

Mudança de escala da transpiração foliar e condutância estomática de dois clones de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla* em função de variáveis ambientais

Scaling up of leaf transpiration and stomatal conductance of two *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla* clone in response to environmental variables

Kelly Cristina Tonello¹ e José Teixeira Filho²

Resumo

Este estudo teve por objetivo caracterizar o comportamento ecofisiológico foliar de dois clones de *Eucalyptus* em função de variáveis ambientais como radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf) e déficit de pressão de vapor da atmosfera (DPV) em duas escalas (vaso e parcela), assim como promover a mudança das informações obtidas em uma escala inferior para outra de ordem superior. O estudo foi conduzido na Faculdade de Engenharia Agrícola da Universidade Estadual de Campinas (FEAGRI/UNICAMP), São Paulo, Brasil. Para tanto, dados de transpiração (E) e condutância estomática (Gs) foram obtidas por porometria pelo uso de um analisador de gás infravermelho e associadas às variáveis ambientais locais radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf) e déficit de pressão de vapor atmosfera (DPV), sendo este último, registrado pela estação automática do Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas à Agricultura (CEPAGRI/UNICAMP) instalada no local de estudo. Em todas as escalas, os indivíduos encontravam-se sob a mesma faixa de potencial hídrico foliar antemanhã (0 a -0,5 MPa). A mudança de escala das informações foi realizada pela aplicação do modelo ecofisiológico, de modo a simular a E e Gs em função da Qleaf e DPV. Os trocas de E e Gs foram sistematicamente superiores na escala parcela quando comparada à escala vaso para os dois clones em estudo. Os modelos propostos mostraram-se eficientes na extrapolação de E e Gs entre as diferentes escalas, contudo os melhores resultados foram obtidos nas relações E, Gs e Qleaf.

Palavras-chaves: solo-planta-atmosfera, ecofisiologia, radiação fotossinteticamente ativa, demanda de vapor da atmosfera

Abstract

This study aimed at characterizing leaf ecophysiological behavior of two clones of *Eucalyptus* sp related to environmental variables such as photosynthetically active radiation (Qleaf) and vapor pressure deficit of the atmosphere (VPD) at two scales (pot and plot), as well as promoting a change of information obtained from a smaller scale to a higher one. The study was conducted at UNICAMP, São Paulo, Brazil. For data transpiration (E) and stomata conductance (Gs) porometry an infrared gas analyzer was used. Local environmental variables associated with Qleaf and VPD were recorded by the automatic station of CEPAGRI/UNICAMP installed at the study site. At all scales, individuals were under the same range of predawn leaf water potential (0 to -0.5 MPa). The scaling of information was performed by applying the ecophysiological model, to simulate the E and Gs as a function of Qleaf and VPD. The exchange of E and Gs were consistently above the plot scale when compared to the pot scale for the two clones under study. The proposed models were effective in the extrapolation of E and Gs between different scales, but the best results were obtained in the relations E, Gs and Qleaf.

Keywords: soil-plant-atmosphere; ecophysiology, photosynthetically active radiation, vapor pressure deficit of the atmosphere

INTRODUÇÃO

A produtividade das florestas tropicais plantadas varia consideravelmente e vários são os fatores que contribuem para isso. O sucesso do desenvolvimento das plantações ocorre quando se têm informações detalhadas sobre a espécie e condições

ambientais do local de plantio, sendo estas utilizadas para o desenvolvimento de estratégias eficazes de manejo florestal (GHOLZ; LIMA, 1997).

Muitos fracassos são atribuídos pela falta ou pelo uso inapropriado de informações sobre características vegetais de espécies selecionadas para determinado fim e questões sobre o am-

¹Universidade Federal de São Carlos, campus Sorocaba, Rod. João Leme dos Santos, km 266, Sorocaba-SP. CEP: 18.052-780 - E-mail: kelly.tonello@ufscar.br

²Universidade Estadual de Campinas, Av. Candido Rondon, 501, Barão Geraldo - Campinas /SP. CEP 13083-875 - E-mail: jose@feagri.unicamp.br

biente onde tais espécies são introduzidas. Para o entendimento básico da ecofisiologia da produção florestal e como os fatores ambientais interagem com a fisiologia das espécies, é importante o estudo contínuo dessas relações. Forrester *et al.* (2009) relatam que muitos estudos têm examinado o uso da água e a eficiência do uso da água no cultivo de eucalipto em diferentes ambientes e sob diferentes tratamentos silviculturais (WHITEHEAD; BEADLE, 2004). No entanto, poucos têm examinado como o uso da água se altera com o desenvolvimento dos indivíduos, havendo a necessidade de compreender essa dinâmica no ciclo da água local e global e ciclo do carbono.

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

Estudos de transferência de fluxo de água podem ser efetuados em diferentes níveis de escala, onde cada nível apresenta aspectos particulares. Esses estudos podem ser conduzidos nos níveis de folha, cobertura vegetal e bacia hidrográfica (JARVIS; MCNAUGHTON, 1986). Entretanto, a extrapolação de escala é problemática por uma infinidade de razões, dentre elas o fato da condutância estomática, fotossíntese e transpiração dependem diretamente das condições intrínsecas do ambiente, espécie vegetal e idade das folhas, assim como, da posição e orientação das mesmas.

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

própria posição da folhagem, espécie e idade das folhas. Um grande número de observações quanto aos fatores ambientais e fisiológicos da espécie, incluindo a representação de diferentes estádios de desenvolvimento foliar, são necessários para que a extrapolação seja bem sucedida.

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

MATERIAL E MÉTODOS

Caracterização da área de estudo

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

Monitoramento ecofisiológico

As avaliações ecofisiológicas foram realizadas em indivíduos do híbrido de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla*, identificados como clone C041 e P4295, produzidos pelo método de mini-estaquia em tubetes plásticos em viveiro clonal. Após atingir as condições de expedição para o campo, aproximadamente com 120 dias, os indivíduos dos clones foram transportados para a área experimental da FEAGRI/UNICAMP tendo como destino duas escalas diferentes de plantio. Para a descrição e quantificação dos principais mecanismos dos fluxos de água dos indivíduos, de modo a integrar as informações de escalas inferiores à uma escala superior, o estudo foi conduzido nas escalas denominadas como escala vaso (escala inferior) e escala parcela (escala superior).

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

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

Potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd})

Para o acompanhamento das disponibilidades hídricas no solo foram realizadas medidas de potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}) utilizando-se a câmara de pressão de Scholander (SCHOLANDER *et al.*, 1965), modelo 3035 (Soil Moisture Equipment Corp., USA) antes do nascer do sol, em folhas saudáveis totalmente expandidas. Desse modo, coletaram-se simultaneamente, quatro ramos por indivíduo e para evitar a perda de água por transpiração, as folhas foram cortadas na inserção do pecíolo, envolvidas em filme plástico e imediatamente levadas ao Laboratório de Hidráulica da FEAGRI/UNICAMP, onde se procederam as medidas.

Variáveis ecofisiológicas

A transpiração (E) e condutância estomática (Gs) do vapor d'água foram obtidas por dois equipamentos. De fevereiro a novembro de 2007 utilizou-se o porômetro portátil de difusão de estado estacionário, modelo LI-1600 da LICOR; a partir deste período, as medições foram realizadas pelo Analisador de Gás Infravermelho (IRGA) LC-PRO+ (ADC BioScientific Ltda.,

UK). A utilização posterior do IRGA deveu-se à sua aquisição após o início do estudo. Como já citado por Carneiro *et al.* (2008), a justificativa da utilização se atribui ao fato do aparelho possuir melhores recursos operacionais e menores restrições às condições de operação que o utilizado no início do estudo. Testes mostraram que as medidas realizadas pelos aparelhos não se diferenciaram entre si. Desse modo, escolheram-se quatro folhas saudáveis e totalmente expandidas e localizadas no terço médio da copa para cada indivíduo, expostas à radiação solar por todo período de medição e localizadas no terço médio da copa. As leituras se ocorreram em intervalos ao longo do dia, no período das 8 às 17 horas.

Fatores do Clima

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

A radiação fotossinteticamente ativa na superfície da folha (Qleaf) foi determinada simultaneamente às medições das variáveis ecofisiológicas, utilizando-se um sensor acoplado na câmara dos porômetros, sempre disposto perpendicularmente à luz solar incidente na superfície foliar ao longo de cada dia de trabalho. Dados complementares de temperatura do ar e da umidade relativa do ar, específicas dos dias de medição, foram obtidos da estação meteorológica do Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas à Agricultura – CEPAGRI/UNICAMP, que armazena informações diárias em intervalos de 10 minutos. Essas informações foram utilizadas para o cálculo do déficit de pressão de vapor de água (DPV) a cada intervalo correspondente ao período de estudo.

Modelos ecofisiológicos e

Mudança de escala

Estruturação do modelo

ecofisiológico na escala de vaso

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

$$E = f(\Psi_{pd}, Qleaf, DPV) \quad (1);$$

$$Gs = f(\Psi_{pd}, Qleaf, DPV) \quad (2)$$

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

$$E = \beta_1 * Qleaf^2 + \beta_1' * Qleaf \quad (3);$$

$$Gs = \beta_2 * Qleaf^2 + \beta_2' * Qleaf \quad (4)$$

$$E = \beta_3 * DPV^2 + \beta_3' * DPV \quad (5);$$

$$Gs = \beta_4 * \ln DPV + \beta_4' \quad (6)$$

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

Calibração do modelo ecofisiológico em vaso para a parcela

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

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

$$k = EP/EV \quad (7);$$

$$EP' = EV * k \quad (8)$$

Onde: EV = equação de $E = f(Q_{leaf})$ ou $E = f(DPV)$ para escala vaso; EP = equação de $E = f(Q_{leaf})$ ou $E = f(DPV)$ para escala parcela; EP' = modelo linear ajustado para mudança de escala de $E = f(Q_{leaf})$ ou $E = f(DPV)$ de vaso para parcela pelo coeficiente angular de cada modelo (k) a ser explicitado para mudança de escala e clone.

- Para G_s = Modelo linear para mudança de escala de vaso para parcela (G_sP')

$$k = G_sP/G_sV \quad (9);$$

$$G_sP' = G_sP * k \quad (10)$$

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

Análises Estatísticas

Foram realizadas análises de variância (ANOVA) de E e G_s e suas interações com Q_{leaf} e DPV para os clones C041 e P4295 entre as escalas de avaliação. Quando significativas, as médias foram comparadas pelo teste Tukey utilizando software Minitab 14.0. Para testar a sensibili-

dade dos modelos propostos com os dados observados foram realizadas análises de regressão linear com E e G_s como variáveis dependentes e Q_{leaf} e DPV como independentes.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Relações entre E e G_s em função da Q_{leaf} e DPV nas duas escalas de avaliação

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

Na caracterização da influência do DPV na E optou-se pela avaliação do comportamento da E separadamente no período da manhã e tarde em virtude da maior demanda evaporativa da atmosfera no período da tarde (Cuevas *et al.*, 2006; NICOLÁS *et al.*, 2008; O'GRADY *et al.*, 2008). No período da manhã, os valores entre escala vaso e parcela estiveram próximos para ambos os clones, entretanto, a faixa de observações para a escala vaso do clone C041 se concentrou até 1,7 kPa ao passo que para a escala parcela a faixa de observação se estendeu próximo à 3,0 kPa (Figura 2a). No período da tarde, a escala parcela mostrou não somente os maiores valores de E em função do DPV , mas também a maior amplitude entre escalas vaso e parcela nos dois clones. Na relação G_s x DPV , os valores de G_s apresentaram comportamento inversamente proporcional ao aumento do DPV , em especial na escala vaso, onde a G_s variou aproximadamente de 0,03 a 0,8 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para os clones (Figura 3). No caso da escala parcela do clone C041, a G_s se manteve no intervalo de 0,07 a 0,5 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ mesmo com variações dos níveis de DPV (Figura 3a). Em contrapartida, para o clone P4295, a tendência de resposta da escala parcela segue a escala vaso (Figura 3b).

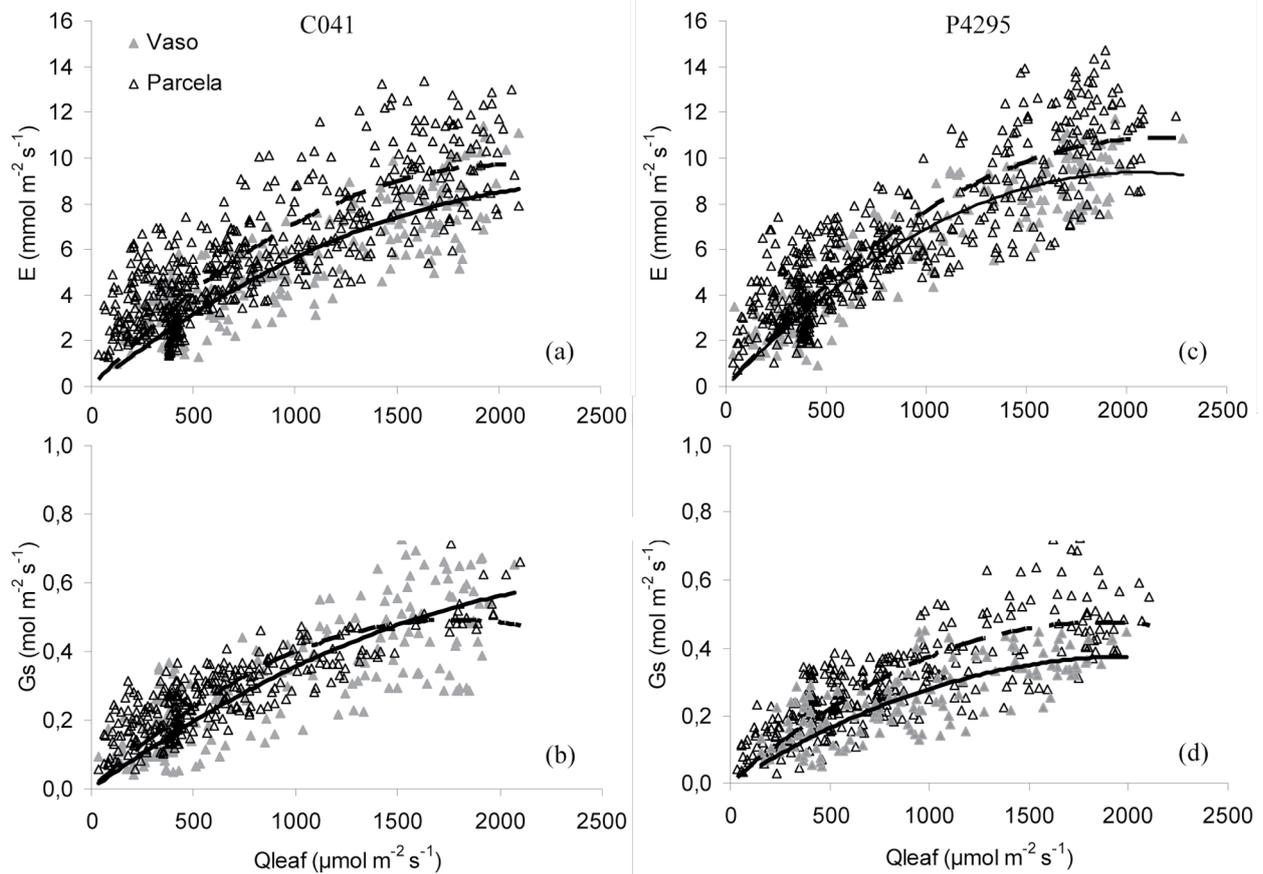


Figura 1. Comportamento da E e Gs dos clones C041 (a e b) e P4295 (c e d) em função da Qleaf nas escalas vaso e parcela. UNICAMP, 2007-2008. Cada ponto corresponde a média de 4 medições. (— Vaso e --- Parcela).

Figure 1. Behavior of E and Gs clones C041 (b) and P4295 (c and d) according to Qleaf in pot and plot scales. UNICAMP, 2007-2008. Each point represents the average of four measurements. (— Pot and --- Plot).

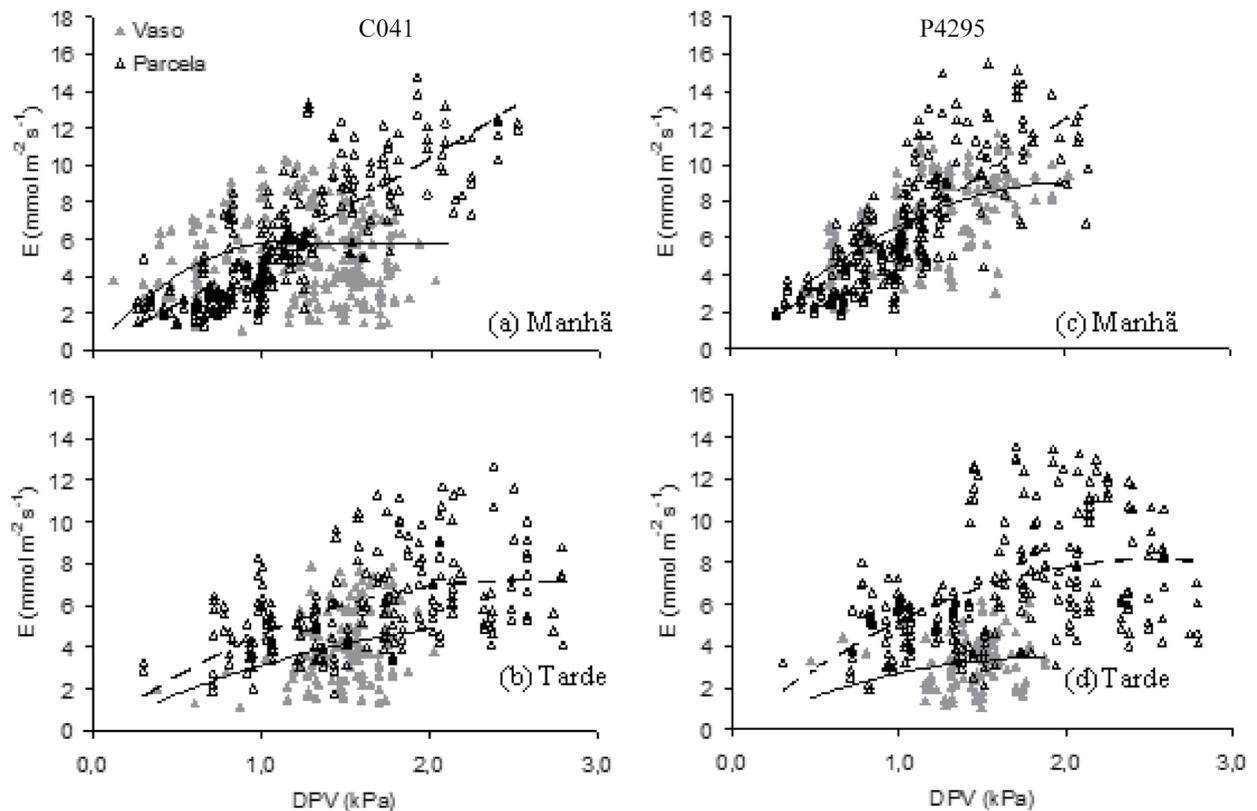


Figura 2. Comportamento da E manhã e tarde dos clones C041 (a e b) e P4295 (c e d) em função do DPV nas escalas vaso e parcela. FEAGRI/UNICAMP, 2007-2008. Cada ponto corresponde a média de 4 medições. (— Vaso e ---- Parcela).

Figure 2. Behavior of E in the morning and afternoon of clones C041 (b) and P4295 (c and d), according to the VPD in pot and plot scales. FEAGRI/UNICAMP, 2007-2008. Each point represents the average of four measurements. (— Pot and ---- Plot).

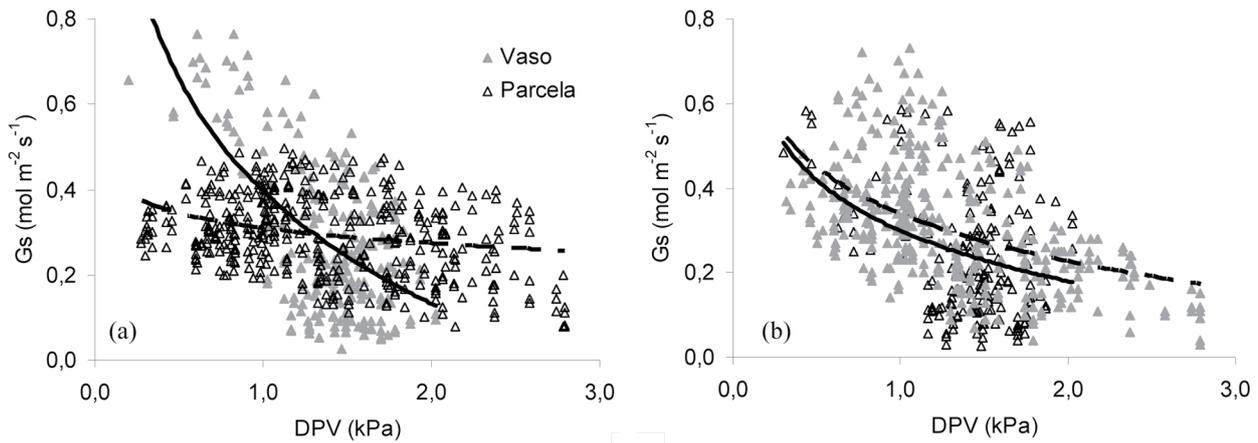


Figura 3. Comportamento da Gs dos clones C041 (a) e P4295 (b) em função do DPV nas escalas vaso e parcela. UNICAMP, 2007-2008. Cada ponto corresponde a média de 4 medições. (— Vaso e --- Parcela).

Figure 3. Behavior of Gs of clones C041 (a) and P4295 (b), according to VPD in pot and plot scales. UNICAMP, 2007-2008. Each point represents the average of four measurements. (— Pot e --- Plot).

Interdependência das variáveis ecofisiológicas e ambientais

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

O estudo da correlação entre variáveis ecofisiológicas é tido como ferramenta auxiliar para identificação de funções correlacionadas. As corre-

lações entre E x Gs apresentaram resultados significativos e positivos, mostrando uma base estreita de relacionamento entre as variáveis analisadas de trocas gasosas, principalmente na escala vaso. Esta relação apresentou coeficiente de correlação de 0,91 e 0,96 respectivamente, para o clone C041 e P4295 na escala vaso, o que mostra que a E variou proporcionalmente à Gs, numa relação linear. Entretanto, na escala parcela a correlação entre essas variáveis mostrou-se menor (0,33), obtendo-se tendências semelhantes para os dois clones.

Mudança de escala de vaso para parcela

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

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

Table 1. Test averages of daily mean ratios of ecophysiological and environmental variables for clones C041 and P4295 at the pot and plot scales. UNICAMP, 2007-2008.

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

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

** and * = significant difference at 1% and 5% respectively, ns = not significant

Embora todas as equações tenham se mostrado significativas ao nível de 5% de probabilidade, o teste de média não foi significativo para os dois clones em EP' período da tarde e GsP'. A única situação possível de mudança de escala sem a inserção do coeficiente linear

no modelo foi em $E = f(DPV)$ para o clone P4295 no período da manhã, comportamento este já esperado pelo resultado apresentado na Tabela 1. As melhores relações foram obtidas na mudança de escala envolvendo as variáveis E, Gs com Qleaf.

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

Table 2. Model coefficients of $E = f(Qleaf)$ with observed data from E_v and E_p and adjustment to simulate the scaling up (E_p'), coefficient of determination (R^2), k, E and Qleaf mean \pm mean standard deviation (k and $E_m \pm S.D.$, $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$; $Qleaf_m \pm S.D.$, $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$) for clones P4295 and C041. FEAGRI / UNICAMP, 2007-2008.

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

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

Means followed by same small letter in columns do not differ by Tukey test at 5% probability. n = number of measurements (mean of 4 measures).

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

Table 3. Model coefficients of $G_s = f(Qleaf)$ with observed data from G_{s_v} and G_{s_p} and adjustment to simulate the scaling up (G_{s_p}'), coefficient of determination (R^2), k, Gs and Qleaf mean \pm mean standard deviation (k and $G_{s_m} \pm S.D.$, $mol\ m^{-2}\ s^{-1}$; $Qleaf_m \pm S.D.$, $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$) for clones P4295 and C041. FEAGRI / UNICAMP, 2007-2008.

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

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

Means followed by same small letter in columns do not differ by Tukey test at 5% probability. n = number of measurements (mean of 4 measures).

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

Table 4. Model coefficients of $E = f(VPD)$ with observed data from E_v and E_p and adjustment to simulate the scaling up (E_p'), coefficient of determination (R^2), k, E and Qleaf mean \pm mean standard deviation (k and $E_m \pm S.D.$, $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$; $VPD_m \pm S.D.$, $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$) for clones P4295 and C041. FEAGRI / UNICAMP, 2007-2008.

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

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

Means followed by same small letter in columns do not differ by Tukey test at 5% probability. n = number of measurements (mean of 4 measures).

As Figuras 4 e 5 comparam os valores observados e os simulados significativos pelo teste Tukey. Todas as relações apresentaram bons

coeficientes de correlação e mostraram-se altamente significativas ($P < 0,01$), com variação de 0,79 à 0,86.

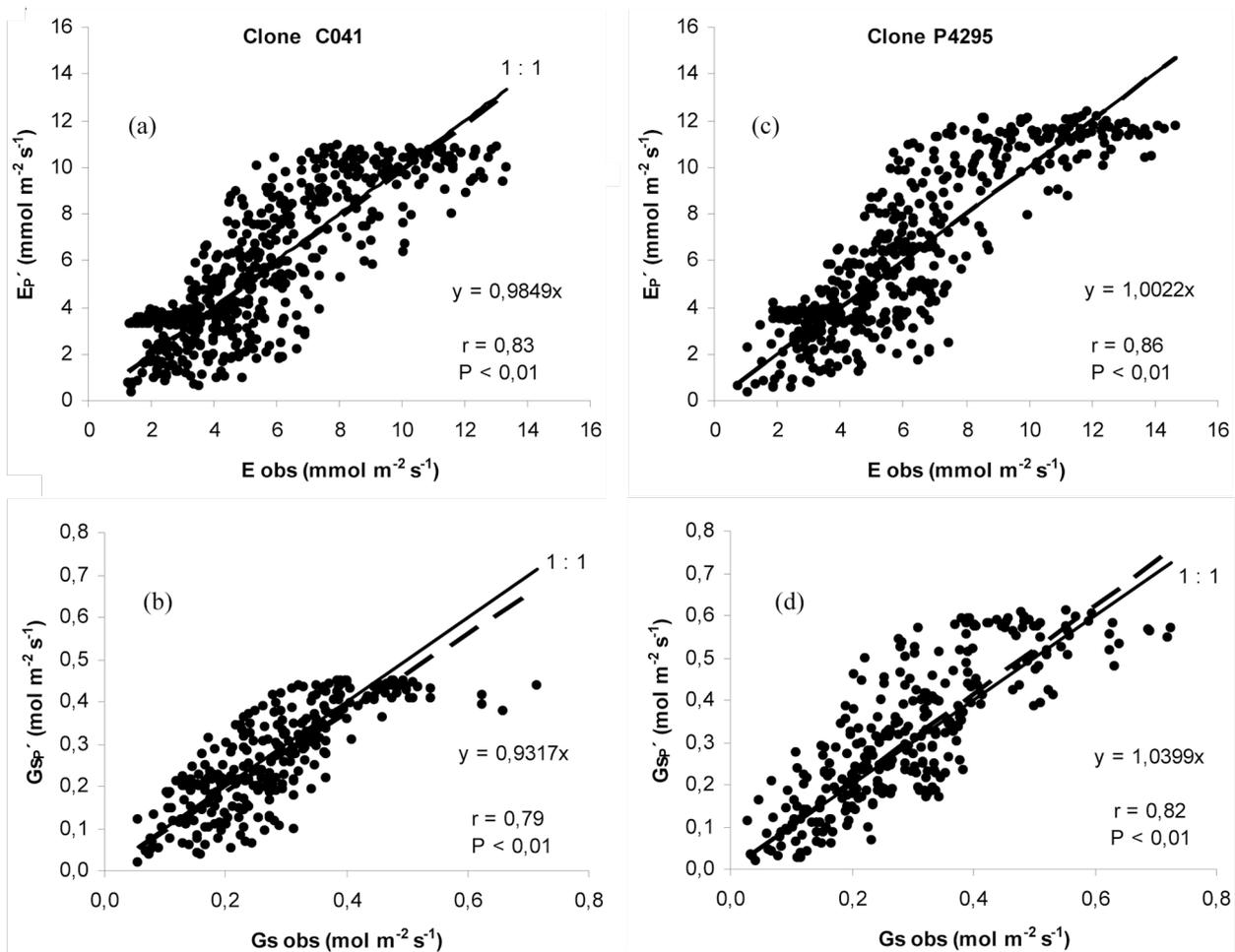


Figura 4. Regressão linear (com intercepto forçado a zero) entre valores simulados (E_p' e G_{s_p}') e observados de E e Gs em função de Q_{leaf} para os clones C041 (a,b) e P4295 (c, d) na escala parcela (Linha interrompida) e 1:1 (Linha cheia).

Figure 4. Linear regression (intercept forced to zero) between simulated (E_p' and G_{s_p}') and observed E and Gs related to Q_{leaf} for clone C041 (a, b) and P4295 (c, d); scale plot (Line interrupted) and 1:1 (full line).

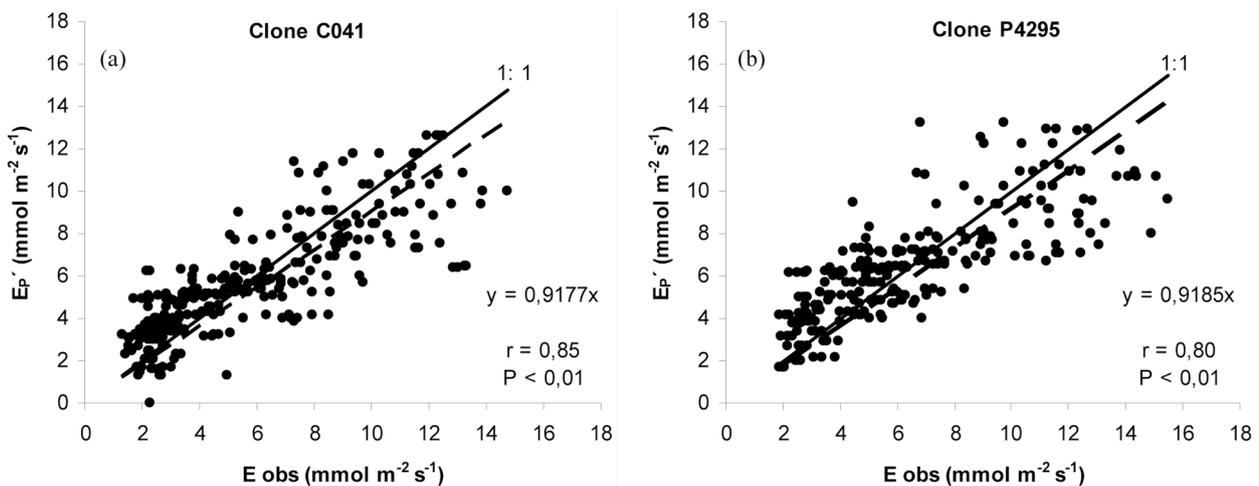


Figura 5. Regressão linear (com intercepto forçado a zero) entre valores simulados (E_p') e observados (E_{obs}) em função do DPV no período da manhã para os clones (a) C041 e (b) P4295 (Linha interrompida) e 1:1 (Linha cheia).

Figure 5. Linear regression (intercept forced to zero) between simulated (E_p') and observed (E_{obs}) related to VPD in the morning for the clones (a) C041 and (b) P4295 (interrupted line) and 1:1 (full line).

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

Table 5. Model coefficients of $G_s = f(DPV)$ with observed data from G_{s_v} and G_{s_p} and adjustment to simulate the scaling up (G_{s_p}'), coefficient of determination (R^2), k , G_s and Q_{leaf} mean \pm mean standard deviation (k and $G_{s_m} \pm S.D.$, $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; $VPD_m \pm S.D.$, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) for clones P4295 and C041. FEAGRI / UNICAMP, 2007-2008.

Clone	Escala	n	$\beta_4 i$	$\beta_4 i'$	R^2	$k \pm S.D.$	P-level	$G_{s_m} \pm S.D.$	$DPV_m \pm S.D.$
P4295	Vaso (G_{s_v})	298	-0,173	0,299	0,11	-	< 0,05	$0,37 \pm 0,23$ a	$1,29 \pm 0,32$
	Parcela (G_{s_p})	486	-0,161	0,337	0,26	-	< 0,05	$0,31 \pm 0,11$ b	$1,29 \pm 0,44$
	Mudança de escala (G_{s_p}')	486	-0,173	0,299	1,00	$1,17 \pm 0,06$	< 0,05	$0,31 \pm 0,06$ c	$1,29 \pm 0,44$
C041	Vaso (G_{s_v})	225	-0,4015	0,4052	0,47	-	< 0,05	$0,33 \pm 0,19$ a	$1,32 \pm 0,30$
	Parcela (G_{s_p})	506	-0,0505	0,3075	0,07	-	< 0,05	$0,30 \pm 0,08$ b	$1,36 \pm 0,51$
	Mudança de escala (G_{s_p}')	506	-0,4015	0,4052	1,00	$1,46 \pm 1,64$	< 0,05	$0,28 \pm 0,01$ c	$1,36 \pm 0,51$

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

Means followed by same small letter in columns do not differ by Tukey test at 5% probability. n = number of measurements (mean of 4 measures).

Neste trabalho, pôde-se observar que os dois clones de eucalipto apresentaram diferentes respostas ecofisiológicas em função de variáveis ambientais entre os dois estádios de desenvolvimento (Figuras 1, 2 e 3 e Tabela 1), todavia, uma tendência foi mantida. Isso possibilitou prever este comportamento ecofisiológico a partir de indivíduos jovens, neste caso, a escala vaso com 120 dias de idade, para indivíduos em idade mais avançada, 240 dias. O clone P4295, em especial, mostrou praticamente a mesma tendência de comportamento mesmo em estádios diferentes de desenvolvimento, visto que na maioria das situações a mudança da escala pôde-se basear apenas no aumento da magnitude das repostas para a escala parcela (Figuras 1b, 1d). Isto é, pela multiplicação do modelo da escala vaso por uma constante linear (Figuras 4 e 5). Sem esse modelo, com exceção da relação $E \times DPV$ manhã, a acurácia da predição não foi possível.

No caso do clone C041, a tendência de resposta de $G_s = f(DPV)$ nas escalas vaso e parcela merece destaque (Figura 3a) pela nítida diferença de comportamento, o que ocasionou a dificuldade no ajuste da equação $G_s P'$. Conforme Schulze (1993) e Yong *et al.* (1997) existem numerosas observações de que a G_s diminui em resposta ao aumento do DPV entre a folha e o ar, e esse comportamento foi realmente observado na escala vaso. No entanto, na escala parcela do clone C041 este comportamento teve pouca variação entre os valores de G_s mesmo com o aumento do DPV. Alguns autores relatam que com o envelhecimento da árvore, os estômatos tendem a aumentar sua sensibilidade ao déficit de pressão de vapor da atmosfera e por consequência, menores valores de condutância estomática são observados (DOMEK; GARTNER, 2001; McDOWELL *et al.*, 2002). Já o clone P4295 apesar de apresentar a mesma tendência de compor-

tamento entre as escalas vaso e parcela, também não foi significativo o uso do modelo proposto (Figura 3b, Tabela 5). Em todo caso, se comparado ao clone C041, o clone P4295 manteve a tendência entre as escalas. É fato reconhecido que o déficit de pressão de vapor d'água entre o interior da folha e o ar externo (DPV) é um importante fator ambiental que afeta o funcionamento estomático. Entretanto, são muitas as discussões no intuito de identificar as causas da real influência do DPV na G_s .

De acordo com Binkley *et al.* (2002), a produtividade da floresta aumenta após o início da rotação, atinge um pico próximo ao período em que a área foliar é máxima e, então, diminui substancialmente. Mas, as razões para este declínio ainda não estão completamente esclarecidas (RYAN *et al.*, 2006; VANDERKLEIN, 2007). A mais recente hipótese sobre a queda da produtividade com a idade foi desenvolvida por Ryan e Yoder. (1997), denominada "hipótese da limitação hidráulica".

À medida que as árvores envelhecem, suas propriedades hidráulicas mudam, e ao mesmo tempo, a quantidade de radiação interceptada pelas copas varia substancialmente (IRVINE *et al.*, 2004). Com o aumento do tamanho da árvore, a água e os nutrientes devem ser transportados ao longo de distâncias cada vez maiores entre a raiz e o ápice (DAY *et al.*, 2002). O suprimento de água para as folhas do ápice se torna restringido pela gravidade e pela condutância hidráulica. Alguns autores, por meio da medição da transpiração pelo fluxo de seiva constataram que a queda da produtividade é acompanhada pela queda das taxas de trocas gasosas (RYAN *et al.*, 2000; BARNARD; RYAN, 2003). Moore *et al.* (2004) estudaram os efeitos da idade na transpiração de floresta de *Pseudotsuga menziesii* com 40 e 450 anos em Oregon-USA. Utilizando a metodologia do fluxo de seiva, também atribuíram à hipótese

de limitação hidráulica a menor transpiração nos indivíduos na floresta mais velha e que a maior transpiração da floresta de 40 anos fornece evidências adicionais de alteração do balanço hídrico local pela sua maior transpiração. Barnard e Ryan (2003), por sua vez, relatam que a hipótese de limitação hidráulica propõe que o aumento do caminho a ser percorrido pela água no interior da planta diminui a condutância hidráulica da folha. Se os estômatos se fecham para regular o status do potencial hídrico foliar, árvores mais altas deverão fechar seus estômatos a baixos níveis de déficit de pressão de vapor quando comparadas a árvores de alturas menores. Novamente, reforçando o comportamento observado principalmente para o clone C041, já discutido anteriormente ($G_s = f(DPV)$, Figura 3). O clone P4295, embora tenha mantido entre as escalas a mesma tendência de G_s com o incremento do DPV, os valores médios foram inferiores para a escala parcela.

A hipótese da limitação hidráulica falhou em alguns outros estudos ao explicar a redução do crescimento (BARNARD; RYAN, 2003; RYAN *et al.*, 2004) e o mecanismo responsável por este fato não foi identificado. Ryan *et al.* (2006) acreditam que não há um mecanismo universal para explicar o declínio da produtividade com o aumento da altura da árvore e sim, que vários mecanismos poderão estar envolvidos.

Forrester *et al.* (2009), com o objetivo de caracterizar o comportamento ecofisiológico do eucalipto em diferentes idades na Austrália, relacionaram a área foliar e taxa de crescimento anual de *E. globulus* Labill com a transpiração (E) e condutância estomática (G_s) pelo método de fluxo de seiva em indivíduos de 2 à 8 anos idade. Os autores observaram um aumento da transpiração do povoamento dos 2 aos 5 anos de idade, onde atingiu-se o pico das taxas de trocas gasosas com posterior declínio após esse período. Esse decréscimo foi relacionado ao declínio do índice de área foliar, com conseqüência nas taxas de crescimento anual e na eficiência do uso da água. Neste estudo, embora a transpiração e condutância estomática tenham sido obtidas na escala foliar, estas variáveis tiveram o mesmo comportamento encontrado por eles, ou seja, as maiores tendências das taxas de transpiração foram observadas na escala parcela, onde os indivíduos encontravam-se mais desenvolvidos. A diferença entre os dois estudos é que as avaliações realizadas pelo método de fluxo de seiva estão estritamente relacionadas com a área foliar total da copa e ao cerne.

Assim como justificado por Moore *et al.* (2004) e Forrester *et al.* (2009), neste estudo, as tendências de maiores trocas gasosas na escala foliar na parcela pode ser explicado pelos indivíduos não terem atingido o seu pico de desenvolvimento. É evidente que os indivíduos dos clones de *Eucalyptus* monitorados na escala parcela são mais maduros que os da escala vaso, entretanto, continuam jovens e em crescimento e por esse motivo não podem ser considerados estagnados. Dessa maneira, as atividades fisiológicas continuam ativas e intensas, favorecendo o incremento da biomassa. Nas empresas florestais, em termos de produção de madeira, na tomada de decisão do melhor momento para o corte da floresta plantada (*Eucalyptus* sp), faz-se o estudo do balanço das curvas de produção e incrementos médio e anual, de modo a identificar a máxima taxa média de incremento da produção. Quando este ponto é atingido, diz-se que este é o pico de produção da floresta, ou seja, é quando ela atinge sua maior eficiência na produção (idade técnica de corte). Após esse pico, ocorre o declínio da curva de produção e economicamente, não é viável mantê-la em pé.

De acordo com Samuelson *et al.* (2007) a transpiração é proporcional ao crescimento dos vegetais e ao índice de área foliar, estando ao mesmo tempo, está relacionado ao controle da produtividade máxima. Por isso, é normal esperar que a taxa de transpiração varie de espécie para espécie, assim como com o desenvolvimento vegetativo (GHOLZ; LIMA, 1997). Nas plantações de curta duração, desde que a transpiração esteja relacionada com o desenvolvimento da área foliar, como é o caso do eucalipto que possuem altas taxas de crescimento inicial, pode ocorrer também rápida maximização da utilização de água por essas plantações.

Este estudo abordou em todas as medições realizadas, somente folhas totalmente expandidas e plenamente dispostas à radiação incidente. Na realidade, sabe-se que não há como expandir esses resultados para a copa já formada, uma vez que neste caso, as folhas não possuem um desenvolvimento uniforme e, tão pouco, uma constância na incidência de radiação. Da mesma forma, a extrapolação para a floresta e para o ecossistema, necessita de informações antes dispensáveis, nas escalas menores. Entretanto, esta noção de escalas e suas extrapolações são imprescindíveis para evitar visões equivocadas e fenômenos numa

certa escala para escalas maiores ou menores. À medida que se amplia a escala, mais interações ocorrem entre o crescente número de compartimentos do sistema, tornando-se mais difícil e laboriosos os estudos das relações causa-efeito dos modelos baseados em processos. Por esse motivo, optou-se em princípio por desenvolver este estudo, o escalonamento de folha para folha.

AGRADECIMENTOS

À Faculdade de Engenharia Agrícola da Universidade Estadual de Campinas (FEAGRI/UNICAMP) e Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo financiamento deste estudo; à empresa florestal Fibria Celulose S.A. pelo fornecimento de apoios financeiro, logístico e recursos humanos e à Universidade Federal de São Carlos (UFSCar).

CONCLUSÕES

Com exceção da relação E x DPV manhã para o clone P4295, as demais relações de E e Gs com Qleaf e DPV entre as escalas, apresentaram diferença significativa ao nível de 1 ou 5% para os dois clones.

Os valores medidos de E e Gs foram sistematicamente superiores na escala parcela quando comparada à escala vaso para os dois clones em estudo.

Para cada escala vaso, foi desenvolvido um modelo de mudança de escala para parcela. Por meio do ajuste do modelo da escala vaso, foi possível realizar a mudança de escala de E e Gs em função de Qleaf e DPV para escala parcela.

Os modelos de simulação da E em função da Qleaf/DPV e da Gs e Qleaf/DPV mostraram-se robustos para cada clone e em cada uma das escalas.

A única relação que não houve necessidade de ajuste do modelo foi de E x DPV manhã para o clone P4295.

Como todos os resultados foram obtidos para a faixa de Ψ_{pd} de 0 à -0,5 MPa, propõe-se a complementação desse estudo com medidas de E e Gs em outras escalas e faixas de Ψ_{pd} , a fim de confirmar as conclusões deste trabalho.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- 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, n.8, p.1235-1245, 2003.
- BINKLEY, D.; STAPE, J.L.; RYAN, M.G.; BARNARD, H.R.; FOWNES, J. Age-related decline in forest ecosystem growth: an individual-tree, stand-structure hypothesis. *Ecosystems*, New York, v.5, n.1, p.58-67, 2002.
- CARNEIRO, R.L.C.; RIBEIRO, A.; HUAMAN, C.A.M.; LEITE, F.P.; SEDIYAMA, G.C.; NEVES, J.C.L. Consumo de água em plantios de eucalipto: parte 1 determinação da condutância estomática em tratamentos irrigado e não-irrigado. *Revista Árvore*, Viçosa, v.32, n.1, p.1-10, 2008.
- CUEVAS, E.; BAEZA, P.; LISSARRAGUE, J.R. Variation in stomatal behaviour and gas exchange between mid-morning and mid-afternoon of north-south oriented grapevines (*Vitis vinifera* L. Cv. Tempranillo) at different levels of soil water availability. *Scientia Horticulturae*, Amsterdam, v.108, n.2, p.173-180, 2006.
- DAY, M.E.; GREENWOOD, M.G.; DIAZ, C. Age and size-relates trends in woody plant shoot development: regulatory pathways and evidence for genetic control. *Tree Physiology*, Victoria, v.22, n.8, p.507-513, 2002.
- DOMEC, J.C.; GARTNER, B.L. Cavitation and water storage capacity in bole xylem segments of mature and young Douglas-fir trees. *Trees*, New York, v.15, n.4, p.204-214, 2001.
- EMBRAPA – EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. *Sistema Brasileiro de Classificação de solos*. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 1999. 412p.
- FORRESTER, D.I.; COLLOPY, J.J.; MORRIS, J.D. Transpiration along an age series of *Eucalyptus globulus* plantations in southeastern Australia. *Forest Ecology and Management*, Amsterdam, v.259, n.9, 1754-1760, 2009.
- GHOLZ, H.L.; LIMA, W.P. The ecophysiological basis for productivity in the tropics. In.: NAMBIAR, E.K.S.; BROWN, A.G. (Ed.) *Management of soil, nutrients and water in tropical plantation forests*. Camberra: ACIAR, 1997. p.213-246.
- 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, n.7, p.753-763, 2004.
- JACKSON, R.B.; CARPENTER, S.R.; DAHM, C.N.; MCKNIGHT, D.M.; NAIMAN, R.J.; POSTEL, S.L.; RUNNING, S.W. Water in a changing world. *Ecological Applications*, Washington, v.11, n.4, p.1027-1045, 2001.

- JARVIS, P.G.; McNAUGHTON, K.G. Stomatal control of transpiration: scaling up from leaf to region. In: YIQI, L. (Ed). **Advances in Ecological Research**. Maryland: Academic Press, 1986. v.15, p.1-49.
- MARTINEZ-VILALTA, J.; PINOL, J., BEVEN, K. A hydraulic model to predict drought-induced mortality in woody plants: an application to climate change in the Mediterranean. **Ecological Modelling**, Kidlington, v.155, p.127-147, 2002.
- McDOWELL, N.G.; PHILLIPS, N.; LUNCH, C.; BOND, B.J.; RYAN, M.G. An investigation of hydraulic limitation and compensation in large, old Douglas-fir trees. **Tree Physiology**, Victoria, v.22, n.11, p.763-774, 2002.
- MOORE, G.W.; BOND, B.J.; JONES, J.A., PHILLIPS, N. MEINZER, F. Structural and compositional controls on transpiration in 40- and 450-year-old riparian forests in western Oregon, USA. **Tree Physiology**, Victoria, v.24, n.5, p.481-491, 2004.
- NICOLÁS, E.; BARRADAS, V.L.; ORTUÑO, M.F.; NAVARRO, A.; TORRECILLAS, A.; ALARCÓN, J.J. Environmental and stomatal control of transpiration, canopy conductance and decoupling coefficient in young lemon trees under shading net. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v.63, n.1-3, p.200-206, 2008.
- O'GRADY, A.P.; WORLEDGE, D.; BATTAGLIA, M. Constraints on transpiration of *Eucalyptus globulus* in southern Tasmania, Australia. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v.148, n.3, p.453-465. 2008.
- 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, n.3, p.393-414, 2004.
- RYAN M.G.; BOND, B.J.; LAW, B.E.; HUBBARD, R.M.; WOODRUFF, D.; CIENCIALA, E.; KUCERA, J. Transpiration and whole-tree conductance in ponderosa pine trees of different heights. **Oecologia**, Berlin, v.124, n.4, p.553-560. 2000.
- RYAN, M.G.; PHILLIPS, N.; BOND, B.J. The hydraulic limitation hypothesis revisited. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v.29, n.3, p.367-381, 2006.
- RYAN M.G.; YODER B.J. Hydraulic limits to tree height and tree growth. **Bioscience**, Washington, v.47, n.4, p. 235-242, 1997.
- SAMUELSON, L.J.; STOKES, T.A.; COLEMAN, M.D. Influence of irrigation and fertilization on transpiration and hydraulic properties of *Populus deltoids*. **Tree Physiology**, Victoria, v.27, n.5, p.765-774, 2007.
- SCHOLANDER, P.F.; HAMMEL, H.T.; BRADSTREET E.D.; HEMMINGSEN, E.A. Sap pressure in vascular plants. **Science**, Washington, v.148, p.339-346, 1965.
- SCHULZE, E.D. Soil, water deficits and atmospheric humidity as environmental signals. In: SMITH, J.A.C.; GRIFFITHS, H. **Water deficits: plant responses from cell to community**. Oxford: BIOS Scientific Publisher, 1993. p.98-125.
- 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, n.1, p.71-79, 2007.
- YONG, J.W.H.; WONG, S.C.; FARQUHAR, G.D. Stomatal responses to changes in vapour pressure difference between the leaf and air. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v.20, p.1213-1216, 1997.
- WHITEHEAD, D.; BEADLE, C.L. Physiological regulation of productivity and water use in *Eucalyptus*: a review. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v.193, n.1-2, p.113-140, 2004.

Recebido em 04/11/2010

Aceito para publicação em 26/05/2011