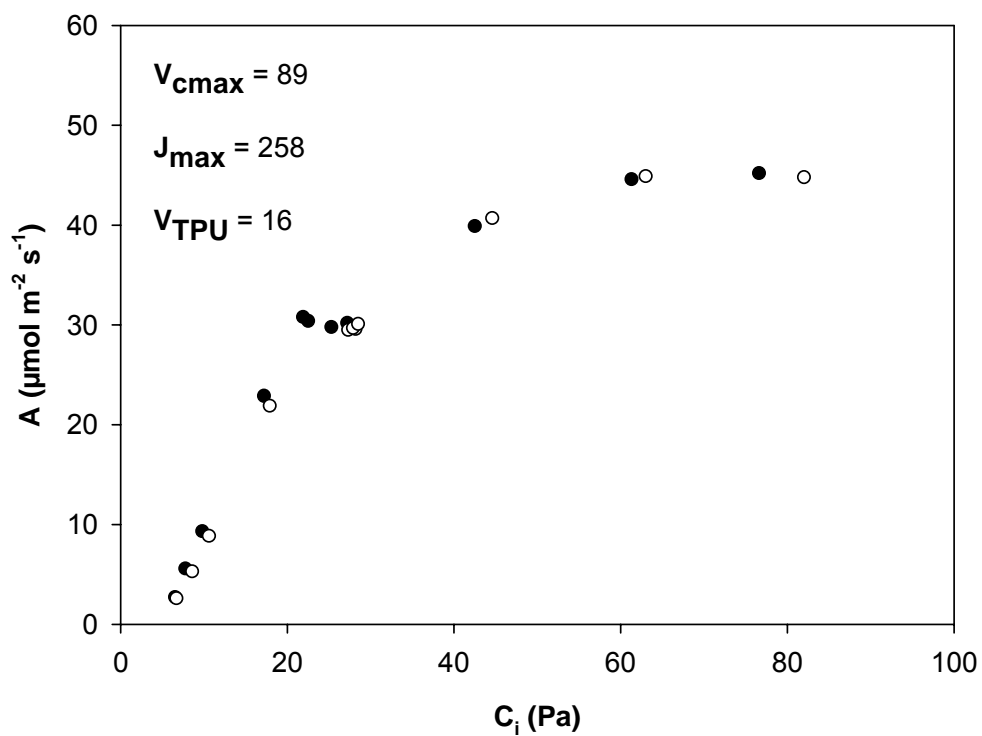


Figura 40 - Curvas A/C_i efetuadas para o clone A na posição 2 da copa aos 16 meses, com os valores médios de $V_{c\text{max}}$, J_{max} e V_{TPU} . Cada curva representa uma árvore amostrada

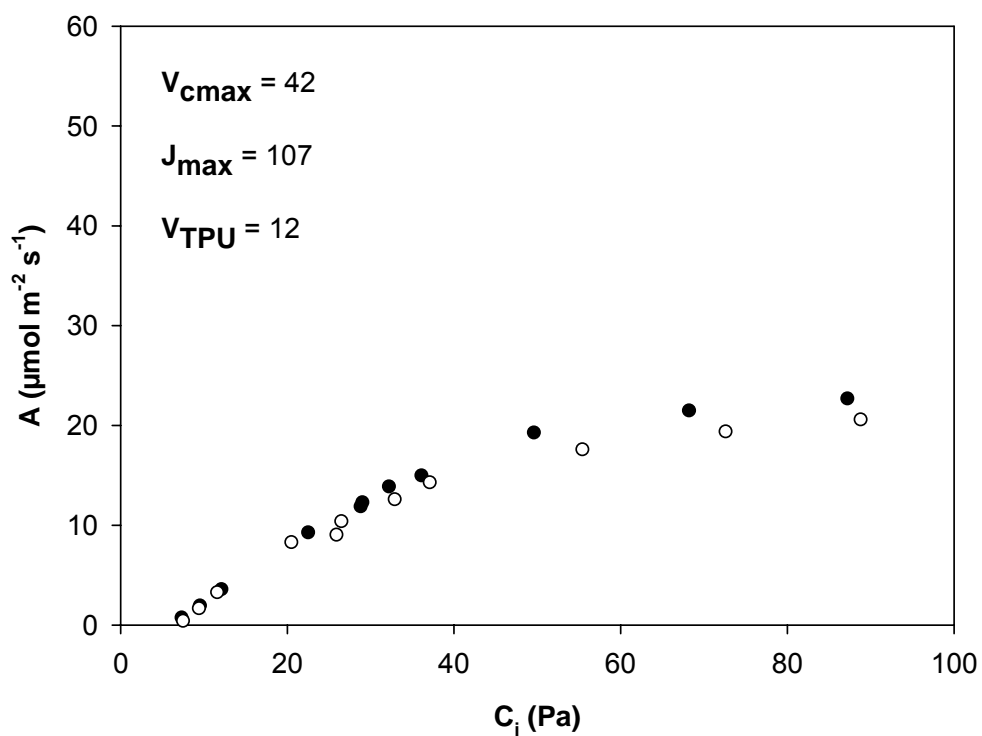


Figura 41 - Curvas A/C_i efetuadas para o clone A na posição 4 da copa aos 16 meses, com os valores médios de $V_{c\text{max}}$, J_{max} e V_{TPU} . Cada curva representa uma árvore amostrada

As Figuras 42, 43 e 44 apresentam os valores de V_{cmax} , J_{max} e V_{TPU} obtidos para as posições superiores (2 e 3) e inferiores (4 e 5) da copa, aos 16 meses.

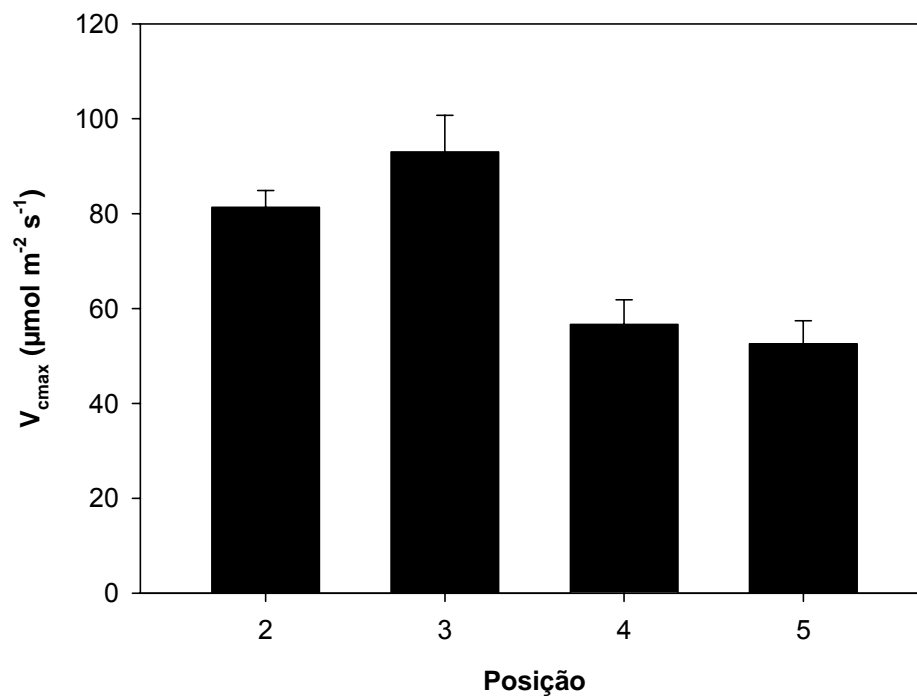


Figura 42 – Taxa máxima de carboxilação da Rubisco (V_{cmax}) nas posições 2, 3 4 e 5 da copa. As barras representam o desvio padrão da média ($n=14$)

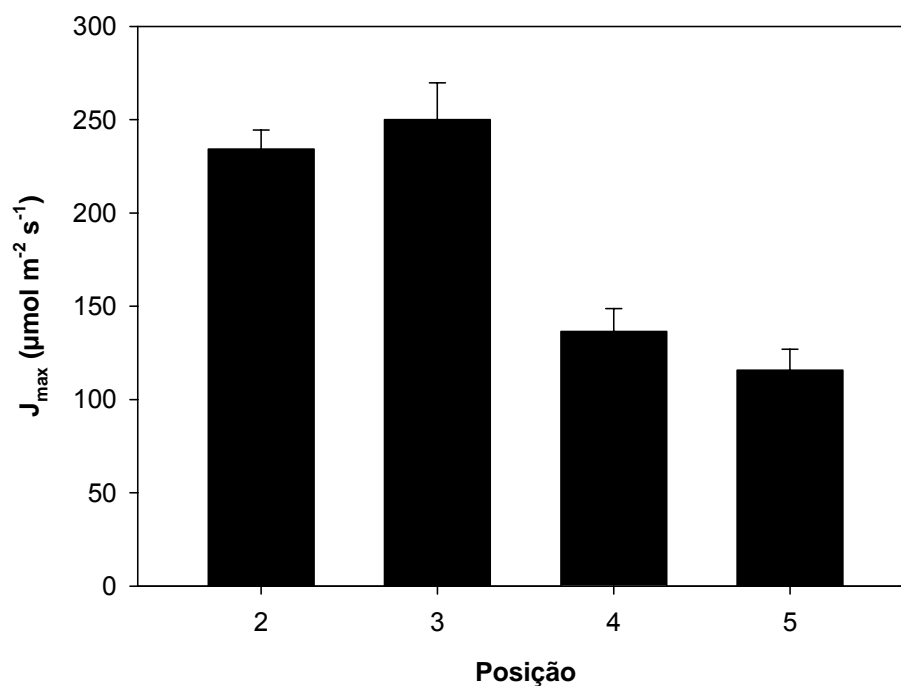


Figura 43 – Taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max}) nas posições 2, 3 4 e 5 da copa. As barras representam o desvio padrão da média ($n=14$)

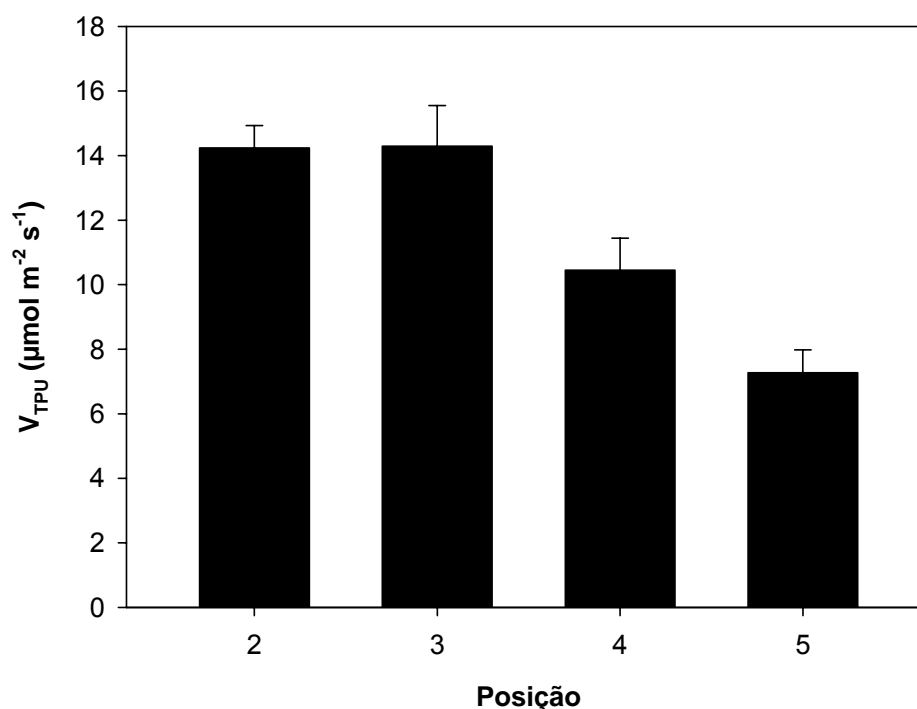


Figura 44 – Utilização da triose fosfato (V_{TPU}) nas posições 2, 3 4 e 5 da copa. As barras representam o desvio padrão da média ($n=14$)

Nota-se assim, as similaridades entre as posições superiores 2 e 3, contrapondo-se às posições inferiores 4 e 5, com valores médios de 87 *versus* 55 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente, para V_{cmax} , 287 *versus* 126 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para J_{max} , e 14 *versus* 8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para V_{TPU} . Estes resultados reforçam a necessidade de adequadamente caracterizar as copas das florestas de *Eucalyptus*, quando no estabelecimento de valores médios para todo dossel florestal (ALMEIDA et al., 2004; STAPE et al., 2004), pois cada compartimento da copa apresenta distintos comportamentos fisiológicos.

As posições 2 e 3 também foram semelhantes com relação aos valores de concentração de nitrogênio foliar, a área foliar específica, e fotossíntese, evidenciando que estas posições possuem características fisiológicas equivalentes. Desta forma, pode-se recomendar o uso de uma das posições, ou composição de ambas, para futuras campanhas fisiológicas.

Por outro lado, as posições inferiores, 4 e 5, devem ser também caracterizadas quando do uso de modelos ecofisiológicos que necessitam da caracterização de toda a a copa (como o modelo 3-PG), para a correta ponderação, ou de modelos específicos

que necessitam de informação por estrato da copa (como modelo MAESTRA) (LANDSBERG, 1986).

As Figuras 45, 46 e 47 mostram os valores de V_{cmax} , J_{max} e V_{TPU} para a posição 2, de todos os clones.

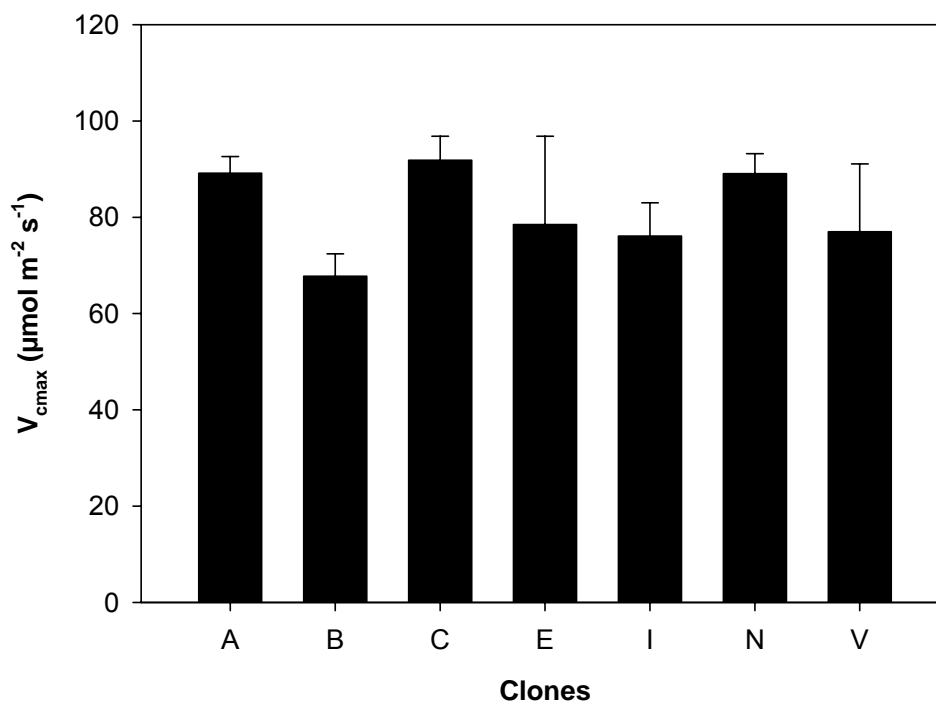


Figura 45 – Taxa máxima de regeneração da Rubisco (V_{cmax}) na posição 2 para os 7 clones. As barras representam o desvio padrão da média ($n=2$)

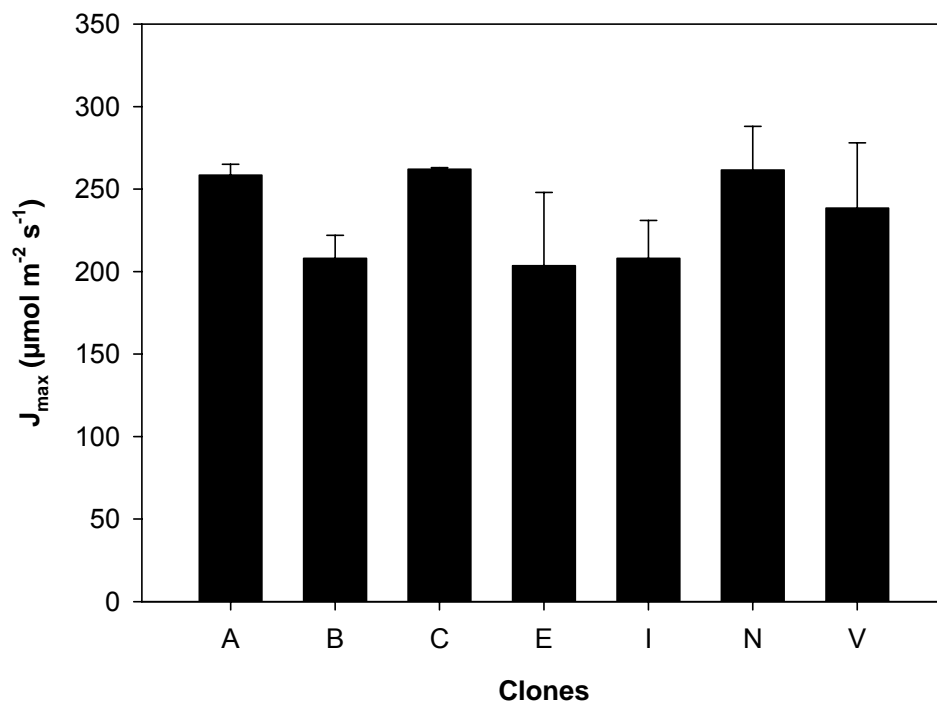


Figura 46 – Taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max}) na posição 2 para os 7 clones. As barras representam o desvio padrão da média ($n=2$)

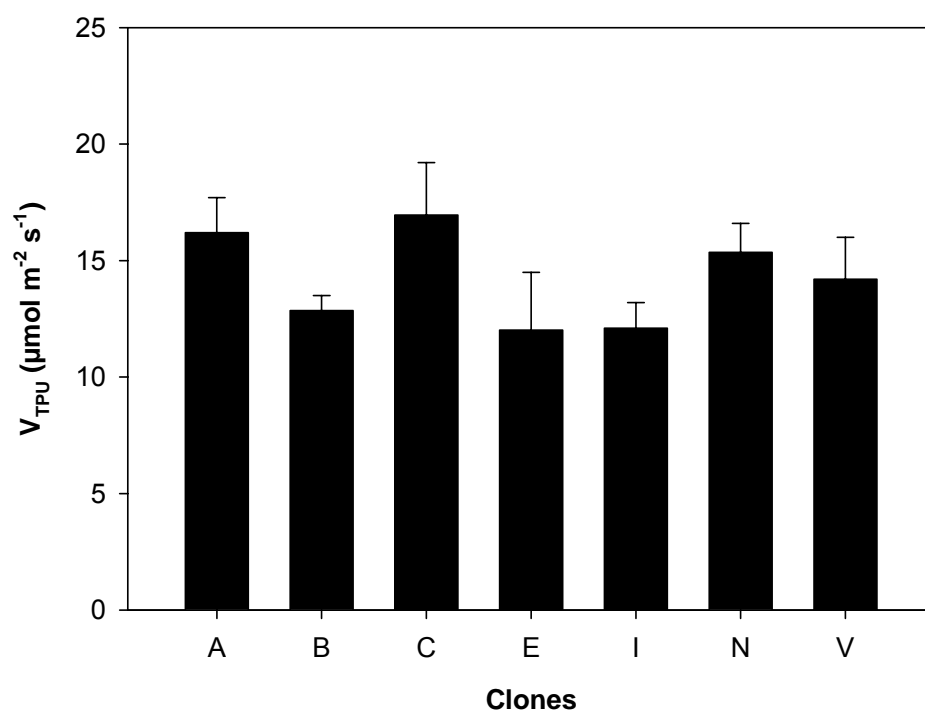


Figura 47 – Utilização da triose fosfato (V_{TPU}) na posição 2 para os 7 clones. As barras representam o desvio padrão da média ($n=2$)

Os valores de V_{cmax} , J_{max} e V_{TPU} não diferem estatisticamente entre os clones, face à realização de apenas 2 medidas, que foram delineadas para uma primeira caracterização dos valores, suas magnitudes e amplitudes, primariamente entre as posições da copa, certificando de qual posição utilizar para as demais medidas (posições 2 e 3 foram as escolhidas, como visto ao longo do trabalho).

Os valores médios de $87 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para V_{cmax} , 287 para J_{max} , e $14 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para V_{TPU} para a posição 2, ratificam as altas taxas metabólicas dos clones (WULLSCHLEGER, 1993; WHITEHEAD; BEADLE, 2004).

A Figura 48 evidencia a relação positiva entre os valores de V_{cmax} e J_{max} .

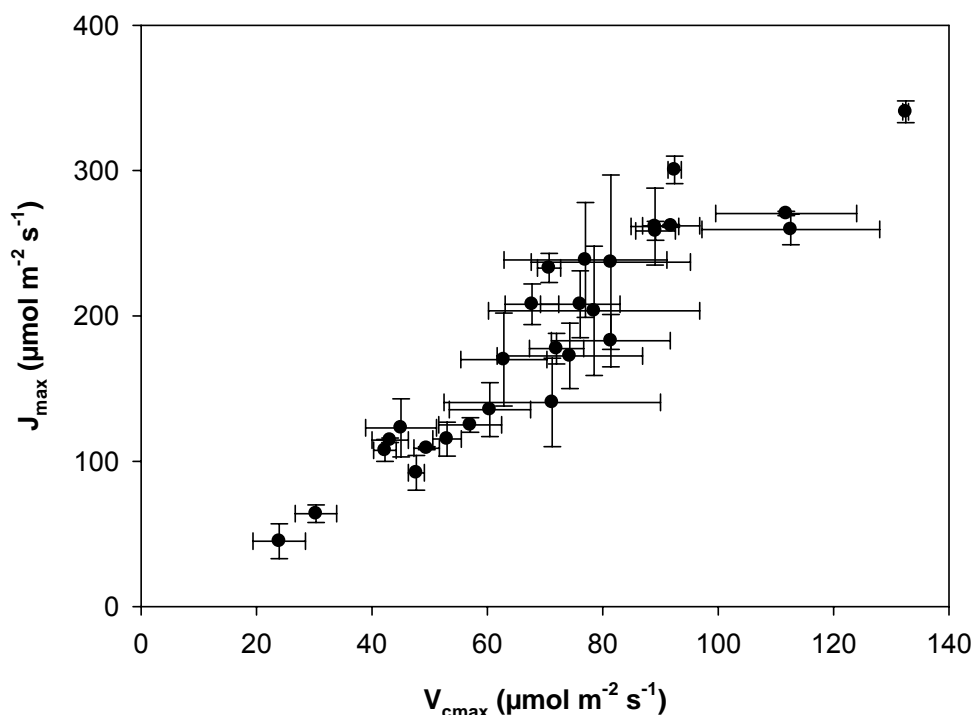


Figura 48 – Relação entre taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max}) e taxa máxima de regeneração da Rubisco (V_{cmax}), para todos os clones e árvores

A alta relação entre J_{max} e V_{cmax} , como também obtido em Manter; Kerrigan (2004) e Wohlfahrt et al. (1999), indicam que a assimilação de CO_2 em clones de *Eucalyptus*, espécie C_3 , é regulada de uma maneira coordenada por estes dois processos (WULLSCHLEGER, 1993; WARREN; ADAMS, 2001).

4.10 Relação entre crescimento, fotossíntese máxima e fotossíntese

As Figuras 49 e 50 mostram a relação entre crescimento do tronco das árvores estudadas e a fotossíntese máxima (A_{\max}) e fotossíntese média diária (A), aos 16 e 36 meses.

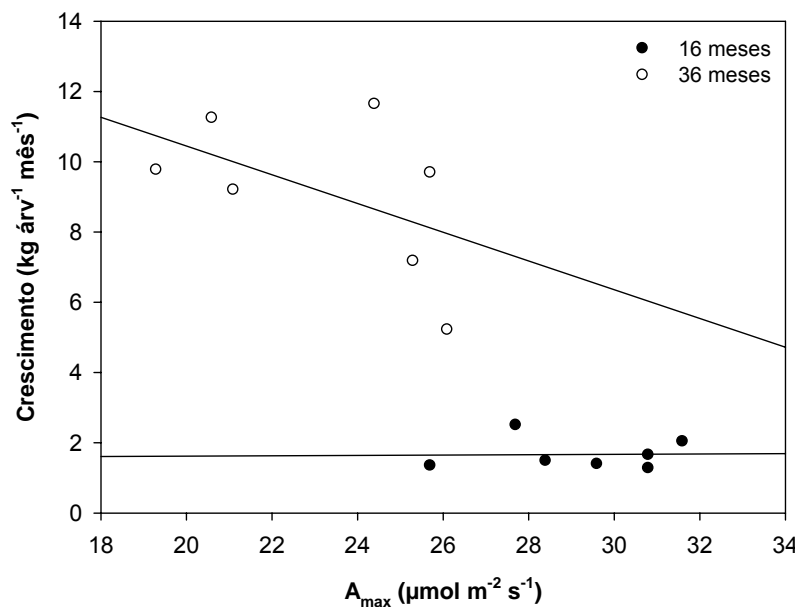


Figura 49 – Relação entre Crescimento e fotossíntese máxima (A_{\max}) nas idades 16 e 36 meses

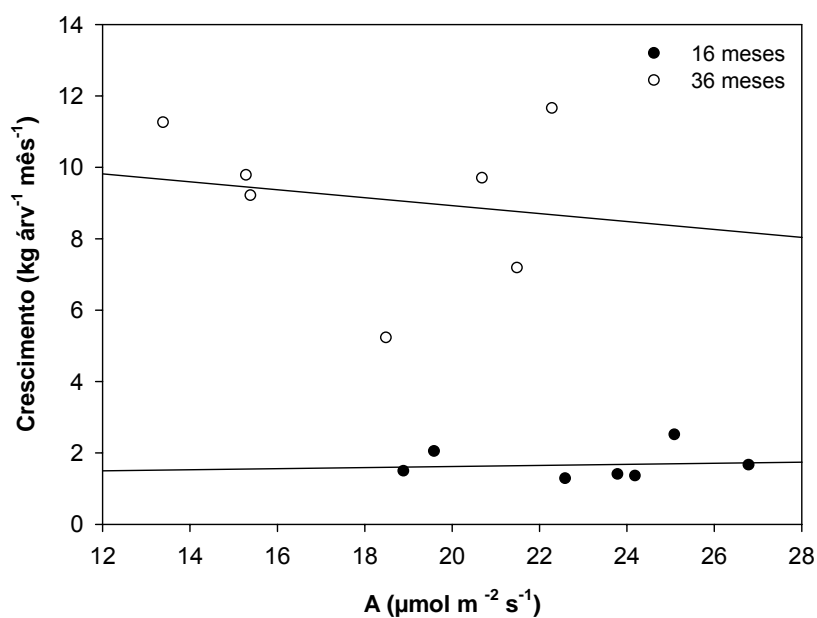


Figura 50 – Relação entre Crescimento e fotossíntese (A) nas idades 16 e 36 meses

Nota-se, em ambas figuras, que não houve relação entre crescimento dos troncos e as fotossínteses. Estes resultados mostram que estes processos estudados em nível de folha, isoladamente, não são suficientes para explicar a produtividade da madeira do tronco (EHLERINGER, 1993).

Isto se deve ao fato de que ao passar da escala de folhas para escala da árvore, ou do povoamento, outros fatores biológicos e efeitos físicos e ecofisiológicos atuam, e a árvore deve ser analisada no seu todo, e não apenas no seu compartimento folha, que captura carbono (LANDSBERG, 1986). Assim, processos de alocação do carbono dentro da planta, podem alterar os padrões de crescimento do lenho, independentemente das taxas de assimilação da copa (RYAN et al. 2004). No entanto, a compreensão e caracterização da fotossíntese é crucial, por estes processos contabilizarem o total de carbono que será alocado para os diversos processos dentro da planta.

5 CONCLUSÕES

Com base nos resultados obtidos em sete clones comerciais de *Eucalyptus* de alta produtividade aos 16 e 36 meses, onde foram estudadas as variáveis fisiológicas relacionadas à fotossíntese e à condutância estomática, e seus padrões de resposta em relação ao déficit de pressão de vapor, pode-se concluir que:

- Todos os clones apresentaram altos valores de fotossíntese máxima nas posições superiores da copa, não diferindo estatisticamente entre si, com médias entre 24,4 e 27,1 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, quando tomadas, em conjunto, ambas idades;
- Para todos os clones, houve significativa variação nas características morfológicas da copa entre as idades 16 e 36 meses, com aumento da altura média, de 9 m para 20 m; redução da área foliar específica média das folhas, de 11,1 para 8,3 $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$; e do teor de nitrogênio foliar de 29 para 21 g kg^{-1} ;
- Também houve significativas mudanças no comportamento fisiológico médio da copa superior de todos os clones entre 16 e 36 meses, com redução nos valores médios da fotossíntese máxima, de 29,4 para 23,2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; redução na fotossíntese média diária de 23,1 para 18,2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; redução na condutância estomática média diária de 0,41 para 0,26 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; e da transpiração média diária de 9,2 para 6,1 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$;
- Assim, a elevada dinâmica morfológica, nutricional, e lumínica da copa de clones produtivos de *Eucalyptus*, entre 16 e 36 meses, evidencia que a caracterização fisiológica das copas não pode ser realizada em uma única idade ou campanha;
- As variações de fotossíntese encontradas entre os clones, dentro das idades, apesar de estatisticamente significativas, não possibilitam afirmar a existência de variabilidade genética face à falta de repetições (campanhas) dentro da mesma idade, sendo

possível recomendar para este fim, um estudo de menos clones, mas com maior número de campanhas, por idade;

- Todos os clones de *Eucalyptus* mostraram reduções na condutância estomática com o aumento do DPV ao longo do dia, e em ambas idades, sendo mais acentuadas na idade de 16 meses ($-0,2 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para cada aumento de 1kPa no DPV) do que aos 36 meses ($-0,1 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para cada aumento de 1kPa no DPV), e atingindo valores de g_s próximos de zero para DPV entre 3,5 e 4,5 kPa;

- Conseqüentemente, as fotossínteses diminuíram com o aumento do DPV ao longo do dia, em ambas as idades, com maior queda aos 16 meses ($-7 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para cada aumento de 1kPa no DPV), comparativamente aos 36 meses ($-5 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para cada aumento de 1kPa no DPV);

- Para quase a totalidade dos clones houve uma relação positiva e significativa entre a fotossíntese e a transpiração. O comportamento diferencial de alguns clones pode ser devido a uma maior eficiência do uso da água, devido à diferença genética dos materiais;

- Os maiores valores de V_{cmax} , J_{max} e V_{TPU} foram encontrados para as posições superiores da copa, comparativamente às posições inferiores, reforçando a necessidade de adequadamente caracterizar as copas das florestas de *Eucalyptus*, quando no estabelecimento de parâmetros para todo o dossel florestal;

- Os valores de V_{cmax} , J_{max} e V_{TPU} para as posições superiores da copa (87, 287 e 14 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente), foram 58%, 128% e 75% maiores do que nas posições inferiores, havendo relação positiva entre V_{cmax} e J_{max} , mostrando a interdependência destes dois processos em *Eucalyptus*;

- Não houve relação entre crescimento do tronco e fotossíntese, em ambos períodos, mostrando que estudos em nível de folha não são suficientes para explicar a

produtividade, havendo necessidade de complementação com estudos que considerem a respiração e a alocação de carbono dentro da planta;

Assim, retomando as hipóteses iniciais do estudo, verifica-se que:

- I. Os valores de A_{\max} , J_{\max} , $V_{c\max}$ e V_{TPU} são semelhantes entre os sete clones, face à alta produtividade dos mesmos: **Corroborada;**
- II. As respostas da fotossíntese e da condutância estomática em relação ao DPV serão diferentes entre os clones por possuírem distintas origens genéticas e terem sido selecionados em diferentes condições climáticas: **Corroborada;**
- III. Os maiores valores de fotossíntese serão alcançados na idade mais jovem (16 meses), em que a taxa de crescimento é maior, devido à menor competição por recursos: **Corroborada, mas as razões não puderam ser associadas a um único fator.**

REFERÊNCIAS

- ACKERLY, D.D.; DUDLEY, S.A.; SULTAN, S.E.; SCHMITT, J.; COLEMAN, J.S.; LINDER, C.R.; SANDQUIST, D.R.; GEBER, M.A.; EVANS, A.S.; DAWSON, T.E.; LECHOWICZ, M.J. The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. **BioScience**, Washington, v. 50, n. 11, p. 979-995, 2000.
- ADDINGTON, R. N.; MITCHELL, R. J.; OREN, R.; DONOVAN, L. A. Stomatal sensitivity to vapor pressure deficit and its relationship to hydraulic conductance in *Pinus palustris*. **Tree Physiology**, Victoria, v. 24, p. 561-569, 2004.
- AINSWORTH, E.A.; DAVEY, P.A.; HYMUS, G.J.; DRAKE, B.G.; LONG, S.P. Long-term response of photosynthesis to elevated carbon dioxide in a Florida scrub-oak ecosystem. **Ecological Applications**, Washington, v. 12, n. 5, p. 1267–1275, 2002.
- ALMEIDA, A. **Application of a process-based model for predicting and explaining growth in *Eucalyptus* plantations**. 2003. 232 p. Thesis (Doctor of Philosophy) – The Australian National University, Canberra, 2003.
- 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.
- ALMEIDA, A.C.; LANDSBERG, J.J.; SANDS, P.J.; AMBROGI, M.S.; FONSECA, S.; BARDDAL, S.M.; BERTOLUCCI, F.L. Needs and opportunities for using a process-based productivity model as a practical tool in *Eucalyptus* plantations. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 193, p. 167-177, 2004.
- BARNARD, H.R.; RYAN, M.G. A test of the hydraulic limitation hypothesis in fast-growing *Eucalyptus saligna*. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 26, p. 1235-1245, 2003.
- BERNACCHI, C.J.; PIMENTEL, P.; LONG, S.P. *In vivo* temperature response functions of parameters required to model RuBP-limited photosynthesis. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 26, p. 1419-1430, 2003.
- BERGER, R.; SCHNEIDER, P.R.; FINGER, C.A.G.; HASELEIN, C.R. Efeito do espaçamento e da adubação no crescimento de um clone de *Eucalyptus saligna* Smith. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 12, n. 2, p. 75-87, 2002.
- 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**, New York, v. 5, p. 58-67, 2002.

BRAHIM, L.D.; GAUDILLÈRE, J.P.; DREYER, E. Photosynthetic responses to phosphorus nutrition in two-year-old maritime pine seedlings. **Tree Physiology**, Victoria, v. 19, p. 707—715, 1999.

BROOKS, A.; FARQUHAR, G.D. Effects of temperature on the CO₂/O₂ specificity of ribulose-1,5-biphosphate carboxylase / oxygenase and the rate of respiration in the light. **Planta**, Heidelberg, v. 165, p. 397-406, 1985.

BUCK, A.L. New equations for computing vapor pressure and enhancement factor. **Journal of Applied Meteorology**, Washington, v. 20, p. 1527-1532, 1981.

BUNCE, J.A. How do leaf hydraulics limit stomatal conductance at high water vapour pressure déficits? **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 29, p. 1644-1650, 2006.

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

CATOVSKY, S.; HOLBROOK, N.M.; BAZZAZ, F.A. Coupling whole-tree transpiration and canopy photosynthesis in coniferous and broad-leaved tree species. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 32, p. 295–309, 2002.

CERNUSAK, L.A.; ARANDA, J.; MARSHALL, J.D. Large variation in whole-plant water-use efficiency among tropical tree species. **New Phytologist**, Amsterdam, v. 173, n.2, p. 294-305, 2007.

CHAPIN III, F.S.; BLOOM, A.J.; FIELD, C.B.; WARNING, R.H. Plant responses to multiple environmental factors. how plants cope: plant physiological ecology. **BioScience**, Washington, v. 37, n. 1, pp.49-57, jan. 1987.

CHAVES, J. H. **Crescimento, fotossíntese e relações hídricas de clones de eucalipto sob diferentes regimes hídricos**. 2001. 106 p. Tese (*Magister Scientiae*), Viçosa, 2001.

COLTRI, P.P. **Influência do uso e cobertura do solo no clima de Piracicaba, São Paulo**: análise de séries históricas, ilhas de calor e técnicas de sensoriamento remoto. 2006. 166 p. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2006.

CONFORTO, E.C.; CAVALCANTE, J.R.; PESSOA, J.D.C.; MORENO, R.M.B.; MATTOSO, L.H.C. Variação sazonal das trocas gasosas, turgescência relativa do tronco e produtividade em dois cultivares de seringueira em Votuporanga, SP, Brasil. **Acta bot. Bras.**, São Paulo, v.19, n.4, p. 733-740, 2005.

CUNNINGHAM, S.C. Stomatal sensitivity to vapour pressure deficit of temperate and tropical evergreen rainforest trees of Australia. **Trees**, Berlin, v. 18, p. 399–407, 2004.

- DAI, Z.; EDWARDS, G.E; KU, M.S.B. Control of photosynthesis and stomatal conductance in *Ricinus communis* L. (castor bean) by leaf to air vapor pressure deficit. **Plant Physiology**, Rockville, v. 99, p. 1426-1434, 1992.
- DAMESIN, C.; RAMBAL, S.; JOFFRE, R. Co-occurrence of trees with different leaf habit: a functional approach on Mediterranean oaks. **Acta Oecologia**, Paris, v. 19, p. 195–204, 1998.
- DAVID, T.S.; FERREIRA, M.I.; DAVID, J.S.; PEREIRA, J.S. Transpiration from a mature Eucalyptus globulus plantation in Portugal during a spring-summer period of progressively higher water deficit. **Oecologia**, Heidelberg, v. 110, p. 153-159, 1997.
- DAY, M.E., GREENWOOD, M.G.; WHITE, A.S. Age-related changes in foliar morphology and physiology in red spruce and their influence on declining photosynthetic rates and productivity with tree age. **Tree Physiology**, Victoria, v. 21, p. 1195–1204, 2001.
- DAY, M.E.; GREENWOOD, M.S.; DIAZ, C. Age- and size-related trends in woody plant shoot development: regulatory pathways and evidence for genetic control. **Tree Physiology**, Victoria, v. 22, p. 507–513, 2002.
- DE PURY, D.G.G.; FARQUHAR, G.D. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 20, p. 537-557, 1997.
- DIAS, D.P.; MARENCO, R.A. Fotossíntese e fotoinibição em Mogno e Acariquara em função da luminosidade e temperatura foliar. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 42, n. 3, p. 305-311, 2007.
- DIXON, R. K.; MELDAHL, R. K.; RUARK, G. A.; WARREN, W. G. **Process modeling of forest growth responses to environmental stress**. Portland: Timber Press, 1990. 441p.
- EAMUS, D.; HUTLEY, L.B.; O'GRADY, A.P. Daily and seasonal patterns of carbon and water fluxes above a north Australian savanna. **Tree Physiology**, Victoria, v. 21, n. 12/13, p. 977-988, 2001.
- EAMUS, D.; MYERS, B.; DUFF, G.; WILLIAMS, D. Seasonal changes in photosynthesis of eight savanna tree species. **Tree Physiology**, Victoria, v. 19, p. 665-671, 1999.
- EHLERINGER, J.R. Variation in leaf carbon isotope discrimination in *Encelia farinosa*: implication for growth, competition, and drought survival. **Oecologia**, Heidelberg, v. 95, p. 340-346.

EMHART, V.I.; MARTIN, T.A.; WHITE, T.L.; HUBER, D.A. Clonal variation in crown structure, absorbed photosynthetically active radiation and growth of loblolly pine and slash pine. **Tree Physiology**, Victoria, v. 27, p. 421–430, 2007.

ENGLAND, J.R.; ATTIWILL, P. M. Changes in leaf morphology and anatomy with tree age and height in the broadleaved evergreen species, *Eucalyptus regnans* F. Muell. **Trees-structure and function**, Heidelberg, v. 20, p. 79-90, 2006.

EVANS, J.R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. **Oecologia**, Heidelberg, v. 78, p. 9-19, 1989.

EVANS, J.R.; POORTER, H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 24, p. 755–767, 2001.

FAO. **Role of forest plantations as substitutes for natural forests in wood supply - lessons learned from the Asia-Pacific region**. Forest plantations thematic paper series. Rome, 2001a.

FARIA, T.; SILVERIO, D.; BREIA, E.; CABRAL, R.; ABADIA, A.; ABADIA, J.; PEREIRA, J.S.; CHAVES, M. M. Differences in the response of carbon assimilation to summer stress (water deficits, high light and temperature) in four Mediterranean tree species. **Physiologia Plantarum**, Oxford, v. 102, p. 419-428, 1998.

FARQUHAR, G.D.; VON CAEMMERER, S. Modeling of photosynthetic response to environmental conditions. In: LANGE, O.L.; NOBEL, P.S.; OSMOND, C.B.; ZIEGLER, H. (Ed.). **Physiological plant ecology II**. Berlin: Elsevier, 1982. v. 12B, p. 549-587.

FARQUHAR, G.D.; VON CAEMMERER, S.; BERRY, J.A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ plants. **Planta**, Berlin, v. 149, p. 78-90, 1980.

FIELD, C. Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain – leaf age as a control on the allocation program. **Oecologia**, Heidelberg, v. 56, p. 341-347, 1983.

FIELD, C.; MERINO, J.; MOONEY, H.A. Compromises between water-use efficiency and nitrogen-use efficiency in five species of California evergreens. **Oecologia**, Heidelberg, v. 60, p. 384-389.

FRANCO, A.C.; LÜTTGE, U. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. **Oecologia**, Heidelberg, v. 131, p. 356–365, 2002.

GINDABA, J.; ROZANOV, A.; NEGASH, L. Response of seedlings of two *Eucalyptus* and three deciduous tree species from Ethiopia to severe water stress. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 201, p. 121-131, 2004.

- GONÇALVES, A.N. Fatores limitantes para o crescimento e desenvolvimento de árvores em regiões áridas e semi-áridas do Nordeste Brasileiro. **IPEF**, Piracicaba, v. 3, n. 10, p. 99-105, 1982.
- GONÇALVES, A.N.; MCNABB, K.; GONÇALVES, J. Clonal propagation of *Eucalyptus* in Brazilian nurseries. **Forest and Conservation**, New York, v. 54, p. 165-168, 2002.
- GONÇALVES, J.L.M.; BENEDETTI, V. **Nutrição e fertilização florestal**. Piracicaba: IPEF, 2005. 427 p.
- GOWER, 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, 378-382, 1996.
- GRANTZ, D.A. Plant response to humidity. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 13, p. 667-679, 1990.
- GRASSI, G.; MEIR, P.; CROMER, R.; TOMPKINS, D.; JARVIS, P.G. Photosynthetic parameters in seedlings of *Eucalyptus grandis* as affected by rate of nitrogen supply. **Plant, Cell & Environment**, Oxford, v. 25, n. 12, p. 1677-1688, 2002.
- GUCCI, R.; MASSAI, R.; XILOYANNIS, C.; FLORE, J.A. The effect of drought and vapour pressure deficit on gas exchange of young kiwifruit (*Actinidia deliciosa* var. *deliciosa*) vines. **Annals of Botany**, Oxford, v. 77, p. 605-613, 1996.
- GUEHL, J.; AUSSENAC, G. Photosynthesis decrease and stomatal control of gas exchange in *Abies alba* Mill. in response to vapour pressure difference. **Plant Physiology**, Rockville, v. 83, p. 316-322, 1987.
- HARI, P.; MAKELA, A. Annual pattern of photosynthesis in Scots pine in the boreal zone **Tree Physiology**, Victoria, v. 23, n. 3, p. 145-155, 2003.
- HARLEY, P.C.; THOMAS, R.B.; REYNOLDS, J.F.; STRAIN, B.R. Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 15, p. 271-282, 1992.
- HIROSE, T.; WERGER, M. J. A. Nitrogen use efficiency in instantaneous and daily photosynthesis of leaves in the canopy of a solidago-altissima stand. **Physiologia Plantarum**, Oxford, v. 70, p. 215-222, 1987a.
- _____. A maximizing daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in the canopy. **Oecologia**, Heidelberg, v. 72, p. 520-526, 1987b.
- HIKOSAKA, K. Interspecific difference in the photosynthesis–nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. **Journal of Plant Research**, Tokyo, v. 117, p. 481–494, 2004.

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**, Oxford, v. 24, p. 113-121, 2001.

INOUE, M. T.; GALVÃO, F. Desempenho assimilatório de *Mimosa scabrella*, *Peltophorum dubium*, *Schinus therebinthifolius* e *Matayba Elaeagnoides* em dependência da intensidade luminosa. **Acta Forestalia Brasiliensis**, Curitiba, v. 1, n. 1, p. 89-98, 1986.

INOUE, M.T.; MARTINS, E.G. Variação sazonal da fotossíntese e clorofila em progênies de *Grevillea robusta* Cunn. **Revista Ciências Exatas e Naturais**, Guarapuava, v. 8, n. 1, p. 113-124, 2006.

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

INOUE, M.T., GALVÃO, F., TORRES, D.V. Estudo ecofisiológico sobre *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze.: Fotossíntese em dependência à luz no estágio juvenil. **Revista Floresta**, Manaus, v. 10, p. 5-9, 1979.

INOUE, M. T.; GRAÇA, M. E. C.; CORREA, G. Capacidade fotossintética de plântulas micropropagadas e de mudas de *Eucalyptus tereticornis* S.M.. **Boletim de pesquisa florestal** - Unidade Regional de Pesquisa Florestal, Colombo, v. 36, p. 71-77, 1998.

INOUE, K.T.; JACKSON, R.D.; PINTER, J.R. Influences of extractable soil water and vapour pressure deficit on transpirations and stomatal resistance in differentially irrigated wheat. **Japanese Journal of Crop Science**, Tokyo, v. 58, n. 3, p. 430-437, 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**, Victoria, v. 24, p. 753-763, 2004.

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

KATUL, G.G.; ELLSWORTH, D.S.; LAI, C.T. Modelling assimilation and intercellular CO₂ from measured conductance: a synthesis of approaches. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 23, p. 1313-1328, 2000.

KIRSCHBAUM, M.U.F. CenW: a generic forest growth model. **New Zealand Journal of Forestry**, Christchurch, v. 45, p. 15-19, 2000.

LANDSBERG, J.J. **Physiological ecology of forest production**. Melbourne: CSIRO, Division of Forest Research, 1986.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: RiMa, 2006. 550 p.

- LAWLOR, D.W.; CORNIC, G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 25, p. 275–294, 2002.
- LEUNING, R.; CROMER, R.N.; RANCE, S. Spatial distributions of foliar nitrogen and phosphorus in crowns of *Eucalyptus grandis*. **Oecologia**, Heidelberg, v. 88, p. 504-510, 1991.
- LEUNING, R.; KRIEDMANN, P.E.; McMURTRIE, R.E. Simulations of evapotranspiration by trees. **Agricultural Water Management**, Amsterdam, v. 19, p. 205-221, 1991.
- Li, C. Population differences in water-use efficiency of *Eucalyptus microtheca* seedlings under different watering regimes. **Physiologia Plantarum**, Oxford, v. 108, p. 134–139, 2000.
- 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.
- LIN, M.J.; HSU, B.D. Photosynthetic plasticity of *Phalaenopsis* in response to different light environments. **Journal of Plant Physiology**, Amsterdam, v. 161, p. 1259–68, 2004.
- LITTON, C.M.; RAICH, J.W.; RYAN, M.G. Carbon allocation in forest ecosystems (review article). **Global Change Biology**, Oxford, v. 13, p. 2089-2109, 2007.
- LONG, S.P. Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO₂ concentrations - has its importance been underestimated. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 14, n. 8, p. 729-739, 1991.
- LONG, S.P.; BERNACCHI, C.J. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and source of errors. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 54, n. 392, p. 2393-2401, 2003
- LUDLOW, M.M. Adaptive significance of stomatal responses to water stress. In: TURNER, N.C.; KRAMER, P.J. (Ed.). **Adaptation of plants to water and high temperature stress**. New York: Wiley, 1980. p. 123-138.
- LOUSTAU, D. BRAHIM, M. B.; GAUDILLÈRE, J. P.; DREYER, E. Photosynthetic responses to phosphorus nutrition in two-year-old maritime pine seedlings. **Tree Physiology**, Victoria, v. 19, p. 707-715, 1999.
- MACFARLANE, C.; WHITE, D.A.; ADAMS, M.A. The apparent feed-forward response to vapour pressure deficit of stomata in droughted, field-grown *Eucalyptus globulus* Labill. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 27, p. 1268-1280, 2004.

MACHADO, E.C.; LAGÔA, A.M.M.A. Trocas gasosas e condutância estomática em três espécies de gramíneas. **Bragantina**, Campinas, v. 53, n. 2, p. 141-149, 1994.

MALAVOLTA, E.; VITTI, G.C.; OLIVEIRA, S.A. **Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações**. Piracicaba: Potafos, 1989. 211 p.

MANter, D.K., KERRIGAN, J. A/Ci curve analysis across a range of wood plant species: influence of regression analysis parameters and mesophyll conductance. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 55, n. 408, p. 2581-2588, 2004.

MARENCO, R.A.; LOPES, N.F. **Fisiologia vegetal: fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral**. Viçosa: Artmed, 2005. 451 p.

MARSHALL, J.D.; REHFELDT, G.E.; MONSERUD, R.A. Family differences in height growth and photosynthetic traits in three conifers. **Tree Physiology**, Victoria, v. 21, p. 727–734, 2001.

MEDHURST, J.L., BEADLE, C.L. Sapwood hydraulic conductivity and leaf area-sapwood area relationships following thinning of a *Eucalyptus nitens* plantation. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 25, p. 1011–1019, 2002.

MEDIAVILLA, S., ESCUDERO, A. Stomatal responses to drought of mature trees and seedlings of two co-occurring Mediterranean oaks. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 187, p. 281-294, 2004.

MEDLYN, B.E.; DREYER, E.; ELLSWORTH, D.; FORSTREUTER, M.; HARLEY, P.C.; KIRSCHBAUM, M.U.F.; LE ROUX, X.; MONTPIED, P.; STRASSEMAYER, J.; WALCROFT, A.; WANG, K.; LOUSTAU, D. Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 25, p. 1167 – 1179, 2002.

MEDLYN, B.E.; LOUSTAU, D.; DELZON, S. Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. I. Seasonal changes in mature maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 25, p. 1155–1165, 2002.

MIELKE, M.S. **Regulação fisiológica e ambiental das trocas gasosas num plantio clonal de híbridos de *Eucalyptus grandis* Hill ex-Maiden**. 1997. 92 p. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 1997.

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

MIYAZAWA, Y.; KIKUZAWA, K. Photosynthesis and physiological traits of evergreen broadleaved saplings during winter under different light environments in a temperate forest. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 84, p. 60–69, 2006.

MOONEY, H.A.; FERRAR, P.J.; SLATYER, R.O. Photosynthetic capacity and carbon allocation patterns in diverse growth forms of *Eucalyptus*. **Oecologia**, Berlin, v. 36, p. 103-111, 1978.

MORECROFT, M.D.; ROBERTS, J.M. Photosynthesis and stomatal conductance of mature canopy Oak (*Quercus robur*) and Sycamore (*Acer pseudoplatanus*) trees throughout the growing season. **Functional Ecology**, London, v. 13, p. 332 – 342, 1999.

NGUGI, M.R.; HUNT, D.D.; DOLEY, D.; RYAN, P.; DART, P. Selection of species and provenances for low-rainfall areas: physiological responses of *Eucalyptus cloeziana* and *Eucalyptus argophloia* to seasonal conditions in subtropical Queensland. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 193, p. 141-156, 2004.

NIINEMETS, U. Photosynthesis and resource distribution through plant canopies. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 30, p. 1052-1071, 2007.

NIINEMETS, U.; CESCATTI, A.; RODEGHIERO, M. Complex adjustments of photosynthetic potentials and internal diffusion conductance to current and previous light availabilities and leaf age in Mediterranean evergreen species *Quercus ilex*. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 29, n. 6, p. 1159-1178, 2006.

NIINEMETS, U.; SONNINEN, E.; TOBIAS, M. Canopy gradients in leaf intercellular CO₂ ole fractions revisited: interactions between leaf irradiance and water stress need consideration. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 27, p. 569–583, 2004.

NOUVELLON, Y.; BEGUE, A.; MORAN, M.S.; et al. Par extinction in shortgrass ecosystems: effects of clumping, sky conditions and albedo. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 105, n. 1/3, p. 21-41, 2000.

O'GRADY, A.P.; WORLEDGE D.; WILKINSON, A. Photosynthesis and respiration decline with light intensity in dominant and suppressed *Eucalyptus globulus* canopies. **Functional Plant Biology**, Canberra, v. 35, p. 439-447, 2008.

ONODA, Y.; HIKOSAKA, K.; HIROSE, T. Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency. **Functional Ecology**, London, v. 18, p. 419-425, 2004.

OREN, R.; SPERRY, J.S.; KATUL, G.G.; PATAKI, D.E.; EWERS, B.E.; PHILLIPS, N.; SCHAFER, K.V.R. Survey and synthesis of intra- and interespecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 22, p. 1515-1526, 1999.

PARSONS, R.; WEYERS, J.D.B.; LAWSON, T.; GODBER, I.M. Rapid and straightforward estimates of photosynthetic characteristics using a portable gas exchange system. **Photosynthetica**, Amsterdam, v. 34, p. 265-279, 1997.

- PASTENES, C.; SANTA-MARIA, E.; INFANTE, R.; FRANCK, N. Domestication of the Chilean guava (*Ugni molinae* Turcz.), a forest understorey shrub, must consider light intensity. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 98, p. 71–84, 2003.
- PATHRE, U.; SINHA, A.K.; SHIRKE, P.A.; SANE, P.V. Factors determining the midday depression of photosynthesis in trees under monsoon climate. **Trees**, Berlin, v. 12, p. 472–481, 1998.
- PEARCY, R.W.; PFITSCH, W.A. Influence of sunflecks on the $\delta^{13}C$ of *Adenocaulon bicolor* plants occurring in contrasting forest understory microsites. **Oecologia**, Heidelberg, v. 86, p. 457–462, 1991.
- PEPIN, S.; LIVINGSTON, N. J.; WHITEHEAD, D. Responses of transpiration and photosynthesis to reversible changes in photosynthetic foliage area in western red cedar (*Thuja plicata*) seedlings. **Tree Physiology**, Victoria, v. 22, p. 363-371, 2002.
- PEZZOPANE, J.E.M.; REIS, G.G.; REIS, M.G.F.; OLIVEIRA NETO, S.N.; HIGUCHI, P. Radiação luminosa e fotossíntese em quatro espécies lenhosas no interior de um fragmento de floresta secundária semidecidual. **Floresta e Ambiente**, Rio de Janeiro, v. 10, n. 1, p. 48–57, 2003.
- POLTRI, S. N. M.; ZELENER, N.; TRAVERSO, J. R. Selection of a seed orchard of *Eucalyptus dunnii* based on genetic diversity criteria calculated using molecular markers. **Tree Physiology**, Victoria, v. 23, p. 625-632, 2003.
- RAWSON, H.M.; BEGG, J.E.; WOODWARD, R.G. The effect of atmospheric humidity on photosynthesis, transpiration, and water use efficiency of leaves of several plant species. **Planta**, Berlin, v. 134, n. 1, p. 5-10, 1977.
- REICH, P. B.; WALTERS, M. B.; TJOELKER, M. G.; VANDERKLEIN, D.; BUSCHENA, C. Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. **Functional Ecology**, London, v. 12, p. 395-405, 1998.
- RENNENBERG, H.; LORETO, F.; POLLE, A.; BRILLI, F.; FARES, S.; BENIWAL, R.S.; GESSLER, A. Physiological responses of forest trees to heat and drought. **Plant Biology**, Berlin, v. 8, p. 556-571, 2006.
- ROBINSON, D.E.; WAGNER, R.G.; BELL, F.W.; SWANTON, C.J. Photosynthesis, nitrogen-use efficiency, and water-use efficiency of jack pine seedlings in competition with four boreal forest plant species. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 31, p. 2014-2025, 2001.
- ROLIM, G.S.; SENTELHAS, P.C.; BARBIERI, V. Planilhas no ambiente EXCELTM para os cálculos de balanços hídricos: normal, seqüencial, de cultura e de produtividade real e potencial. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, Santa Maria, v. 6, n.1, p. 133-137, 1998.

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

RYAN, M.G.; BINKLEY, D.; STAPE, J.L. Why don't our stands grow even faster? Control of production and carbon cycling in eucalypt plantations. **Southern Forests**, Grahamstown, v. 70, n. 2, p. 99-104, 2008.

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.; 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**, Ithaca, v. 74, p. 393-414, 2004.

SCHAFER, K. V. R.; OREN, R.; TENHUNEN, J. D. The effect of tree height on crown level stomatal conductance. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 23, p. 365-375, 2001.

SCHIEVING, F.; POORTER, H. Carbon gain in a multispecies canopy: the role of specific leaf area and photosynthetic nitrogen-use efficiency in the tragedy of the commons. **New Phytologist**, Amsterdam, v. 143, p. 201-211, 1999.

SCHULZE, E.D; HALL, A.E. Stomatal responses, water loss and CO₂ assimilation rates of plants in contrasting environments. In: **Physiological plant ecology II**, Berlin, Springer-Verlag, v. 12B, p. 181-230, 1982.

SHARKEY, T.D. Photosynthesis of intact leaves of C₃ plants: physics, physiology and rate limitations. **Botanical Review**, New York, v. 51, p. 53-105, 1985.

_____. Estimating the rate of photorespiration in leaves. **Physiologia plantarum**, Oxford, v. 73, n. 1. p. 147-152, 1988.

SHARKEY, T.D.; BERNACCHI, C.J.; FARQUHAR, G.D.; SINGSAAS, E.L. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C₃ leaves. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 30, p. 1035 – 1040, 2007.

SHIRKE, P.A.; PATHRE, U.V. Influence of leaf-to-air vapour pressure deficit (VPD) on the biochemistry and physiology of photosynthesis in *Prosopis juliflora*. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 55, n. 405, p. 2111–2120, 2004.

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

SOCIEDADE BRASILEIRA DE SILVICULTURA. **Área plantada com pinus e eucaliptos no Brasil (ha) – 2000**. Disponível em:

<http://www.sbs.org.br/area_plantada.htm>. Acesso em: 08 abr. 2008.

STAPE, J.L.; RYAN, M.G.; BINKLEY, D. Testing the utility of the 3-PG model for growth of *Eucalyptus grandis* x *urophylla* with natural and manipulated supplies of water and nutrients. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 193, p. 219-234, 2004.

STAPE, J.L.; BINKLEY, D.; RYAN, M.G.; FERREIRA, J.M.; FERNANDES, D.; FONSECA, S.; GAVA, J.L.; TAKAHASHI, E.N.; LEITE, F.P.; ANDRADE, H.; ALVES, J.M. **Brazil *Eucalyptus* Potential Productivity (BEPP) Project**. IN: IUFRO WP 2.08.03 *Eucalyptus* and Diversity: Balancing productivity and sustainability, Durban, p:30-31, 2007.

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

SUN, O.J.; PAYN, T.W. Magnesium nutrition and photosynthesis in *Pinus radiata*: clonal variation and influence of potassium. **Tree Physiology**, Victoria, v. 19, p. 535-540, 1999.

SUSILUOTO, S.; BERNINGER, F. Interaction between morphological and physiological drought responses in *Eucalyptus microtheca*. **Silva Fennica**, Vantaa, v. 41, p. 221-233, 2007.

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

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**, Lavras, v. 13, n. 2, p. 149-159, 2007.

THOMAS, D.S.; MONTAGU, K.D.; CONROY, J.P. Temperature effects on wood anatomy, wood density, photosynthesis and biomass partitioning of *Eucalyptus grandis* seedlings. **Tree Physiology**, Victoria, v. 27, p. 251-260, 2007. |

TRETIACH, M. Photosynthesis and transpiration of evergreen Mediterranean and deciduous trees in an ecotone during a growing season. **Acta Oecologia**, Paris, v. 14, p. 341-360, 1993.

TURNER, J.; LAMBERT, M. J. Nutrient cycling in age sequences of two *Eucalyptus* plantation species. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 255, p. 1701-1712, 2008.

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

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

WARREN, C.R.; ADAMS, M.A. Distribution of N, Rubisco and photosynthesis in *Pinus pinaster* and acclimation to light. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 24. p. 597–609, 2001.

_____. Phosphorus affects growth and partitioning of nitrogen to Rubisco in *Pinus pinaster*. **Tree Physiology**, Victoria, v. 22, p. 11–19, 2002.

WARREN, C. R; CHEN, Z. L; ADAMS, M. A. Effect of N source on concentration of Rubisco in *Eucalyptus diversicolor*, as measured by capillary electrophoresis. **Physiologia Plantarum**, Oxford, v. 110, p. 52–58, 2000.

WHITE, D.A. **Physiological responses to drought of *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus nitens* in plantations**. 1996. 211p. Ph.D. thesis - University of Tasmania, Hobart, 1996.

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

WILL, R.E.; TESKEY, R.O. Influence of rate of change in stomatal conductance to fluctuating irradiance on estimates of daily water use by *Pinus taeda* leaves. **Tree Physiology**, Victoria, v. 19, p. 761-765, 1999.

WOHLFAHRT, G.; BAHN, M.; HAUBNER, E.; HORAK, I.; MICHAELER, W.; ROTTMAR, K.; TAPPEINER, U.; CERNUSCA, A. Inter-specific variation of the biochemical limitation to photosynthesis and related leaf traits of 30 species from mountain grassland ecosystems under different land use. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 22, p. 1281-1296, 1999.

WULLSCHLEGER, S.D. Biochemical limitations to carbon assimilation in C₃ plants – a retrospective analysis of the A/C_i curves from 109 species. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 44, n. 262, p. 907-920, 1993.

YODA, K.; 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, 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**, Maryland, v. 40, p. 513-527, 1994.

YU, Q.; ZHANG, Y.; LIU, Y.; SHI, P. Simulation of the stomatal conductance of winter wheat in response to light, temperature and CO₂ changes. **Annals of Botany**, Oxford, v. 93, p. 435-441, 2004.

ZHANG, Y.; XU, H.L.; DANSEREAU, B.; GOSSELIN, A. Photosynthetic response of hibiscus plants to short-term humidity change. **Biotronics**, Fukuoka, v. 25, p. 23-31, 1996.

ZHANG, S.P.; HU, H.; XU, K.; LI, Z.R.; YANG, Y.P. Flexible and reversible responses to different irradiance levels during photosynthetic acclimation of *Cypripedium guttatum*. **Journal of Plant Physiology**, Amsterdam, v. 164, p. 611-620, 2007.