

ECOFISIOLOGIA DE CLONES DE EUCALIPTO SUBMETIDOS À
RESTRIÇÃO HÍDRICA EM CONDIÇÕES DE CAMPO

TIAGO MASSI FERRAZ

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY
RIBEIRO - UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ
JUNHO - 2012

ECOFISIOLOGIA DE CLONES DE EUCALIPTO SUBMETIDOS À RESTRIÇÃO HÍDRICA EM CONDIÇÕES DE CAMPO

TIAGO MASSI FERRAZ

“Tese apresentada ao Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Produção Vegetal”

Orientador: Prof. Eliemar Campostrini

CAMPOS DOS GOYTACAZES - RJ
JUNHO - 2012

FICHA CATALOGRÁFICA

Preparada pela Biblioteca do **CCTA / UENF** 061/2012

Ferraz, Tiago Massi

Ecofisiologia de clones de eucalipto submetidos à restrição hídrica em condições de campo / Tiago Massi Ferraz. – 2012.
113 f. : il.

Orientador: Eliemar Campostrini

Tese (Doutorado - Produção Vegetal) – Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias. Campos dos Goytacazes, RJ, 2012.

Bibliografia: f. 92 – 113.

1. Ecofisiologia 2. Eucalipto 3. Trocas gasosas 4. Fluorescência 5. Restrição hídrica I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias. II. Título.

CDD –
634.9

ECOFISIOLOGIA DE CLONES DE EUCALIPTO SUBMETIDOS À RESTRIÇÃO HÍDRICA EM CONDIÇÕES DE CAMPO

TIAGO MASSI FERRAZ

“Tese apresentada ao Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Produção Vegetal”

Aprovado em 18 de junho de 2012

Comissão Examinadora:

Dr. Ricardo Miguel Penchel (Ph.D., Biologia Vegetal) – Fibria Celulose S.A.

Dr^a. Alena Torres Netto (D.Sc., Produção Vegetal) - UENF

Prof. Elias Fernandes de Sousa (D.Sc., Produção Vegetal) - UENF

Dr. Fábio Afonso M. M. de Assis Figueiredo (D.Sc., Produção Vegetal) - UENF

Prof. Eliemar Campostrini (D.Sc., Fisiologia Vegetal) - UENF
Orientador

Aos meus pais Sebastião Ferraz (*in memoriam*) e Eliane Zappala Massi;
À minha irmã Talita Zappala Massi Magalhães;
À minha amada Monique Carriello Gama,

Dedico este trabalho.

AGRADECIMENTO

A Deus, por tudo;

A UENF, pela concessão da bolsa e a Fibria Celulose SA, pela oportunidade de realizar este trabalho;

Aos meus pais Sebastião Ferraz (*in memoriam*) e Eliane Zappala Massi, pelo amor, carinho, dedicação e exemplo de vida;

À minha amada Monique Carriello Gama, pelo amor, dedicação, compreensão, apoio e companheirismo;

À minha irmã Talita, pelo carinho e dedicação, e ao meu padrasto, Jorge Neves de Magalhães, pelos conselhos;

Aos meus avós de consideração, Walter Freitas da Câmara e Conceição Carriello, pelo incentivo e exemplo de caráter e honestidade;

À minha sogra e amiga, Nilma Carriello Gama, pelas palavras de incentivo e pelo apoio;

Ao mestre e amigo, Prof. Eliemar Campostrini, pelos ensinamentos, conselhos e orientações;

Aos pesquisadores da Fibria: Ricardo Miguel Penchel e Rodolfo Araujo Loos, pela colaboração, e total dedicação para a realização deste trabalho;

Ao Prof. Elias Fernandes de Souza, pela colaboração direta para a realização deste trabalho;

Aos parceiros de campo da Fibria: Júlio, Jurandir, Edmundo, Jair, Carlos, e outros técnicos da célula 8 pela ajuda incondicional para a realização deste trabalho;

Aos colegas de laboratório LMGV/Setor de Fisiologia Vegetal, Fábio, Anderson, Luciane, Geórgia, Tarcísio, Tati, Roberta, Marcelo, Luciana, Leandro, Daniel, Cássia, Jeferson, Juliana, Gleidson e Débora. Em especial a Amanda, pela amizade, ajuda, e paciência;

À Dr^a Alena Torres Netto, pela grande amizade e sugestões para o enriquecimento deste trabalho;

À Prof^a Mara Menezes de A. Gomes, pela amizade e ter sido responsável pelo início da minha vida na pesquisa;

Aos meus melhores amigos: Carlos Leandro e Marcell, pelas palavras de incentivo e momentos de descontração;

À minha cunhada Camila Carriello, pela amizade e pelo exemplo de dedicação;

Ao Prof. José Geraldo de Araújo Carneiro, pelos ensinamentos, pela amizade e pela oportunidade de publicação do livro: Princípios de Desramas e Desbastes de Espécies Florestais;

E por fim, a todos que direta ou indiretamente contribuíram para a concretização deste trabalho.

Obrigado!

SUMÁRIO

LISTA DE SÍMBOLOS	viii
LISTA DE TABELAS	x
LISTA DE FIGURAS	xiv
RESUMO	xix
ABSTRACT	xxi
1.INTRODUÇÃO	01
2. REVISÃO DE LITERATURA	04
2.1 Aspectos econômicos	04
2.2 Classificação e características botânicas.....	06
2.3 Água e a célula vegetal	07
2.4 Eficiência no uso da água	09
2.5 Diversidade genética	12
2.5.1 Fotossíntese e produtividade	12
2.6 Fisiologia do estresse	13
2.6.1 Estresse hídrico	13
2.6.2 Excesso de luz.....	17

3. MATERIAL E MÉTODOS	22
3.1 Material vegetal e condições de cultivo	22
3.2 Medição das trocas gasosas.....	24
3.3 Medidas das variáveis climáticas.....	25
3.4 Teor de umidade do solo.....	26
3.5 Medidas de crescimento.....	26
3.6 Potencial hídrico foliar.....	27
3.7 Determinação da eficiência fotoquímica.....	27
3.8 Índice fotossintético (“Performance index”).....	27
3.9 Índice SPAD.....	28
3.10 Temperatura foliar.....	29
3.11 Termografia por infravermelho.....	29
3.12 Biomassa foliar senescente (serrapilheira).....	29
3.13 Determinação do fluxo de seiva xilemática.....	29
3.14 Delineamento experimental e análise estatística	31
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	32
4.1 Variáveis climáticas e teor de umidade no solo.....	32
4.2 Análise de variância.....	34
4.3 Variáveis de crescimento.....	39
4.4 Biomassa foliar senescente (serrapilheira).....	50
4.5 Trocas gasosas.....	53
4.6 Eficiência no uso da água, razão de transpiração e eficiência intrínseca do uso da água.....	62
4.7 Índice SPAD, potencial hídrico e temperatura foliar.....	68
4.8 Fluorescência da clorofila e índice fotossintético.....	75

4.9 Transpiração estimada pelo fluxo de seiva xilemática.....	83
4.10 Termografia por infravermelho.....	87
5. CONCLUSÕES	90
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	92

LISTA DE SÍMBOLOS

Ψ_w : Potencial hídrico

A: Taxa fotossintética líquida instantânea

ABA: Ácido abscísico

ABRAF: Associação Brasileira de Produtores de Florestas Plantadas

ATP: Adenosina trifosfato

CO₂: Dióxido de carbono

CRH: Com restrição hídrica

CV: Coeficiente de variação

D, DAP: Diâmetro na altura do peito

DBC: Delineamento em blocos casualizados

DFMD: Depressão da fotossíntese ao meio-dia

DPV: Déficit de pressão de vapor

E: Transpiração

EIUA: Eficiência Intrínseca do uso da água

ET₀: Evapotranspiração de referência

EUA: Eficiência do uso da água

FAO: Food and Agriculture Organization

FFF: Fluxo de fótons fotossintéticos

FSX: Fluxo de seiva xilemática

F_v/F_m: Rendimento quântico máximo do fotossistema II

g_s: Condutância estomática

H: altura

IRGA: Analisador de gás a infravermelho

IV: Intensidade de verde
MAP: Meses após o plantio
MPC: Medidor portátil de clorofila
MSPA: Massa seca de parte aérea
N₂: Nitrogênio
NADP⁺: Nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato
NADPH: Nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato desidrogenase
O₂: Oxigênio
PEA: Plant Efficiency Analyser
PI: Índice fotossintético (do inglês, "*Photosynthetic index*")
PIB: Produto Interno Bruto
PSII: Fotossistema II
QA: Quinona A
Rubisco: Ribulose-1,5-Bisfosfato Carboxilase-Oxigenase
RuBP: Ribulose 1,5 Bisfosfato
SRH: Sem restrição hídrica
Ser: Serrapilheira
T°: Temperatura em graus Celsius
UR: Umidade relativa

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Resumo da análise de variância, médias, coeficientes de variação para as onze características avaliadas em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica da primeira campanha de campo realizada em maio de 2010 no município de Linhares - ES.....	36
Tabela 2 – Resumo da análise de variância, médias, coeficientes de variação para as onze características avaliadas em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica da segunda campanha de campo realizada em agosto de 2010 no município de Linhares - ES.....	37
Tabela 3 – Resumo da análise de variância, médias, coeficientes de variação para as onze características avaliadas em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica da terceira campanha de campo realizada em dezembro de 2010 no município de Linhares - ES.....	38
Tabela 4 – Valores médios de altura total avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica das três campanhas de campo realizadas em 2010 no município de Linhares – ES.....	40

Tabela 5 – Valores médios de DAP avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica das três campanhas de campo realizadas em 2010 no município de Linhares - ES.....	41
Tabela 6 – Valores médios da relação Altura x DAP ² avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica das três campanhas de campo realizadas em 2010 no município de Linhares - ES.....	41
Tabela 7 – Matéria seca de folhas, galhos, casca, lenho, total da parte aérea, altura, DAP e volume de lenho dos 4 clones na condição com restrição (CRH) e sem restrição hídrica (SRH) realizado aos 18 meses após o plantio, n=3.....	47
Tabela 8 – Matéria seca de folhas, galhos, casca, lenho, total da parte aérea, altura, DAP e volume de lenho dos 4 clones na condição com restrição (CRH) e sem restrição (SRH) hídrica realizado aos 27 meses após o plantio, n=3.....	48
Tabela 9 – Valores médios de massa seca da serrapilheira avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica das três campanhas de campo realizadas em 2010 no município de Linhares - ES.....	51
Tabela 10 – Valores médios da taxa fotossintética líquida avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica das três campanhas de campo realizadas em 2010 no município de Linhares – ES.....	53
Tabela 11 – Valores médios da transpiração avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica das três campanhas de campo realizadas em 2010 no município de Linhares - ES.....	56

Tabela 12 – Valores médios de condutância estomática avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica das três campanhas de campo realizadas em 2010 no município de Linhares - ES.....	60
Tabela 13 – Valores da eficiência no uso da água avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica.....	63
Tabela 14 – Incremento em altura (mm) dos clones por quantidade de água precipitada (L) no período de 18 aos 24 meses após o plantio. SRH: sem restrição hídrica; CRH: com restrição hídrica.....	65
Tabela 15 – Valores médios do índice SPAD avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica das três campanhas de campo realizadas em 2010 no município de Linhares - ES.....	69
Tabela 16 – Valores médios de potencial hídrico foliar avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica das três campanhas de campo realizadas em 2010 no município de Linhares - ES.....	71
Tabela 17 – Valores médios de temperatura avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica das três campanhas de campo realizadas em 2010 no município de Linhares - ES.....	73
Tabela 18 – Valores médios da relação F_v/F_m avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica das três campanhas de campo realizadas em 2010 no município de Linhares - ES.....	76
Tabela 19 – Valores médios do índice fotossintético (PI) avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica das três campanhas de campo realizadas em 2010 no município de Linhares - ES.....	78

Tabela 20 – Valores de transpiração média diária e mensal avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica (SRH) e com restrição hídrica (CRH) das três campanhas de campo realizadas em 2011 no município de Linhares - ES..... 86

Tabela 21 – Valores médios de temperatura avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica na terceira campanha de campo realizada em dezembro 2010 no município de Linhares - ES..... 88

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Estruturas de suporte das telhas de fibrocimento onduladas (Eternit®) que foram instaladas na entrelinha do plantio a fim de reduzir a precipitação pluviométrica na área com restrição hídrica..... 23
- Figura 2 – (A) e (B) Suporte das telhas de amianto; (C) Canais impermeabilizados por lonas; (D) Vista de cima do experimento..... 24
- Figura 3 – Precipitação pluviométrica, temperatura, umidade relativa, DPV e PAR na região de Desengano no município de Linhares-ES. A seta vermelha indica a época de instalação da cobertura no solo e as setas pretas indicam as 3 épocas avaliadas..... 33
- Figura 4 – Variação da umidade do solo nas duas áreas do experimento: sem restrição hídrica e com restrição hídrica. Cada ponto representa a porcentagem média de umidade de 4 tubos determinados de 0-0,20 m e de 0-1,6m de profundidade do solo. A seta vermelha indica a época de instalação da cobertura no solo e as setas pretas indicam as 3 épocas de estudo..... 34

Figura 5 – Altura de 4 clones de eucalipto. (A) 18 meses, n=32. (B) 21 meses, n=32. (C) 24 meses, n=32. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (clones sem restrição hídrica) e minúscula (clones com restrição hídrica) não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.....	42
Figura 6 – DAP de 4 clones de eucalipto. (A) 18 meses, n=32. (B) 21 meses, n=32. (C) 24 meses, n=32. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (clones sem restrição hídrica) e minúscula (clones com restrição hídrica) não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.....	43
Figura 7 – Relação Altura x DAP ² de 4 clones de eucalipto. (A) 18 meses, n=32. (B) 21 meses, n=32. (C) 24 meses, n=32. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (clones sem restrição hídrica) e minúscula (clones com restrição hídrica) não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.....	44
Figura 8 – Matéria seca da parte aérea (%) de lenho, galhos, cascas e folhas de seis clones de eucalipto aos 18 meses após o plantio em duas condições: sem restrição hídrica e com restrição hídrica.....	49
Figura 9 – Matéria seca da parte aérea (%) de lenho, galhos, cascas e folhas de seis clones de eucalipto aos 27 meses após o plantio em duas condições: sem restrição hídrica e com restrição hídrica.....	50
Figura 10 – Massa seca da serrapilheira (g m ⁻²) de 4 clones de eucalipto. (A) 17 meses, n=32. (B) 20 meses, n=32. (C) 24 meses, n=32. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (clones sem restrição hídrica) e minúscula (clones com restrição hídrica) não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.....	52

Figura 11 – Taxa fotossintética líquida de 4 clones de eucalipto. (A) 17 meses, n=32. (B) 20 meses, n=32. (C) 24 meses, n=32. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (clones sem restrição hídrica) e minúscula (clones com restrição hídrica) não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.....	54
Figura 12 – Transpiração de 4 clones de eucalipto. (A) 17 meses, n=32. (B) 20 meses, n=32. (C) 24 meses, n=32. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (clones sem restrição hídrica) e minúscula (clones com restrição hídrica) não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.....	57
Figura 13 – Condutância estomática de 4 clones de eucalipto. (A) 17 meses, n=32. (B) 20 meses, n=32. (C) 24 meses, n=32. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (clones sem restrição hídrica) e minúscula (clones com restrição hídrica) não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.....	61
Figura 14 – Correlação entre a taxa fotossintética líquida e a transpiração de 4 clones de eucalipto em duas condições: com restrição hídrica e sem restrição hídrica. (A) clone1, n=32. (B) clone 2, n=32. (C) clone 3, n=32. (D) clone 4, n=32.....	66
Figura 15 – Correlação entre a taxa fotossintética líquida e a condutância estomática de 4 clones de eucalipto em duas condições: com restrição hídrica e sem restrição hídrica. (A) clone1, n=32. (B) clone 2, n=32. (C) clone 3, n=32. (D) clone 4, n=32.....	67

Figura 16 – Índice SPAD de 4 clones de eucalipto em duas condições: com limitação hídrica e sem limitação hídrica. (A) 17 meses, n=32. (B) 20 meses, n=32. (C) 24 meses, n=32. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (clones sem restrição hídrica) e minúscula (clones com restrição hídrica) não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Tukey a 5% de probabilidade..... 70

Figura 17 – Potencial hídrico foliar de 4 clones de eucalipto em duas condições: com limitação hídrica e sem limitação hídrica. (A) 17 meses, n=32. (B) 20 meses, n=32. (C) 24 meses, n=32. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (clones sem restrição hídrica) e minúscula (clones com restrição hídrica) não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Tukey a 5% de probabilidade..... 72

Figura 18 – Termometria de 4 clones de eucalipto. (A) 18 meses, n=32. (B) 21 meses, n=32. (C) 24 meses, n=32. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (clones sem restrição hídrica) e minúscula (clones com restrição hídrica) não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Tukey a 5% de probabilidade..... 74

Figura 19 – Relação Fv/Fm de 4 clones de eucalipto em duas condições: com limitação hídrica e sem limitação hídrica. (A) 18 meses, n=32. (B) 21 meses, n=32. (C) 24 meses, n=32. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (clones sem restrição hídrica) e minúscula (clones com restrição hídrica) não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Tukey a 5% de probabilidade..... 77

Figura 20 – Índice fotossintético (PI) de 4 clones de eucalipto. (A) 18 meses, n=32. (B) 21 meses, n=32. (C) 24 meses, n=32. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (clones sem restrição hídrica) e minúscula (clones com restrição hídrica) não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Tukey a 5% de probabilidade..... 79

Figura 21 – Modelo ‘pipeline’ da área da seção transversal da amostra do fluxo de energia em folhas de clones de eucalipto em duas condições: com limitação hídrica e sem limitação hídrica. Clone 1, sem limitação hídrica (Figuras 21A); Clone 1, com limitação hídrica (Figuras 21B); Clone 2, sem limitação hídrica (Figuras 21C); Clone 2, com limitação hídrica (Figuras 21D); Clone 3, sem limitação hídrica (Figuras 21E); Clone 3, com limitação hídrica (Figuras 21F); Clone 4, sem limitação hídrica (Figuras 21G); Clone 4, com limitação hídrica (Figuras 21H). Os círculos fechados (coloração preta) correspondem aos centros de reação inativos e os abertos, aos centros de reação ativos. A largura das setas ABS/CS_0 , TR_0/CS_0 , DI_0/CS_0 , ET_0/CS_0 indicam a intensidade do fluxo de energia..... 82

Figura 22 – Relação entre a transpiração e a evapotranspiração de referência de clones de eucalipto em duas condições: com limitação hídrica e sem limitação hídrica. (A) clone 1 – com e sem restrição, n=42. (B) clone 2 – com restrição, n =42 e sem restrição, n=16..... 84

Figura 23 – Relação entre a transpiração e a evapotranspiração de referência de clones de eucalipto em duas condições: com limitação hídrica e sem limitação hídrica. (A) clone 1 – com e sem restrição, n=42. (B) clone 2 – com e sem restrição, n=42..... 85

RESUMO

FERRAZ, Tiago Massi; D.Sc.; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Junho de 2012. Ecofisiologia de clones de eucalipto submetidos à restrição hídrica em condições de campo. Orientador: Eliemar Campostrini.

Devido ao cenário de mudanças climáticas globais, o qual preconiza um aumento da escassez de água, o uso da irrigação ou de genótipos adaptados à limitação hídrica vem sendo apontados como importantes objetos de pesquisa no mundo. O objetivo deste trabalho foi avaliar as possíveis diferenças no metabolismo fotossintético, nas relações hídricas e nas medidas biométricas, entre diferentes clones elite de eucalipto submetidos à restrição hídrica imposta em condição de campo. Foram testados quatro clones híbridos de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla*: o clone 1 e o 3 (Geração 2006), o clone 4 (Geração 2003) e o clone 2 (Geração 2000). Estes genótipos foram cultivados em duas áreas, com restrição hídrica (CRH) e sem restrição hídrica (SRH). O tratamento CRH foi imposto aos 14 meses após o plantio (MAP), por meio da cobertura do solo (entrelinhas de plantio) com telhas impermeáveis. Na área (SRH), foi permitido o acesso ao solo de 100% da precipitação pluviométrica (710 mm.ano^{-1}). Na área CRH, o solo foi coberto por telhas de fibrocimento onduladas (Eternit®), simulando uma condição de deficiência hídrica (355 mm ano^{-1}). A análise estatística foi realizada segundo o delineamento de blocos casualizados, no esquema fatorial 4 x 2 (4 clones, 2 condições hídricas), com 32 repetições. Foram avaliados a altura, o diâmetro, as trocas gasosas, o potencial hídrico foliar,

a temperatura foliar, a emissão da fluorescência da clorofila, o índice fotossintético, o fluxo de seiva xilemática, o índice SPAD e a biomassa foliar. Os resultados mostraram que a restrição hídrica causou comprometimento no crescimento, avaliado pela altura da planta e pelo diâmetro a altura do peito. Na área com restrição hídrica (CRH), o clone que apresentou melhor desempenho nestas características foi o clone 2. Em sua maioria, as variáveis relacionadas às trocas gasosas (fotossíntese, transpiração e condutância estomática) e o potencial hídrico foliar, apresentaram valores reduzidos nas folhas das plantas cultivadas na área CRH. Tais variáveis não se mostraram eficazes na discriminação entre os genótipos quando estes foram cultivados em boa disponibilidade hídrica (área SRH) e em condição de restrição hídrica (área CRH). A senescência foliar avaliada por meio da queda das folhas, a temperatura foliar, o índice SPAD, a relação F_v/F_m , a EUA instantânea (avaliada pela inclinação da curva *A versus E*), e a EIUA intrínseca (avaliada pela inclinação da curva *A versus g_s*) não se mostraram fortemente associados à disponibilidade hídrica do solo, bem como não se mostraram como bons indicadores de possível tolerância à seca dos genótipos estudados. Por meio dos resultados obtidos, o clone 2 se mostrou o mais tolerante ao estresse hídrico moderado imposto às plantas de eucalipto (tolerância esta avaliada pela altura das plantas), e esta tolerância foi associada a um melhor desempenho do processo fotoquímico, quando este foi avaliado por meio do JIP test. Na área CRH, o melhor desempenho no crescimento do clone 2 propiciou a este clone apresentar menor consumo de água por árvore, quando avaliado pelo fluxo de seiva xilemática, e uma maior eficiência no uso da água, quando avaliada pelo maior crescimento em altura por litro de água que entrou no sistema de cultivo. O JIP test, obtido por meio da cinética rápida da emissão da fluorescência no tempo, se mostrou um índice promissor para discriminação de tolerância à seca em plantas de eucalipto.

ABSTRACT

FERRAZ, Tiago Massi; D.Sc.; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. July, 2012. Ecophysiology of eucalyptus clones under water restriction in field conditions. Advisor: Professor Eliemar Campostrini.

Due the global climate change scenario, which envisages an increase in water scarcity, the irrigation use or adapted genotypes to water limitation has been identified as important research subjects in the world. The aim of this work was to evaluate possible differences in gas exchange, water relations and in biometric measurements between different elite eucalypt clones submitted to water restriction imposed under field conditions. We tested four hybrid clones of *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla*: clone 1 and 3 (Generation 2006), clone 4 (Generation 2003) and clone 2 (Generation 2000). These genotypes were grown in two areas: with water restriction (CRH) and without water restriction (SRH). CRH treatment was imposed 14 months after planting (MAP). In the area (SRH), was allowed access to land 100% of rainfall (710 mm.yr⁻¹). In the CRH area, the soil was covered with corrugated asbestos cement tiles (Eternit ®), simulating a drought stress condition (355 mm yr⁻¹). Statistical analysis was performed according to a randomized block design, in 4 x 2 factorial (four clones, two water conditions), with 32 repetitions. It was evaluated the height, diameter, gas exchange, leaf water potential, leaf temperature, chlorophyll fluorescence, photosynthesis index, xylem sap flow, SPAD index, senescent leaf biomass. This work showed that water restriction caused impairment in growth, measured by

plant height and diameter at breast height. In the area with water restriction (CRH), the clone that showed the best performance of these characteristics was the clone 2. Most of the variables related to gas exchange (photosynthesis, stomatal conductance and transpiration) and leaf water potential, showed reduced values in the leaves plants grown in the CRH. These variables were not effective in discriminating between genotypes when grown in water availability (SRH area) and the condition of water restriction (CRH area). Leaf senescence assessed by the leaves falls, leaf temperature, SPAD index, F_v/F_m ratio, instant WUE (assessed by the slope of A versus E), and instant WUE (assessed by the slope of A versus E) were not strongly associated with the soil water availability, and were not as good indicators of possible drought tolerance of genotypes. Through the results obtained, the clone 2 was the most tolerant to moderate water stress imposed on eucalyptus plants (tolerance is measured by plant height), and this tolerance was associated with better performance of the photochemical process, when it was assessed JIP the test. In the CRH, the improved growth performance in clone 2 led to have lower consumption of water per tree, as assessed in the xylem sap flow, and greater efficiency in water use, as measured by greater height growth per liter of water that entered the system of cultivation. The JIP test, obtained by rapid kinetics of fluorescence emission of the time, proved to be a promising index for the identification of drought tolerance in eucalyptus plants.

1. INTRODUÇÃO

O Brasil é o país com maior área de florestas plantadas de eucalipto, com o cultivo em 4.258.704 hectares, o que, em 2009, representou cerca de 21% das florestas cultivadas de eucalipto no planeta (Trabado e Wilstermann, 2010). Entre 2004 e 2010, e na maioria dos estados brasileiros, ou em estados considerados como novas fronteiras da silvicultura, a área de florestas com eucalipto está em franca expansão, com crescimento médio no país de 7,1% ao ano (ABRAF, 2011).

A expansão na área plantada com *Eucalyptus* é resultado de um conjunto de fatores que vem favorecendo o plantio em larga escala de espécies deste gênero. Entre os aspectos mais relevantes deste plantio em larga escala estão o crescimento rápido em ciclo de curta rotação, a alta produtividade florestal e a expansão e direcionamento de novos investimentos por parte de empresas de segmentos que utilizam a madeira desta espécie como matéria-prima em processos industriais. Em particular, no segmento de celulose e papel, as expansões previstas têm sido a alavanca do crescimento nas áreas plantadas, das quais 1,62 milhões de hectares deste grupo de espécies são cultivados para este segmento (ABRAF, 2011). Apesar deste volume plantado, o Brasil ainda apresenta um grande potencial de crescimento da área cultivada, o que torna fundamental as pesquisas científicas com esta espécie.

A seleção de material genético de eucalipto de grande desempenho para a indústria é de interesse em sítios com acentuada variação de disponibilidade de

água no solo (Gomes, 1994; Leles et al., 1998). Sendo assim, estudar os efeitos da disponibilidade hídrica sobre o processo fotossintético e sobre a produtividade de madeira desta espécie é de fundamental importância.

O crescimento e o desenvolvimento das plantas dependem de vários fatores ambientais, entre eles a temperatura do ar e o conteúdo de água no solo e no ar. A temperatura do ar é uma das principais variáveis meteorológicas que afeta o desenvolvimento da maioria das espécies vegetais (Streck, 2002). Por razões científicas, econômicas e práticas, os estudos relacionando a temperatura do ar, a fenologia e o crescimento/desenvolvimento de espécies florestais têm recebido grande atenção apenas em países de clima temperado.

A água é o principal constituinte dos vegetais, e a redução na disponibilidade deste recurso no solo e no ar pode afetar drasticamente o metabolismo fotossintético das plantas (Lawlor e Tezara, 2009), afetando o crescimento e o desenvolvimento das culturas anuais e perenes (Cabral, 2004; Figuerôa et al, 2004).

Em ambientes em que ocorre limitação da quantidade e/ou, alteração na distribuição de chuvas, as quais podem comprometer a sobrevivência e o crescimento das plantas, a adaptação de espécies de eucalipto torna-se de extrema importância. Desta maneira, é necessário selecionar as espécies que apresentam mecanismos eficientes de uso da água e de nutrientes (Jones e Wilkins, 1971).

Algumas espécies do gênero *Eucalyptus*, a exemplo de outras espécies arbóreas, apresentam mecanismos de economia de água (Pryor, 1976). Alguns desses mecanismos envolvem a presença de tecido foliar coriáceo espessado, alinhamento vertical das folhas, fechamento rápido dos estômatos, baixas taxas de transpiração e elevada razão raiz/parte aérea.

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

Devido ao cenário de mudanças climáticas globais, o que preconiza um aumento da escassez de água, a irrigação e o uso apropriado desta técnica ou de genótipos apropriados vem sendo apontado como importante objeto de pesquisa no mundo (Chaves e Oliveira, 2004).

Desta forma, o entendimento sobre as respostas relacionadas à fotossíntese e ao crescimento de clones de eucalipto em condições de plantio comercial sobre condições limitantes de água, e a busca de indicadores que possam auxiliar na seleção de genótipos tolerantes à escassez de água no solo e no ar é de extrema importância em programas de melhoramento da espécie.

Sendo assim, este trabalho foi realizado com o objetivo de avaliar as possíveis diferenças nas trocas gasosas, na eficiência fotoquímica e nas medidas biométricas, em genótipos elite de eucalipto cultivados sob condição de baixa disponibilidade de água no solo, bem como tentar buscar algum índice que possa auxiliar na seleção de genótipos tolerantes à limitação de água no solo para esta espécie.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Aspectos econômicos

Segundo a FAO – *Food and Agriculture Organization* (2011), o Brasil apresenta aproximadamente 7 (3%) dos 233 milhões de hectares de florestas cultivados. No ano de 2011, as exportações do agronegócio brasileiro, somaram US\$94,59 bilhões, o equivalente a 36,9% do total das exportações do País. Os produtos florestais participaram com US\$9,64 bilhões, ou 10,2% do valor exportado. No agronegócio, apenas os números da cadeia da soja, que exportou US\$16,31 bilhões, do complexo sucroalcooleiro (US\$16,18 bilhões) e da carne (da ordem de US\$15,64 bilhões) foram superiores ao do setor florestal. Segundo dados do ano de 2006 da Sociedade Brasileira de Silvicultura (SOCIEDADE, 2011), a cadeia produtiva das florestas mantém a participação no PIB nacional da ordem de 5%.

A base do setor florestal brasileiro é constituída pelos plantios com os gêneros *Eucalyptus* e *Pinus*, embora também sejam plantados outros gêneros, como a *Acácia* e a *Tectona*. O gênero *Eucalyptus* possui mais de 600 espécies que se desenvolvem em condições diversas de solo e clima. A maioria das espécies conhecidas são árvores típicas de florestas altas atingindo entre 30 a 50 metros de altura e de florestas abertas, com árvores menores, entre 10 e 25 metros de altura. Os plantios clonais de híbridos de eucaliptos podem produzir até

50m³ ha⁻¹ ano⁻¹. Em climas tropicais e subtropicais, as principais espécies plantadas são *E. grandis*, *E. saligna* e *E. urophylla*. Em regiões de clima temperado, são plantados o *E. dunnii* e *E. viminalis* (SOCIEDADE, 2006).

No Brasil, a área total plantada com eucalipto é de 4.754.300 hectares (ABRAF, 2011). Desse total, os maiores produtores são Minas Gerais, São Paulo, Bahia e Espírito Santo, contribuindo com 31%, 23%, 15% e 6%, respectivamente.

Para Garlipp (2001), o Brasil possui ainda 530 milhões de hectares de florestas nativas. Por ter esta quantidade de florestas, o país está submetido a uma pressão internacional para que haja a manutenção desses recursos. Como forma de aproveitar as áreas já desmatadas, e diminuir a pressão exercida sobre as florestas nativas, bem como atender a mercados específicos, cada vez mais, as florestas plantadas passam a desempenhar um importante papel como fonte alternativa de matéria-prima para a indústria florestal (Soares et al., 2003).

O setor florestal brasileiro produz aproximadamente US\$ 3 bilhões em impostos, e emprega dois milhões de pessoas, seja direta e/ou indiretamente. Isso se deve, em grande parte, aos 4,8 milhões de hectares de *Eucalyptus* e *Pinus spp.* Esta área necessita ser aumentada, pois há uma intensa demanda por esses estoques, e da ameaça da importação de madeira (Garlipp, 2001).

O cenário nacional indica que o setor florestal deverá despontar em crescimento, pois os setores vinculados de maior relevância estão em franca expansão. Há investimentos anunciados em andamento para a ampliação de unidades industriais e ampliação dos negócios já existentes. Agrega-se a essa perspectiva, a nova visão de oportunidade de renda para pequenos e médios produtores rurais. Esses produtores vêm aderindo aos programas de fomento e de apoio à expansão da silvicultura, valendo-se de linhas de crédito especiais, como as do PRONAF Florestal e do PROFLOA (Vasquez e Wanzuita, 2007).

Entre outros usos, as plantações de eucaliptos no Brasil são as principais fontes de fibras para as indústrias de papel e celulose, que detêm uma capacidade de produção anual de 7,5 milhões de toneladas (Diaz-Balteiro e Rodriguez, 2006). O crescimento dessa atividade industrial torna as pesquisas do setor florestal necessárias para se compreender os mecanismos fisiológicos da planta objetivando aumentar a produtividade, para a manutenção do suprimento de biomassa em uma escala global.

2.2. Classificação e características botânicas

O eucalipto foi introduzido no Brasil no início do século XX, com o objetivo de ser utilizado na produção de dormentes para as linhas férreas. O gênero *Eucalyptus* é nativo da Austrália, pertence à família Myrtaceae e possui centenas de espécies, além de grande número de variedades e alguns híbridos.

Segundo Oliveira (2001), o gênero *Eucalyptus* engloba cerca de 720 espécies e subespécies. No entanto, Silva e Matos (2003) afirmaram que apenas quatro espécies e alguns híbridos são responsáveis por aproximadamente 94% dos plantios brasileiros: *Eucalyptus grandis* (55%), *E. saligna* (17%), *E. urophylla* (9%), *E. viminalis* (2%) e híbridos de *E. grandis* x *E. urophylla* (11%).

O *Eucalyptus urophylla* é uma espécie do Subgênero *Symphyomyrthus*, Secção Transversária, Série *Salignae*, Subsérie *Resiniferinae* (Pryor e Johnson, 1971). A facilidade de cruzamento com espécies da Subsérie *Saligninae*, fez com que Martin e Cossalter (1975) sugerissem que a espécie pudesse ser classificada dentro desta Subsérie.

O *E. urophylla* é de floresta aberta alta com casca lisa (“*smooth bark*”, no Brasil também é chamado de “gum”) e/ou fibrosa (“*rough bark*”). As árvores têm de 30 a 60m de altura e a penetração de luz permite a formação de sub-bosque. A espécie apresenta fuste com boa forma, densidade básica ao redor de 0,5 g/cm³ e lignotubérculo que é responsável pela sua brotação. Esta espécie responde ao espaçamento e à adubação, apresenta bom crescimento na segunda rotação, possui resistência ao déficit hídrico, é susceptível à geada e apresenta variações clinais e ecotípicas importantíssimas para o melhoramento genético da espécie (Ferreira, 1992).

O *E. urophylla* é uma espécie de grande interesse para as zonas tropicais úmidas e as procedências mais produtivas são as tropicais. Os diversos ensaios instalados, em diferentes países tropicais úmidos, revelaram uma grande estabilidade de resposta das procedências. Ferreira e Souza (1997) estudaram várias características de material juvenil e adulto de 20 clones de origem híbridógena. Com base nos resultados, os autores agruparam os clones em 3 grupos, sendo um o *E. urophylla* de altitude (casca rugosa/fibrosa), outro o *E. urophylla* var. *platyphylla* (casca lisa) e o terceiro grupo o híbrido *E. grandis* x *E. urophylla*.

Segundo Carvalho (2000), a obtenção de plantas com um bom crescimento (característica do *Eucalyptus grandis*) e com um leve aumento da densidade da madeira e melhorias no rendimento e propriedades físicas da celulose (características do *Eucalyptus urophylla*) é o objetivo do cruzamento destas duas espécies, e desta forma, o híbrido *E. grandis* x *E. urophylla* tem sido bastante plantado no Brasil para produção de polpa celulósica, devido à alta produtividade e boa qualidade das fibras.

2.3. Água e a célula vegetal

A água é o constituinte vegetal mais abundante, representando de 80 a 90% da biomassa fresca das plantas herbáceas e, mais de 50% das plantas lenhosas (Kramer e Boyer, 1995). A estrutura da água e as suas propriedades afetam diretamente as propriedades das proteínas, membranas, ácidos nucleicos e os outros constituintes das células (Taiz e Zeiger, 2010). Como em condições normais, as moléculas biológicas encontram-se hidratadas em seu estado natural, e em casos de desidratação rápida, pode ocorrer a desnaturação irreversível das proteínas, já que é a água o solvente por meio do qual gases, minerais e outros solutos entram na célula, e se movimentam de uma para outra, e de um órgão para o outro (Marenco e Lopes, 2005).

A água é também o reagente de numerosas reações químicas e bioquímicas, como na fotossíntese e em reações hidrolíticas, como exemplo desta última, a conversão da sacarose em hexoses (Kramer e Boyer, 1995). Esta molécula é essencial para o alongamento e crescimento celular, para a abertura dos estômatos e os movimentos das folhas, sendo que quando as células perdem a turgidez, a planta murcha, os estômatos fecham e o crescimento cessa (Marenco e Lopes, 2005). Reis e Reis (1993) consideram que a água é também um meio para dissipação do excesso de energia solar que as folhas recebem, evitando o excesso de temperatura e a consequente dessecação do tecido vegetal.

A célula é a estrutura básica de todos os organismos, porém a organização dos vegetais pode variar desde simples estruturas unicelulares, a complexas estruturas multicelulares, com inúmeros órgãos e atividades fisiológicas bastante distintas. Com a maior complexidade dos organismos, o sistema de absorção de

água também se torna mais sofisticado, pois a água se movimenta por maiores distâncias, deve ser estocada em compartimentos específicos, e o vegetal deve controlar a absorção e perdas para o meio onde está se desenvolvendo. Contudo, a célula, mesmo nos organismos mais complexos, continua sendo a unidade central que controla as respostas do vegetal à disponibilidade de água no solo e na atmosfera, e a variação das características físico-químicas dela resulta em aclimatação do vegetal ao meio ambiente. Este controle das características físico-químicas da célula e do vegetal, e a consequente aclimatação (fenotípica) ou adaptação (genotípica), são maiores ou menores, segundo a espécie, e variam também entre genótipos de uma mesma espécie (Kramer e Boyer, 1995).

Na célula vegetal, a água encontra-se de várias formas, como constituinte do protoplasma, isto é, fixada quimicamente; água de hidratação, associada a íons, dissolvendo substâncias orgânicas e macromoléculas e, água de reserva, armazenada nos compartimentos celulares, espaços entre as finas estruturas do protoplasma e a parede celular e no xilema de condutos cavitados (Kramer e Boyer, 1995; Larcher, 2004; Marengo e Lopes, 2005). O transporte de água na planta pode ser visto como um sistema simples de entrada e saída, sendo a água do solo a entrada e a transpiração da planta a saída (McDonald e Running, 1979). Ou ainda, um sistema hidráulico contínuo, conectando a água do solo com o vapor de água da atmosfera, em resposta a um gradiente de potencial hídrico (Taiz e Zaiger, 2010).

Nas árvores tropicais, a água armazenada no caule e nos galhos grossos constitui de 10% a 25% da água transpirada por dia (Goldstein et al., 1998). Os fatores que afetam a absorção de água na planta são aqueles referentes à extensão e à profundidade do sistema radicular, superfície e permeabilidade radicular, idade da raiz, e atividade metabólica da planta. Contudo, outros fatores como os relacionados à atmosfera, dentre eles a umidade relativa do ar, a disponibilidade de radiação solar, o vento e a temperatura também afetam a absorção de água. Ainda, existem outros referentes ao solo, como a umidade, a capacidade de água disponível, a condutividade hidráulica, a temperatura, a aeração e a salinidade da água (Reichardt, 1990).

Segundo Larcher (2004), nas plantas, a transpiração processa-se segundo as leis que regem a evaporação da água de superfícies úmidas; a água evapora de toda superfície externa da planta e também de toda a superfície interna que

está em contato com o ar. Para Klar (1984), esse processo de perda de água pelos vegetais é resultante do conjunto de fenômenos físicos ligados à difusão dos gases.

O intercâmbio de gás carbônico é diretamente proporcional ao do vapor de água, sendo assim, as plantas com altas taxas de absorção de CO₂ apresentam taxas maiores de transpiração e, possivelmente os grandes consumos de água implicam no aumento positivo da produção. Os fatores exógenos e endógenos que afetam a transpiração estão sujeitos a alterações, originando uma periodicidade diurna na taxa com que este processo ocorre (Pereira, 2006). Durante a noite, para a maioria das plantas, a taxa de transpiração é geralmente baixa, perto de zero, aumentando depois do nascer do sol até atingir um máximo próximo ao meio-dia, depois, começa a diminuir até atingir, ao entardecer, os valores mínimos, semelhantes aos da noite. Contudo, Snyder et al. (2003) observaram que ocorreu transpiração noturna em 11 de 17 espécies vegetais avaliadas, dentre gramíneas, herbáceas, arbustivas e arbóreas.

2.4. Eficiência no uso da água

Algumas vezes, as áreas reflorestadas com eucalipto estão estabelecidas em áreas de cerrado, onde os solos apresentam baixa fertilidade, estando sujeitos a longos períodos de déficit hídrico. Algumas espécies de *Eucalyptus* podem suportar solos com elevada acidez (Vale, 1982), com baixa fertilidade (Barros e Novais, 1990) e regime hídrico irregular (Gomes, 1994).

Nas plantas em que o primeiro produto estável da fixação de carbono é um composto de três carbonos (plantas C₃), cerca de 500 moléculas de água são perdidas para cada molécula de CO₂ fixada por meio da fotossíntese, resultando em uma razão de transpiração de 500. O inverso da razão de transpiração é chamado de eficiência no uso da água. As plantas com uma razão de transpiração de 500 têm uma eficiência no uso da água de 1/500 ou 0,002 (Taiz e Zeiger, 2010).

Em ambientes em que ocorre limitação da quantidade e, ou, da distribuição de chuvas, pode-se ter comprometimento na sobrevivência e no crescimento das plantas de eucalipto. Por isso, torna-se necessário selecionar as espécies que

apresentam mecanismos eficientes de uso da água e de nutrientes (Jones e Wilkins, 1971).

Algumas espécies do gênero *Eucalyptus*, a exemplo de outras espécies arbóreas, apresentam mecanismos de economia de água (Pryor, 1976). Alguns desses mecanismos envolvem a presença de tecido foliar coriáceo espessado, alinhamento vertical das folhas, fechamento rápido dos estômatos, baixas taxas de transpiração e elevada razão raiz/parte aérea (Silva et al., 2004).

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

Silva et al. (2004) avaliaram, em casa de vegetação, o índice de consumo e eficiência no uso da água por mudas de *Eucalyptus citriodora* Hook e *E. grandis* Benth. W. Hill (ex Maiden), cultivadas em solo com três teores de água e associação com *Brachiaria brizantha* Stapf. O maior crescimento de *E. citriodora*, *E. grandis* e *B. brizantha* foi observado em solos com condições próximo à capacidade de campo (26%). A eficiência do uso da água pelo eucalipto (coeficiente transpiratório) foi alta (282 g de água/g de matéria seca produzida), semelhante ao observado para *B. brizantha*, ambos dentro da faixa de plantas eficientes ao uso de água, independente do teor de água no solo.

Silva et al. (2004) também compararam a eficiência do uso da água entre espécies, e verificaram que sob estresse hídrico (20%), *B. brizantha* apresentou maior eficiência, isto é, proporcionou menor coeficiente transpiratório (259,8 g/g) - grama de água por grama de biomassa seca produzida, seguindo-se *E. citriodora* com 272,2 g/g e *E. grandis* com 284,7 g/g. Quando se trabalhou em condições ótimas de água no solo (26%), verificou-se esta mesma comparação, com exceção de *E. citriodora* com 302,2 g/g, que passou a ser um pouco menos eficiente em relação às condições sob estresse hídrico. Este fato pode explicar o melhor crescimento de *E. citriodora* em condições de pouca disponibilidade de água no solo. De qualquer forma, dentro dos três níveis de água estudados, as

duas espécies de eucalipto e *B. brizantha* estão dentro da faixa de plantas eficientes quanto ao uso de água, apesar de o eucalipto ser planta com metabolismo do tipo C_3 (Ludlow, 1980) e *B. brizantha* C_4 (Duke, 1987).

Atualmente, diversas técnicas estão disponíveis para medir ou estimar o uso de água pelas plantas. Porém, a quantificação da transpiração de árvores em campo é difícil, e depende de uma série de fatores, como a disponibilidade hídrica no solo, das condições de demanda atmosférica e fatores ligados à própria planta, como área foliar, geometria de copa e de plantio. A geometria da copa pode afetar a capacidade de interceptação da radiação solar e a interação com o vento (Angelocci, 1996; Valancogne et al., 2000).

A estimativa da transpiração pode ser feita por meio de técnicas que determinam o fluxo de seiva xilemática. Todas essas técnicas utilizam o calor como o marcador do movimento desta seiva (Smith e Allen, 1996), sendo que o método mais utilizado é a instalação de sondas no caule (Wullschlegel et al., 1998). Essa técnica oferece diversas vantagens como medida direta do fluxo de água na planta, número elevado de repetições, monitoração contínua e em longo prazo, análise não-destrutiva da parte aérea ou da raiz da planta, e estimativa automática da transpiração. Atualmente, três tipos gerais de sondas estão disponíveis, a de dissipação de calor, a de balanceamento de calor e a de pulso de calor (Sakuratani, 1981; Granier, 1985; Smith e Allen, 1996).

O método de dissipação do calor foi introduzido por Granier (1985) e determina a velocidade da seiva xilemática por meio da diferença entre sondas aquecidas e não-aquecidas inseridas radialmente no tronco. Quando a dissipação do calor aumenta por meio do movimento de água no tronco, a diferença no valor da temperatura entre as duas sondas (aquecida e não-aquecida) decresce em um modelo representado por uma assíntota com o aumento da velocidade da seiva (Clearwater et al., 1999). Uma grande vantagem desta técnica é a possibilidade de automatizar o sistema de irrigação com base na transpiração da planta (Van Bavel et al., 1996). Uma adaptação do método é a utilização de pulso de calor e não o uso de calor constante (Smith e Allen, 1996). Entretanto, Smith e Allen (1996) relataram que esta técnica que mede o fluxo de seiva deve ser calibrada para cada espécie.

Em eucalipto, Hubbard et al. (2004), utilizando o método de dissipação de calor proposto por Granier (1985), por meio de calibrações, calcularam um

modelo de regressão não-linear ($1,14 \times \text{diâmetro}^{1,59}$, $R^2=0,98$) para ajustar a relação entre o diâmetro do caule e a área de xilema ativo. Neste trabalho publicado por Hubbard et al. (2004), na espécie estudada (*Eucalyptus saligna* com cinco anos de idade), estes autores compararam plantas com aplicações adicionais de fertilizantes no solo com plantas com aplicação padrão. Hubbard et al. (2004) verificaram que as plantas que receberam aplicações adicionais de fertilizantes utilizaram mais água que as plantas controle. O consumo de água por árvore foi de 401 e 302 mm ano⁻¹, respectivamente.

2.5. Diversidade genética

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, por meio de programas de melhoramento (Emhart et al., 2007). No contexto associado às relações hídricas, a seleção de genótipos que possam apresentar maior produção de biomassa por unidade de água transpirada, pode ser de crucial importância em programas de melhoramento visando à maior eficiência no uso da água.

2.5.1. Fotossíntese e produtividade

Diferenças nas taxas fotossintéticas têm sido usadas como ferramentas importantes para a seleção de genótipos (Pettigrew e Turley, 1998). A produção de matéria seca, ou seja, a produtividade de uma cultura depende da capacidade fotossintética das plantas. Desta forma, pode-se aumentar o rendimento selecionando genótipos que apresentem maiores taxas fotossintéticas ou menores perdas pelo processo respiratório (Lawlor, 1995). Pettigrew e Turley (1998) identificaram variabilidade genética em componentes fotossintéticos entre genótipos de algodão utilizando entre outras medidas, a medida da taxa fotossintética líquida, fluorescência da clorofila e atividades de enzimas relacionadas ao metabolismo fotossintético e fotorrespiratório. Estes autores relataram que o genótipo Dixie King apresentou menores valores de taxa

fotossintética líquida (A) ($28,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), apresentou também o mais alto ponto de compensação de CO_2 , baixa eficiência na carboxilação e redução da atividade do fotossistema II comparado com o genótipo DES 119 que apresentou os maiores valores de A ($31,3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Estes resultados foram semelhantes com o trabalho anterior de Pettigrew e Turley (1994) quando avaliaram 18 genótipos de algodão e o DES 119 também apresentou o maior valor de fotossíntese. O genótipo Dixie King apresentou o menor valor, sendo a diferença entre eles em torno de 10%. Estes autores verificaram que os valores da taxa fotossintética líquida se relacionaram positivamente com o rendimento em fibras de algodão.

A produtividade líquida ou ganho líquido de biomassa de uma planta é determinado pela quantidade de luz incidente, a proporção de luz que é interceptada pelos órgãos verdes da planta, a eficiência da conversão fotossintética de luz interceptada em biomassa, e as perdas respiratórias da biomassa. O meio ambiente afeta a eficiência de conversão de energia, especialmente pela radiação e pelo incremento na concentração de CO_2 .

Marshall et al. (2001) concluíram que, em relação às respostas fotossintéticas à temperatura, as diferenças genotípicas são aspectos chaves das bases fisiológicas que explicam as diferenças no crescimento entre plantas.

2.6. Fisiologia do estresse

2.6.1 Estresse hídrico

A demanda e a disponibilidade de água estão entre os fatores mais importantes que influenciam a adaptação, o desenvolvimento e o crescimento das plantas, bem como a produtividade e a economia de sistemas agrícolas. Em algumas regiões do mundo, o cenário de mudança climática global indica que haverá um aumento da aridez, em conjunto com o aumento da população previsto para os próximos anos. Isto pode contribuir para o aumento da escassez de água, podendo afetar o rendimento das culturas (Chaves et al., 2009).

A fotossíntese e a partição de assimilados são constantemente afetadas pela disponibilidade de água no solo. A carência desse recurso pode resultar em

estresse hídrico e, conseqüentemente, em redução de produtividade da floresta (Kozlowski e Pallardy, 1996). Dessa forma, o déficit hídrico constitui uma das maiores limitações à produtividade vegetal e por isso ao rendimento das culturas. A compreensão dos mecanismos de tolerância à falta de água por parte das plantas é assim fundamental para uma seleção criteriosa de genótipos tolerantes a esta limitação ambiental, de forma a promover a exploração economicamente viável (Evans, 1972).

Em áreas que apresentam regime pluviométrico anual irregular e escasso, associado às altas temperaturas e elevada evaporação causada pela demanda evaporativa do ar e altos níveis de radiação, o uso de material genético de eucalipto capaz de se estabelecer, e se desenvolver em condições de deficiência hídrica no solo, pode ser de fundamental importância para o êxito de um povoamento florestal.

As respostas das plantas ao estresse hídrico podem ser maiores ou menores de acordo com a superposição de outros estresses, como o estresse por temperatura, ou por excesso de luz. As estratégias das plantas para escapar do estresse hídrico, normalmente envolvem uma mistura de estratégias de sensibilidade e tolerância a outros estresses, o que varia entre os genótipos (Chaves et al., 2002).

Algumas espécies de plantas são mais tolerantes ao estresse, outras bem menos. A temperatura do ar é um dos fatores de maior ação prejudicial às plantas, podendo se manifestar em minutos (tanto as altas, como as baixas temperaturas), enquanto que a umidade do solo pode levar dias, e as deficiências minerais do solo podem levar até meses para se manifestar (Taiz e Zeiger, 2010). Conforme esses mesmos autores, à medida que a planta tolera mais o estresse, ela se torna aclimatada, porém, não adaptada, pois adaptação se refere a um nível de resistência geneticamente determinado, adquirido por processos de seleção durante muitas gerações. Dessa forma, a adaptação e a aclimação ao estresse ambiental resultam de eventos integrados que ocorrem em todos os níveis de organização, desde o anatômico e morfológico até o celular, bioquímico e molecular.

As diferentes espécies têm desenvolvido fascinantes mecanismos para enfrentar a baixa quantidade de água no substrato, evitando-a ou tolerando-a (Lambers et al., 1998), por meio de modificações na morfologia externa, na

histologia, na citologia e na fisiologia da planta (Dickison, 2000). A deficiência no suprimento hídrico pode causar o fechamento estomático e alterações no movimento das folhas, mecanismos estes que evitam perda de água (Osmond et al., 1987). Sob estresse hídrico, ocorrem alterações na espessura, na área foliar e nas características anatômicas (Lambers et al., 1998). Ainda na condição de limitação de água, a taxa de transpiração, a condutância estomática e a taxa fotossintética são comprometidas (Calbo e Moraes, 2000).

A baixa quantidade de água no substrato pode influenciar a expansão celular, a regulação estomática, a fotossíntese, a respiração, a translocação de substâncias e a síntese da parede celular, levando à redução da taxa de crescimento e a mudanças no padrão de translocação de matéria seca (Steinberg et al., 1990). Para espécies herbáceas utilizadas na agricultura, numerosos estudos documentam que, sob estresse hídrico, há um maior investimento no desenvolvimento das raízes, resultando em aumento de comprimento (Fitter e Hay, 1987) e de matéria seca da raiz (Pereira e Pallardi, 1989), redução de matéria seca total (parte aérea + raiz), diminuição da expansão foliar e, em alguns casos, a diminuição da produção de folhas (Steinberg et al., 1990). Em plantas, a deficiência de água ocorrida durante a diferenciação celular das folhas determina redução irreversível da área e do espessamento foliar e aumento da densidade estomática (Zagdanska e Kosdoj, 1994).

Em estresses prolongados, as alterações bioquímicas na folha podem resultar em “*downregulation*” no metabolismo fotossintético, podendo ocorrer em resposta à redução da disponibilidade de CO₂ (Chaves e Oliveira, 2004; Flexas et al., 2006). Outra alteração bioquímica que pode ocorrer sob deficiência hídrica é o acúmulo de prolina no vacúolo celular (Bohnert et al., 1995; Pandey e Agarwall, 1998), o que aumenta a capacidade das células de extrair água do solo (Boyer, 1996). Sob estresse hídrico, o acúmulo de prolina nas plantas pode ter função na regulação osmótica (Xu et al., 2002), proteção da integridade celular (Stewart e Lee, 1974; Shevyakova, 1984) ou, ainda, participar na constituição de um estoque de N e C que poderia ser utilizado depois do período de estresse (Taylor, 1996).

Com relação às estruturas anatômicas das plantas, há estudos, por exemplo, associando a deficiência hídrica do substrato com a presença de hipoderme, acumulando muitas vezes mucilagem nos vacúolos, de modo a evitar a perda excessiva de água na transpiração (Silva et al., 2001). Geralmente, em

função da deficiência hídrica, ocorre uma redução na espessura do mesofilo e da lâmina foliar, que pode ser decorrente de uma redução no número de estratos celulares ou de uma redução dos espaços intercelulares (Chartzoulakis et al., 2002).

A medição do potencial hídrico foliar permite determinar o status hídrico em que se encontram as plantas. O potencial hídrico, na maioria das espécies vegetais, acompanha as variações diurnas da demanda evaporativa da atmosfera, atingindo um valor máximo logo antes do nascer do sol. Nesse momento, as plantas encontram-se com a máxima turgescência possível para uma dada condição hídrica no solo (Kramer e Boyer, 1995). Dessa forma, o potencial hídrico antemanhã, tem sido considerado um indicativo do estado hídrico das plantas, bem como da quantidade de água disponível no solo (Larcher, 2004; Taiz e Zeiger, 2010).

Pavan (2003), estudando diferentes regimes de irrigação, observou que as mudas de *Eucalyptus* apresentaram desempenhos inferiores em todas as características avaliadas com a redução da disponibilidade de água. A limitação hídrica aumentou a resistência estomática, houve redução da taxa fotossintética e, conseqüentemente, no crescimento das plantas.

Mudas de *E. argophloia* e *E. cloeziana* cultivadas sob deficiência hídrica (com redução de 50% da disponibilidade durante 14 semanas) tiveram uma redução de 30% e de 55% nas taxas de fotossíntese, respectivamente (Ngugi et al., 2004a). *E. argophloia* produziu mais biomassa (Ngugi et al., 2003a), apresentou maior eficiência de uso da água da transpiração (razão entre biomassa produzida e volume de água perdida na transpiração), menor eficiência instantânea de uso da água (razão entre fotossíntese líquida e condutância estomática) e menor composição isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) (Ngugi et al., 2003b). Os autores concluíram que o *E. argophloia* foi mais eficiente na utilização da água que o *E. cloeziana*, sendo assim mais adequado para plantio em áreas com baixa disponibilidade hídrica (Ngugi et al., 2003b).

Warren et al. (2011) avaliaram os efeitos nas trocas gasosas e no metabolismo de cinco espécies de eucalipto (*Eucalyptus arenacea*, *Eucalyptus delegatensis*, *Eucalyptus nitens*, *Eucalyptus regnans* e *Eucalyptus socialis*) de 4 meses de idade crescidas em casa de vegetação na Austrália. O déficit hídrico foi imposto durante dois meses reduzindo a irrigação em níveis mínimos para que

cada espécie mantivesse os valores de condutância menores ou iguais a $0,05 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. As plantas controle eram irrigadas, para a manutenção da condutância estomática em valores superiores a $0,3 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Estes autores verificaram uma variação de queda na fotossíntese de 10-50% entre as espécies das plantas submetidas ao déficit hídrico em relação às plantas controle, exceto *E. socialis* que reduziu em 70% a taxa fotossintética líquida. O déficit hídrico provocou um aumento da quantidade de 17-33 metabólitos e houve grande diferença entre as espécies, mostrando diferenças no metabolismo constitutivo de tolerância ao estresse hídrico.

2.6.2. Excesso de Luz

Segundo Long et al. (1994), a fotoinibição é um processo fisiológico caracterizado pela redução lenta e reversível da fotossíntese como resultado da exposição à luz solar plena. A intensidade da fotoinibição pode ser avaliada pela redução na eficiência quântica do fotossistema II (relação F_v/F_m). Comumente, esta característica da fluorescência é usada como indicador de estresse, quando fatores bióticos ou abióticos alteram a funcionalidade do fotossistema II (FSII). A suscetibilidade à fotoinibição depende principalmente da espécie e do ambiente de luz de crescimento (Osmond, 1994). Assim, em comparação com espécies que requerem altos níveis de luz para crescer, as espécies tolerantes à sombra são mais susceptíveis à fotoinibição e possuem menor capacidade de aclimação à alta luminosidade (Kitao et al., 2000; Dias e Marengo, 2006).

A exposição de plantas à luz solar plena pode levar ao aumento significativo na temperatura foliar que, eventualmente, causa quedas drásticas no potencial hídrico da folha e intensifica os efeitos da fotoinibição (Valladares e Pearcy, 1997). As temperaturas consideradas moderadamente altas (35 a 42°C) podem causar danos diretos ao aparato fotossintético (Wise et al., 2004), por provocar mudanças na membrana do tilacoide e alterar as propriedades físico-químicas, e a organização funcional dessas estruturas celulares (Berry e Björkman, 1980). Em elevadas temperaturas, a taxa máxima de assimilação de carbono pode ser inibida por diminuir a condutância estomática (Law e Crafts-Brandner, 1999). Além disso, altas temperaturas podem levar ao aumento da respiração mitocondrial e da fotorrespiração.

Os vários fatores que podem contribuir para a proteção contra a fotoinibição, incluindo mecanismos que diminuem a absorção de luz – movimento de folhas, pilosidade, refletância, a fotorrespiração, a redução do oxigênio no fotossistema I, que leva à formação de água (ciclo água-água), e a dissipação de energia por mecanismos não-fotoquímicos – perda de calor ou dissipação não-radiativa.

A fotorrespiração é mais efetiva na proteção contra a fotoinibição do que o transporte alternativo de elétrons para o oxigênio no ciclo água-água, pois a fotorrespiração dissipa o excesso de ATP e NADPH produzidos durante a fase fotoquímica da fotossíntese (Wu et al., 1991). A transferência de energia das clorofilas para alguns carotenoides do ciclo da xantofila leva à dissipação de energia na forma de calor, que ocorre no complexo coletor de luz do PSII (Demmig - Adams e Adams, 1992).

Um dos componentes mais indicados da ação do dano fotoinibitório sobre o processo fotossintético é o polipeptídeo D1 localizado no PSII (Critchley e Russell, 1994). A fotoinibição do PSII é caracterizada pelo dano ao polipeptídeo D1 (Salonen et al, 1998). O reparo do dano está relacionado com a degradação e com a síntese *de novo* deste polipeptídeo (Aro et al, 1993a). O reparo rápido do polipeptídeo é detectado pela taxa rápida de degradação/síntese (*turnover*). Segundo Aro et al (1993b), nas plantas superiores, o reparo do polipeptídeo é controlado pelo estado de fosforilação. Tem-se relatado na literatura que somente o polipeptídeo D1 desfosforilado está propenso à proteólise (Koivuniemi et al, 1995). Durante o processo de reparo, tanto a eficiência quântica quanto a taxa máxima de assimilação de CO₂ decaem. Estes efeitos podem durar semanas e até meses (Taiz e Zeiger, 2010).

A fluorescência da clorofila a tem sido usada intensamente na quantificação e caracterização do comprometimento da atividade fotossintética pela ação do excesso de luz (Schreiber e Bilger, 1993). A fluorescência das clorofilas do PSII é extremamente influenciada pelo estado fisiológico do vegetal, podendo assim ser utilizada como técnica de sensoriamento remoto de coberturas vegetais ou para prever a fixação fotossintética de CO₂ (Rodrigues, 2008). Um fóton de 670 nm (luz vermelha) contém energia suficiente para a molécula de clorofila atingir o primeiro estágio excitado, denominado singleto 1. A molécula de clorofila excitada é estável por menos de 10⁻⁹s (Bolhàr-Nordenkampf e Oquist,

1993). Os estados excitados que são formados pela absorção da luz podem decair por 4 processos: a) Conversão da energia de excitação em energia fotossintética, que requer a transferência de energia para o centro de reação e subsequente transporte de elétrons seguido de interação com o PSI; b) Formação de estados tripleto; c) Processos não-radiativos como liberação de calor e d) Fluorescência.

A emissão de fluorescência fornece informações sobre os processos fotoquímicos do PSII. Sob condição de baixa luz, ao redor de 95% dos fótons absorvidos são usados na fotoquímica, 4,5% são transformados em calor e 0,5% são reemitidos como luz fluorescente. Se todos os centros de reação do PSII estiverem fechados por um bloqueio da fotossíntese, 95-97% da energia pode ser dissipada como calor e 2,5-5,0% via fluorescência (Bolhàr-Nordenkampf e Oquist, 1993).

A relação entre a fluorescência e a atividade fotossintética pode ser usada para estudar a atividade fotossintética potencial das folhas e para detectar os efeitos de estresses em plantas. A indução da fluorescência modulada fornece informações sobre os efeitos transitórios que ocorrem na escala de minutos. A técnica consiste em aplicar, em uma folha adaptada ao escuro, um feixe de luz modulada de baixa intensidade para excitar as moléculas de clorofila mantendo todos os centros de reação abertos. A fluorescência é detectada quando somente a luz de baixa intensidade é aplicada e corresponde à fluorescência basal (F_0). Para determinar a fluorescência máxima (F_m), aplica-se um pulso de luz de altíssima intensidade ($5 - 20.000 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) de forma a fechar todos os centros de reação. A fluorescência variável (F_v) é determinada pelo estado do centro de reação (aberto ou fechado), e é definida como a diferença entre F_m e F_0 , ou seja, $F_v = F_m - F_0$.

A partir desta técnica, podem ser calculados alguns parâmetros tais como (Genty et al., 1989):

a) *quenching* fotoquímico, q_p . A dissipação fotoquímica da fluorescência é causada pela transferência de energia dos estados excitados para os centros de reação do PSII, ou seja, reflete o estado de oxidação da Q_A (Schreiber et al., 1986). A reoxidação da Q_A causa o “quenching” fotoquímico (Krause e Weis, 1991). Por outro lado, $1 - q_p$ representa o nível de redução da Q_A (Osmond, 1994);

b) *Quenching não-fotoquímico*, q_N que engloba todos os processos de supressão de fluorescência que não estão relacionados com a fotoquímica. Envolve principalmente os processos dissipativos não-radiativos, que são induzidos durante a iluminação do cloroplasto. Acompanhando a cinética de relaxamento da dissipação não-fotoquímica, a mesma pode ser resolvida em três componentes, um de decaimento rápido, um de decaimento médio e o terceiro de decaimento lento. O componente de decaimento rápido foi identificado como sendo a atenuação não-fotoquímica induzida pela formação do gradiente de pH entre o lúmen do tilacóide e o estroma, e pela síntese de zeaxantina. Ela é chamada de atenuação não-fotoquímica dependente de energia. Os componentes de decaimento médio e lento foram relacionados respectivamente à transição de estado e à fotoinibição. A supressão não-fotoquímica é definida como o decréscimo normalizado do rendimento máximo de fluorescência em relação à situação da planta adaptada ao escuro (Quick e Stitt, 1989);

c) Rendimento quântico máximo do PSII, F_v/F_m . Esta variável reflete a máxima capacidade fotoquímica e se relaciona com o número de complexos PSII ativos. O máximo rendimento fotoquímico é um bom indicador da fotoinibição. O fotodano do centro de reação resulta em uma diminuição do valor de F_v/F_m (faixa normal 0,75 – 0,85).

Apesar de existirem estudos sobre fotoinibição da fotossíntese, pouco é o conhecimento sobre como os fatores de estresse (luz e temperatura) influenciam o grau de fotoinibição e, conseqüentemente, a assimilação de carbono em espécies de eucalipto. Na natureza, existe um fenômeno denominado de depressão da fotossíntese ao meio-dia (DFMD) (Bartak et al., 1999, Pons e Welschen, 2003), e este fenômeno pode ser potencializado em caso de limitação hídrica do solo. Este fenômeno ocorre em muitas plantas e pode afetar significativamente a produtividade. Muitos estudos têm sido realizados e várias hipóteses têm sido formuladas. As propostas mais indicadas para explicar este fenômeno, dependendo da espécie e das condições de crescimento, são as relacionadas à inibição “*feedback*” da fotossíntese (resultante da acumulação de assimilados), ao fechamento estomático (associado à baixa umidade relativa e à elevação na concentração de ácido abscísico), e à fotoinibição (Xu e Shen, 1997). Entretanto, segundo estes autores, este fenômeno está associado a uma estratégia da planta para escapar do estresse do ambiente, uma vez que o

fechamento estomático e o controle do processo fotossintético (*downregulation*), avaliado pela redução na eficiência fotoquímica, são efetivos processos para evitar a perda excessiva de água e o fotodano do aparato fotossintético em condições de luz excessiva e déficit hídrico.

A diminuição da concentração intracelular de CO₂ e, desta forma, a diminuição da assimilação de carbono nas folhas é o principal fator responsável pela depressão da fotossíntese ao meio-dia (Jarvis e Davies, 1998; Lawlor e Cornic, 2002). E, embora não seja observada em todos os casos, a DFMD pode ser seguida de uma recuperação total ou parcial da assimilação fotossintética do carbono, ao longo da tarde, à medida que as condições ambientais voltem a ser favoráveis ao processo fotossintético, ou seja, quando a temperatura e o excesso de luz diminuem (Bartak et al. 1999; Mediavilla et al. 2002).

Por outro lado, se a fotorrespiração que é elevada de acordo com o aumento da temperatura for maior que a taxa de carboxilação (Schuster e Monson, 1990), a DFMD afetará significativamente o ganho de carbono da planta (Gamon e Pearcy, 1990). Portanto, avaliar os efeitos da DFMD e selecionar genótipos mais resistentes torna-se importante para se manter ou elevar a produtividade das florestas plantadas.

Pathre et al. (1998) observaram a diminuição da fotossíntese ao meio-dia em árvores de um ano de idade de *Populus deltoides*, *Prosopis juliflora* e *Acacia auriculiformis*. Estes autores encontraram reduções em torno de 80% nos valores de fotossíntese, quando comparado aos valores observados no horário de máximo de fotossíntese (8:00 às 10:00). Houve também um aumento no ponto de compensação de CO₂ e na redução no rendimento quântico do fotossistema II.

Tay et al. (2007) discutem que a redução da fotossíntese ao meio-dia em *Enkleia malaccensis* foi correlacionada principalmente aos maiores valores de DPV para este horário, o que ocasionou fechamento estomático, e portanto, menor assimilação de CO₂.

O estudo da resposta de diferentes clones de eucalipto em relação às trocas gasosas e as medidas biométricas em condição de campo, com diferente disponibilidade hídrica se faz necessário para tomar decisões que levem a uma maior produtividade florestal, reduções de custo e maior eficiência no uso da água.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Material Vegetal e condições de cultivo

Foram testados 4 clones híbridos de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla* produzidos pela empresa Fibria Celulose S/A, na Unidade de Barra do Riacho (UBR), pertencente ao município de Aracruz-ES. Dos clones utilizados, o clone 1 e o 3 são considerados clones elite novos (última geração) (G2006), o clone 4 é atual (G2003) e o clone 2 é considerado um clone antigo da empresa (G2000).

As mudas com 90 a 110 dias de idade foram plantadas com espaçamento de 3 x 3 m, em parcelas fixas de 6 x 6 plantas, totalizando 36 indivíduos. O plantio ocorreu em dezembro de 2008 em uma área de plantio comercial de eucalipto da Fibria Celulose S/A, localizada no distrito de Desengano no município de Linhares - ES (40°22'00"W / 19°36'06"S).

O manejo das plantas foi o adotado pela Fibria Celulose S/A, manejo este utilizado na produção comercial de plantas para a produção de celulose. O tipo de solo foi o Argissolo Amarelo Distrófico.

O tratamento foi imposto aos 14 meses após o plantio em fevereiro de 2010. A metade da área plantada foi mantida nas condições de cultivo utilizadas pela empresa, possibilitando um acesso do solo a 100% da precipitação que ocorreu no período, 710 mm.ano⁻¹ (área sem restrição hídrica, SRH). Na outra metade da área, o solo, na entrelinha do plantio, foi coberto por telhas de fibrocimento onduladas (Eternit®) com 1,5 m de largura, a fim de evitar a entrada de água (área com restrição hídrica, CRH) (Figura 1). Nestes locais foram

abertos, ainda canais impermeabilizados por lona para escoamento da precipitação, evitando ao máximo que a água penetrasse no solo, simulando uma condição de deficiência hídrica (355 mm.ano^{-1}), ou seja, $\approx 50\%$ da disponibilidade hídrica. Contudo, este valor pode não corresponder exatamente aos 50%, uma vez que, durante a precipitação pluviométrica, um escoamento de água pelo tronco pode ser verificado (Figura 2).



Figura 1 – Estruturas de suporte das telhas de fibrocimento ondulado (Eternit®) que foram instaladas na entrelinha do plantio a fim de reduzir a precipitação pluviométrica na área com restrição hídrica.

As medições de todas as variáveis do experimento foram realizadas em três épocas. Cada época durava cerca de duas semanas e, para as variáveis de crescimento, foram realizadas nos meses de abril [17 meses após o plantio (MAP)] (primeira época), setembro [(21 MAP)] (segunda época) e dezembro [(24 MAP)] de 2010 (terceira época). As medições das trocas gasosas, e demais variáveis foram feitas nos meses de maio [(18 meses após o plantio (MAP)] (primeira época), agosto [(20 MAP)] (segunda época) e dezembro [(24 MAP)] de 2010, (terceira época).



Figura 2 – (A) e (B) Suporte das telhas de amianto; (C) Canais impermeabilizados por lonas; (D) Vista de cima do experimento.

3.2. Medição das trocas gasosas

Durante cada período de análise das trocas gasosas, as medidas foram feitas em folhas totalmente expandidas e localizadas na parte externa do terço superior da copa das árvores. A taxa fotossintética líquida, a condutância estomática, a transpiração, a eficiência instantânea no uso da água (estimada pelo quociente entre fotossíntese líquida e transpiração), e a eficiência intrínseca no uso da água (estimada pelo quociente entre fotossíntese líquida e a condutância estomática), foram obtidas com o auxílio de um analisador a gás a infravermelho portátil (IRGA), modelo Li-6400 (LI-COR, Lincoln, NE, USA),

utilizando uma fonte luminosa fixa em $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de intensidade de fluxo de fótons fotossintéticos.

As medições foram realizadas em 4 plantas representativas da parcela, em 4 folhas selecionadas nos pontos cardeais da copa, e nos horários de 8:00 às 10:00 horas e de 12:00 às 14:00 horas.

3.3. Medidas das variáveis climáticas

Para obtenção das variáveis climáticas, foi instalada uma estação meteorológica automática no interior da floresta plantada, em uma torre de acesso, com aproximadamente 37 m de altura. Na estação, foram acoplados sensores de temperatura e umidade relativa do ar modelo HMP35C (Campbell Scientific), e um piranômetro, modelo SP-Lite (Kipp & Zonen), para medir a radiação solar global. A precipitação pluviométrica foi medida por meio de sensores modelo TE 5255MM (Texas Eletronics). Os dados foram coletados a cada 30 min, a partir do momento de plantio para caracterizar o ambiente de crescimento das plantas.

A partir dos dados da miniestação climatológica instalada próxima ao experimento, a evapotranspiração de referência (ET_0) foi calculada por intermédio da equação de Penman parametrizada pela Organização das Nações Unidas para a Alimentação e a Agricultura - FAO (Pereira et al., 1997) (Equação 3). Considerou-se que o balanço diário do fluxo de calor no solo foi igual a zero ($G=0$).

$$ET_0 = \frac{s}{s + \gamma^*} (R_n - G) \frac{1}{\lambda} + \frac{\gamma}{(s + \gamma^*)(T + 275)} U_2 (e_s - e_a) \quad \text{Eq. (1)}$$

Onde:

s = declividade da curva de pressão de vapor, $\text{kPa } ^\circ\text{C}^{-1}$;

γ^* = constante psicrométrica modificada, $\text{kPa } ^\circ\text{C}^{-1}$;

R_n = saldo de radiação, $\text{MJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$;

G = fluxo de calor no solo, $\text{MJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$;

λ = calor latente de evaporação, MJ kg^{-1} ;

γ = coeficiente psicrométrico, $\text{kPa } ^\circ\text{C}^{-1}$;

T = temperatura média, $^\circ\text{C}$;

U_2 = velocidade do vento a 2 m, m s^{-1} ;

e_s = pressão de saturação de vapor, kPa;

e_a = pressão parcial de vapor, kPa.

3.4. Teor de umidade do solo

As medições foram realizadas por meio da instalação de tubos de acesso no solo e leitura por inserção de sondas Diviner (modelo 2000, Sentek Environmental Technologies, Austrália). As medidas foram obtidas a cada 10cm de profundidade até 1,6m de profundidade no solo. A marcha de umidade do solo foi determinada por 4 tubos na área sem restrição hídrica e 4 tubos de acesso na área com restrição hídrica no solo, sendo estes tubos instalados a 1,5m das árvores na entrelinha de plantio. A periodicidade destas leituras foi mensal.

3.5. Medidas de Crescimento

Nas três épocas, foram medidas as características de crescimento: diâmetro na altura do peito (DAP) e altura total aos 17, 21 e 24 meses após o plantio; matéria seca de folhas, casca, galhos e lenho, aos 18 e 24 meses após o plantio.

As avaliações foram as seguintes:

(a) Diâmetro na altura do peito (DAP)

Amostragem: 16 plantas por parcela.

Equipamento: fita métrica a 1,30m do solo.

(b) Altura total - A altura da planta foi determinada a partir da região do coleto até a gema apical.

Amostragem: 16 plantas por parcela.

Equipamento: hipsômetro (Vertex).

(c) Matéria seca de folhas, casca, galhos e ramos. Para a obtenção da massa seca, as amostras foram levadas para estufa com circulação forçada de ar a 75°C até atingir peso constante.

Amostragem: 3 plantas por clone.

3.6. Potencial hídrico foliar

Para a determinação do potencial hídrico foliar, foi utilizada uma bomba de pressão (SHOLANDER et al., 1965). Para as medidas, foram utilizadas folhas totalmente expandidas e de lado padronizado do dossel de árvores localizadas na parte externa do terço superior do dossel.

As medidas de potencial hídrico foliar foram realizadas durante as três épocas de campo em 4 plantas representativas da parcela, em 4 folhas representativas da planta, e nos períodos de 12:00 às 14:00 horas.

3.7. Determinação da eficiência fotoquímica

As medições da emissão da fluorescência da clorofila foram realizadas nos mesmos dias das medidas das trocas gasosas em dois horários, às 8:00 e 12:00 horas, por meio de um fluorímetro não-modulado modelo PEA (Hansatech Instruments Ltd, King's Lynn, Norfolk, UK). Para tanto, foram utilizadas pinças fornecidas pelo fabricante para a adaptação do tecido foliar ao escuro por 30 minutos ao menos [para que todos os centros de reação adquiram a condição de abertos (Q_a oxidada)] (Bòlhar-Nordenkampf et al, 1989). Por meio do fluorímetro não-modulado, foi possível obter as medidas de fluorescência inicial (F_0), fluorescência máxima (F_m) e fluorescência variável (F_v). A partir dos valores de F_v e F_m foi possível obter a relação F_v/F_m (rendimento quântico máximo do fotossistema II) (Bòlhar-Nordenkampf et al., 1989). A indução da fluorescência foi feita por meio de um pulso de luz vermelha (650nm) com duração de 2s com intensidade de 600 Wm^{-2} (100% de intensidade), obtido por meio de seis LEDs (Light Emitting Diodes), localizados na sonda do aparelho.

3.8. Índice fotossintético ("*Performance index*")

A vitalidade da planta foi caracterizada por meio do índice fotossintético, ou *performance index* (PI). Essa variável foi obtida por meio do fluorímetro PEA (Hansatech Instruments Ltd, King's Lynn, Norfolk, UK), e integra outras 3 variáveis independentes, como a densidade de centros de reação ativos, ou seja, a eficiência na absorção da luz (RCs/ABS), a capacidade do elétron em reduzir Q_a

no PSII (TR/DI) e a capacidade do elétron que reduziu Qa em entrar na cadeia de transporte de elétrons (ET/(TR-ET)). A variável PI é um índice multiparamétrico, reflete a atividade dos fotossistemas I e II, e fornece uma informação quantitativa sobre o estado atual da atividade fotoquímica da folha sobre condições de estresse (Strasser et al. 2000). A partir dos valores obtidos de 5 níveis de fluorescência (F1 aos 0,05ms; F2 aos 0,10ms; F3 aos 0,30ms; F4 aos 2ms e F5 aos 30 ms), por meio do Programa Biolyzer (R.J. Strasser, University of Geneva, Laboratory of Bioenergetics, Switzerland) foi possível obter os valores das variáveis ABS/CS; TR/ABS, ET/ABS, DI/ABS e PI (Strasser et al. 2000). Para o cálculo de PI foi utilizada a equação abaixo relacionada:

$$PI = [1 - (F_0/F_m) / (M_0 / V_J)] \times [(F_m - F_0) / F_0] \times [(1 - V_J) / V_J] \quad \text{Eq. (2)}$$

$$PI = [RC/ABS] \times [TR/DI] \times [ET/(TR-ET)]$$

Em que: F_0 é a fluorescência a 50 μ s, F_J é a fluorescência no tempo J (2 ms), F_m representa a fluorescência máxima, V_J é a variável da fluorescência relativa a 2 ms calculada como $V_J = (F_J - F_0) / (F_m - F_0)$, M_0 representa a inclinação inicial da curva referente à cinética da fluorescência, que pode ser derivada da equação: $M_0 = 4 \times (F_{300\mu s}) / (F_m - F_0)$. $RC/ABS = 1 - (F_0/F_m) / (M_0 / V_J)$; $TR/DI = (F_m - F_0) / F_0$; $ET/(TR-ET) = (1 - V_J) / V_J$.

Para a confecção do esquema relacionado ao fluxo de energia (modelo *pipeline* da distribuição de energia com base na secção transversal das folhas) foram utilizados os dados das três avaliações feitas no experimento.

3.9. Índice SPAD

A estimativa do teor de clorofilas foi avaliada por meio dos valores do índice SPAD, os quais foram obtidos por meio do medidor portátil de clorofila (MPC), SPAD-502 (Minolta, Japão) nas três épocas avaliadas. Estas determinações foram feitas em 4 folhas por planta (sendo utilizada a média de cinco repetições por folha), totalizando 4 plantas por parcela, no horário de 8:00 às 10:00 horas. As medidas foram feitas nas mesmas folhas onde foram feitas as medições da emissão da fluorescência da clorofila, bem como nas plantas em que foi determinada a taxa fotossintética líquida.

3.10. Temperatura foliar

As medidas de temperatura das folhas foram feitas por meio de um termômetro infravermelho (Infrarot-Thermometer, TFA, Germany) com o equipamento em torno de 30cm de distância das folhas.

As medidas de temperatura das folhas foram realizadas nas três campanhas de medições nos mesmos dias de medidas das trocas gasosas.

As medições foram realizadas da seguinte forma:

Plantas/parcela: 4 (plantas representativas da parcela);

Folhas/planta: 4 (folhas selecionadas nos pontos cardeais da copa);

Horários: 8:00 - 10:00 horas e 12:00 - 14:00 horas.

3.11. Termografia por infravermelho

As imagens termais, ou termográficas, com escalas de temperaturas indicadas por gradientes, foram obtidas na terceira época por meio do termógrafo modelo FLIR i50 (FLIR Systems AB, Sweden) e analisadas por meio do software FLIR QuickReport, versão 1.2. As medidas foram feitas aproximando o equipamento a uma distância de 20 cm da folha amostrada (mesma folha utilizada nas medidas das trocas gasosas). O horário das medições foi entre 12:00 e 14:00 horas.

3.12. Biomassa foliar senescente (serrapilheira)

Para a determinação da biomassa foliar senescente foram utilizados quadrados de 30x30cm (90cm²). Em cada parcela do experimento, foram feitos 3 lançamentos aleatórios dos quadrados, totalizando 6 repetições por tratamento. As medidas foram realizadas diariamente durante as épocas de trabalho.

3.13. Determinação do fluxo de seiva xilemática

A medição do fluxo de seiva xilemática foi feita segundo o trabalho proposto por Granier (1985), por meio do método de dissipação de calor (calor constante), utilizando sondas TDP, confeccionadas pelo Laboratório de

Engenharia Agrícola (LEAG) da UENF. As sondas cilíndricas de 0,2 cm de diâmetro e 3cm de comprimento foram inseridas radialmente no caule a 1,5m da região de interface solo/tronco de doze plantas na área com cobertura no solo (área com restrição hídrica, CRH) e doze plantas na área sem cobertura no solo (sem restrição hídrica, SRH).

Em cada planta, foi inserido um par de sondas. Ambas as sondas foram espaçadas uma da outra em aproximadamente 5 cm. A sonda superior possuía uma resistência (elemento aquecedor) e uma junção de termopar (medidor de temperatura). A sonda inferior possuía apenas uma junção de termopar. Uma corrente constante era aplicada à resistência e a diferença de temperatura entre as duas sondas (ΔT) era dependente do fluxo de seiva (U) nos vasos xilemáticos.

Durante as instalações das sondas nos troncos das plantas, estas sondas foram protegidas por uma manta térmica que envolveu o tronco, cujo objetivo foi evitar os possíveis efeitos diretos da radiação e da temperatura do ar e do solo sobre os termopares inseridos dentro das sondas. As medidas foram determinadas automaticamente a cada 30 min durante os meses de setembro a novembro de 2011.

Para ajustar a relação entre o diâmetro do caule e a área de xilema ativo, foi utilizado um modelo de regressão não-linear ($1,14 \times \text{diâmetro}^{1,59}$, $R^2=0,98$) determinado por Hubbard et al. (2004) por meio de calibrações em laboratório para o eucalipto.

As variações do coeficiente K foram calculadas em função da diferença de temperatura fornecida pelos sensores inseridos no segmento de tronco. Já a densidade de fluxo U ($\text{cm}^3 \text{cm}^{-2} \text{h}^{-1}$) foi calculada segundo a equação 3 proposta por Hubbard et al. (2010).

Assim, a equação utilizada neste trabalho foi:

$$u = 304,46 \cdot K^{1,606} \quad \text{Eq. (3)}$$

Em que:

u = densidade de fluxo ($\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$);

K = constante que relaciona as temperaturas.

O coeficiente K de Granier foi calculado pela eq. (4):

$$K = (\Delta T_{\text{máx}} / \Delta T) - 1 \quad \text{Eq. (4)}$$

Nesta equação, $\Delta T_{\text{máx}}$ é a máxima variação da temperatura entre as sondas inseridas no tronco ao longo do dia. ΔT é a diferença de temperatura entre as sondas no horário da medida.

3.14. Delineamento Experimental e Análise Estatística

A análise estatística foi realizada segundo o delineamento de blocos casualizados, no esquema fatorial 4 x 2 (4 clones, 2 condições hídricas), com 32 repetições. Os resultados foram submetidos à análise de variância e as médias de tratamentos foram comparadas pelo teste Tukey a 5% de probabilidade com auxílio do software ASSISTAT 7.6 beta (2011).

As variáveis de eficiência no uso da água (EUA) e eficiência intrínseca no uso da água (EIUA) foram analisadas por meio da dispersão dos pontos com o auxílio do Microsoft Excel 2007, que também foi o programa utilizado na confecção dos gráficos e tabelas.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Variáveis climáticas e teor de umidade no solo

Neste trabalho, foram realizadas 3 avaliações de campo, nos meses de maio, agosto e dezembro de 2010. As variáveis climáticas determinadas pela estação meteorológica automática foram a precipitação pluviométrica, a temperatura e a umidade relativa do ar, o DPV_{ar} e a radiação fotossinteticamente ativa (PAR) (Figura 3).

Durante o experimento, e após a instalação da cobertura no solo na área SRH (sem cobertura), a precipitação pluviométrica do período foi cerca de 710 mm de fevereiro a dezembro de 2010, e a área CRH (com cobertura) recebeu aproximadamente 50% desta quantidade de água, portanto, 355 mm de água. Estas informações corroboram com a variação da umidade do solo média medida em ambas as áreas de estudo (CRH e SRH) (Figura 4).

Observa-se na figura 4 que a instalação da cobertura no solo foi feita em fevereiro, e durante todo o período experimental, foi monitorada a umidade do solo.

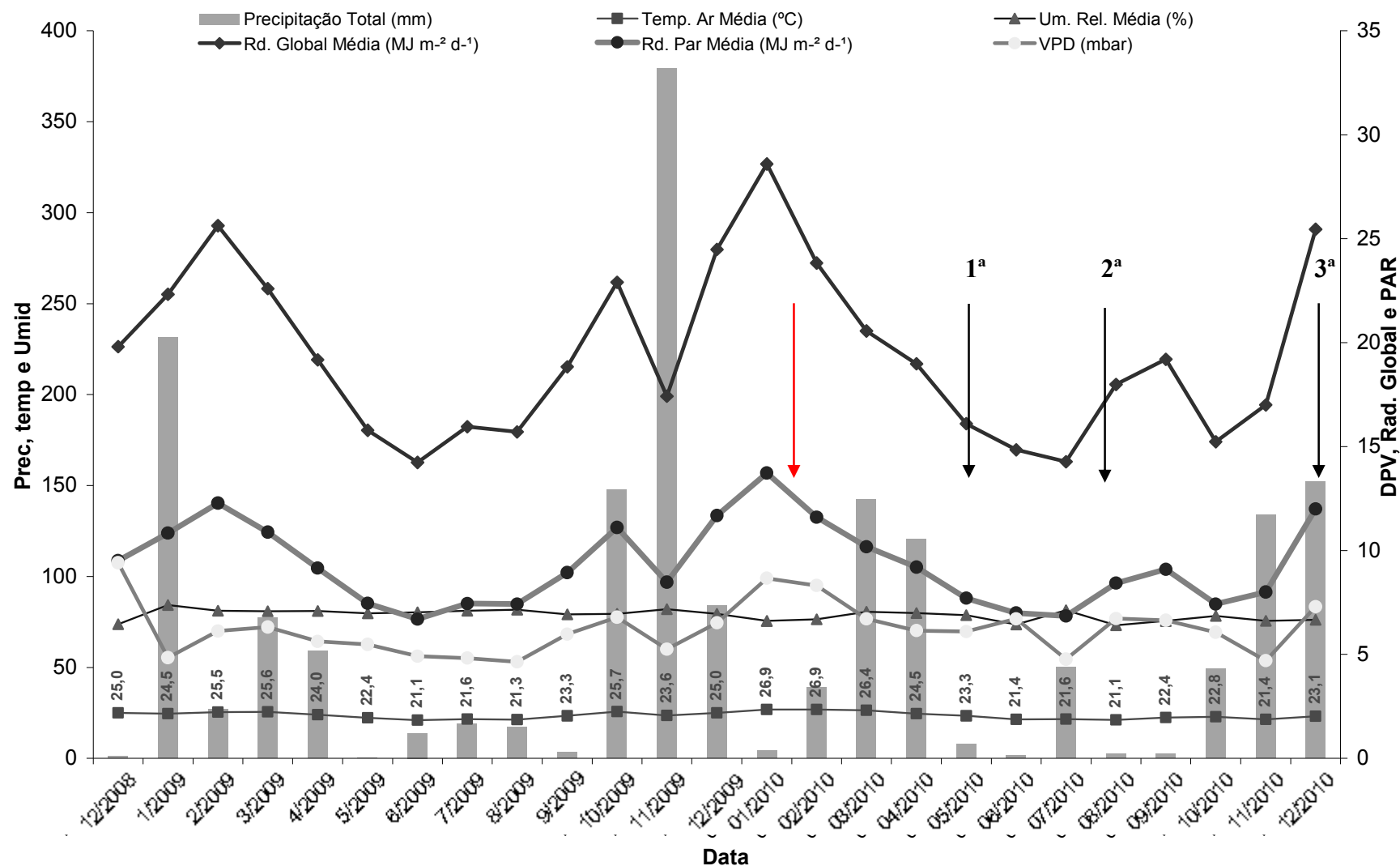


Figura 3 – Precipitação pluviométrica, temperatura, umidade relativa, DPV e PAR na região de Desengano no município de Linhares-ES. A seta vermelha indica a época de instalação da cobertura no solo e as setas pretas indicam as 3 épocas avaliadas.

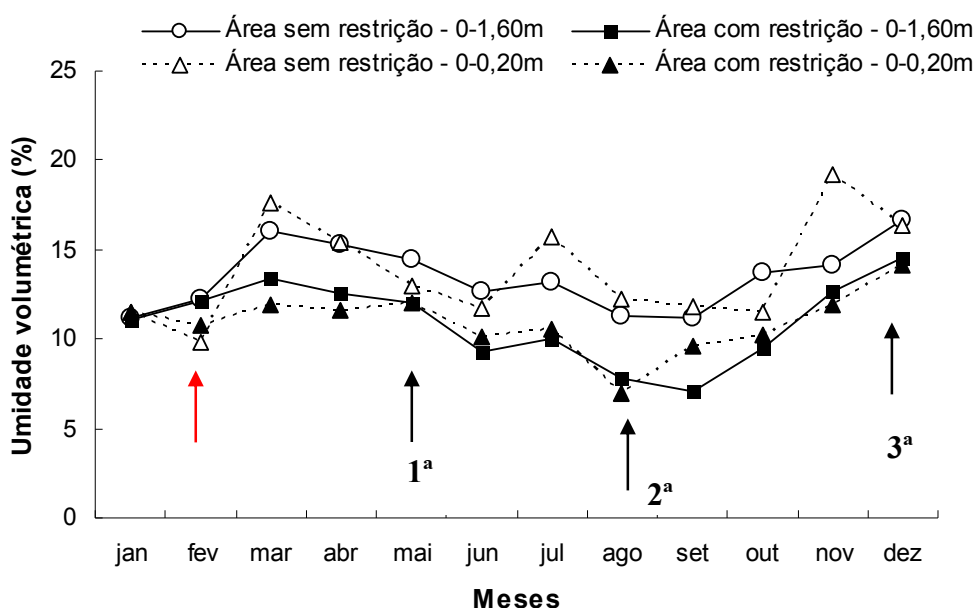


Figura 4 – Variação da umidade do solo nas duas áreas do experimento: sem restrição hídrica e com restrição hídrica. Cada ponto representa a porcentagem média de umidade de 4 tubos determinados de 0-0,20 m e de 0-1,6m de profundidade do solo. A seta vermelha indica a época de instalação da cobertura no solo e as setas pretas indicam as 3 épocas de estudo.

A umidade do solo na área CRH variou de 7 a 14%, e manteve-se sempre abaixo da área SRH (10 a 20%). A menor diferença entre as áreas foi encontrada nos meses de novembro a dezembro, devido à maior precipitação ocorrida no período (Figura 3).

A radiação fotossinteticamente ativa média (PAR média), na faixa de 400 a 700nm, variou de 70 a 150 MJ.m⁻².dia⁻¹ desde o plantio, em dezembro de 2008, até a última avaliação verificada em dezembro de 2010.

Durante todo o experimento, a umidade relativa média manteve-se entre 65% a 85% e a temperatura média entre 21,1 e 26,9 °C.

4.2. Análise de variância

O resumo da análise de variância dos dados, com os valores e respectivas significâncias dos quadrados médios, coeficientes de variação e médias encontram-se na Tabela 1 (primeira época), Tabela 2 (segunda época) e Tabela 3 (terceira época de trabalho no campo).

Na primeira época, de acordo com a Tabela 1, foram verificadas diferenças significativas a 1% ($P \leq 0,01$) de probabilidade pelo teste F para a fonte de variação Clone, para as características altura (H), taxa fotossintética líquida (A), transpiração (E), condutância estomática (g_s), Intensidade de verde (IV), temperatura (T), potencial hídrico (Ψ_w), relação F_v/F_m (F_v/F_m), índice fotossintético (PI) e diferença significativa a 5% ($P \leq 0,05$) para a característica diâmetro na altura do peito (D). Tal resultado evidencia as respostas diferenciadas entre os clones para estas características. Por outro lado, para a característica massa seca da serrapilheira (Ser) não foram verificadas diferenças estatísticas.

A Tabela 1 mostra ainda que houve o efeito significativo da restrição hídrica em todas as variáveis analisadas, excetuando-se as características massa seca da serrapilheira e PI.

De acordo com a Tabela 2, foram verificadas diferenças significativas entre os clones a 1% ($P \leq 0,01$) de probabilidade para as características H, A, E, g_s , IV, T, Ψ_w , F_v/F_m e PI. Os resultados evidenciam que para esta segunda época de estudo, a restrição hídrica apenas não apresentou efeitos significativos nas características índice fotossintético e massa seca da serrapilheira.

A Tabela 3 mostra os resultados da análise de variância da terceira época de estudo. Para as características H, A, E, g_s , T, Ψ_w , Ser, F_v/F_m e PI foram verificadas diferenças significativas entre os clones a 1% ($P \leq 0,01$) de probabilidade. Em contrapartida, as características, D e IV não apresentaram diferenças significativas entre os clones. Quanto à restrição hídrica, não foram verificadas diferenças estatísticas para as características D, F_v/F_m e PI.

As estimativas dos coeficientes de variação (CV) variaram de 5,2 a 10,3% para as características de crescimento (H e D). Para as características relacionadas às trocas gasosas (A e E) variaram de 15,7 a 39,3%. Estes resultados estão de acordo com os resultados de Pavan (2003), que encontrou para características de crescimento, valores de CV entre 14,23 e 37,30% em genótipos de eucalipto, sob condições de deficiência hídrica. Vellini (2007), Revolti (2010) e Mendes (2011) obtiveram resultados semelhantes para essas características de crescimento e as consideradas características fisiológicas em genótipos de eucalipto sob diferentes condições de disponibilidade hídrica. Isso indica que os valores estão dentro da normalidade para essas características.

Tabela 1 – Resumo da análise de variância, médias, coeficientes de variação para as onze características avaliadas em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica da primeira campanha de campo realizada em maio de 2010 no município de Linhares - ES.

Fonte de variação	Quadrados médios					
	H	D	A	E	g _s	IV
Bloco	3,2 ^{ns}	0,6*	80,6**	7,6 ^{ns}	0 ^{ns}	15,8 ^{ns}
Clone (C)	4,7**	1,7*	714,1**	26,8**	0,256**	204,3**
RH	6,4**	1,8**	589,6**	16,3**	0,035**	445,7**
C x RH	3,8**	1,4**	249,1**	23,6**	0,129**	189,2**
Erro	0,4	0,5	10,0	0,8	0,003	10,6
CV (%)	5,5	8,9	17,5	18,6	22,5	7,5
Média	11,4	8,5	18,1	4,8	0,25	43,1

Fonte de variação	Quadrados médios				
	Ser	T	Ψ _w	F _v /F _m	PI
Bloco	4,5 ^{ns}	0,6 ^{ns}	0,1 ^{ns}	0 ^{ns}	38,3*
Clone (C)	74,7 ^{ns}	55,5**	0,5**	0,003**	67,7**
RH	77,6 ^{ns}	133,5**	2,32**	0,002**	62,1 ^{ns}
C x RH	42,8 ^{ns}	71,9**	1,8**	0,001**	28,7**
Erro	58,1	1,8	0,03	0	6,5
CV (%)	35,7	5,6	9,6	3,1	34,4
Média	21,3	24,1	-1,8	0,74	7,4

** , * = Significativo em nível de 1 e 5% de probabilidade, respectivamente, pelo teste F; ns= Não significativo. ¹Altura (H); Diâmetro na altura do peito (D); Taxa fotossintética líquida (A); Transpiração (E); Condutância estomática (g_s); Intensidade de verde (IV); Massa seca da serrapilheira (Ser); Temperatura (T); Potencial hídrico (Ψ_w); Relação F_v/F_m (F_v/F_m); Índice Fotossintético (PI).

Tabela 2 – Resumo da análise de variância, médias, coeficientes de variação para as onze características avaliadas em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica da segunda campanha de campo realizada em agosto de 2010 no município de Linhares - ES.

Fonte de variação	Quadrados médios					
	H	D	A	E	g _s	IV
Bloco	2,6 ^{ns}	0,4 ^{ns}	1449,2 ^{**}	25,9 ^{ns}	0,050 ^{**}	9,8 ^{ns}
Clone (C)	10,5 ^{**}	2,3 ^{ns}	380,5 ^{**}	3,0 ^{**}	0,098 ^{**}	513,5 ^{**}
RH	10,3 ^{**}	2,9 ^{**}	305,6 ^{**}	2,9 ^{**}	0,005 ^{**}	488,8 ^{**}
C x RH	8,4 ^{**}	1,9 ^{**}	172,7 ^{**}	4,0 ^{**}	0,010 ^{**}	342,4 ^{**}
Erro	0,4	0,8	6,64	0,2	0	8,1
CV (%)	5,2	10,2	35,3	39,3	52,1	6,3
Média	12,1	9,2	7,3	1,1	0,03	45,1

Fonte de variação	Quadrados médios				
	Ser	T	Ψ_w	F _v /F _m	PI
Bloco	21,3 ^{ns}	509,9 ^{**}	10,8 ^{ns}	0 ^{ns}	43,9 ^{**}
Clone (C)	301,5 ^{ns}	323,5 ^{**}	144,8 ^{**}	0,007 ^{**}	56,9 ^{**}
RH	115,2 ^{ns}	78,1 ^{**}	376,7 ^{**}	0,006 ^{ns}	39,6 ^{ns}
C x RH	235,6 ^{ns}	138,1 ^{**}	212,4 ^{**}	0 ^{ns}	52,0 ^{**}
Erro	10,5	2,5	7,8	0	3,16
CV (%)	43,6	6,4	12,6	3,2	25,4
Média	23,6	24,7	-2,2	0,74	6,98

^{**}, * = Significativo em nível de 1 e 5%, respectivamente de probabilidade, pelo teste F; ns= Não significativo. ¹Altura (H); Diâmetro na altura do peito (D); Taxa fotossintética líquida (A); Transpiração (E); Condutância estomática (g_s); Intensidade de verde (IV); Massa seca da serrapilheira (Ser); Temperatura (T); Potencial hídrico (Ψ_w); Relação F_v/F_m (F_v/F_m); Índice Fotossintético (PI).

Tabela 3 – Resumo da análise de variância, médias, coeficientes de variação para as onze características avaliadas em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica da terceira campanha de campo realizada em dezembro de 2010 no município de Linhares - ES.

Fonte de variação	Quadrados médios					
	H	D	A	E	g _s	IV
Bloco	2,8 ^{ns}	0,3 ^{ns}	6,2 ^{ns}	0,3 ^{ns}	0 ^{ns}	7,9 ^{ns}
Clone (C)	6,1 ^{**}	2,3 ^{ns}	188,9 ^{**}	26,1 ^{**}	0,021 ^{**}	42,1 ^{ns}
RH	14 ^{**}	2,3 ^{ns}	212,3 ^{**}	16,7 ^{**}	0,018 ^{**}	41,9 ^{**}
C x RH	4,8 ^{**}	1,7 ^{**}	261,5 ^{**}	15,9 ^{**}	0,012 ^{**}	29,5 ^{**}
Erro	0,5	1,0	8,6	0,5	0	18,2
CV (%)	5,5	10,3	15,7	16,6	21,7	10,7
Média	12,9	9,7	18,6	4,4	0,12	39,6

Fonte de variação	Quadrados médios				
	Ser	T	Ψ _w	F _v /F _m	PI
Bloco	23,9 ^{ns}	136,8 ^{**}	0,4 ^{ns}	0 ^{ns}	550,8 ^{**}
Clone (C)	678,9 ^{**}	80,5 ^{**}	1,6 ^{**}	0,004 ^{**}	63,0 ^{**}
RH	347,2 [*]	135,3 ^{**}	0,5 ^{**}	0,003 ^{ns}	62,1 ^{ns}
C x RH	402,4 [*]	33,9 ^{**}	1,2 ^{**}	0 ^{ns}	31,3 ^{**}
Erro	25,6	1,2	0,07	0	7,1
CV (%)	46,9	4,2	17,7	2,5	27,1
Média	34,1	26,0	-1,5	0,75	9,8

^{**}, ^{*} = Significativo em nível de 1 e 5%, respectivamente de probabilidade, pelo teste F; ns= Não significativo. ¹Altura (H); Diâmetro na altura do peito (D); Taxa fotossintética líquida (A); Transpiração (E); Condutância estomática (g_s); Intensidade de verde (IV); Massa seca da serrapilheira (Ser); Temperatura (T); Potencial hídrico (Ψ_w); Relação F_v/F_m (F_v/F_m); Índice Fotossintético (PI).

4.3. Variáveis de crescimento

De acordo com os dados de altura, em todas as três épocas de avaliação, a limitação hídrica imposta no solo diminuiu significativamente a altura em todos os 4 clones avaliados (Tabela 4).

Estes resultados mostram que a restrição hídrica limitou o crescimento dos clones, uma vez que estes crescidos na área SRH apresentaram maior crescimento. Sendo a fotossíntese e a partição de assimilados, constantemente afetadas pela disponibilidade de água, luz e nutrientes, a carência de um ou outro fator desses recursos pode levar a estresse ambiental e, conseqüentemente, reduzir a produtividade da floresta (Kozlowski e Pallardy, 1996).

Os resultados deste trabalho estão de acordo com os encontrados por Guarnaschelli et al. (2003), que avaliaram mudas de *Eucalyptus globulus* de três procedências submetidas a diferentes regimes hídricos em casa de vegetação, e encontraram mudanças significativas em características morfológicas e fisiológicas. A menor disponibilidade de água na rizosfera promoveu menor crescimento em altura, em diâmetro e em área foliar, e o ajuste osmótico foi maior no tratamento com estresse mais severo.

Ao se comparar as três épocas de estudo por ordem decrescente, o clone 2 apresentou maior crescimento em altura aos 18 (em relação ao clone 1), aos 21 e 24 meses, seguido do clone 3, 4, e por último, em ordem decrescente pelo clone 1 (Figura 5).

Em condições de baixa disponibilidade de água, a tolerância da planta ao déficit hídrico do solo pode ser importante para a manutenção do processo produtivo (Santos e Carlesso, 1998). Este fato pode mostrar que, com base nesta variável estudada, o clone 2 se mostrou menos sensível à ação da limitação hídrica do solo.

Vellini et al. (2008) observaram diferenças significativas tanto entre genótipos quanto entre os regimes hídricos. Os clones avaliados apresentaram reduções nas características à medida que a frequência de irrigação diminuiu, e foi possível identificar material genético promissor para os trabalhos de melhoramento visando à tolerância ao estresse hídrico. Estes autores discutem ainda que o crescimento em altura foi, proporcionalmente, menos afetado que o crescimento em diâmetro, quando a disponibilidade hídrica diminuiu para as

plantas. Reis et al. (2006), avaliando a resposta de clones de híbridos de *Eucalyptus grandis* x *E. urophylla* e de *E. camaldulensis* x *E. spp* submetidos a dois regimes de irrigação no campo, observaram que o crescimento em altura, aos 38 meses de idade, não variou significativamente entre os tratamentos de irrigação, enquanto em diâmetro e volume de lenho foram significativamente superiores nas plantas do tratamento irrigado em relação ao não-irrigado.

Tabela 4 – Valores médios de altura total avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica das três campanhas de campo realizadas em 2010 no município de Linhares - ES.

Clones	Altura (m)					
	18 meses		21 meses		24 meses	
	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH
C1	11,07 a	10,11 b	11,63 a	10,37 b	12,51 a	10,88 b
C2	11,96 a	11,11 b	12,89 a	11,65 b	13,54 a	12,39 b
C3	11,49 a	10,79 b	12,10 a	11,02 b	12,98 a	11,61 b
C4	11,10 a	10,35 b	11,72 a	10,57 b	12,80 a	11,13 b

SRH – árvores sem restrição hídrica; CRH – árvores com restrição hídrica.

Médias seguidas pela mesma letra na linha para cada época de análise não diferem entre si pelo teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade.

Em relação ao DAP, aos 18 meses de idade, foi observada diminuição desta característica em todos os clones na área CRH no solo (Tabela 5). Contudo, nesta época, a diferença estatística somente foi significativa no clone 3. Porém, aos 21 e 24 meses, houve diferença estatística para esta característica em todos os clones sob restrição hídrica (Tabela 5).

Seguindo o padrão de resposta da variável altura, o clone 2 também apresentou maior crescimento em diâmetro aos 18 e 21 MAP, contudo não diferindo dos clones 3 e 4. Aos 24 meses, não houve diferença significativa entre os clones (Figura 6).

Quando o déficit hídrico apresenta evolução suficientemente lenta para permitir mudanças nos processos de crescimento, o estresse provocado por este fator tem vários efeitos sobre o crescimento, e as espécies de eucalipto podem apresentar diferentes capacidades de superar o déficit de água no solo (Lopes et al., 2011). Com base nesta informação, pode-se observar que tais diferenças podem também ser observadas em clones, como é mostrado neste presente trabalho. A superioridade do clone 2 mostra que este clone, mesmo sob condição de limitação hídrica do solo, alocou os fotoassimilados em maior intensidade para o crescimento em altura.

Tabela 5 – Valores médios de DAP avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica das três campanhas de campo realizadas em 2010 no município de Linhares - ES.

Clones	DAP (cm)					
	18 meses		21 meses		24 meses	
	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH
C1	8,18 a	7,89 a	8,84 a	8,07 b	9,42 a	8,44 b
C2	8,55 a	8,37 a	9,48 a	8,78 b	9,97 a	9,04 b
C3	8,66 a	8,23 b	9,33 a	8,56 b	9,88 a	8,98 b
C4	8,68 a	8,42 a	9,26 a	8,61 b	9,50 a	8,83 b

SRH – árvores sem restrição hídrica; CRH – árvores com restrição hídrica.

Médias seguidas pela mesma letra na linha para cada idade não diferem entre si pelo teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade.

De acordo com a relação altura x DAP², foram encontradas diferenças significativas em todos os clones e em todos os períodos de avaliação, que apresentaram maiores valores para esta característica na condição sem restrição hídrica (Tabela 6).

O clone 2 se destacou em relação aos demais clones nos dois regimes hídricos, apresentando os maiores valores para esta relação nas três campanhas avaliadas (Figura 7).

Tabela 6 – Valores médios da relação Altura x DAP² avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica das três campanhas de campo realizadas em 2010 no município de Linhares - ES.

Clones	Altura/DAP					
	18 meses		21 meses		24 meses	
	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH
C1	741 a	629 b	909 a	675 b	1110 a	775 b
C2	874 a	778 b	1158 a	898 b	1346 a	1013 b
C3	862 a	731 b	1053 a	807 b	1267 a	936 b
C4	836 a	734 b	1005 a	784 b	1155 a	868 b

SRH – árvores sem restrição hídrica; CRH – árvores com restrição hídrica.

Médias seguidas pela mesma letra na linha para cada idade não diferem entre si pelo teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade.

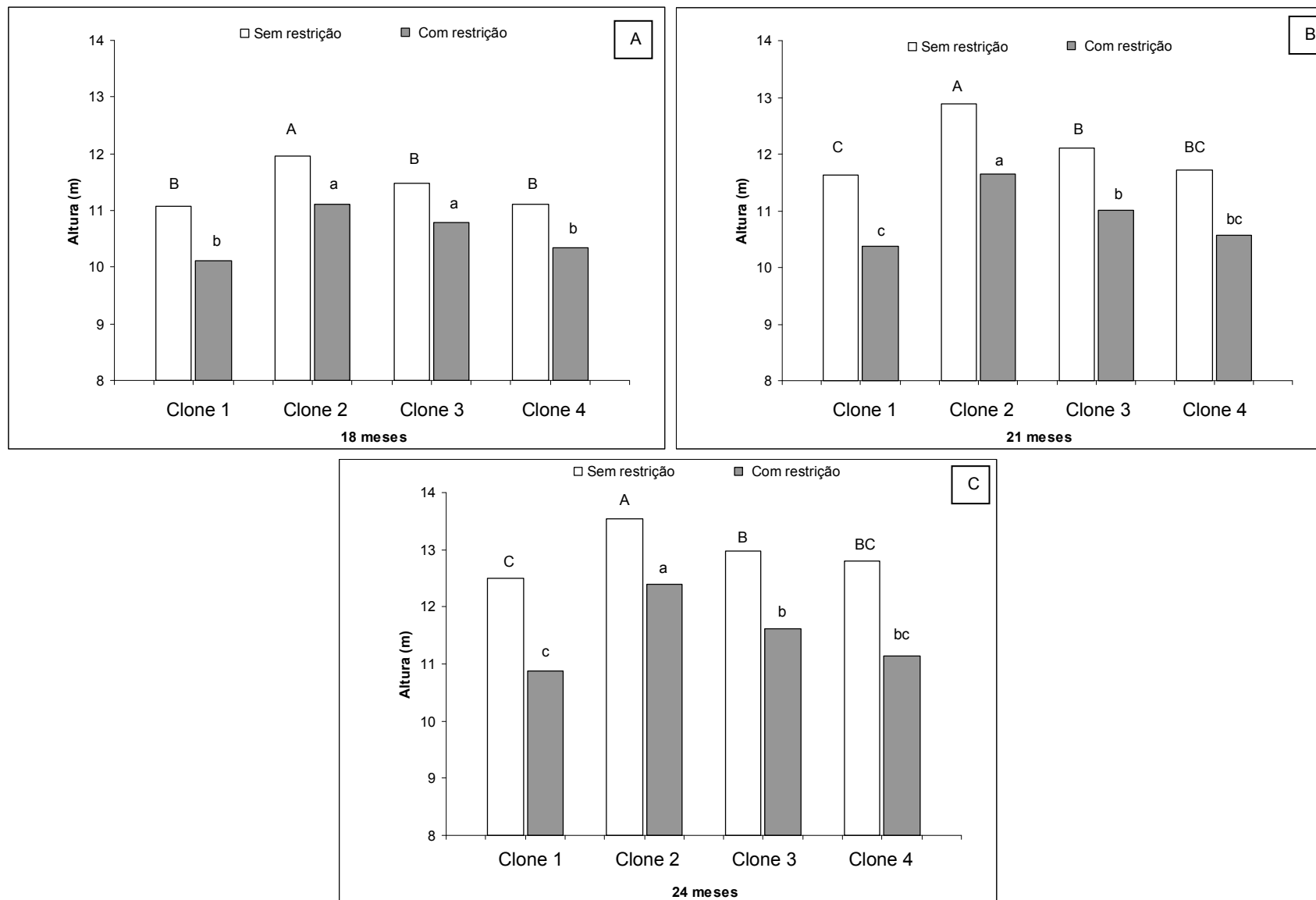


Figura 5 – Altura de 4 clones de eucalipto. (A) 18 meses, n=32. (B) 21 meses, n=32. (C) 24 meses, n=32. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (clones sem restrição hídrica) e minúscula (clones com restrição hídrica) não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.

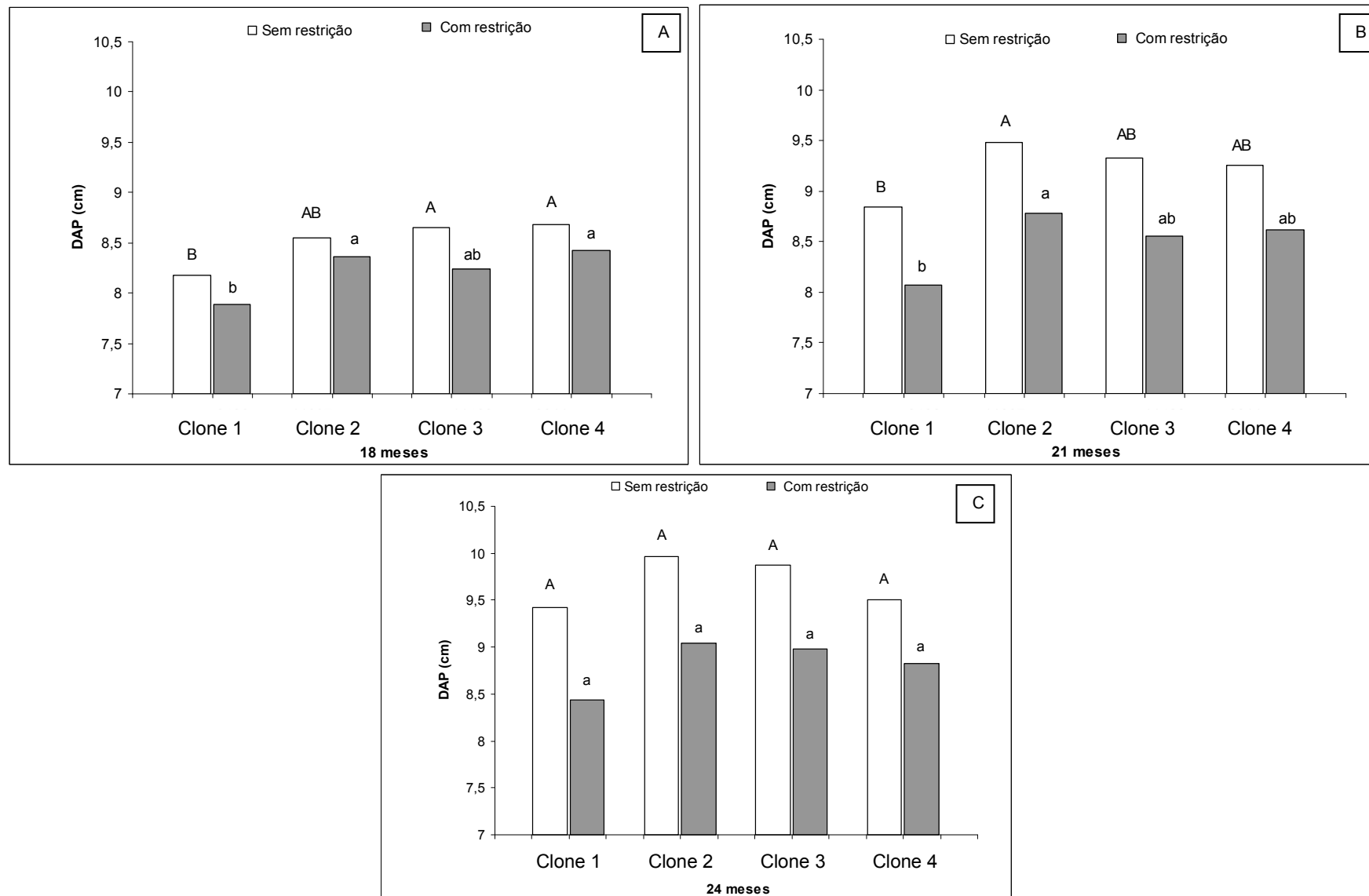


Figura 6 – DAP de 4 clones de eucalipto. (A) 18 meses, n=32. (B) 21 meses, n=32. (C) 24 meses, n=32. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (clones sem restrição hídrica) e minúscula (clones com restrição hídrica) não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.

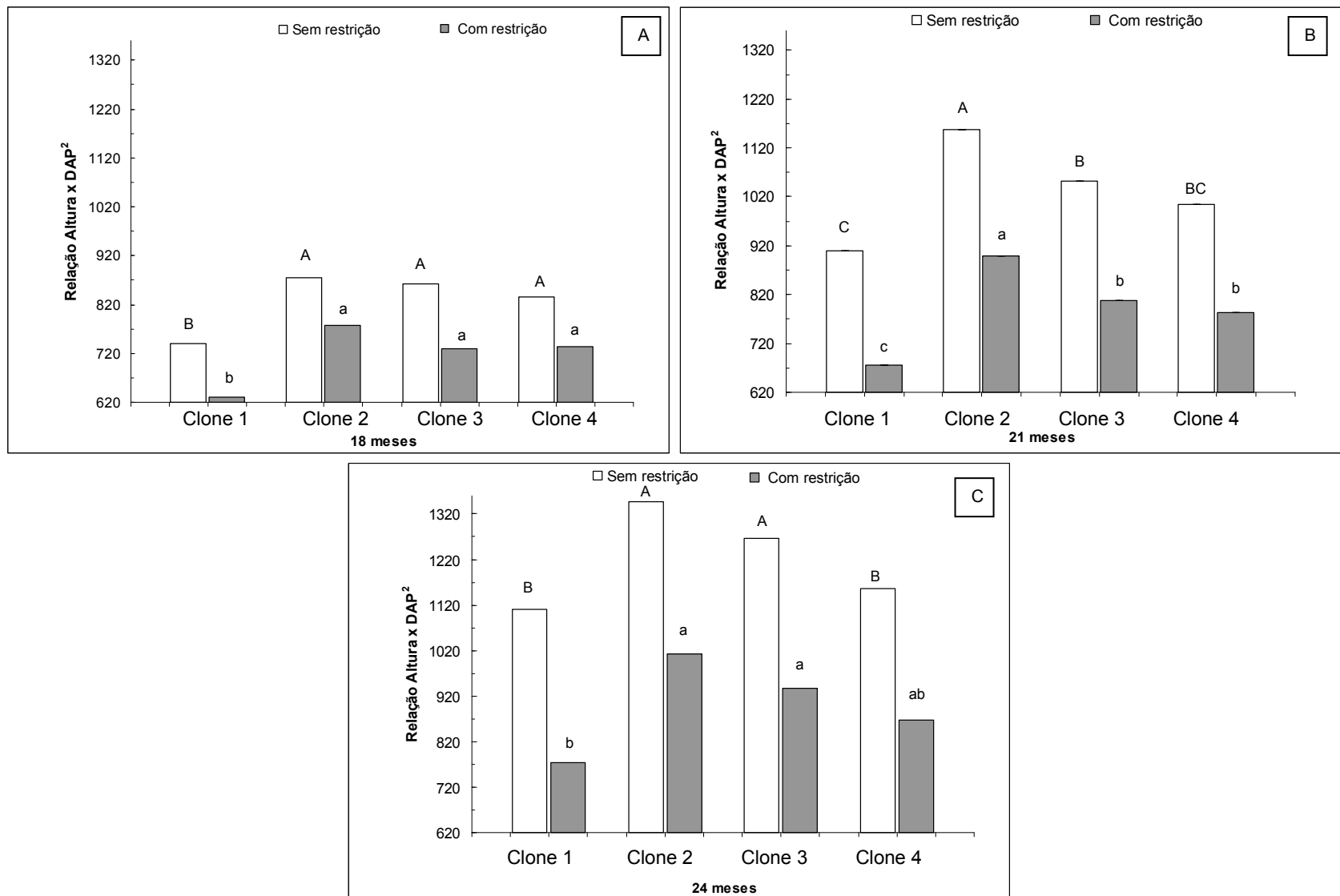


Figura 7 – Relação Altura x DAP^2 de 4 clones de eucalipto. (A) 18 meses, n=32. (B) 21 meses, n=32. (C) 24 meses, n=32. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (clones sem restrição hídrica) e minúscula (clones com restrição hídrica) não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.

Nas tabelas 7 e 8, encontram-se as características de biomassa avaliadas aos 18 e aos 27 meses após o plantio (MAP), respectivamente. Aos três meses após a aplicação da restrição hídrica (18 MAP), foi possível observar diferenças no crescimento entre os clones estudados. O clone 3 apresentou o maior acúmulo de matéria seca da parte aérea, devido à maior produção de folhas, casca e lenho. Da mesma forma o volume de madeira foi maior. Por outro lado, o clone 4 foi o que apresentou os menores valores de matéria seca da parte aérea, porém foi o clone 1 que obteve menor volume de lenho devido ao maior incremento em galhos.

Aos 27 MAP, o clone 3 manteve o maior crescimento em biomassa da parte aérea nos dois regimes hídricos, 38,46kg na área SRH e 29,79kg para área CRH (Tabela 8). A maior massa seca de lenho foi obtida pelo clone 2 nas duas áreas (SRH e CRH). O maior volume de madeira foi obtido nos clones 2 e 3, que apresentaram na área SRH, 0,050m³ e 0,051m³, respectivamente, e na área CRH, estes clones apresentaram o mesmo valor de volume (0,036m³).

De acordo com Gholz et al. (1990), a disponibilidade de água afeta o crescimento das plantas por controlar a abertura estomática e, conseqüentemente, a produção de biomassa seca. O decréscimo do teor de água no solo diminui o potencial hídrico na folha, onde as células não se encontram mais túrgidas, contribuindo para diminuição da condutância estomática, e promovendo o fechamento parcial ou total dos estômatos. Esse fechamento bloqueia o influxo de CO₂ para as folhas, afetando o acúmulo de fotoassimilados, podendo levar a paralisação de crescimento das plantas e perda de produtividade.

Santana et al. (2008), em estudo visando estimar a produção de biomassa de eucalipto, para diferentes regiões do Brasil, a partir de dados climáticos, observaram que nas regiões com menor disponibilidade de água, a produção de biomassa foi menor. A proporção de copa em relação ao tronco diminuiu com a idade da plantação, de maneira marcante até a idade de 3,6 anos, e de modo mais lento a partir desta idade.

Na tabela 7, foi possível observar os efeitos negativos da limitação hídrica do solo sobre as características de crescimento avaliadas, principalmente as características estudadas e relacionadas aos demais clones, que não o clone 2. Em função do tempo de limitação hídrica aplicado aos clones, na Tabela 8, em

todos os clones, observa-se um maior efeito da restrição hídrica do solo sobre as características de crescimento. Este fato mostra que neste experimento localizado em uma área de plantio comercial da empresa Fibria, no município de Linhares-ES, a limitação hídrica afetou as características de crescimento, as quais são de grande importância para a quantificação da produção de biomassa produzida nos plantios comerciais da empresa. Assim, as estratégias dos programas de melhoramento do eucalipto são fundamentais para que estes programas sejam capazes de selecionar genótipos que não experimentem a ação deste fator do ambiente, de modo a afetar a produtividade da espécie. Uma dessas ações pode ser a seleção de genótipos com maior crescimento radicular em profundidade. Tal ação teve um grande sucesso no ganho de produtividade do milho nas grandes regiões produtoras nos Estados Unidos (Hammer et al., 2009).

Tabela 7 – Matéria seca de folhas, galhos, casca, lenho, total da parte aérea, altura, DAP e volume de lenho dos 4 clones na condição com restrição (CRH) e sem restrição hídrica (SRH) realizado aos 18 meses após o plantio, n=3.

Matéria seca da parte aérea (Kg)																	
Clone	Folha		Galho		Casca		Lenho		Total		Altura (m)		DAP (cm)		Volume (m ³)		
	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH	
1	4,21	4,03	6,08	5,90	2,08	2,07	10,48	10,31	22,85	22,31	10,72	11,45	8,04	8,77	0,021	0,021	
	±0,84	±0,78	±1,79	±1,11	±0,41	±0,44	±1,96	±2,46	±4,97	±4,74	±0,41	±0,37	±0,62	±0,77	±0,004	±0,006	
2	3,24	4,51	4,25	5,15	2,35	2,40	12,47	13,44	22,31	25,50	10,22	10,88	7,84	8,24	0,027	0,024	
	±0,26	±0,24	±0,31	±0,44	±0,24	±0,17	±0,69	±1,25	±0,61	±2,02	±0,28	±0,19	±0,29	±0,30	±0,002	±0,002	
3	5,14	4,40	5,23	4,22	2,85	2,38	12,96	12,09	26,18	23,09	11,47	10,89	8,54	8,72	0,029	0,025	
	±1,00	±0,45	±1,08	±0,56	±0,48	±0,31	±1,77	±1,80	±4,34	±3,09	±0,35	±0,58	±0,64	±0,56	±0,004	±0,004	
4	3,80	3,92	3,70	3,42	1,74	1,65	12,56	11,08	21,80	20,07	11,37	10,00	8,50	8,56	0,028	0,024	
	±0,07	±0,17	±0,03	±0,27	±0,18	±0,16	±1,30	±2,23	±1,51	±2,77	±0,15	±0,43	±0,33	±0,57	±0,002	±0,003	

1ª linha para cada clone, corresponde à média de três árvores;

2ª linha para cada clone, corresponde ao erro padrão.

Tabela 8 – Matéria seca de folhas, galhos, casca, lenho, total da parte aérea, altura, DAP e volume de lenho dos 4 clones na condição com restrição (CRH) e sem restrição (SRH) hídrica realizado aos 27 meses após o plantio, n=3.

Matéria seca da parte aérea (Kg)																
Clone	Folha		Galho		Casca		Lenho		Total		Altura (m)		DAP (cm)		Volume (m ³)	
	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH
1	3,21	2,53	6,6	5,24	3,43	2,81	19,76	14,9	32,99	25,48	13,98	12,25	9,60	8,47	0,041	0,030
	±1,01	±0,27	±1,74	±0,29	±0,61	±0,38	±3,16	±2,15	±6,31	±3,06	±0,28	±0,33	±0,64	±0,52	±0,006	±0,007
2	4,67	3,01	4,19	4,27	3,96	2,97	24,61	18,68	37,43	28,94	14,53	13,53	10,04	9,24	0,050	0,036
	±0,54	±0,60	±0,57	±1,10	±0,68	±0,46	±3,53	±2,67	±4,95	±4,76	±0,53	±0,18	±0,57	±0,65	±0,005	±0,008
3	4,38	3,02	7,77	7,09	3,78	3,01	22,52	16,67	38,46	29,79	14,82	12,93	10,19	9,38	0,051	0,036
	±0,48	±0,62	±0,38	±1,84	±0,47	±0,41	±2,05	±1,48	±3,27	±4,18	±0,22	±0,17	±0,49	±0,29	±0,004	±0,004
4	2,78	3,09	5,73	4,22	2,42	1,82	15,79	15,24	26,71	24,37	14,39	12,09	9,48	9,07	0,044	0,031
	±0,47	±0,32	±0,46	±0,53	±0,41	±0,31	±7,42	±2,64	±8,75	±3,62	±0,76	±0,21	±0,43	±0,61	±0,003	±0,003

1ª linha para cada clone, corresponde à média de três árvores;

2ª linha para cada clone, corresponde ao erro padrão.

O lenho foi o componente que mais contribuiu para o acúmulo de matéria seca total em todos os clones avaliados (Figuras 8 e 9). Em seguida a esta parte da planta, os galhos, as folhas e a casca, foram as demais partes que contribuíram para a massa seca total, em uma escala decrescente. Na figura 8, observa-se o acúmulo de matéria seca total final (massa seca das folhas, casca, galhos e lenho) dos 4 clones de eucaliptos nas duas condições hídricas aos 18 MAP. Nas duas condições hídricas, o clone 2 e o clone 4 alocaram mais biomassa em lenho do que os clones 1 e 3. Quando se compara em termos de folhas, observa-se que o clone 3 foi o clone que mais alocou biomassa foliar nas duas condições.

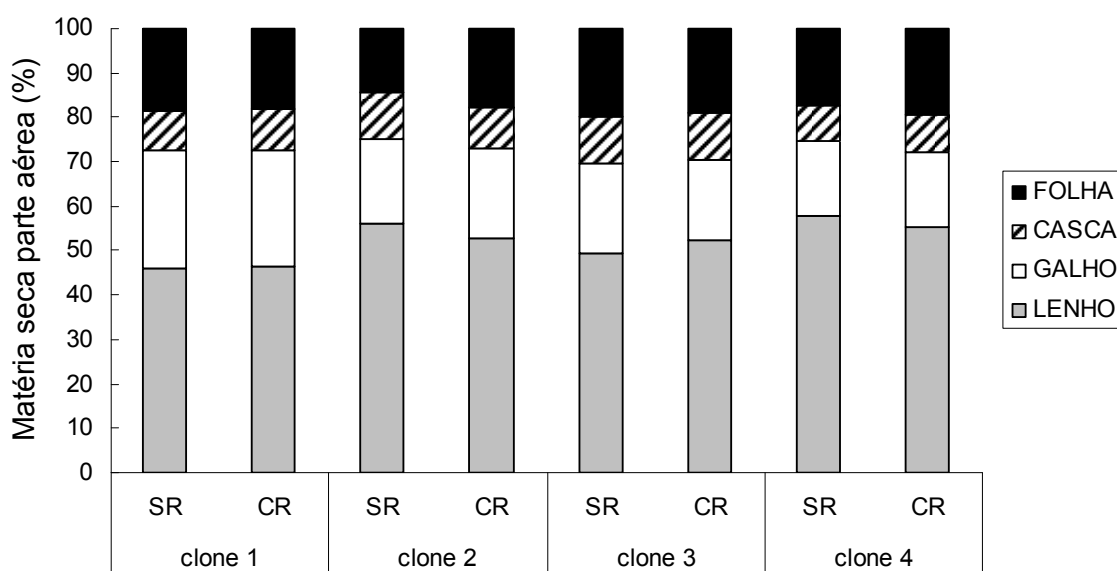


Figura 8 – Matéria seca da parte aérea (%) de lenho, galhos, cascas e folhas de seis clones de eucalipto aos 18 meses após o plantio em duas condições: sem restrição hídrica e com restrição hídrica.

Aos 27 meses, observa-se que o clone 2 manteve o padrão de resposta, alocando mais carbono para o lenho nas duas condições de disponibilidade hídrica, investindo bem pouco em galhos, quando comparado com os demais clones em estudo. Nesta época, na condição de restrição hídrica, o clone 3 foi o clone que investiu mais em galhos.

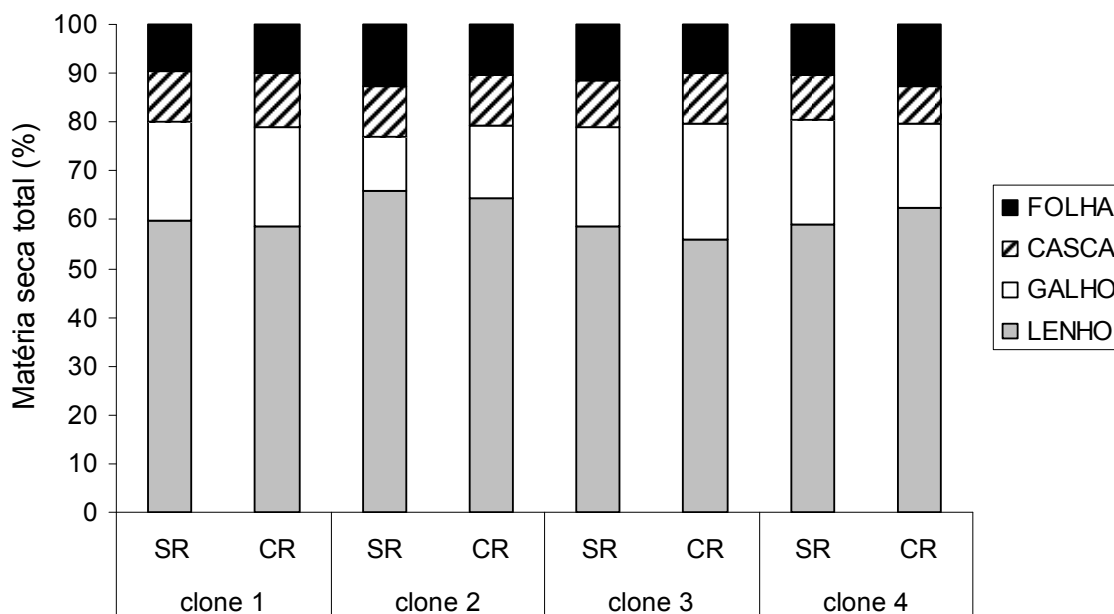


Figura 9 – Matéria seca da parte aérea (%) de lenho, galhos, cascas e folhas de seis clones de eucalipto aos 27 meses após o plantio em duas condições: sem restrição hídrica e com restrição hídrica.

4.4. Biomassa foliar senescente (serrapilheira)

De acordo com Carlesso (1993), a senescência é um efeito comum para a cultura próximo à fase de maturação, entretanto, pode ocorrer também em situação de déficit hídrico. A senescência é um mecanismo que influencia em grande intensidade a produção final das culturas, pois, por meio da queda das folhas, ocorre uma redução da área fotossinteticamente ativa da planta (Wolfe et al., 1988). Ainda, a degradação das moléculas de clorofila causada por este processo fisiológico pode comprometer a eficiência fotoquímica do processo fotossintético (Castro et al., 2011, Torres Netto et al., 2002 e 2005).

Em situações de déficit hídrico, a redução no incremento do índice de área foliar está associada, usualmente, ao desenvolvimento foliar das plantas, podendo estar relacionada com a redução no tamanho das folhas individuais ou com a menor produção de folhas; porém, plantas submetidas ao déficit hídrico podem alterar a interceptação da radiação solar por meio de modificações na exposição das folhas ao sol e duração da área foliar exposta à energia luminosa.

Ao se analisar a Tabela 9 e a Figura 10, verifica-se que não houve diferença significativa entre os tratamentos. Ou seja, não houve efeito da restrição

hídrica do solo sobre a queda das folhas dos 4 clones de eucalipto estudados. Entre os clones, e em ambas as condições de crescimento (SRH e CRH), apenas aos 24 meses após o plantio, verificou-se que o clone 2 apresentou maior queda foliar, quando comparado ao clone 1. Este resultado pode mostrar, que embora esta característica possa ser uma sensibilidade ao estresse hídrico, o clone 2, por meio da queda foliar, pode ter reduzido a área de transpiração, o que poderia alocar a água disponível na parte aérea para as folhas remanescentes.

Tabela 9 – Valores médios de massa seca da serrapilheira avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica das três campanhas de campo realizadas em 2010 no município de Linhares - ES.

Clones	Massa seca - serrapilheira (g m ⁻²)					
	17 meses		20 meses		24 meses	
	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH
C1	18,4 a	18,5 a	17,7 a	21,9 a	22,4 a	22,8 a
C2	20,4 a	25,1 a	23,4 a	32,2 a	46,5 a	41,0 a
C3	20,2 a	26,5 a	19,6 a	29,0 a	28,9 a	35,5 a
C4	26,5 a	21,6 a	33,6 a	28,9 a	38,8 a	33,1 a

SR – árvores sem restrição hídrica; CR – árvores com restrição hídrica.

Médias seguidas pela mesma letra na linha para cada idade não diferem entre si pelo teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade.

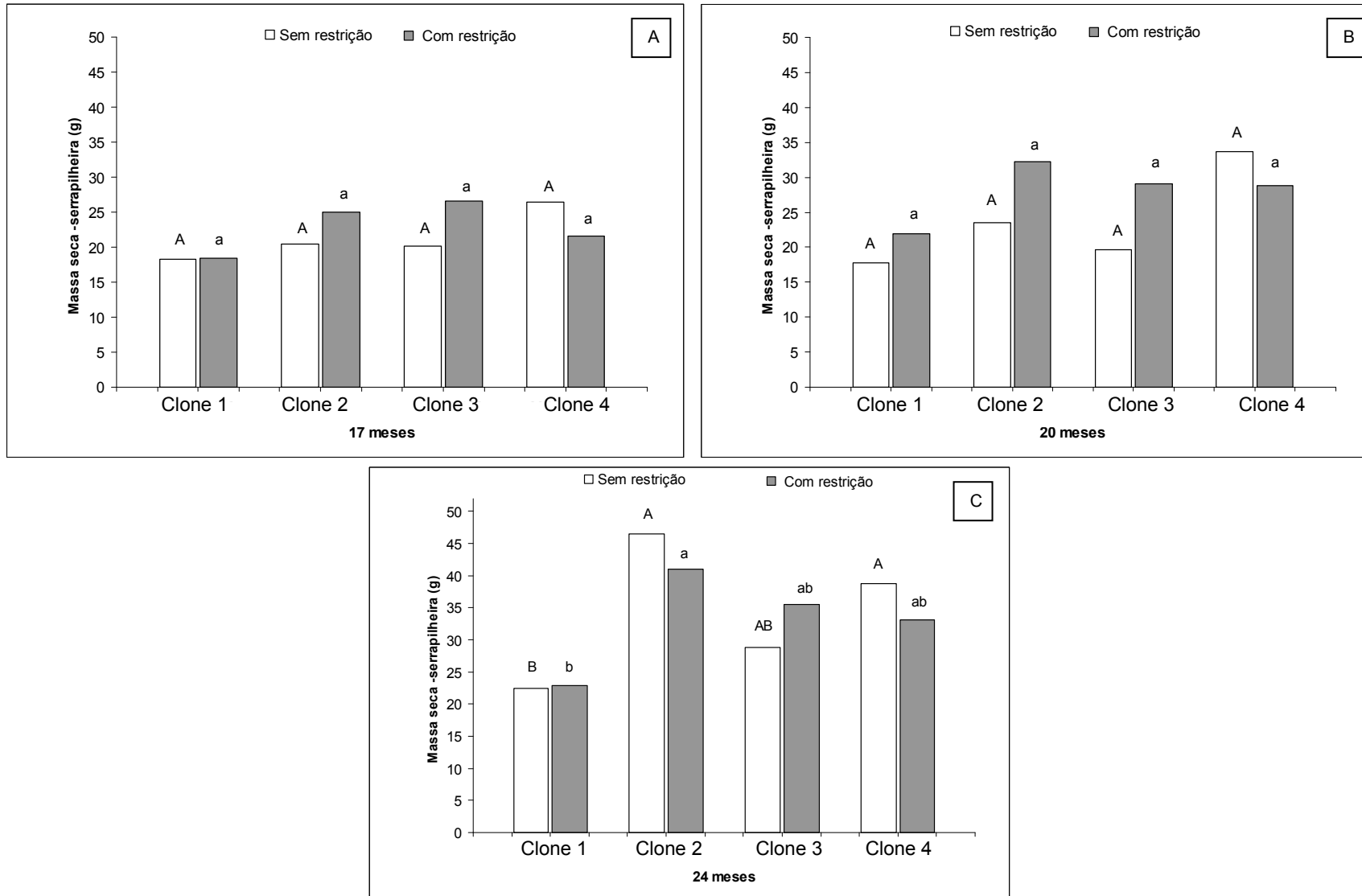


Figura 10 – Massa seca da serrapilheira (g m^{-2}) de 4 clones de eucalipto. (A) 17 meses, $n=32$. (B) 20 meses, $n=32$. (C) 24 meses, $n=32$. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (clones sem restrição hídrica) e minúscula (clones com restrição hídrica) não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.

4.5. Trocas gasosas

Em relação às trocas gasosas, aos 17 meses, observa-se que todos os clones submetidos ao déficit hídrico apresentaram taxas fotossintéticas menores em relação aos clones crescidos na área SRH. Aos 20 e 24 meses, os clones 2 e 4 apresentaram valores próximos entre o tratamento sem limitação hídrica e o tratamento com restrição hídrica (Tabela 10).

Tabela 10 – Valores médios da taxa fotossintética líquida avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica das três campanhas de campo realizadas em 2010 no município de Linhares - ES.

Clones	Taxa fotossintética líquida – (A) 8:00 -10:00					
	17 meses		20 meses		24 meses	
	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH
C1	25,4 a	15,7 b	13,0 a	8,7 b	22,2 a	16,7 b
C2	22,1 a	10,8 b	8,1 a	8,0 a	19,9 a	17,0 b
C3	20,3 a	5,5 b	7,8 a	2,1 b	19,4 a	17,8 b
C4	18,2 a	6,0 b	17,8 a	18,4 a	17,8 a	18,4 a

Clones	Taxa fotossintética líquida – (A) 12:00 -14:00					
	17 meses		20 meses		24 meses	
	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH
C1	11,2 a	8,1 b	5,1 a	1,0 b	13,7 a	9,7 b
C2	19,3 a	4,5 b	6,2 a	4,9 a	18,6 a	17,0 a
C3	13,2 a	2,3 b	3,0 a	0,9 b	19,2 a	13,8 b
C4	14,9 a	4,3 b	3,9 a	1,7 b	17,7 a	15,4 b

SRH – árvores sem restrição hídrica; CRH – árvores com restrição hídrica.

Médias seguidas pela mesma letra na linha para cada idade não diferem entre si pelo teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade.

Há de se destacar que, de forma geral, o clone 2 apresentou maiores valores de fotossíntese no horário entre 12 às 14 h (maior irradiância e maior demanda hídrica), o que praticamente foi verificado tanto sob condição de déficit hídrico quanto em condições normais (Fig. 11). Este fato corrobora com os resultados encontrados com relação ao crescimento, principalmente ao relacionado à altura de planta, destacado deste clone 2 (Fig. 5, 6 e 7). Possivelmente, os valores maiores na fotossíntese ao meio-dia, podem mostrar a capacidade deste genótipo em suportar o excesso da radiação e/ou das temperaturas do ar e da folha, bem como este genótipo mostra certa eficiência no uso da água, uma vez que sob limitação hídrica, este clone respondeu com valores maiores da taxa fotossintética líquida.

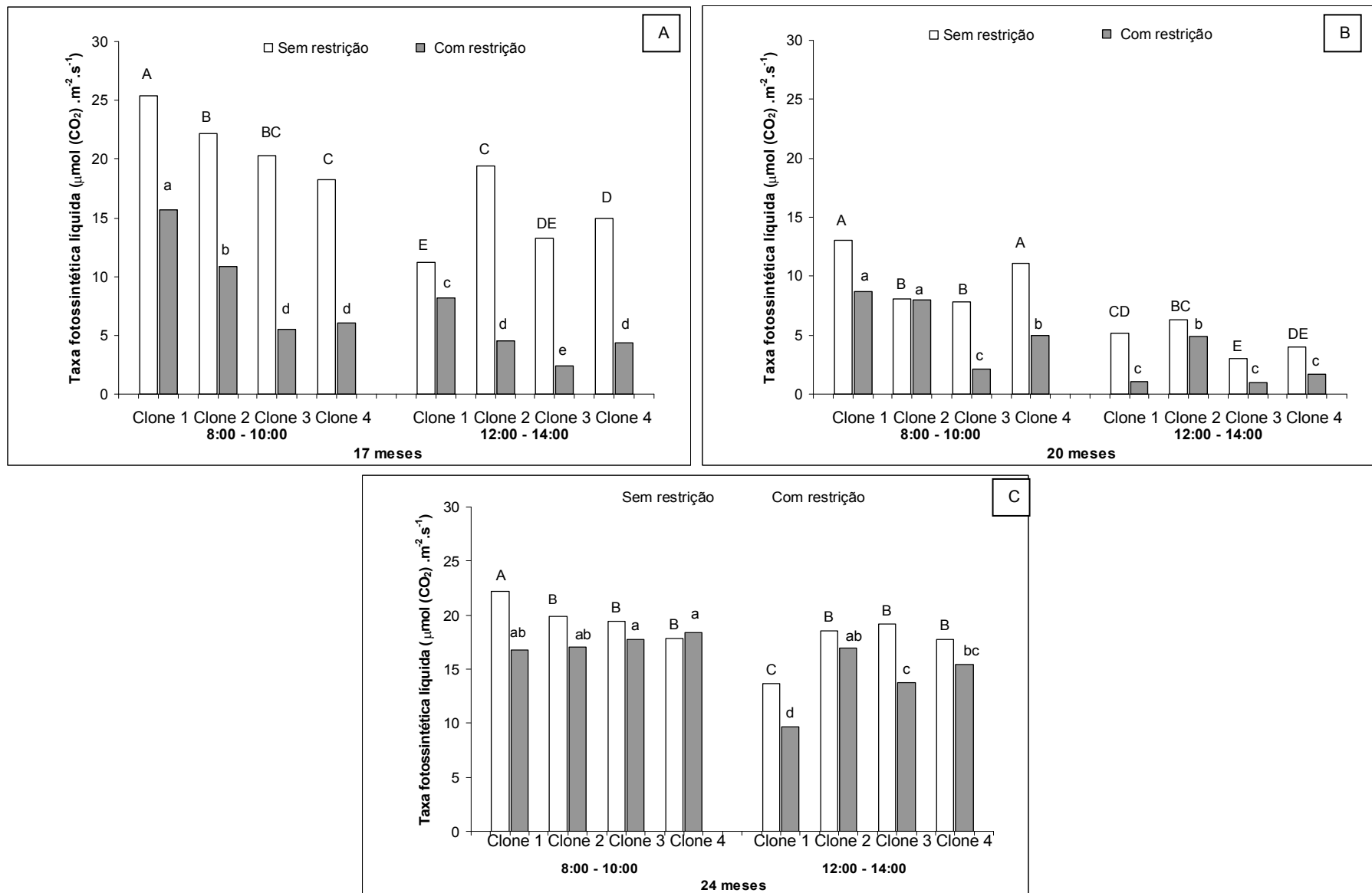


Figura 11 – Taxa fotossintética líquida de 4 clones de eucalipto. (A) 17 meses, n=32. (B) 20 meses, n=32. (C) 24 meses, n=32. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (clones sem restrição hídrica) e minúscula (clones com restrição hídrica) não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.

Inoue e Ribeiro (1988), estudando clones de *Eucalyptus grandis* e *E. saligna*, demonstraram que os clones que apresentaram os maiores valores de taxa fotossintética foram também os que alcançaram as maiores taxas de transpiração. Neste presente experimento com eucalipto, cultivado no norte do estado do Espírito Santo, esta relação positiva também foi obtida e será mostrada posteriormente (Figura 14).

No tratamento sem restrição hídrica no solo, e nas três épocas de avaliação, a taxa transpiratória foi maior, nos clones sem restrição, quando comparados com os clones sob limitação hídrica (Tabela 11). As diferenças entre os tratamentos foram mais pronunciadas nas duas primeiras épocas. Este resultado se deve ao fato de que, no mês de dezembro (referente à terceira época de avaliação) ocorreu grande precipitação pluviométrica, e, como relatado, um escoamento superficial de água pelo tronco pode ter ocorrido, reduzindo assim o efeito da limitação de água no solo (Figura 3).

Além das diferenças encontradas entre os tratamentos com e sem restrição hídrica, observa-se uma diminuição da taxa transpiratória aos 20 meses após o plantio. Estes resultados estão de acordo com o trabalho de Marrichi (2009) que avaliou a transpiração em sete clones de *Eucalyptus* com 16 meses de idade e encontrou valores médios de transpiração em torno de $9,6 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e avaliando estas mesmas árvores na idade de 36 meses encontrou valores médios de $6,1 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Ainda, a segunda época de avaliação foi feita no mês de agosto, que se caracteriza por ser um mês que apresenta o ar mais seco, e, obviamente, este ar apresenta uma maior demanda hídrica.

Almeida et al., (2004) destacam a grande demanda hídrica dos clones de eucalipto nas idades mais jovens, estando portanto sujeitos a maiores estresses hídricos, uma vez que estes apresentam um menor sistema radicular (Stape et al., 2004; Lima et al., 2003; Tatagiba et al., 2007).

Segundo Marrichi (2009), os resultados do acompanhamento do padrão diário da fotossíntese, condutância estomática e transpiração, 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 resposta entre os materiais, o que já deve estar expressando as distinções

genéticas. Assim, o conhecimento da ecofisiologia dos clones pressupõe a realização de avaliações ao longo do ciclo.

Tabela 11 – Valores médios da transpiração avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica das três campanhas de campo realizadas em 2010 no município de Linhares - ES.

Clones	Transpiração – (E) 8:00 -10:00					
	17 meses		20 meses		24 meses	
	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH
C1	4,9 a	3,0 b	1,5 a	0,9 b	3,9 a	2,7 b
C2	4,2 a	2,1 b	1,3 a	1,1 a	3,9 a	3,3 b
C3	4,4 a	1,3 b	0,9 a	0,3 b	4,9 a	4,1 b
C4	3,6 a	1,4 b	1,3 a	0,6 b	3,1 a	3,6 a

Clones	Transpiração – (E) 12:00 -14:00					
	17 meses		20 meses		24 meses	
	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH
C1	5,1 a	2,0 b	1,0 a	0,4 b	3,5 a	2,8 b
C2	6,7 a	1,1 b	1,3 a	0,7 b	5,4 a	4,8 a
C3	4,6 a	0,8 b	0,6 a	0,3 b	5,2 a	4,1 b
C4	5,1 a	1,2 b	0,9 a	0,5 b	5,4 a	4,3 b

SRH – árvores sem restrição hídrica; CRH – árvores com restrição hídrica.

Médias seguidas pela mesma letra na linha para cada idade não diferem entre si pelo teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade.

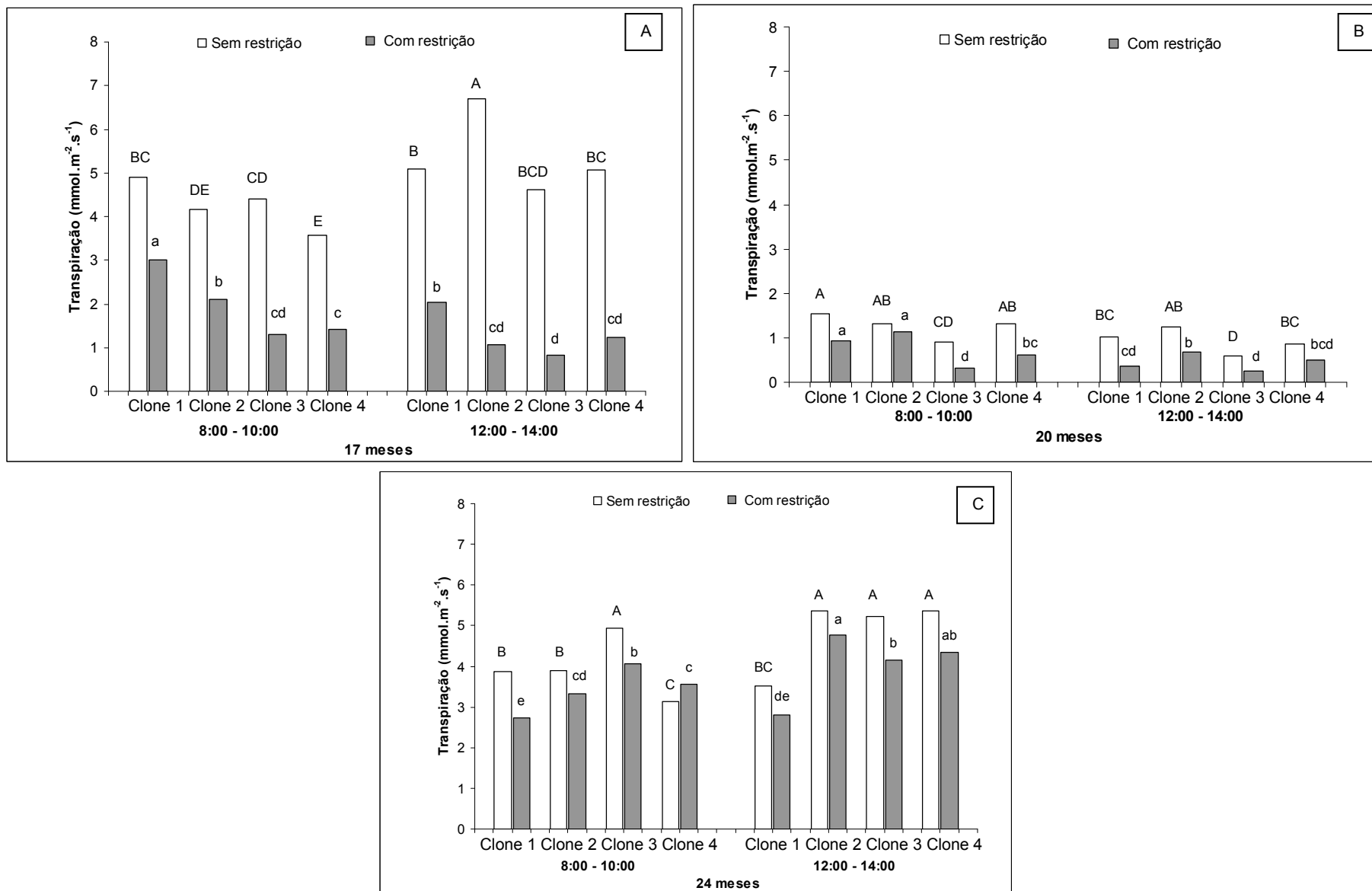


Figura 12 – Transpiração de 4 clones de eucalipto. (A) 17 meses, n=32. (B) 20 meses, n=32. (C) 24 meses, n=32. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (clones sem restrição hídrica) e minúscula (clones com restrição hídrica) não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.

Em resposta ao déficit hídrico sob condições de campo, o controle estomático da perda de água tem sido identificado como um dos primeiros eventos na planta, levando a redução da assimilação de carbono pelas folhas (Chaves, 1991). Em comparação às plantas sob restrição hídrica, e em todas as avaliações, os valores de condutância estomática foram, em sua maioria, maiores nos clones no tratamento sem restrição hídrica (Tabela 12).

Chaves et al. (2002) salientam que em muitos experimentos tem sido observado que respostas estomáticas são mais estreitamente relacionadas ao conteúdo de água no solo do que ao status hídrico da planta, sugerindo que os estômatos respondem a sinais químicos, como o ABA, produzido pela desidratação da raiz, enquanto o status hídrico da folha se mantém constante. Velline et al., (2008) encontraram resultados semelhantes em clones de *Eucalyptus grandis*, *E. urophylla* e clones híbridos *Eucalyptus grandis x urophylla* submetidos a diferentes regimes de irrigação. Essas mudanças na condutância estomática são de grande importância, pois os genótipos que apresentam este controle estomático quando submetidos a situações de falta de água podem tolerar ou resistir a períodos com baixa precipitação pluviométrica. Nestas condições, além de controlar a falta de água, controlam também a taxa de absorção de dióxido de carbono (Chaves, 1991).

A restrição da perda de água por meio do fechamento dos estômatos e aumento da aquisição de água via ação osmótica através do sistema radicular são mecanismos importantes para manter uma turgescência positiva, o crescimento e a sobrevivência das plantas (Ngugi et al., 2004b). Assim, a condutância estomática representa uma variável de estado chave para prever 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).

A forte relação entre g_s com A e E, levou Flexas e Medrano (2002) a sugerirem o uso de condutância estomática como uma característica de referência para avaliar o nível de estresse hídrico. Além disso, a g_s pode ser uma ferramenta útil no melhoramento genético para maior produtividade em ambientes propensos à seca, por fornecer uma ligação crucial entre a perda de água pela transpiração e ganho de carbono (e, portanto, do crescimento), e entre a economia de água pelo fechamento dos estômatos e maior ou menor estresse por calor (Pita et al., 2005).

No período seco (aos 20 meses após o plantio), o clone 2 apresentou valores mais altos de condutância estomática no horário de 8:00 às 10:00 e no horário de 12:00 às 14:00 (altos valores de temperatura do ar e energia luminosa) (Figura 13). Essa maior abertura dos estômatos encontrada para este clone no horário de 12:00 às 14:00, no tratamento CRH, contribuiu para a maior assimilação do carbono (Figura 11), uma vez que os estômatos além de controlar a falta de água (Figura 12), controlam também a taxa de absorção de dióxido de carbono (Baldochi et al., 1991; Larcher, 2004; Taiz e Zeiger, 2010). A maior condutância estomática para o clone 2, nesta época e horário, permitiu uma maior transpiração instantânea (Figura 12). Aos 17 meses após o plantio, estas relações entre a condutância estomática, a transpiração e a fotossíntese também foram verificadas para o clone 1 (Figuras 11, 12 e 13). Para a maioria dos clones épocas, estas relações positivas entre as características relacionadas às trocas gasosas podem ser observadas com relação aos tratamentos SRH e CRH (Figuras 11, 12 e 13). Ou seja, para a maioria dos clones e épocas estudadas, o tratamento que propiciou maior fechamento estomático (CRH) causou redução na transpiração e conseqüentemente redução na taxa fotossintética. Uma exceção pode ser relatada quando se refere ao clone 4, aos 24 meses, no horário de 8 às 10h. Ao se analisar as Figuras 11, 12 e 13, pode-se relatar que esta metodologia (avaliação das trocas gasosas instantâneas) discriminou melhor os tratamentos SRH e CRH.

Embora a avaliação das trocas gasosas tenha sido importante na quantificação do efeito do estresse hídrico sobre a taxa fotossintética, a condutância estomática e a transpiração, esta metodologia não se mostrou muito eficiente na discriminação entre clones quanto à capacidade de tolerar a limitação hídrica do solo. Entretanto, uma sinalização do uso desta técnica em eucalipto se faz importante em época seca e no horário de maior energia luminosa e temperatura do ar (12:00 as 14:00h). Nesta época, o uso de tal metodologia se mostrou promissor, uma vez que o clone 2, que apresentou maior altura de plantas no tratamento CRH (Figura 5), apresentou maior valor de condutância estomática, transpiração e taxa fotossintética. A resposta positiva deste clone, nesta época e horário, pode estar associada a uma maior capacidade em não experimentar o déficit hídrico, seja por ter um sistema radicular mais desenvolvido

ou por ter maior condutividade hidráulica no sistema raiz-tronco-ramos-folhas, dentre outras.

Tabela 12 – Valores médios de condutância estomática avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica das três campanhas de campo realizadas em 2010 no município de Linhares - ES.

Condutância estomática – (g _s) 8:00 -10:00						
Clones	17 meses		20 meses		24 meses	
	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH
C1	0,38 a	0,12 b	0,05 a	0,03 b	0,13 a	0,09 b
C2	0,32 a	0,08 b	0,06 a	0,04 b	0,13 a	0,12 b
C3	0,32 a	0,04 b	0,02 a	0,01 b	0,15 a	0,14 a
C4	0,25 a	0,05 b	0,05 a	0,02 b	0,12 a	0,13 a
Condutância estomática – (g _s) 12:00 -14:00						
Clones	17 meses		20 meses		24 meses	
	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH
C1	0,15 a	0,06 b	0,02 a	0,01b	0,07 a	0,06 a
C2	0,31 a	0,03 b	0,04 a	0,02 b	0,14 a	0,11 b
C3	0,14 a	0,02 b	0,01 a	0,01 a	0,12 a	0,08 b
C4	0,18 a	0,04 b	0,02 a	0,01 b	0,13 a	0,11 a

SRH – árvores sem restrição hídrica; CRH – árvores com restrição hídrica.

Médias seguidas pela mesma letra na linha para cada idade não diferem entre si pelo teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade.

De acordo com os resultados, e no período estudado (aos 17, 20 e 24 meses após o plantio), a redução da precipitação pluviométrica no solo (~50%) causou diminuição nas taxas de transpiração, fotossíntese líquida e na condutância estomática (Fig. 11, 12 e 13). A queda na taxa fotossintética líquida de todos os clones, na condição de limitação de água no solo foi devido aos efeitos estomáticos.

Lima et al. (2003), analisaram as trocas gasosas em cinco espécies de *Eucalyptus*, submetidas ao estresse hídrico em vasos, e observaram que as taxas de fotossíntese, condutância estomática e transpiração foram menores em todas as plantas submetidas ao déficit hídrico, quando comparadas com as taxas das mesmas plantas irrigadas.

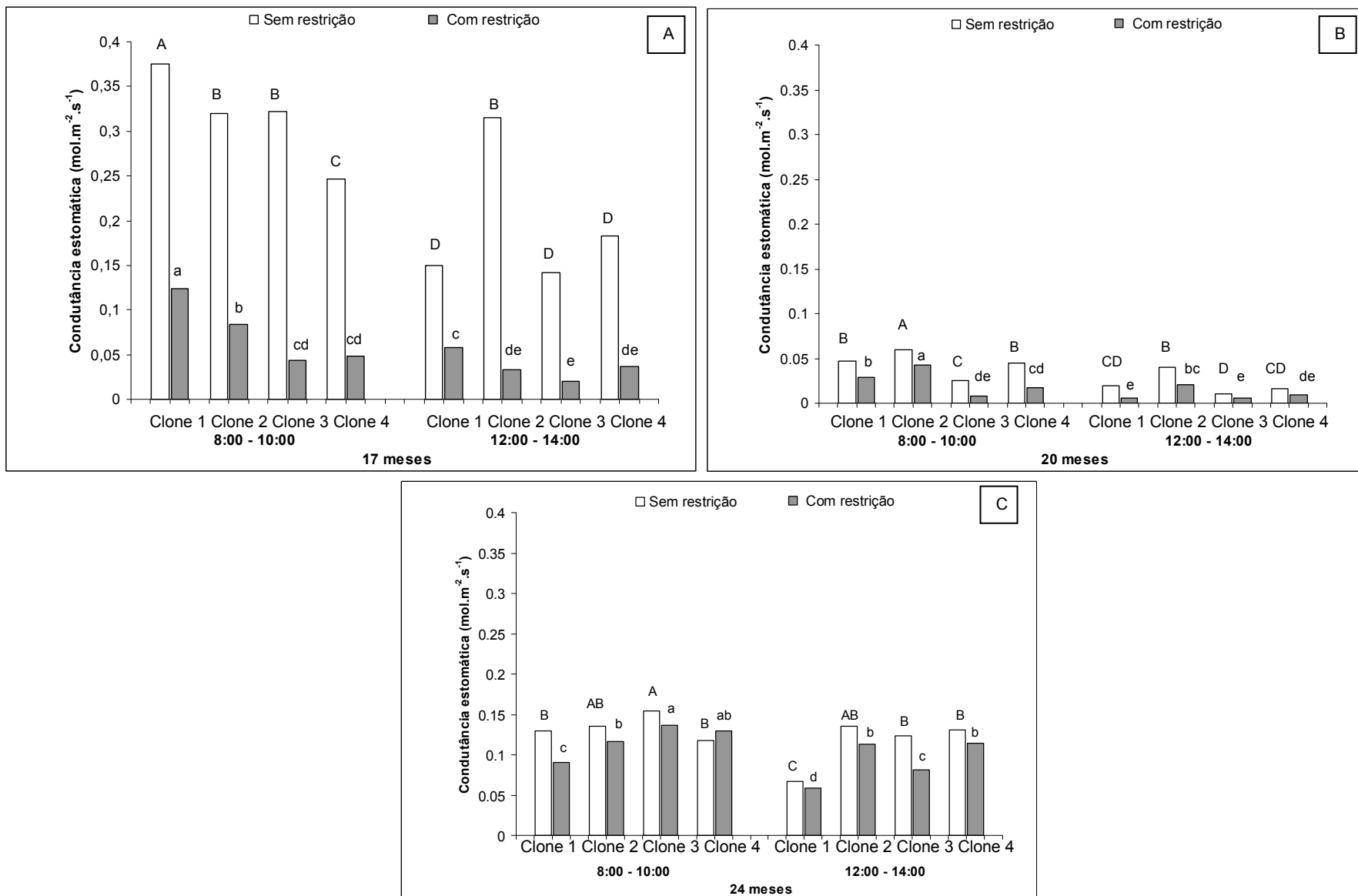


Figura 13 – Condutância estomática de 4 clones de eucalipto. (A) 17 meses, n=32. (B) 20 meses, n=32. (C) 24 meses, n=32. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (clones sem restrição hídrica) e minúscula (clones com restrição hídrica) não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.

4.6. Eficiência no uso da água, razão de transpiração e eficiência intrínseca do uso da água

A relação entre a assimilação fotossintética do carbono e a transpiração das plantas dos 4 clones de eucalipto nas duas condições hídricas é mostrada na Figura 14. Nesta figura, em que foram utilizados todos os dados de todas as épocas, observam-se relações lineares e positivas entre as duas variáveis em todos os tratamentos, sendo que no clone 4 na condição sem restrição hídrica foi obtido o melhor ajuste ($R^2 = 0,86$). A partir desta relação, foi possível obter a razão de transpiração (1/inclinação da curva), apresentando menor valor no clone 1 (SRH) de 0,18 mmol de H₂O transpirada para cada μmol de CO₂ assimilado [EUA=5,37 μmol CO₂ mmol⁻¹H₂O (inverso da razão de transpiração)]. Na área CRH, os clones 2 e 4 apresentaram menores razões de transpiração, respectivamente de 0,22 (4,5 μmol CO₂ mmol⁻¹H₂O) e 0,23 (4,3 μmol CO₂ mmol⁻¹H₂O). Na área SRH, estes clones apresentaram valores de 0,25 (3,99 μmol CO₂ mmol⁻¹H₂O) e 0,26 (μmol CO₂ mmol⁻¹H₂O), respectivamente. O clone 3 apresentou valores semelhantes em ambas as áreas estudadas (0,26 mmolH₂O μmol CO₂⁻¹ (3,8 μmol CO₂ mmol⁻¹H₂O).

O inverso da razão de transpiração (RT) é a eficiência no uso da água, e, desta forma, na área SRH, o clone 1 assimilou 13,1 mg de CO₂ por cada grama de água transpirada, sendo o clone mais eficiente no uso da água (5,37 μmol CO₂ mmol⁻¹H₂O). Este mesmo clone, na área com limitação hídrica, assimilou em média 10,8 mg de CO₂ por grama de água (4,4 μmol CO₂ mmol⁻¹H₂O) (Tabela 13).

Os clones 2 e 4 apresentaram maiores eficiências no uso da água na área CRH, respectivamente de 11,1 e 10,5 mg CO₂ g⁻¹H₂O, comparados com estes mesmos clones na área SRH, com valores de 9,8 e 9,3 mg CO₂ g⁻¹H₂O, respectivamente. Li et al. (2000) e Lane et al. (2004), indicam que a maioria das espécies de eucalipto utilizadas em plantios comerciais apresenta um elevado consumo de água quando este recurso está facilmente disponível. Entretanto, à medida que a disponibilidade de água no solo diminui, ocorre controle expressivo da transpiração, a qual é mediada pelo fechamento parcial ou total dos estômatos. Estas informações estão em acordo com os resultados obtidos neste presente trabalho.

Os resultados encontrados neste trabalho com os valores de eficiência no uso da água variando de 9,3 para 13,1 mg de CO₂ assimilado por cada grama de água transpirada confirmam a elevada eficiência no uso da água do eucalipto quando comparado com outras plantas.

Tabela 13 – Valores da eficiência no uso da água avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica.

Clone	Eficiência no uso da água (mg CO ₂ g ⁻¹ H ₂ O)	
	Sem restrição	Com restrição
C 1	13,1	10,8
C 2	9,8	11,1
C 3	9,3	9,2
C 4	9,3	10,5

Para o cálculo da eficiência intrínseca do uso da água (EIUA), a variável transpiração foi substituída no gráfico de dispersão pela condutância estomática (Figura 15). Nesta figura, observa-se que as retas ajustadas para os 4 clones nas duas condições hídricas praticamente se sobrepõem, mostrando que a EIUA, avaliada pela inclinação da curva, foi praticamente semelhante em todos os tratamentos. Por meio destas curvas, observa-se que o clone 1, apresentou uma maior variação nos valores de g_s , o que mostra que este genótipo possui um melhor ajustamento estomático, em função da variação hídrica do solo e do ar. Contudo, tal resposta não teve associação positiva com o crescimento (Figuras 5, 6 e 7).

Segundo Stape et al. (2004), os avanços no estudo da eficiência do uso da água em eucalipto têm demonstrado que o gênero possui mecanismos fisiológicos eficientes que regulam a absorção e perda de água, influenciando diretamente a produtividade florestal. Entretanto, neste presente trabalho, a EUA e a EIUA não apresentaram uma relação com as características de crescimento. Tal resultado mostra que esta metodologia de determinação da eficiência no uso da água instantânea não foi uma característica adequada para avaliar o crescimento da cultura em relação ao consumo de água. A diminuição da g_s e E, e por fim, da taxa de assimilação líquida em consequência do fechamento estomático são as primeiras respostas no sentido de reduzir a perda da água

pelas plantas sob deficiência hídrica (Chaves et al., 2003; Pita et al., 2005). Por outro lado, o aumento na EUA com a intensificação da deficiência hídrica deve-se mais a redução nos valores de g_s , proporcionalmente maior do que a observada nos valores de A . O mesmo raciocínio é válido para a EIUA. A maior eficiência do uso da água pode estar relacionada a um maior crescimento e/ou fotossíntese ou a maior fechamento dos estômatos. Ainda, a tendência do valor de EIUA é aumentar com os estômatos fechados, o que significa que selecionar para aumento da EIUA pode, muitas vezes, ser o mesmo que selecionar para baixa produtividade (Pita et al., 2005).

Uma outra forma de expressar a eficiência no uso da água (EUA) foi dividir o incremento da altura durante o período em que foram aplicados o tratamento, aos 14 meses e a última avaliação aos 24 meses, pela quantidade de água que entrou no sistema por meio da precipitação pluviométrica (Tabela 14). Ao se utilizar esta variável, verifica-se que o genótipo que apresentou maior eficiência no tratamento CRH foi o clone 2. Durante a avaliação dos tratamentos, este clone cresceu 0,45mm em altura por cada litro de água que entrou no sistema. Este valor foi praticamente o dobro do valor encontrado nos outros genótipos, o que mostra a grande capacidade deste clone em investir os fotoassimilados em altura por unidade de água absorvida. Nos demais clones, os valores desta EUA ficaram praticamente inalterados. Na condição em que as plantas foram cultivadas SRH, a resposta foi semelhante entre os genótipos estudados.

Uma vez que o crescimento é uma variável bem sensível ao estresse hídrico, ou seja, quando uma planta experimenta o déficit hídrico, ocorre a desidratação celular. Tal desidratação promove redução na pressão de turgescência e redução na expansão da célula. Esta redução na expansão é extremamente sensível ao déficit hídrico, uma vez que, para uma célula vegetal parar de crescer, não necessariamente o valor de ψ_p necessita ser zero, o que mostra realmente o quanto o crescimento celular é sensível ao estresse hídrico (Taiz e Zeiger, 2010).

Tabela 14. Incremento em altura (mm) dos clones por quantidade de água precipitada (L) no período de 18 aos 24 meses após o plantio. SRH: sem restrição hídrica; CRH: com restrição hídrica.

Clone	Incremento em altura (mm)/L de água precipitada	
	SRH	CRH
C 1	0,25 Aa	0,27 Ba
C 2	0,28 Ab	0,45 Aa
C 3	0,26 Aa	0,29 Ba
C 4	0,30 Aa	0,28 Ba

Médias seguidas por uma mesma letra, minúscula na linha (restrição hídrica) e maiúscula na coluna (clones), não diferem entre si pelo teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade.

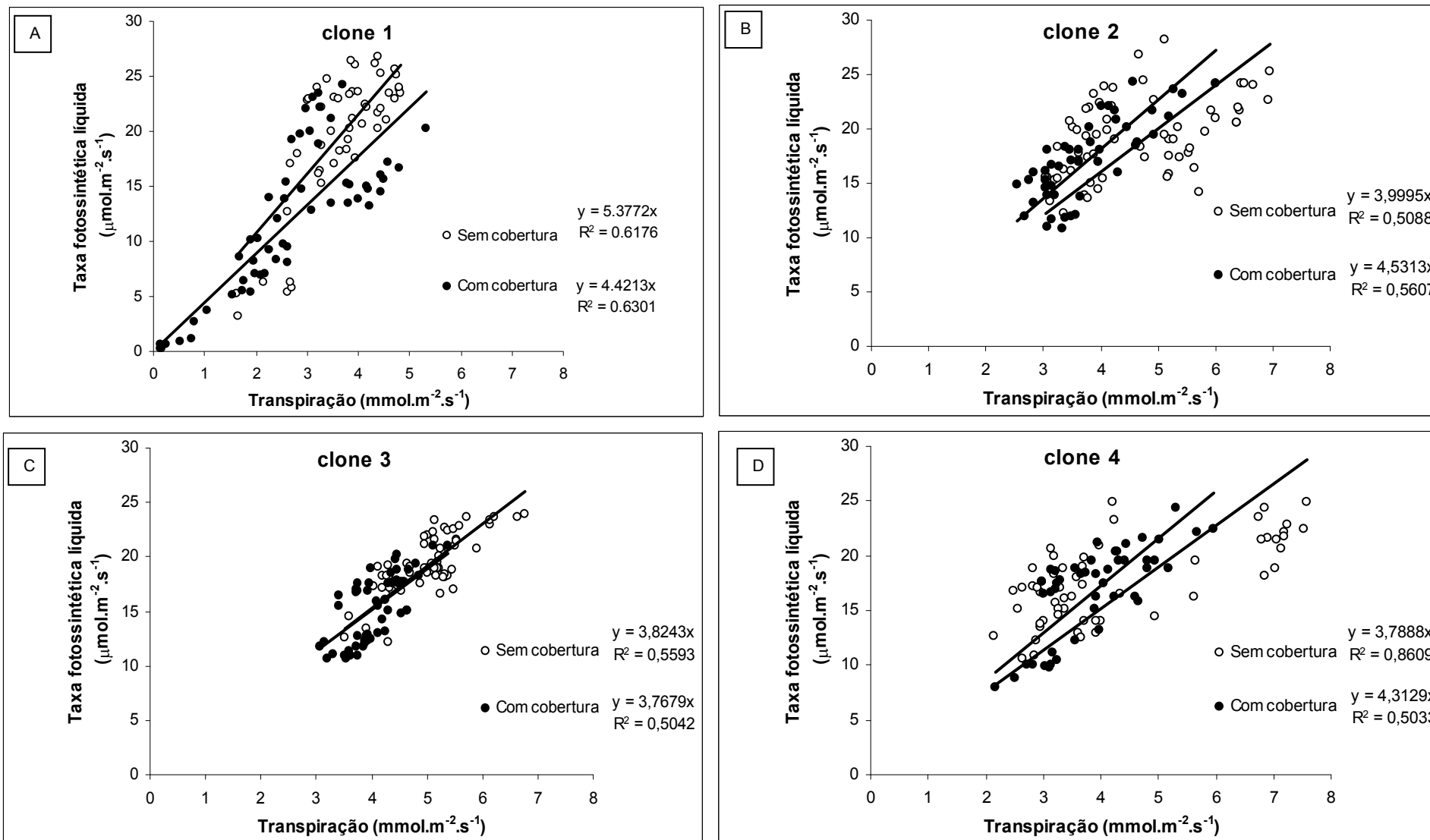


Figura 14 – Correlação entre a taxa fotossintética líquida e a transpiração de 4 clones de eucalipto em duas condições: com restrição hídrica e sem restrição hídrica. (A) clone1, n=32. (B) clone 2, n=32. (C) clone 3, n=32. (D) clone 4, n=32.

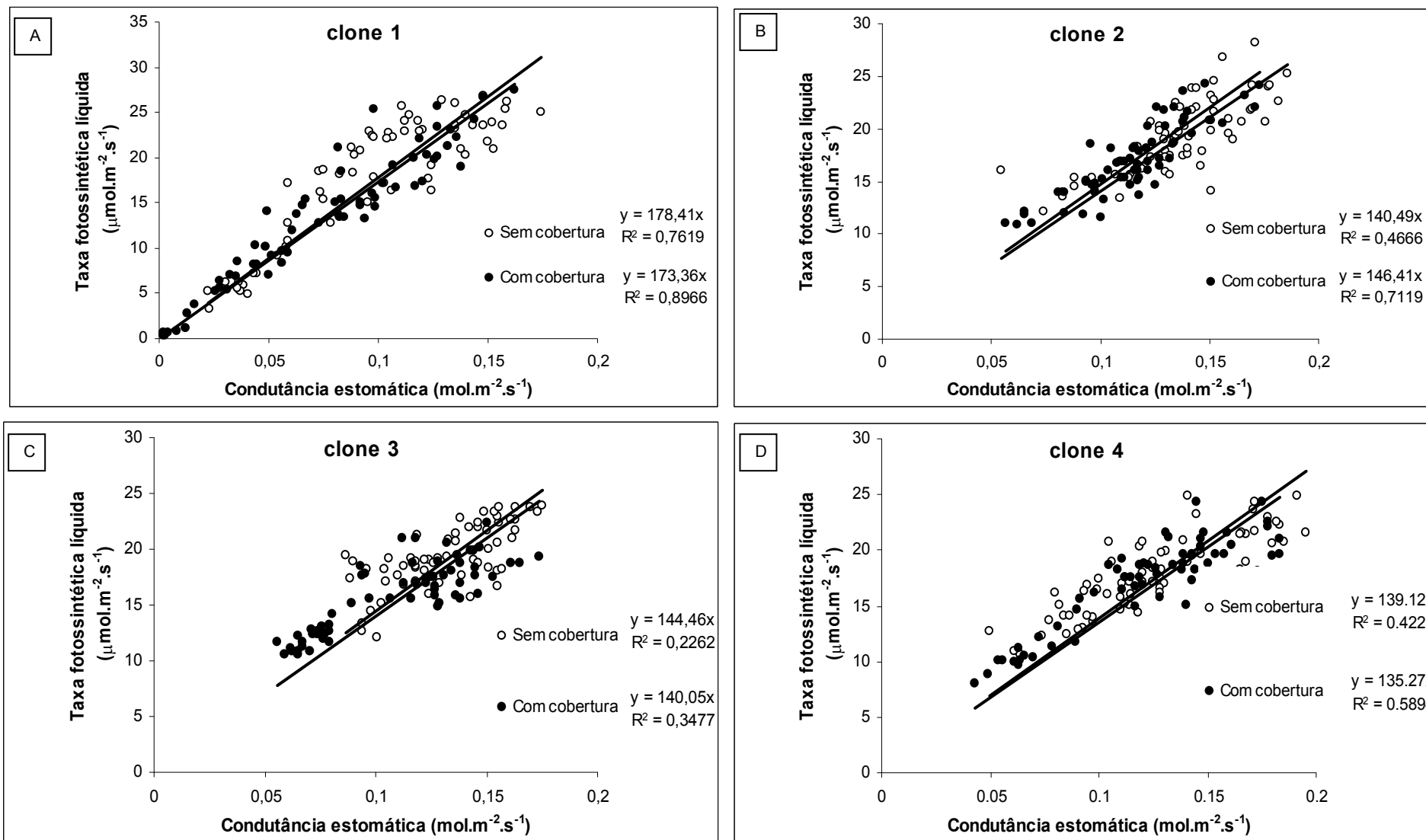


Figura 15 – Correlação entre a taxa fotossintética líquida e a condutância estomática de 4 clones de eucalipto em duas condições: com restrição hídrica e sem restrição hídrica. (A) clone1, n=32. (B) clone 2, n=32. (C) clone 3, n=32. (D) clone 4, n=32.

4.7. Índice SPAD, potencial hídrico e temperatura foliar

O medidor portátil de clorofila Minolta SPAD-502 tem sido usado como ferramenta para detectar estresses abióticos em diversas culturas, como o hídrico, o de nitrogênio e o salino (Torres Netto et al. 2002; 2005; Castro, 2011; Peçanha, 2010). Este equipamento apresenta vantagens, como a simplicidade no uso, e principalmente por possibilitar uma avaliação não-destrutiva do teor de clorofilas totais do tecido foliar.

O índice SPAD apresentou grande variação ao longo do experimento, variando de 38,3 a 50,9 (Tabela 15). Aos 17 meses, ou seja, três meses após a instalação da cobertura no solo, apenas o clone 3 apresentou, em relação ao tratamento SRH, maior teor de clorofila do que no tratamento CRH. Aos 20 MAP, apenas o clone 2 apresentou maior valor do medidor portátil de clorofila (MPC) no tratamento CRH. Estes resultados mostram que nas plantas crescidas sob restrição hídrica, a taxa fotossintética não foi afetada pela concentração de clorofilas totais, ou seja, o controle do processo fotossintético foi causado pela abertura e fechamento estomático (efeito estomático). Tal resultado, também mostra que o estresse submetido em condição de campo, pode ser considerado um estresse moderado, com efeito nas trocas gasosas e algumas características de crescimento, mas sem efeito sobre a concentração de clorofilas totais (Figura 15).

Shvaleva et al. (2005) verificaram em 2 clones de eucalipto aos 11 meses de idade, cultivados sob condições controladas de casa de vegetação, submetidos ao estresse hídrico ($\psi_{pd} = -2,43$ e $-1,71$ MPa) que não houve degradação dos teores de clorofilas, quando estas plantas foram comparadas ao tratamento controle (solo na capacidade de campo). Ao que tudo indica, nesta espécie, o estresse hídrico afeta em menor intensidade o teor de clorofilas totais, o que pode mostrar que esta variável pode não ser sensível em níveis de estresse moderados.

Tabela 15 – Valores médios do índice SPAD avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica das três campanhas de campo realizadas em 2010 no município de Linhares - ES.

Clones	Índice SPAD					
	17 meses		20 meses		24 meses	
	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH
C1	44,4 a	45,5 a	48,2 a	47,8 a	40,1 a	39,3 a
C2	41,0 a	41,5 a	41,0 b	45,9 a	39,1 a	37,5 a
C3	46,1 b	49,7 a	48,9 a	50,9 a	41,0 a	40,3 a
C4	41,1 a	42,2 a	42,4 a	41,5 a	38,3 a	38,8 a

SRH – árvores sem restrição hídrica; CRH – árvores com restrição hídrica.

Médias seguidas pela mesma letra na linha para cada idade não diferem entre si pelo teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade.

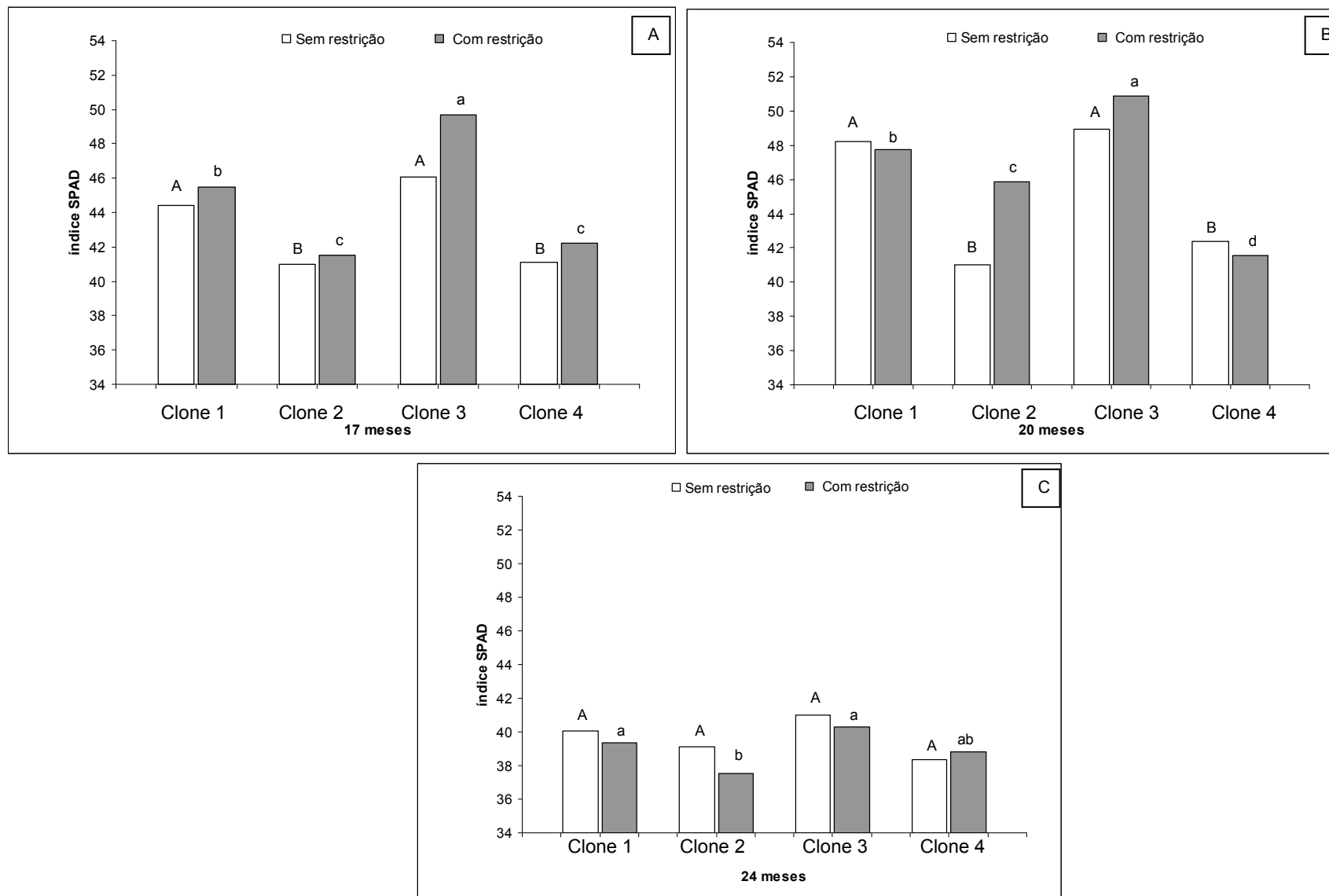


Figura 16 – Índice SPAD de 4 clones de eucalipto em duas condições: com limitação hídrica e sem limitação hídrica. (A) 17 meses, n=32. (B) 20 meses, n=32. (C) 24 meses, n=32. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (clones sem restrição hídrica) e minúscula (clones com restrição hídrica) não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.

Em relação ao potencial hídrico foliar, em todas as avaliações, houve efeito significativo do déficit hídrico nos clones 1 e 3, sendo que no clone 4, a diferença somente não foi significativa na terceira avaliação (Tabela 16). O destaque ficou para o clone 2, que apesar de, aos 17 e 20 MAP, apresentarem os valores de potencial hídrico mais elevados no tratamento com restrição hídrica, esta diferença somente foi significativa na primeira avaliação. Estes resultados corroboram com os resultados de maiores valores encontrados para este clone nas variáveis de crescimento em altura, e trocas gasosas aos 20 MAP.

Aos 17 meses, houve efeito da restrição hídrica em todos os clones, chegando a diferenças de 1 MPa em relação aos tratamentos com boa disponibilidade hídrica. O clone 4 foi o mais responsivo a diminuição desta variável, chegando a valores de -3,0 MPa aos 20 meses (Figura 17).

Mielke (1997), observando o potencial hídrico ao meio-dia de plantas adultas de *Eucalyptus grandis*, relatou que os valores acompanharam as variações observadas no teor de umidade do solo. Os valores mínimos observados pelo autor, com base na média de dois níveis do dossel, superior (32 a 30 m de altura) e inferior (29 a 27 m), foram respectivamente, -2,9 MPa e -1,3 MPa no período experimental onde foi verificado a maior escassez de chuva e menor teor de umidade no solo.

Tabela 16 – Valores médios de potencial hídrico foliar avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica das três campanhas de campo realizadas em 2010 no município de Linhares - ES.

Clones	Potencial hídrico foliar (MPa)					
	17 meses		20 meses		24 meses	
	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH
C1	-1,78 b	-2,20 a	-2,04 b	-2,28 a	-1,43 b	-1,76 a
C2	-1,64 b	-2,06 a	-2,04 a	-2,24 a	-1,78 a	-1,94 a
C3	-1,93 b	-2,42 a	-2,34 b	-2,69 a	-1,24 b	-1,66 a
C4	-1,90 b	-2,68 a	-2,46 b	-2,96 a	-1,54 a	-1,66 a

SR – árvores sem restrição hídrica; CR – árvores com restrição hídrica.

Médias seguidas pela mesma letra na linha para cada idade não diferem entre si pelo teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade.

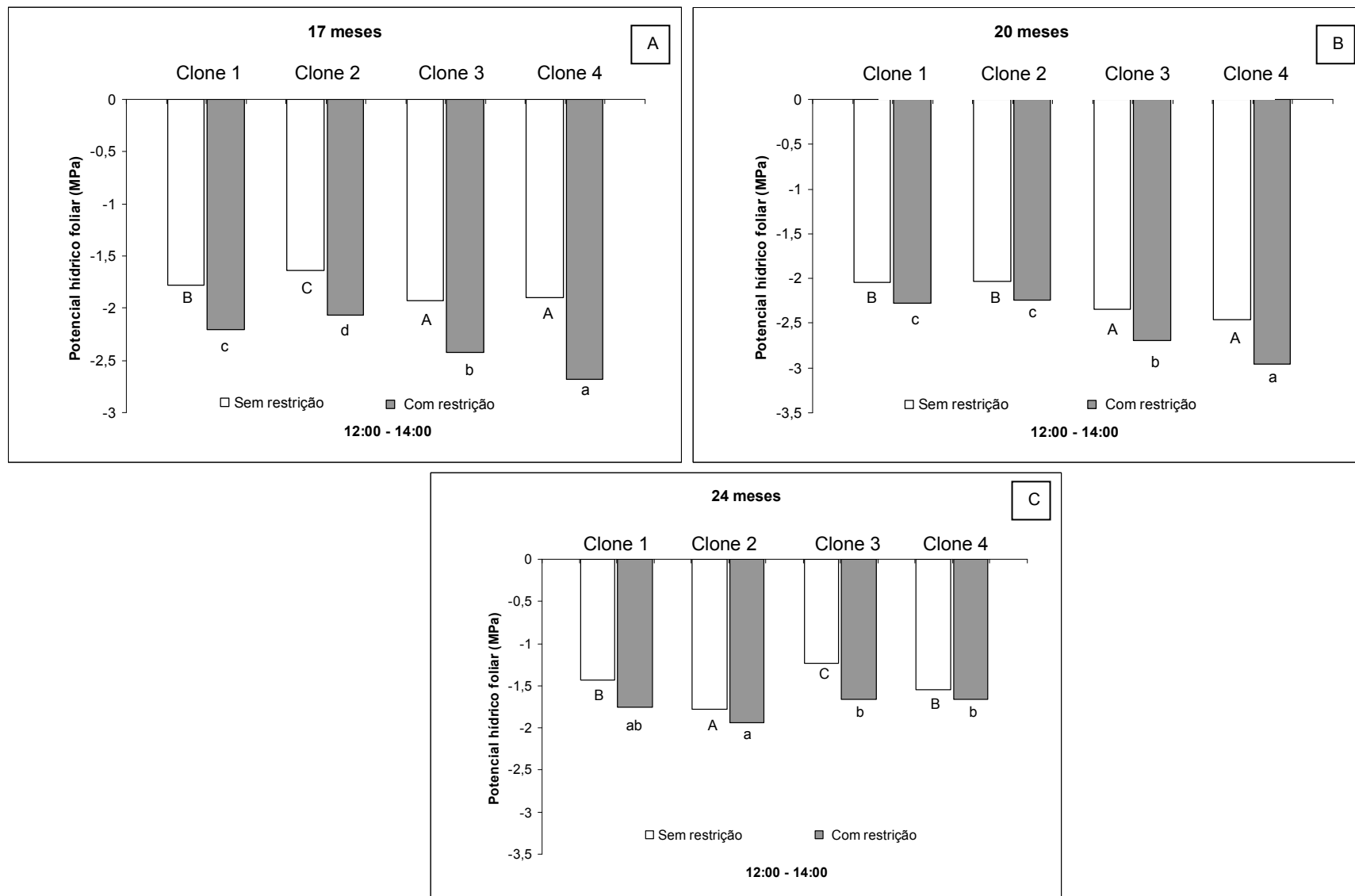


Figura 17 – Potencial hídrico foliar de 4 clones de eucalipto em duas condições: com limitação hídrica e sem limitação hídrica. (A) 17 meses, n=32. (B) 20 meses, n=32. (C) 24 meses, n=32. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (clones sem restrição hídrica) e minúscula (clones com restrição hídrica) não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.

Em todos os horários de medidas, a maior parte dos clones, no tratamento CRH, apresentou maiores valores de temperatura foliar. A exceção ocorreu aos 20 meses no horário de 12:00 -14:00, quando os clones 1 e 4, submetidos ao déficit hídrico, apresentaram menores valores de temperatura das folhas em relação aos mesmos clones no tratamento com 100% da disponibilidade hídrica do solo. O clone 1 manteve temperaturas menores cerca de 3°C (Tabela 17, Figura 18).

Na 1ª e 3ª avaliação, aos 20 MAP (Tabela 17), o clone 2 não mostrou diferenças entre temperatura das folhas no horário de 12:00/14:00, característica importante que corrobora novamente em demonstrar certa resistência deste genótipo a temperaturas mais altas aliadas ao estresse hídrico.

Embora em algumas situações, a temperatura foliar tenha se mostrado bem relacionada com o estresse hídrico, o uso desta variável para efetuar uma possível seleção de genótipos de eucalipto, utilizando o referido termômetro, não se mostrou muito adequada. Tal resultado mostra que melhores metodologias utilizando esta variável necessitam ser testadas de modo a buscar métodos mais rápidos e precisos na discriminação de genótipos da espécie tolerantes à seca.

Tabela 17 – Valores médios de temperatura avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica das três campanhas de campo realizadas em 2010 no município de Linhares - ES.

Clones	Termometria (°C) - 8:00 -10:00					
	17 meses		20 meses		24 meses	
	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH
C1	23,0 a	22,7 a	22,2 b	23,8 a	24,5 b	26,1 a
C2	22,2 b	25,5 a	22,6 a	23,4 a	25,5 a	24,4 a
C3	24,3 b	25,9 a	22,0 b	24,1 a	23,9 a	24,6 a
C4	23,0 b	25,8 a	23,3 b	25,4 a	24,8 a	24,1 a
Clones	Termometria (°C) - 12:00 -14:00					
	17 meses		20 meses		24 meses	
	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH
C1	25,0 b	29,4 a	29,5 a	26,4 b	27,6 a	28,1 a
C2	24,3 a	24,1 a	22,8 b	25,0 a	27,6 a	27,7 a
C3	24,6 b	26,4 a	26,2 a	26,5 a	26,3 b	28,1 a
C4	26,3 a	27,8 a	29,4 a	27,9 a	28,0 b	29,4 a

SRH – árvores sem restrição hídrica; CRH – árvores com restrição hídrica.

Médias seguidas pela mesma letra na linha para cada idade não diferem entre si pelo teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade.

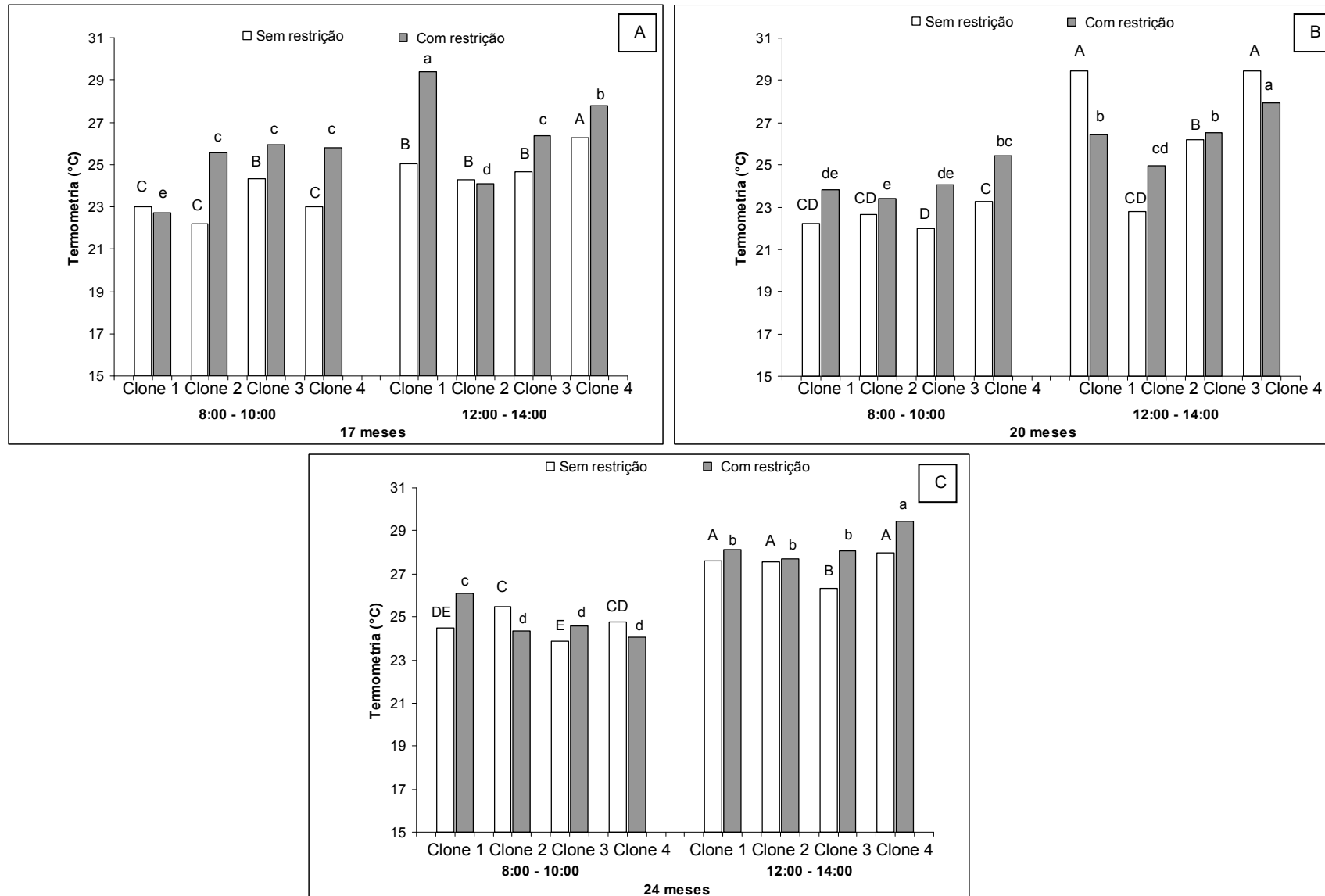


Figura 18 – Termometria de 4 clones de eucalipto. (A) 18 meses, n=32. (B) 21 meses, n=32. (C) 24 meses, n=32. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (clones sem restrição hídrica) e minúscula (clones com restrição hídrica) não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.

4.8. Fluorescência da clorofila e índice fotossintético

De acordo com os dados de fluorescência da clorofila, os clones submetidos à limitação da disponibilidade hídrica apresentaram menores valores na relação F_v/F_m em relação aos clones sem limitação hídrica, apenas diferindo o clone 1 aos 17 e 24 meses no horário de 8:00 às 10:00 (Tabela 18).

Os clones 1 e 2 apresentaram valores maiores de F_v/F_m no horário de 12:00 às 14:00, tanto na condição sem restrição hídrica, quanto com restrição hídrica (Figura 19).

Os valores da relação F_v/F_m variaram de 0,72 a 0,76 nas plantas sem restrição hídrica e de 0,71 a 0,75 nas plantas com restrição hídrica. Estes resultados estão de acordo com os resultados encontrados por Lima et al., (2003), que avaliaram os efeitos do estresse hídrico em mudas crescidas em vasos de cinco espécies de *Eucalyptus* (*E. grandis*, *E. urophylla*, *E. camaldulensis*, *E. torelliana*, e *E. phaeotrica*) dentre as dez espécies mais utilizadas em plantações florestais de larga escala. Estes autores encontraram valores para as plantas controle em torno de 0,70 a 0,74, e para as plantas submetidas a cinco dias sem irrigação, valores médios de 0,60 a 0,69, demonstrando que o estresse hídrico aumentou a fotoinibição em todas as espécies estudadas. O fato dos valores de F_v/F_m das plantas sob estresse hídrico terem sido menores no trabalho de Lima et al. (2003), deve-se à intensidade de estresse hídrico (100% de restrição) aplicado às plantas. No presente trabalho, a restrição hídrica além de ter sido aplicada na condição de campo, a intensidade do estresse pode ser considerada como estresse moderado (50% de restrição).

A relação F_v/F_m indica a probabilidade de que 1 fóton absorvido consiga reduzir a quinona a no fotossistema II (Strasser et al., 2000). Ao se analisar a Figura 19, verifica-se que nas condições do experimento, mesmo as plantas cultivadas SRH, a maioria dos valores ficaram abaixo de 0,75, o que mostra uma baixa eficiência fotoquímica máxima do PSII. Nas plantas cultivadas CRH, mesmo com a maioria dos valores desta variável apresentando valores inferiores aos valores do tratamento SRH, o uso desta variável como um índice avaliador de estresse para separar possíveis clones tolerantes ao estresse hídrico, não se mostrou eficiente.

Segundo Munns et al (2010), esta relação não é uma variável muito sensível ao estresse hídrico. Segundo Lawlor e Tezara (2009), a relação F_v/F_m praticamente não apresenta variações no valores com o incremento do estresse hídrico.

Tabela 18 – Valores médios da relação F_v/F_m avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica das três campanhas de campo realizadas em 2010 no município de Linhares - ES.

Relação F_v/F_m - 8:00 -10:00						
Clones	17 meses		20 meses		24 meses	
	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH
C1	0,74 a	0,74 a	0,74 a	0,72 b	0,73 a	0,74 a
C2	0,75 a	0,75 a	0,76 a	0,75 a	0,76 a	0,75 b
C3	0,74 a	0,73 a	0,73 a	0,71 b	0,75 a	0,74 a
C4	0,75 a	0,74 b	0,73 a	0,72 a	0,74 a	0,74 a
Relação F_v/F_m - 12:00 -14:00						
Clones	17 meses		20 meses		24 meses	
	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH
C1	0,76 a	0,75 a	0,75 a	0,74 a	0,75 a	0,74 a
C2	0,75 a	0,75 a	0,76 a	0,74 b	0,75 a	0,75 a
C3	0,75 a	0,73 b	0,74 a	0,72 a	0,73 a	0,73 a
C4	0,73 a	0,73 a	0,72 a	0,72 a	0,73 a	0,73 a

SRH – árvores sem restrição hídrica; CRH – árvores com restrição hídrica.

Médias seguidas pela mesma letra na linha para cada idade não diferem entre si pelo teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade.

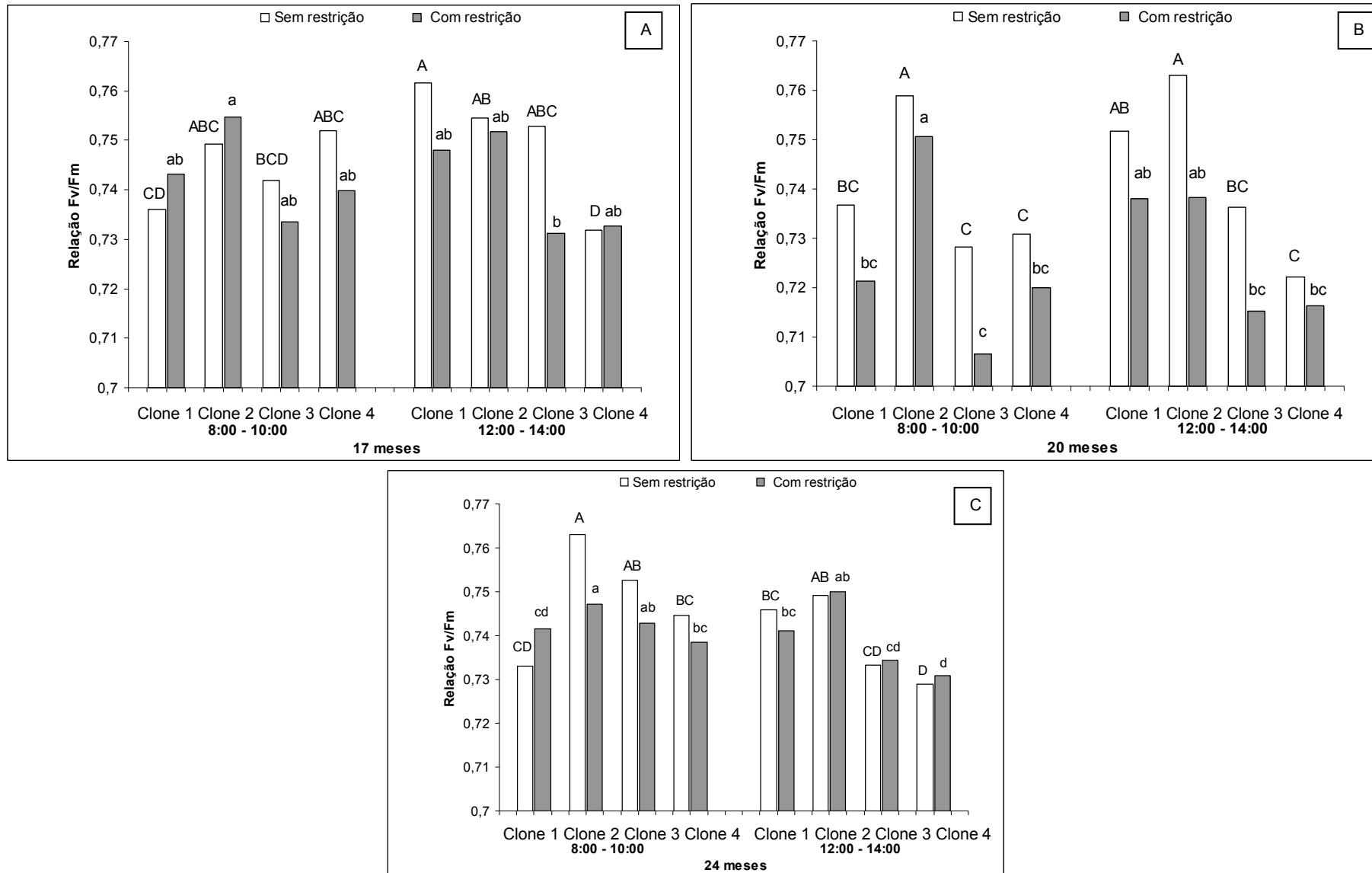


Figura 19 – Relação Fv/Fm de 4 clones de eucalipto em duas condições: com limitação hídrica e sem limitação hídrica. (A) 18 meses, n=32. (B) 21 meses, n=32. (C) 24 meses, n=32. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (clones sem restrição hídrica) e minúscula (clones com restrição hídrica) não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.

O índice fotossintético (PI) ou “Photosynthetic index” (PI) foi proposto por Strasser et al. (2000) e, na maioria dos estresses abióticos, e em diferentes culturas, tem sido considerado uma variável mais sensível que o F_v/F_m (Jiang et al., 2006, Christen et al., 2007). Enquanto a relação F_v/F_m reflete a máxima capacidade fotoquímica e se relaciona com o número de complexos PSII ativos (Schreiber et al., 1986), a variável PI mostra a atividade do fotossistema I e II, servindo para detectar, de forma mais refinada, alterações no desempenho da planta sob condição de estresse que não causam modificações na relação F_v/F_m (Strasser et al., 2004; Stirbet e Govindje, 2011).

Este índice PI integra 3 componentes independentes, a densidade dos centros de reação ativos (RCs); a eficiência no transporte de elétrons após Qa ter sido reduzida, e a probabilidade de que um fóton absorvido seja capaz de reduzir Qa (Strasser et al., 2000).

Neste trabalho, e em todos os horários de medidas e nas três épocas de avaliação, uma grande parte dos valores de PI de todos os clones crescidos SRH, apresentou-se mais elevada, em relação aos clones no tratamento com restrição hídrica mesmo não apresentando diferenças estatísticas. Essas diferenças foram significativas para todos os clones na segunda e terceira avaliação no horário de 12:00 às 14:00, com exceção para o clone 2, mostrando a resistência deste genótipo nestas condições de déficit hídrico (Tabela 19, Figura 20).

Tabela 19 – Valores médios do índice fotossintético (PI) avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica das três campanhas de campo realizadas em 2010 no município de Linhares - ES.

Índice Fotossintético (PI) - 8:00 -10:00						
Clones	17 meses		20 meses		24 meses	
	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH
C1	6,04 a	5,88 a	6,06 a	5,13 a	10,27 a	6,65 b
C2	6,82 a	6,74 a	6,79 a	6,65 a	9,88 a	8,10 a
C3	6,33 a	5,71 a	5,54 a	4,37 a	11,40 a	9,60 b
C4	6,81 a	5,63 a	5,28 a	4,73 a	11,35 a	9,58 b
Índice Fotossintético (PI) - 12:00 -14:00						
Clones	17 meses		20 meses		24 meses	
	SRH	CRH	SRH	CRH	SRH	CRH
C1	7,88 a	7,45 a	9,10 a	7,01 b	10,48 a	8,23 b
C2	6,71 a	6,57 a	7,89 a	7,35 a	7,21 a	6,75 a
C3	8,85 a	6,01 b	8,10 a	5,45 b	9,37 a	7,78 b
C4	8,37 a	6,68 a	7,10 a	5,24 b	8,67 a	6,83 b

SRH – árvores sem restrição hídrica; CRH – árvores com restrição hídrica.

Médias seguidas pela mesma letra na linha para cada idade não diferem entre si pelo teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade.

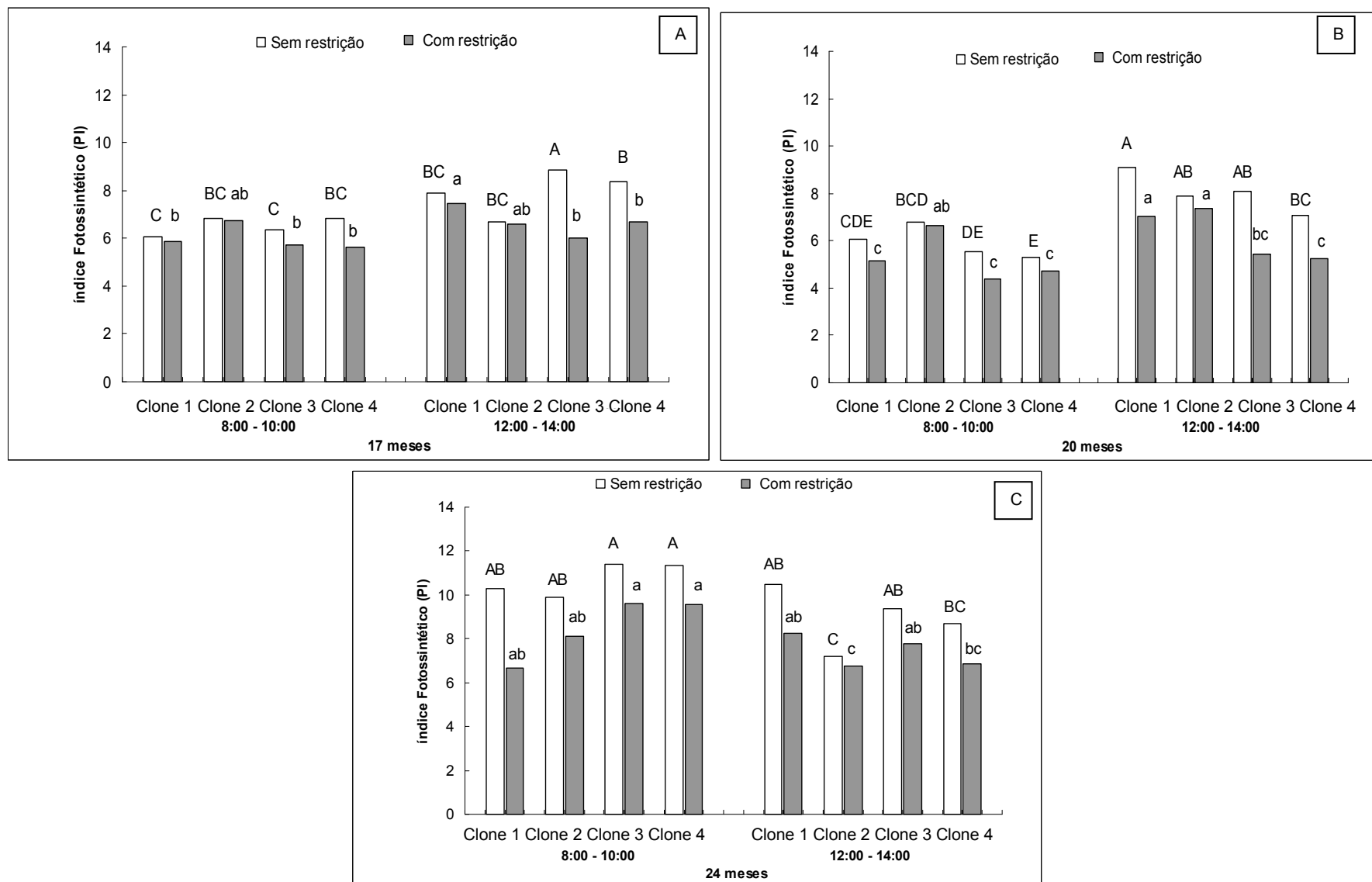


Figura 20 – Índice fotossintético (PI) de 4 clones de eucalipto. (A) 18 meses, n=32. (B) 21 meses, n=32. (C) 24 meses, n=32. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula (clones sem restrição hídrica) e minúscula (clones com restrição hídrica) não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Tukey a 5% de probabilidade.

Os resultados deste trabalho estão de acordo com Živčák et al. (2008) que confirmam que a variável PI, quando comparado com a relação F_v/F_m , foi a variável mais sensível ao estresse hídrico.

A variável PI também demonstrou ser confiável para detectar outros tipos de estresse como os ocasionados por deficiência mineral. Ripley et al. (2004) compararam as respostas de plantas de sorgo deficientes em fósforo e observaram que as plantas controle que mantiveram maiores valores de PI, demonstraram maior eficiência no transporte de elétrons, dissiparam menos energia na forma de calor, e portanto, apresentaram mais centros de reação ativos. Estes autores ainda correlacionaram estas respostas com um maior incremento em biomassa, maior taxa fotossintética e maior taxa de regeneração da RUBISCO das plantas controle em relação às plantas com deficiência em fósforo.

Uma vez que uma grande parte dos valores de PI foi reduzida em condição de limitação hídrica, pode-se especular que este comprometimento em PI pode ter afetado a taxa fotossintética das plantas crescidas na área CRH. Contudo, estudos mais detalhados necessitarão ser feitos para comprovar tal fato. Nesta condição, efeitos não-estomáticos associados ao PSII podem ter afetado a assimilação fotossintética do carbono. Sendo assim, pode-se relatar que este índice, em casos mais severos de estresse, pode ser uma boa ferramenta para seleção de genótipos de eucalipto tolerantes à seca.

Uma outra forma de se representar o fluxo de energia em biomembranas é o uso do Modelo 'pipeline' do aparato fotossintético (Figura 21). Nesta figura, tem-se o modelo foliar (refere-se à seção da folha que foi excitada), chamado fluxo fenomenológico de energia, baseado no Programa Biolyzer proposto por Strasser et al. (2000).

Na figura 21, a inativação dos centros de reação é indicada por círculos cheios (preto) em relação aos círculos abertos (centros de reação ativos). A construção destes esquemas foi feita utilizando todas as 3 épocas de avaliação. Nos clones crescidos na área CRH (Figura 21 B,D,F,H), em comparação aos clones cultivados na área SRH (21 A,C,E,G), observa-se que o efeito da limitação hídrica no solo, causou inativação dos centros de reação (maior número de círculos pretos), acarretou a diminuição do transporte de elétrons (diminuição da largura das setas referente à variável ET_0/CS), e causou diminuição na

quantidade total de fótons absorvidos pelas moléculas de clorofilas por unidade de secção transversal da folha amostrada (ABS/CS)(Force et al 2003).

Ao se analisar as respostas dos clones com base neste fluxo de energia (Figura 21), verifica-se que, com base no número de centro de reação inativos (círculos pretos), os clones 1 e 3 apresentaram maior sensibilidade ao estresse. O clone menos afetado foi o clone 2 (clone este que teve maior crescimento em altura). Esta possível tolerância pode estar associada à maior capacidade deste genótipo em dissipar a energia em forma de calor, uma vez que a largura da seta referente à DI/CS foi maior que as setas dos demais clones.

A associação entre a eficiência fotoquímica obtida por esta metodologia utilizada e o crescimento do clone 2 na área CRH evidencia que esta técnica de quantificação da eficiência do fotossistema II com base na cinética rápida da fluorescência, por meio do JIP test, se mostra promissora na seleção de genótipos de eucalipto tolerantes à seca. Contudo, para uma melhor definição desta metodologia, um maior número de experimentos deverá ser realizado para confirmar tal informação.

De fato, esta metodologia de avaliação da cinética rápida da fluorescência, por meio do JIP test tem se mostrado promissora no diagnóstico da eficiência fotoquímica associada ao estresse nutricional por N em mamoeiro (Castro et al., 2011). Estes autores compararam os valores medidos pelo medidor portátil de clorofilas (SPAD) no modelo *pipeline*, e observaram que valores reduzidos de SPAD (associados a reduzidos teores de clorofilas) acarretaram em diminuição do transporte de elétrons, devido à inativação dos centros de reação e aumento da dissipação de energia, quando comparados com folhas com valores de SPAD superiores. Uma vez que o estresse hídrico causa redução na concentração de clorofilas (Hendry e Price, 1983), tal metodologia pode ser utilizada no diagnóstico dos efeitos do estresse hídrico sobre a eficiência fotoquímica, como foi utilizada neste presente trabalho com eucalipto.

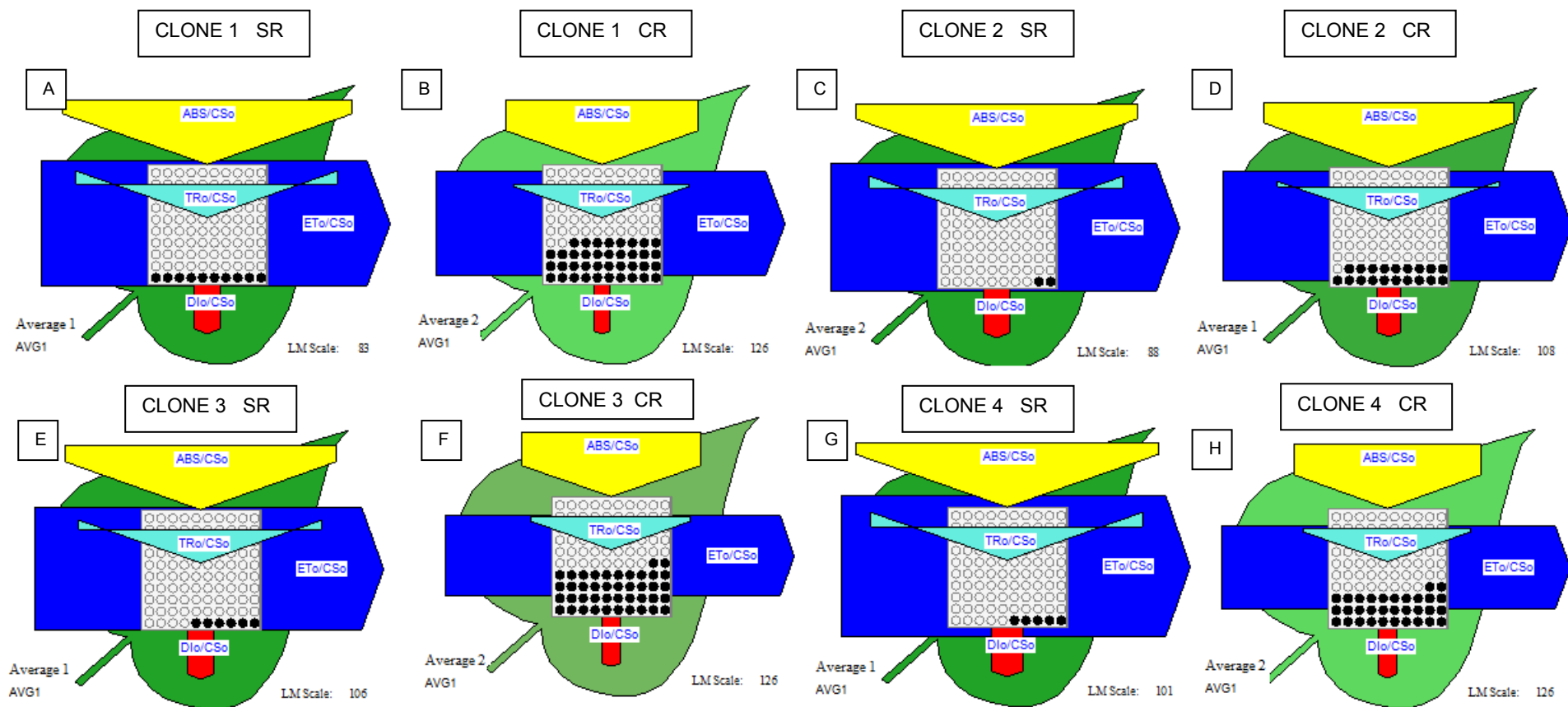


Figura 21 – Modelo ‘pipeline’ da área da seção transversal da amostra do fluxo de energia em folhas de clones de eucalipto em duas condições: com limitação hídrica e sem limitação hídrica. Clone 1, sem limitação hídrica (Figuras 21A); Clone 1, com limitação hídrica (Figuras 21B); Clone 2, sem limitação hídrica (Figuras 21C); Clone 2, com limitação hídrica (Figuras 21D); Clone 3, sem limitação hídrica (Figuras 21E); Clone 3, com limitação hídrica (Figuras 21F); Clone 4, sem limitação hídrica (Figuras 21G); Clone 4, com limitação hídrica (Figuras 21H). Os círculos fechados (coloração preta) correspondem aos centros de reação inativos e os abertos, aos centros de reação ativos. A largura das setas ABS/ CS_0 , TR₀/ CS_0 , DI₀/ CS_0 , ET₀/ CS_0 indicam a intensidade do fluxo de energia.

4.9. Transpiração estimada pelo fluxo de seiva xilemática

A relação entre a transpiração estimada pelo fluxo de seiva xilemática (FSX) com a evapotranspiração de referência é mostrada nas Figuras 22 e 23. Foi possível encontrar relações positivas entre a transpiração estimada pelo fluxo de seiva xilemática em $L\ h^{-1}$ e a ET_0 expressa em $L\ h^{-1}$.

Observam-se diferenças entre os clones 1 e 2 na condição com e sem restrição hídrica, indicadas pela maior inclinação da reta nestes clones (Figura 22). Nos clones 3 e 4, as diferenças quanto à restrição hídrica não foram bem evidentes e observa-se uma sobreposição das retas dos ajustes (Fig. 23). A melhor relação ($R^2 = 0,76$) da transpiração x ET_0 foi obtida no clone 1 na condição sem restrição hídrica.

Os valores das transpirações médias, diária e mensal são mostrados na Tabela 20. No tratamento SRH, os clones 1, 2 e 3 apresentaram valores de 45,9, 33,4 e 31,0 $L.arv^{-1}.dia^{-1}$, respectivamente. Com excessão ao clone 4 (27,7 $L.arv^{-1}.dia^{-1}$ no tratamento SRH e 31,4 $L.arv^{-1}.dia^{-1}$ no tratamento CRH), estes valores foram maiores que os valores encontrados nas árvores do tratamento CRH. Os valores encontrados para estes mesmos clones 1, 2 e 3 no tratamento CRH foram de 32,5, 16,5 e 27 $L.arv^{-1}.dia^{-1}$, respectivamente.

Os resultados encontrados neste trabalho estão de acordo com os resultados encontrados com outros experimentos com eucalipto no mundo. Vertessy et al. (1995) encontraram fluxos diários de 25 $L\ dia^{-1}$ em *Eucalyptus regnans* na Austrália. Segundo Biddescombe et al. (1979), em condições de verão na Austrália, o *Eucalyptus saligna* transpirou em média 23 $L.arv^{-1}.dia^{-1}$ e o *Eucalyptus globulus* transpirou 37 $L.arv^{-1}.dia^{-1}$.

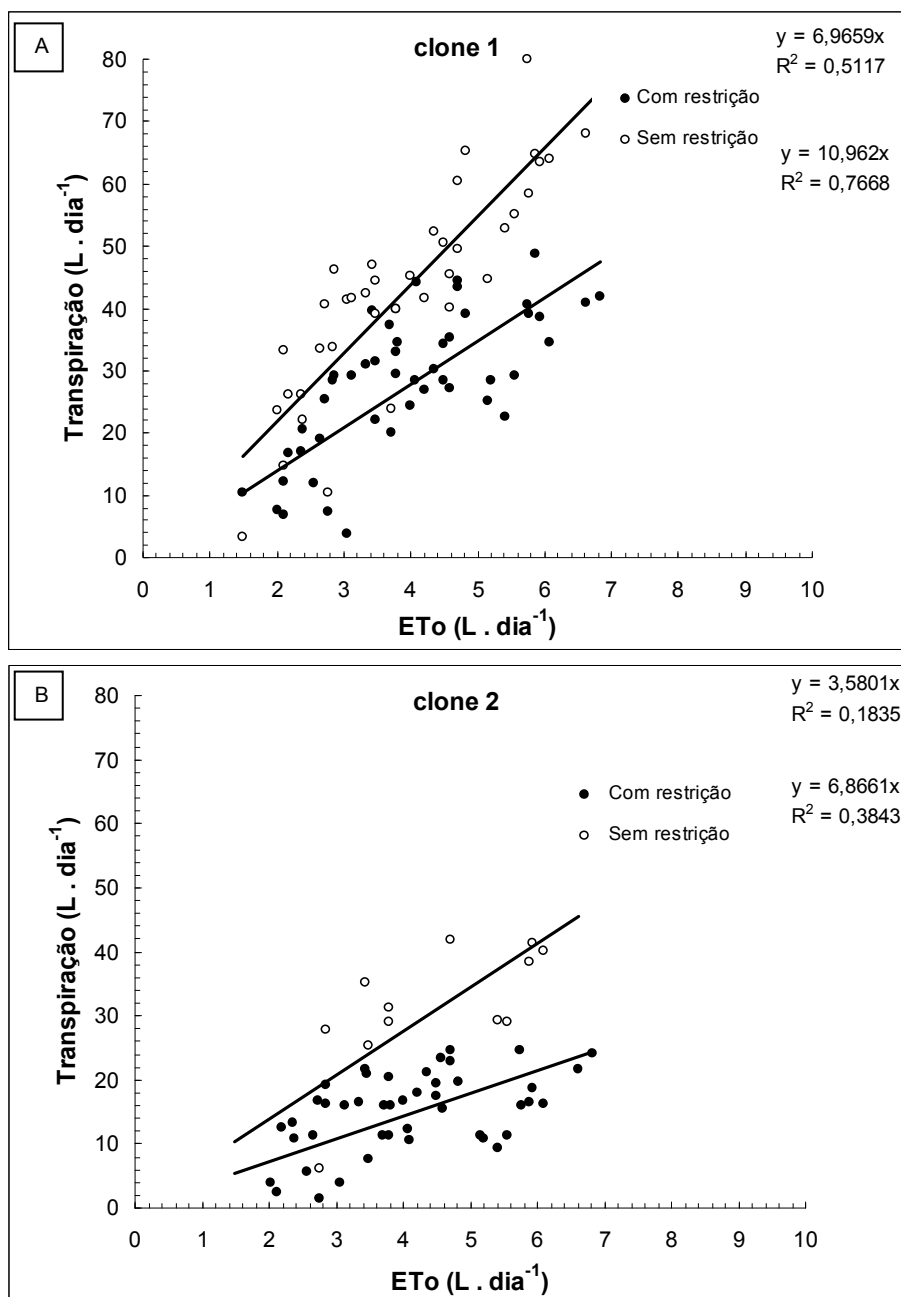


Figura 22 – Relação entre a transpiração e a evapotranspiração de referência de clones de eucalipto em duas condições: com limitação hídrica e sem limitação hídrica. (A) clone 1 – com e sem restrição, n=42. (B) clone 2 – com restrição, n =42 e sem restrição, n=16.

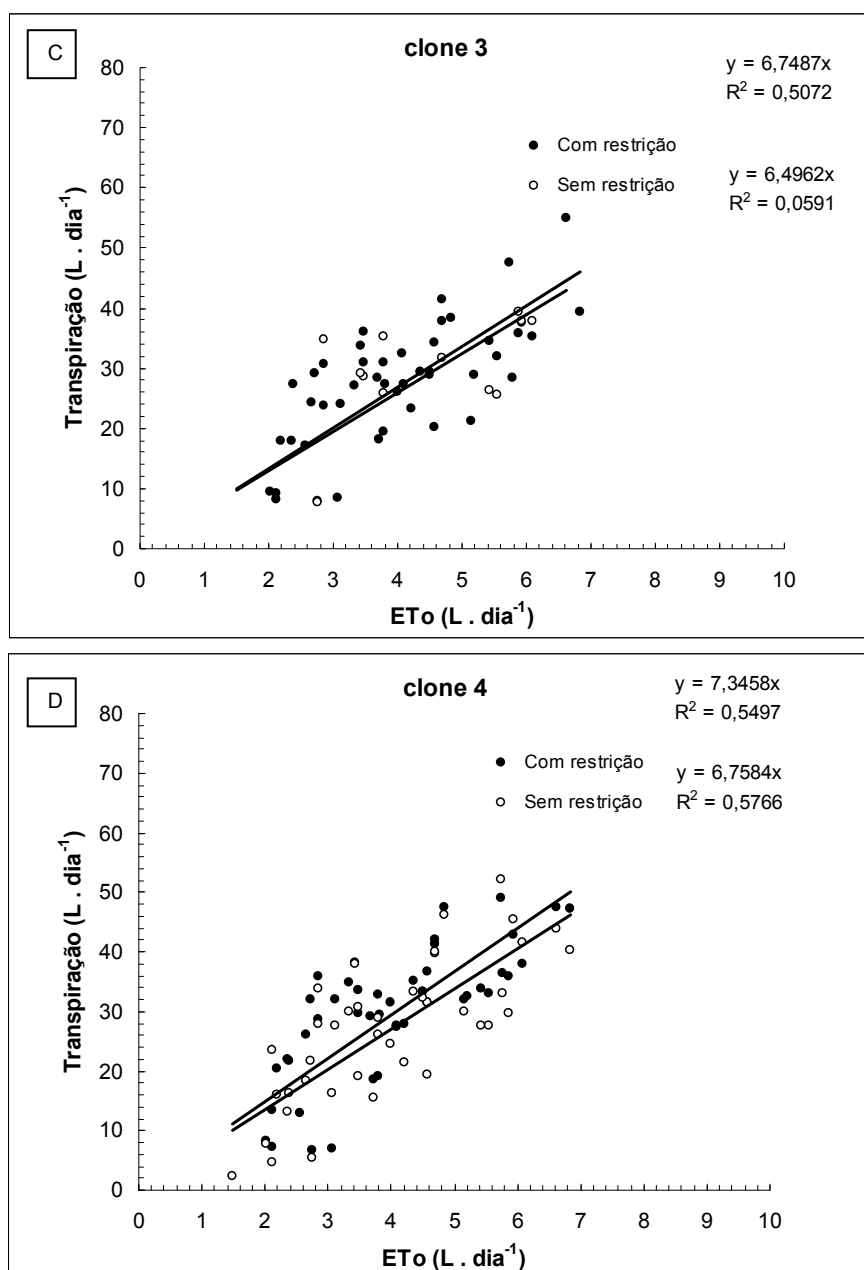


Figura 23 – Relação entre a transpiração e a evapotranspiração de referência de clones de eucalipto em duas condições: com limitação hídrica e sem limitação hídrica. (A) clone 1 – com e sem restrição, n=42. (B) clone 2 – com e sem restrição, n=42.

A transpiração total das plantas é bastante variável na escala diária e evidencia que as plantas respondem aos estímulos do ambiente, como radiação e déficit de pressão de vapor, de maneira bastante dinâmica. Delgado Rojas et al. (1990) ao analisarem *Eucalyptus grandis* com 2 anos de idade no Brasil, encontraram uma variação de 0,7 L.arv⁻¹.dia⁻¹ a 26L.arv⁻¹.dia⁻¹. Enquanto Soares e Almeida (2001) encontraram valores de 1,1 a 5,8mm por dia para *Eucalyptus grandis* na região de Aracruz no estado do Espírito Santo.

Tabela 20 – Valores de transpiração média diária e mensal avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica (SRH) e com restrição hídrica (CRH) das três campanhas de campo realizadas em 2011 no município de Linhares - ES.

Clones	Transpiração (L.árvore ⁻¹)			
	SRH		CRH	
	dia	mês	dia	mês
C1	45,9	1377,9	32,5	973,8
C2	33,4	1003,0	16,5	495,2
C3	31,0	930,7	27,9	837,1
C4	27,7	831,6	31,4	941,2

No período de agosto a dezembro de 2005, Gentil (2010) calculou a transpiração estimada pelo fluxo de seiva xilemática de árvores de eucalipto irrigadas e não-irrigadas com quatro anos de idade, e observou que a transpiração diária das árvores irrigadas foi superior às não-irrigadas. A transpiração média diária por árvore no tratamento irrigado foi de 68 litros ao longo do período de agosto a dezembro de 2005, atingindo um máximo de 79 litros. Já no tratamento não-irrigado, a transpiração média diária por árvore foi de 68 litros no mesmo período, atingindo um máximo de 72 litros. Este autor discute que o fato dos valores encontrados em seu trabalho terem sido ligeiramente maiores aos encontrados na literatura, deve-se às condições climáticas favoráveis na região do estudo (Sul da Bahia) que se caracteriza por apresentar grande volume de precipitação.

No tratamento SRH, os maiores valores mensais de transpiração foram encontrados nos clones 1 e 2, que foram 1377,9 e 1003,0 L.árv⁻¹.mês⁻¹, respectivamente. Estes resultados estão de acordo com os encontrados por Hubbard et al. (2010) em híbrido de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla* com cinco anos de idade plantados na cidade de Aracruz-ES, que encontraram os valores de 1333,8 L.árv⁻¹.mês⁻¹ na época chuvosa (janeiro de 2005) e 882 L.árv⁻¹.mês⁻¹ na época mais seca (junho de 2005).

A relação encontrada, neste trabalho, entre a transpiração estimada pelo fluxo de seiva xilemática com ET₀ torna-se de extrema importância, pois pode representar uma metodologia de baixo custo e fácil manutenção para a estimativa de demanda hídrica do eucalipto, sendo importante para indicar o consumo de

cada clone de eucalipto e em cada região de plantio. Uma vez que, nos dias atuais, a obtenção de dados climatológicos é de grande facilidade, precisos e automatizados, as relações destas variáveis com a evapotranspiração potencial, bem como as relações desta evapotranspiração com a estimativa do consumo de água pelas plantas de eucalipto são de extrema importância.

Ao se analisar a Tabela 20, observa-se que a técnica utilizada para avaliar o consumo de água pelas plantas de eucalipto teve uma associação com o consumo de água do clone 2, o clone que apresentou maior incremento na altura na área CRH. De fato, nesta área este clone apresentou um consumo mensal inferior aos demais, com valor em torno de $495,2 \text{ L.árvore}^{-1}$. O consumo diário neste tratamento foi de $16,5 \text{ L.arv}^{-1}$. O clone 3 foi o clone que, no tratamento CRH, apresentou uma altura apenas inferior ao clone 2, ou seja, teve a segunda maior altura. Ao se analisar a Tabela 20, verifica-se que o clone 3 apresentou um valor também inferior no consumo de água. Tal resultado pode mostrar que esta técnica pode ser um forte indicador a ser utilizado na tentativa de selecionar genótipos mais tolerantes. Como foi relatado, tal afirmação somente deve ser consolidada com trabalhos mais elaborados a serem feitos com esta espécie.

4.10. Termografia por infravermelho

Algumas estratégias das plantas que as tornam mais resistentes ao estresse hídrico estão relacionadas à maior eficiência na absorção de água do solo, por meio do desenvolvimento extenso e profundo das raízes, ou por meio de características da parte aérea, como a área foliar, o rápido fechamento dos estômatos e a manutenção de temperaturas foliares reduzidas (Li et al., 2000; Chaves et al., 2004).

A termografia é uma técnica que permite a visualização de diferentes temperaturas na superfície da folha de plantas (Munns et al., 2010) por meio da detecção da radiação infravermelha emitida (fótons na região do infravermelho distante, ou seja, na faixa de 8-14 μm). A variação na condutância estomática pode causar alterações na temperatura da folha, que podem ser detectadas por meio da termografia. Sendo assim, esta técnica pode contribuir na detecção de diferentes estresses que podem atuar sobre as plantas (Munns et al., 2010).

Na Tabela 21, observa-se que houve diferenças na temperatura foliar, avaliada por meio do termógrafo, entre os clones. Contudo, não houve diferença significativa entre os tratamentos. Nesta tabela, verificou-se que, tanto no tratamento SRH e como no tratamento CRH, o Clone 4 foi o que apresentou maior valor da temperatura foliar, porém não diferindo do clone 1. Na época amostrada, possivelmente estes clones poderiam estar com menor condutância estomática.

Tabela 21 – Valores médios de temperatura avaliados em 4 clones de eucalipto na condição sem restrição hídrica e com restrição hídrica na terceira campanha de campo realizada em dezembro 2010 no município de Linhares - ES.

Clones	Temperatura (°C)	
	SRH	CRH
Clone 1	27,43 ABa	27,67 ABa
Clone 2	26,33 Ba	26,80 Ba
Clone 3	26,36 Ba	27,49 Ba
Clone 4	29,24 Aa	29,74 Aa

Médias seguidas por uma mesma letra, minúscula na linha (restrição hídrica) e maiúscula na coluna (clones), não diferem entre si pelo teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade.

Para diferenciar plantas irrigadas e não-irrigadas, outros trabalhos com uso de termografia em condições de campo foram relatados, em videiras, por Jones et al. (2002), e em trigo por Inagaki e Nachit (2002). Nestes dois trabalhos, os autores encontraram relações entre as alterações na transpiração, condutância estomática e temperatura por imagens termais das plantas submetidas ao déficit hídrico, mostrando que com o aprimoramento da técnica, como calibração do equipamento para cada cultura, e melhorias nas técnicas de uso, podem cada vez mais indicar esta ferramenta como mecanismo de monitoramento do estresse hídrico no campo.

Os resultados desta variável mostraram que a temperatura foliar avaliada por meio do termógrafo, nas condições realizadas neste experimento com eucalipto, não se mostrou eficaz na discriminação de genótipos tolerantes à seca, quando se associa esta determinação da temperatura foliar, com as respostas de crescimento em altura e diâmetro (Figuras 5, 6 e 7; Tabelas 4, 5 e 6). Como

relatado por Munns et al. (2010), deve-se ter uma atenção especial para que as medidas obtidas pela técnica sejam realmente representativas do problema observado no campo ou em casa de vegetação.

5. CONCLUSÕES

Este trabalho mostrou que a restrição hídrica moderada imposta por meio da cobertura do solo, simulando uma condição de aproximadamente 50% de interceptação da precipitação pluviométrica, causou comprometimento no crescimento, avaliado pela altura da planta e pelo diâmetro altura do peito. Na área com restrição hídrica (CRH), o clone que apresentou melhor desempenho nestas características foi o clone 2.

Em sua maioria, as variáveis relacionadas às trocas gasosas (fotossíntese, transpiração e condutância estomática) e o potencial hídrico foliar, apresentaram valores reduzidos nas folhas das plantas cultivadas sob restrição hídrica. Tais variáveis não se mostraram eficazes na discriminação entre os genótipos quando estes foram cultivados em boa disponibilidade hídrica (SRH) e em condição de restrição hídrica (CRH). Ou seja, estas variáveis não se associaram com desempenho relacionado às características de crescimento avaliadas entre os clones em estudo.

A senescência foliar avaliada por meio das quedas das folhas, a temperatura foliar, o índice SPAD, a relação F_v/F_m , a EUA instantânea (avaliada pela inclinação da curva *A versus E*), e a EIUA intrínseca (avaliada pela inclinação da curva *A versus g_s*) não se mostraram fortemente associados à disponibilidade hídrica do solo, bem como não se mostraram como bons indicadores de possível tolerância à seca dos genótipos estudados.

Por meio dos resultados obtidos, o clone 2 se mostrou o mais tolerante ao estresse hídrico moderado imposto às plantas de eucalipto (tolerância esta avaliada pela altura das plantas), e esta tolerância foi associada a um melhor

desempenho do processo fotoquímico, quando este foi avaliado pelo JIP test. No tratamento CRH, o melhor desempenho no crescimento do clone 2 propiciou a este clone apresentar menor consumo de água por árvore, quando avaliado pelo fluxo de seiva xilemática, e uma maior eficiência no uso da água, avaliada pelo maior crescimento em altura por litro de água que entrou no sistema de cultivo.

O JIP test, obtido por meio da cinética rápida da emissão da fluorescência no tempo, se mostrou um índice promissor para discriminação de tolerância à seca em plantas de eucalipto.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAF (2011) Anuário estatístico da Associação Brasileira de Produtores de Florestas Plantadas: ano base 2010. Brasília, DF, 2011. 130 p.
- Almeida, A.C.; Landberg, 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.
- Angelocci, L.R. (1996) Estimativa da transpiração máxima de macieiras (*Malus spp*) em pomares pelo modelo de Penman-Monteith. Piracicaba: USP, 1996. 103 p. *Tese (Livre-Docência) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"*, Universidade de São Paulo.
- Aro, E.M.; Mccaffery, S.; Anderson, J. (1993a) Photoinhibition and D1 protein degradation in peas acclimated to different growth irradiances. *Plant Physiol.* 103:835-843.
- Aro, E.M.; Virgin, I.; Andersson, B. (1993b) Photoinhibition of photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. *Biochim. Biophys Acta.* 1143:113-134.

- Baldochi, D. D.; Luxmoore, R. J.; Hatfield, J. L. (1991) Discerning the Forest from the trees: an essay on scaling canopy stomatal conductance. *Agricultural and Forest Meteorology*, Amsterdam, v. 54, p. 197-226.
- Barros, N.F., Novais, R.F. (1990) *Relações solo-eucalipto*. Viçosa, MG, Folha de Viçosa, 330p.
- Bartak M.; Raschi, A.; Tognetti, R. (1999) Photosynthetic characteristics of sun and shade leaves in the canopy of *Arbutus unedo* L. trees exposed to in situ long-term elevated CO₂. *Photosynthetica* 37:1–16.
- Biddescombe, E.F.; Rogers, A.L.; Greenwood, E.A.M. (1979) Groundwater levels and transpiration rates of plantations in the Botham Valley. Water Resources and land Management Issues in the Darling Range. Institution of Engineers, Australia.
- Berry, J.; Björkman, O. (1980) Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, v.31, p.491-543.
- Bohnert, H.J.; Nelson, D.E.; Jensen, R.G. (1995) Adaptations to environmental stresses. *The Plant Cell*, 7: 1099-1111.
- Bolhàr-Nordenkamp, H.R.; Oquist, G. (1993) Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research. In: Hall, D.O.; Scurlock, J.M.O.; Bolhàr-Nordenkamp, H.R.; Leegood, R.C.; Long, S.P. (Ed.) Photosynthesis and production in a changing environment: a field and laboratory manual. London: Chapman & Hall, cap.12, p.193-206.
- Bolhàr- Nordenkamp, H. R., Long, S. P., Baker, N. R., Öquist, G., Schreiber, U., Lechner, E. G. (1989) Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. *Functional Ecology*, 3:497-514.

- Boyer, J.S. (1996) Advances in drought tolerance in plants. *Adv. Agron.*, 56: 187-217.
- Cabral, E.L.; Barbosa, D.C.A.; Simabukuro, E.A. (2004) Crescimento de plantas jovens de *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. & Hook. Ex S. Moore submetidas a estresse hídrico, *Acta Botânica Brasílica*, v.18, n.2, p.241-251.
- Calbo, M. E. R.; Moraes, J. A. (2000) Efeitos da deficiência de água em plantas de *Euterpe oleracea* (açai). *Revta brasil. Bot.*, 23: 225-230.
- Carlesso, R. (1995) Absorção de água pelas plantas: água disponível versus extrínseca e a produtividade das culturas. *Revista Ciência Rural*, Santa Maria, v.25, n.1, p.183-188.
- Carlesso, R. (1993) Influence of soil water deficits on maize growth and leaf area adjustments. East Lansing - Michigan. 253 p. Tese (Doutorado) - Michigan State University.
- Carvalho, A. M. (2000) Valorização da madeira do híbrido *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla* através da produção conjunta de madeira serrada em pequenas dimensões, celulose e lenha. 129 p. Dissertação (Mestrado em Ciências e Tecnologia da Madeira) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2000.
- Castro, F.A.; Campostrini, E.; Torres Netto, A.T.; Viana, L.H. (2011) Relationship between photochemical efficiency (JIP-Test Parameters) and portable chlorophyll meter readings in papaya plants. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 23(4): 295-304.
- Chartzoulakis, K.; Patakas, A.; Kofidis, G.; Bosabalidis, A.; Nastou, A. (2002) Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars. *Scientia Horticulturae*, 95: 39-50.

- Chaves, M.M.; J. Flexas, J.; Pinheiro, C. (2009) Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany* 103: 551-560.
- Chaves, M.M.; Oliveira, M.M. (2004) Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. *Journal of experimental Botany* 55 (407): 2365-2384.
- Chaves, M.M.; Pereira, J.S.; Maroco, J.; Rodrigues, M.L.; Ricardo, C.P.P.; Osório, M.L.; Carvalho, I.; Faria, T.; Pinheiro, C. (2002). How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and Growth. *Annals of Botany* 89: 907-916.
- Chaves, M. M.; Maroco J.P.; Pereira, J.S. (2003) Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, v. 30, p.239-264.
- Chaves, M. M. (1991) Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany*, Oxford University Press, v. 42, p. 1-16.
- Christen, D.; Schönmann, S.; Jermini, M.; Strasser, R.J.; Défago, G. (2007). Characterization and early detection of grapevine (*Vitis vinifera*) stress responses to esca disease by in situ chlorophyll fluorescence and comparison with drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 60: 504-514.
- Clearwater, M.J.; Meinzer, F.C.; Andrade, J.L.; Goldstein, G.; Holbrook, N.M. (1999) Potential errors in measurements of nonuniform sap flow using heat dissipation probes. *Tree Physiology* 19:681-687.
- Critchley, C.; Russell, W. (1994) photoinhibition of photosynthesis in vivo: the role of protein turnover in photosystem II. *Physiologia plantarum*. 92:188-196.

- Damesin, C.; Rambal, S.; Joffre, R. (1998) Co-occurrence of trees with different leaf habit: a functional approach on Mediterranean oaks. *Acta Oecologia*, Paris, v. 19, p. 195-204.
- Delgado Rojas, J.S.D.; Ranger, J.; Laclau, J.P.; Nouvellon, Y. (1990) Influência da adubação em plantação de *Eucalyptus grandis* sobre o consumo de água estimado por fluxo de seiva. Paris:INRA, 1990. 30P. (Relatório Técnico Científico apresentado ao Institut National de La Recherche Agronomique).
- Demmig-Adams, B.; Adams, W.W I.I.I. (1992) Photoprotection and others responses of plants to high light stress. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 43:599-626.
- Dias, D.P.; Marengo, R.A. (2006) Photoinhibition of photosynthesis in *Mimosa guianensis* and *Swietenia macrophylla* inferred by monitoring the initial fluorescence. *Photosynthetica*, v.44, p.235- 240.
- Diaz-Balteiro, L.; Rodriguez, L.C.E. (2006) Optimal rotations on *Eucalyptus* plantations including carbon sequestration - a comparison of results in Brazil and Spain. *For. Ecol. Manage.* 229: 247-258.
- Dickison, W.C. (2000) *Integrative Plant Anatomy*. USA, Academic Press. 533p.
- Duke, S.O. (1987) *Weed physiology, reproduction and ecophysiology*. Boca Raton, CRC, v.1, 157p.
- Emhart, V.I.; Martin, T.A.; White, T.L.; Huber, D.A. (2007) 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.
- Evans, G.C. (1972). *The quantitative analysis of Plant Growth*. Oxford: Blackwell Scientific publications.

- FAO. (2011) State of the World's Forests. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Ferreira, M. (1992) Melhoramento e a silvicultura intensiva clonal. IPEF, N. 45, p.22-30.
- Ferreira, M.; Souza, I.C.G. (1997) Caracterização e identificação dos clones de Eucalyptus da Bahia Sul Celulose S.A. Piracicaba: IPEF. 227p.
- Figuerôa, J.M.; Barbosa, D.C.A.; Simabukuro, E.A. (2004) Crescimento de plantas jovens de *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae) sob diferentes regimes hídricos, *Acta Botânica Brasileira*, v.18, n.3, p.573-580.
- Fitter, A.H.; Hay, R.K.M. (1987) *Environmental Physiology of Plants*. USA, Academic Press. 422p.
- Flexas, J.; Ribas-Carbo, M.; Bota, J.; Galmés, J.; Henkle, M.; Martínez-Canellas, S.; et al. (2006) Decreased Rubisco activity during water stress is not induced by decreased relative water content but related to conditions of low stomatal conductance and chloroplast CO₂ concentration. *New Phytologist* 172: 73-82.
- Flexas, J.; Medrano, H. (2002) Drought-inhibition of photosynthesis in C₃ plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany*, Oxford, v. 89, p. 183-189.
- Force, L., Critchley, C., van Rensen, J.J.S. (2003) New fluorescence parameters for monitoring photosynthesis in plants. 1. The effect of illumination on the fluorescence parameters of the JIPplants. *Photosynth. Res.* 90: 1-19.
- Gamon, J.A.; Pearcy, R.W. (1990) Photoinhibition in *Vitis californica*: interactive effects of sunlight, temperature and water status. *Plant Cell Environ* 13:267–275.

- Garlipp, R.C. (2001) O setor florestal privado brasileiro e os desafios para o seu desenvolvimento. In: Rodriguez, L.C.E (Ed.) Simpósio Ibero-Americano de Gestão e Economia Florestal. Porto Seguro, 2001. Anais... Piracicaba: IPEF, p.45-67.
- Gentil, M.S. (2010) Transpiração e eficiência do uso da água em árvores clonais de *Eucalyptus* aos 4 anos em áreas com e sem irrigação em Eunápolis-Bahia. Dissertação de mestrado (Mestrado em Silvicultura e Manejo Florestal). Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. Piracicaba, 71p.
- Genty, B.; Briantais, J.M.; Baker, N.R. (1989) The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron-transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, v.990, n.1, p.87-92.
- Gholz, H.L.; Ewel, K.C.; Teskey, R.O. (1990) Water and forest productivity. *Forest Ecological Management*, Amsterdam, 30(1):1-18.
- Goldstein, G. A.; Andrade, J. L.; Meinzer, F. C.; Holdbrock, N. M.; Cavalier, J.; Jackson, P.; Celis, A. (1997) Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest trees. *Plant Cell and Environment*, Oxford, n. 21, p. 397-406.
- Gomes, R.T. (1994) Efeito do espaçamento no crescimento e nas relações hídricas de *Eucalyptus* spp. na região de cerrado de Minas Gerais. 1994. 85f. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- Granier, A. (1985) Une nouvelle methode pour la mesure du flux de seve brute dans le tronc des arbres. *Annales Sciences Forestieres*, v.42, p.193-200.
- Guarnaschelli, A. B.; Lencoff, J. H.; Prystupa, P.; Basci, S. O. (2003) Responses to drought preconditioning in *Eucalyptus globulus* Labill. Provenances. *Trees*, Berlim, v. 17, n. 17, p. 501-509.

- Hammer, G.L.; Dong Z.; McLean, G.; Doherty, A.; Messina, C.; Schussler, J.; Zinselmeier, C.; Paszkiewicz, S.; Cooper, M. (2009) Can changes in canopy and/or root system architecture explain historical maize yield trends in the U.S. Corn Belt? *Crop Science*. 49:299–312.
- Havelka, U.D.; Wiltenliaeh. V.A.; Boyle, M.G. (1984) CO₂ enrichment effects on wheat yield and physiology. *Crop Science*, 24: 1163-1168.
- Hendry, G.A.F.; Price, A.H. (1993) Stress indicators: chlorophylls and carotenoids. In: Hendry, G.A.F., Grime, J.P. (Eds.) *Methods in comparative plant ecology*. London: Chapman & Hall. 485p.
- Hubbard, R.M.; Ryan, M.G.; Giardina, C.P.; Barnard, H. (2004) The effect of fertilization on sap flux and canopy conductance in a *Eucalyptus saligna* experimental forest. *Global Change Biology* 10, 427-436.
- Hubbard, R.M.; Stape, J.; Ryan, M.G.; Almeida, A.C.; Rojas, J. (2010) Effects of irrigation on water use and water use efficiency in two fast growing *Eucalyptus* plantations. *Forest Ecology Management*, 259, p. 1714-1721.
- Inagaki, M. N., Nachit, M. M. (2008). Visual monitoring of water deficit stress using infrared thermography in wheat. *The 11th International wheat genetics symposium proceedings*. 3p.
- Inoue, M.T.; Ribeiro, F.A. (1988) Fotossíntese e transpiração em *Eucalyptus grandis* e *saligna*. IPEF, n.40, p.15-20, 1988.
- Jarvis, A.; Davies, W. (1998) The coupled response of stomatal conductance to photosynthesis and transpiration. *J Exp Bot* 49:399-406.
- Jiang, Q., Roche, D.; Monaco, T.A.; Durham, S. (2006). Gas exchange chlorophyll fluorescence parameters and carbon isotope discrimination of 14 barley genetic lines in response to salinity. *Field Crops Research*, v. 96, n. 2-3, p. 269-278.

- Jones, H.G., Stoll, M., Santos, T., de Sousa, C., Chaves, M.M., Grant, O.M. (2002) Use of infrared thermography for monitoring stomatal closure in the field: application to grapevine. *Journal of Experimental Botany*. 53: p. 224-2260.
- Jones, D.A., Wilkins, D.A. (1971) *Variation and adaptation in plant species*. London, Heinemann, 184p.
- Katul, G.G.; Ellsworth, D.S.; Lai, C.T. (2000) Modelling assimilation and intercellular CO₂ Form measured conductance: a synthesis of approaches. *Plant, Cell and Environment*, Oxford, v. 23, p. 1313-1328.
- Kitao, M.; Lei, T.T.; Koike, T.; Tobita, H.; Maruyama, Y. (2000) Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. *Plant, Cell and Environment*, v.23, p.81-89.
- Klar, A. E. (1984) Evapotranspiração. In: *A água no sistema solo-planta-atmosfera*. 2ed. São Paulo: Nobel, 408 p.
- Koivuniemi, A.; Aro, A.M.; Anderson, B. (1995) Degradation of D1 and D2-protein of Photosystem II in higher plants is regulated by reversible phosphorylation. *Biochemistry*. 34:16022-16029.
- Koslowski, T. T.; Pallardy, S. G. (1996) *Physiology of woody plants*. 2. ed. San Diego: [s.n.], 411 p.
- Kramer, P. J.; Boyer, J. S. (1995) Evolution and agricultural water user. In: - *Water relations of plant and soils*. San Diego: Academic Press, p. 377 – 405.
- Krause, G.H.; Weis, E. (1991) Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, v.42, p.313-349.

- Lambers, H.; Chapin, F.S.; Pons, T.L. (1998) *Plant Physiological Ecology*. New York, Springer-Verlag. 540p.
- Lane, P.N.J.; Morris, J.; Ningnan, Z.; Guangyi, Z.; Guoyi, Z.; Daping, X. (2004) Water balance of tropical eucalypt plantations in south-eastern China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 124: 253–267.
- Landsberg, J.J. (1986) *Physiological ecology of forest production*. Melbourne: CSIRO, *Division of Forest Research*.
- Larcher, W. (2004) *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos: Rima, 531 p.
- Larcher, W. (2006) *Ecofisiologia vegetal*. 3 ed. São Carlos: Rima. 550p
- Law, R.D.; Crafts-Brandner, S.J. (1999) Inhibition and acclimation of photosynthesis to heat stress is closely correlated with activation of Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Plant Physiology*, v.120, p.173-182.
- Lawlor, D.W.; Cornic, G. (2002) Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell Environment* 25:275–294.
- Lawlor, D.W. (1995) The effects of water deficit on photosynthesis. – In: Smirnoff, N. (ed.): *Environment and Plant Metabolism, Flexibility and Acclimation*. *BIOS Scientific Publ.*, Oxford. Pp. 129-160.
- Lawlor, D.W.; Tezara, W. (2009) Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficit leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. *Annals of Botany*, 103: 561-579.
- Li, C.; Berninger, F.; Koskela, J.; Sonninen, E. (2000) Drought responses of *Eucalyptus microtheca* provenances depend on seasonality of rainfall in

their place of origin. *Australian Journal of Plant Physiology*, v.27, n.3, p.231-238.

Lima, W. P.; Jarvis, P.; Rhizopoulou, S. (2003) Stomatal responses of *Eucalyptus* species to elevated CO₂ concentration and drought stress. *Scientia Agricola*, Piracicaba, v. 60, n. 2, p. 231-238.

Lopes, J.L.W.; Guerrini, I.A.; Silva, M.R.; Saad, J.C.C.; Lopes, C.F. (2011) Estresse hídrico em plantio de *Eucalyptus grandis* VS. *Eucalyptus urophylla*, em função do solo, substrato e manejo hídrico de viveiro. *Revista Árvore*, Viçosa-MG, v. 35, n.1, p.31-39.

Leles, P.S.S. et al. (1998) Relações hídricas e crescimento de árvores de *Eucalyptus camaldulensis* e *Eucalyptus pellita* sob diferentes espaçamentos na região de cerrado. *Revista Árvore*, v. 22, n. 1, p. 41-50.

Long, S.P.; Humphries, S.; Falkowski, P.G. (1994) Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 45:633-662.

Ludlow, M.M. (1980) Adaptive significance of stomatal responses to water stress. In: TURNER, N.C., KRAMER, P.J. (Eds.). *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. New York, John-Wiley, p.123-138.

Macfarlane, C.; White, D.A.; Adams, M.A. (2004) 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.

Marenco, R.A.; Lopes, N.F. (2005) *Fisiologia Vegetal: Fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral*, Editora UFV. Viçosa, MG. 451p.

- Marshall, J.D.; Rehfeldt, G.E.; Monserud, R.A. (2001) Family differences in height growth and photosynthetic traits in three conifers. *Tree Physiology*, Victoria, v. 21, p. 727-734.
- Martin, B.; Cossalter, C. (1975) Les Eucalyptus des Iles de la Sonde. Bois et Forêts des Tropiques, n. 164, p.3-14, Nov/Dez.
- Marrichi, A.H.C. (2009) 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. Dissertação (Mestre em Recursos Florestais) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. Piracicaba, 104p.
- Marshall, J.D.; Rehfeldt, G.E.; Monserud, R.A. (2001) Family differences in height growth and photosynthetic traits in three conifers. *Tree Physiology*, Victoria, v. 21, p. 727-734.
- Martin, B.; Cossalter, C. (1975) Les Eucalyptus des Iles de la Sonde. Bois et Forêts des Tropiques, n. 164, p.3-14, Nov/Dez.
- McDonald, S.; Running, S.W. (1979) Monitoring irrigation in western forest tree nurseries. USDA Forest Service Gen. Tech. Report RM-61, 8 p. Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, Fort Collins, CO.
- Mediavilla, S.; Santiago, H.; Escudero, A. (2002) Stomatal and mesophyll limitations to photosynthesis in one evergreen and one deciduous Mediterranean oak species. *Photosynthetica* 40(4):553–559.
- Mendes, H.S.J. (2011) Comportamentos de clones de eucalipto em resposta a disponibilidade hídrica e adubação potássica. 43f. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade estadual Paulista, Jaboticabal.

- Mielke, M.S. (1997) Regulação fisiológica e ambiental das trocas gasosas num plantio clonal de híbridos de *Eucalyptus grandis* Hill ex-Maiden. Viçosa: UFV. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Viçosa, 92f.
- Munns, R.; James, R.A.; Sirault, X.; Furbank, R.T.; Jones, H.G. (2010) New phenotyping methods for screening wheat and barley for water stress tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 61(13): 3499-3507.
- Ngugi, M. R.; Doley, D.; Hunt, M. A.; Ryan, P.; Dart, P. (2004a) Physiological responses to water stress in *Eucalyptus cloeziana* and *E. argophloia* seedlings. *Trees*, Berlin, v. 18, p.381-389.
- Ngugi, M.R.; Hunt, D.D.; Doley, D.; Ryan, P.; Dart, P. (2004b) 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.
- Ngugi, M. R.; Hunt, M. A.; Doley, D.; Ryan, P.; Dart, P. (2003a) Dry matter production and allocation in *Eucalyptus cloeziana* and *Eucalyptus argophloia* seedlings in response to soil water deficits. *New Forests*, West Lafayette, v. 26, p. 187-200.
- Ngugi, M. R.; Hunt, M. A.; Doley, D.; Ryan, P.; Dart, P. (2003b) Effects of soil water availability on water use efficiency of *Eucalyptus cloeziana* and *Eucalyptus argophloia* plants. *Australian Journal of Botany*, Canberra, v. 51, p.159-166.
- Olbrich, B.W., Roux, D.Le, Poulter, A.G. (1993) Variation in water use efficiency and G13C levels in *Eucalyptus grandis* clones. *J. Hydrology*, v.150, p.615-633.
- Oliveira, J. T. S. (2001) *Experiência mundial com a madeira de eucalipto*. Disponível em: <www.remade.com.br>. Acesso em 6 set. 2008.

- Osmond, C.B. (1994) What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. In: Baker, N.R. & Bowyer, J.R. eds. *Photoinhibition of photosynthesis from molecular mechanisms to the field*. BIOS Science Publishers, Oxford, UK: 13-25.
- Osmond, C.B.; Austin, M.P.; Berry, J.A.; Billings, W.D.; Boyer, J.S.; Dacey, W.H.; Nobel, P.S.; Smith, S.D.; Winner, W.E. (1987) Stress physiology and the distribution of plants. *BioScience*, 37: 38-48.
- Pandey, R.; Agarwal, R.M. (1998) Water stress-induced changes in proline contents and nitrate reductase activity in rice under light and dark conditions. *Physiol. Mol. Biol. Plants*, 4: 53-57.
- Pathre, U.; Sinha, A.K.; Shirke, P.A.; Sane, P.V. (1998) Factors determining the midday depression of photosynthesis in trees under monsoon climate. *Trees*, 12: 472-481.
- Pavan, B. E. (2003) Crescimento de clones de eucalipto submetidos a diferentes regimes hídricos em casa de vegetação. 43 f. Monografia (Trabalho de Graduação em Agronomia) – Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade estadual Paulista, Jaboticabal.
- Peçanha, A.L. (2010). Metabolismo fotossintético, crescimento e estado nutricional do mamoeiro (*Carica papaya* L.) em resposta à condutividade elétrica da solução de cultivo. Tese de Doutorado – (Doutorado em Produção Vegetal) – Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. 131p.
- Pereira, M. R. R. (2006) Comportamento fisiológico e morfológico de clones de *Eucalyptus sp.* W. (Hill ex Maiden) submetidas a diferentes níveis de água no solo. 2006. 69 p. Dissertação (Mestrado em Agronomia - Irrigação e Drenagem) – Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista, Botucatu.

- Pereira, J.S.; Pallardi, S. (1989) Water stress limitation to tree productivity. In: *Biomass production by fast growing trees* (J.S. Pereira & J.J. Landsberg eds.). London, Kluwer Academic. p. 37-56.
- Pereira, A.R., villa Nova, N.A., Sedyama, G.C. (1997) *Evapo(transpi)ração*. Piracicaba: Fundação de Estudos Agrários Luiz de Queiroz (FEALQ), 183p.
- Pettigrew, W.T.; Turley, R.B. (1998) Variation in photosynthetic components among photosynthetically diverse cotton genotypes. *Photosynthesis Research* 56: 15-25.
- Pettigrew, W.T.; Meredith, W.R. (1994) Leaf Gas Exchange Parameters Vary among Cotton Genotypes. *Crop Science*, 34:700-705.
- Pita, P.; Cañas, I.; Soria, F.; Ruiz, F.; Toval, G. (2005) Use of physiological traits in tree breeding for improved yield in drought-prone environments. The case of *Eucalyptus globulus*. *Investigación Agraria, Madri*, v. 14, p. 383-393.
- Pons, T.L.; Welschen, R.A.M. (2003) Midday depression of net photosynthesis in the tropical rainforest tree *Eperua grandiflora*: contributions of stomatal and internal conductances, respiration and Rubisco functioning. *Tree Physiology* 23:937–947.
- Pryor, L.D. (1976) *The biology of eucalyptus*. London, Edward Arnold, 82p.
- Pryor, L.D.; Johnson, L.A.S. (1971) A classification of the Eucalyptus. Canberra: The Australian National University, 112p.
- Quick, W.P.; Stitt, M. (1989) An examination of factors contributing to non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in barley leaves. *Biochimica Et Biophysica*, v. 977, n.3, p.287-296.
- Reichardt, K. (1990) *A água em sistemas agrícolas*. São Paulo: Manole, 188 p.

- Reis, G. G.; Reis, M. G. F. (1993) Competição por luz, água e nutrientes em povoamentos florestais. Anais do 1 Simpósio Brasileiro de Pesquisa Florestal, 1993, Belo Horizonte. SIF: Viçosa, p. 161-172.
- Reis, G. G.; Reis, M. G. F.; Fontan, I. C. I.; Monte, M. A.; Gomes, N. A.; Oliveira, C. H. R. (2006) Crescimento de raízes e da parte aérea de clones de híbridos de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla* e de *Eucalyptus camaldulensis* x *Eucalyptus spp.* submetidos a dois regimes de irrigação no campo. *Revista Árvore*. Viçosa, v. 30, n. 6, p. 921-931.
- Revolti, P. M. (2010) Divergência genética entre clones de eucalipto por caracteres biométricos e fisiológicos sob deficiência hídrica. 66 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias – Universidade Estadual Paulista. Jaboticabal.
- Ripley, B.S.; Redfern, S.P.; Dames, J. (2004) Quantification of the photosynthetic performance of phosphorus-deficient *Sorghum* by means of chlorophyll-a fluorescence kinetics. *South African Journal of Science*, 100, p. 615-618.
- Rodrigues, M.A.A. (2008) Definição e ocorrência de fotoinibição. Disponível em: <http://www.iq.ufrj.br/~almenara/fotoinibicao.html> (23 jul. 2008).
- Sakuratani, T. (1981) A heat balance method for measuring water flux in the stem of intact plants. *Journal of Agricultural Meteorology*, 37 (1):9 -17.
- Salonen, M.; Aro, E.M.; Rintamäki, E. (1998) Reversible phosphorylation and turnover of the D1 protein under various redox states of Photosystem II induce by low temperature photoinhibition. *Photosynthesis research*. 58 (2):143-151.

- Santana, R.C.; Barros, N.F.; Leite, H.G.; Comerford, N.B.; Novais, R.F. (2008) Estimativa de biomassa de plantios de eucalipto no Brasil. *Rev. Árvore*, 32(4): 697-706.
- Santos, R.F.; Carlesso, R. (1998) Déficit hídrico e os processos morfológico e fisiológico das plantas. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, v.2, n.3, p.287-294.
- Scholander, P.F.; Hammel, H.T.; Hemingsen, E.A.; Bradstreet, E.D. (1965) Hydrostatic pressure and osmotic potentials in leaves of mangroves and some other plants. *Proceedings of the National Academy Science*, v.51, p.119-125.
- Schreiber, U.; Bilger, W. (1993) III Progress in chlorophyll fluorescence research: major developments during the past years in retrospect. *Progress in botany*. 54:151-173.
- Schreiber, U. (1986). Detection of rapid induction kinetics with a new type of high-frequency modulated chlorophyll fluorometer. *Photosynth. Res.* 9:261-272.
- Schuster, W.S.; Monson, R.K. (1990) An examination of the advantages of C3–C4 intermediate photosynthesis in warm environments. *Plant Cell Environ* 13:903-912.
- Shevyakova, N.I. (1984) Metabolism and the physiological role of proline in plants under conditions of water and salt stress. *Soviet. Plant Physiology*, 30: 597-608.
- Shvaleva, A.L.; Costa, F.; Silva, E.; Breia, E.; Jouve, L.; Hausman, J.F.; Almeida M.H.; Maroco, J.P.; Rodrigues, M.L.; J. S. Pereira, J.S.; Chaves, M.M. (2005) Metabolic responses to water deficit in two *Eucalyptus globulus* clones with contrasting drought sensitivity. *Tree Physiology* 26, 239–248.

- Silva, J. C.; Matos, J. L. M. (2003) A madeira de eucalipto na indústria moveleira. *Revista da Madeira*, Curitiba, n. 70. p. 36-40.
- Silva, W.; Sedyama, T.; Silva, A.A.; Cardoso, A.A. (2004) Índice de consumo e eficiência do uso da água em eucalipto, submetido a diferentes teores de água em convivência com braquiária. *Floresta*, 34 (3), p.325-335.
- Silva, L.M.; Alquini, Y.; Cavallet, V.J. (2005) Inter-relações entre a anatomia vegetal e a produção vegetal. *Acta botanica brasílica*, 19(1): 183-194.
- Smith, D.M.; Allen, S.J. (1996) Measurement of sap flow in plant stems. *Journal of experimental Botany*. 305 (47):1833-1844.
- Snyder, K.A.; Richards, J.H.; Donovan, L.A. (2003) Night-time conductance in C-3 and C-4 species: do plants lose water at night? *Journal of Experimental Botany*, 54:861–865.
- Soares, J.V.; Almeida, A.C. (2001) 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.
- Soares, T. S. et al. (2003) Avaliação econômica de plantas de eucalipto submetidas a desbaste. *Revista Árvore*, Viçosa, v. 27, n. 4.
- Sociedade Brasileira de Silvicultura (2011) *Fatos e números do Brasil Florestal*, nov.2010. Disponível <<http://www.ipef.br/estatisticas/relatorios/SBS-2010.pdf>>. Acesso em: 19 maio 2012.
- Stape, J.L.; Ryan, M.G.; Binkley, D. (2004) 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.

- Steinberg, S.L.; Miller, J.C. & McFarland, M.J. (1990) Dry matter partitioning and vegetative growth of young peach trees under water stress. *Aust. J. Plant Physiol.*, 17: 23-36.
- Stirbet, A.; Govindjee (2011) On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and Photosystem II: Basics and applications of the OJIP fluorescence transient. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*. 104: p. 236–257.
- Strasser, R.J.; Tsimilli-Michael, M.; Srivastava, A. (2000) The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. In: Yunus, M., Pather, U., Mohanly P. (eds.). *Probing Photosynthesis: Mechanisms, Regulation and Adaptation*. Taylor and Francis, London, pp 445-483.
- Strasser, R.J.; Srivastava, A.; Tsimilli-Michael, M. (2004) Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. In: Papageorgiou, G., Govindjee (Eds.), *Advances in Photosynthesis and Respiration*. vol. 19: *Chlorophyll fluorescence: a Signature of photosynthesis*. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, p. 321–362.
- Stewart, G.R.; Lee, J.A. (1974) The role of proline accumulation in halophytes. *Planta*, 120: 279-289.
- Streck, N.A. (2002) A generalized nonlinear air temperature response function for node appearance rate in muskmelon (*Cucumis melo* L.). *Revista Brasileira de Agrometeorologia*, v. 10, n.1, p. 105-111.
- Taiz, L.; Zeiger, E. (2010) *Plant Physiology*, Fifth edition. Sinauer Associates. Sunderland, MA. (In press), 690p.

- Tay, A.C.; Abullah, A.M.; Awang, M.; Furukawa, A. (2007) Midday depression of photosynthesis in *Enkleia malaccensis*, a woody climber in a tropical rainforest. *Photosynthetica*, 45(2): 189-193.
- Taylor, H. M.; Willatt, S.T. (1983) Shrinkage of soybean roots. *Agron. J.*, v.75, p.818-820.
- Taylor, C.B. (1996) Proline and water deficit: ups, downs, ins, and outs. *Plant Cell*, 8: 1221-1224.
- Tatagiba, S.D.; Pezzopane, J.E.M.; Reis, E.F.; Dardengo, M.C.J.D.; Effgen, T.A.M. (2007) Comportamento fisiológico de dois clones de *Eucalyptus* na época seca e chuvosa. *Cerne*, Lavras, v. 13, n. 2, p. 149-159.
- Torres Netto, A.; Campostrini, E.; Oliveira, J.G. de; Smith, R.E.B. (2005) Photosynthetic pigments, nitrogen, chlorophyll a fluorescence and SPAD-502 readings in Coffea leaves. *Scientia Horticulturae*, Amsterdam, 104: 199-209.
- Torres Netto, A.; Campostrini, E.; Oliveira, J.G. de; Yamanishi, O.K. (2002) Portable chlorophyll content meter: quantification of photosynthetic pigments, nitrogen and possible use for assesment of the photochemical process in Carica papaya. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 14(3): 203-210.
- Trabado, G.I.; Wilstermann, D. (2010) *Eucalyptus universales*. Global cultivated eucalypt forests map 2009 In: GIT Forestry Consulting - Consultoría y Servicios de Ingeniería Agroforestal - www.git-forestry.com -
- Valancogne, C.; Dayau, S; Pieri, P.; Ferreira, M.I.; Silvestre, J.; Angelocci, L.R. (2000) Influence of orchard and vineyard characteristics on maximal plant transpiration. *Acta Horticultural*, 537: 61-68.
- Vale, F. R. (1982) Efeito do alumínio sobre a cinética de absorção de nitrato, amônio e fosfato em milho (*Zea mays*, L.) e em clone de eucalipto

- (*Eucalyptus alba*).Viçosa, MG: UFV, 1982. 71p. Tese (Mestrado em Fitotecnia) – Universidade Federal de Viçosa.
- Valladares, F.; Pearcy, R.W. (1997) Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant, Cell and Environment*, v.20, p.25-36.
- Van Bavel, Cornelius, H.M.; Van Bavel; Michael G., Lascano; Robert, J. (1996) Automatic irrigation based on monitoring plant transpiration. *American Society of Ag. Engineers, proceeding of the International Conference*. 1088-1092.
- Vasques, A. G.; Wanzuita, M. (2007) Setor florestal mostra vigor e deve crescer. In: ANUÁRIO DA AGRICULTURA BRASILEIRA - AGRIANUAL 2007. São Paulo: Agra FNP Pesquisas Ltda., p. 332 - 334.
- Vellini, A. L. T. T. (2007) *Desempenho e divergência genética entre clones de Eucalyptus spp. em diferentes regimes de irrigação em casa de vegetação*. 2007. 94 f. Tese (Doutorado em Agronomia – Genética e Melhoramento de Plantas) – Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal.
- Vellini, A.L.T.T.; Paula, N.F. de; Alves, P.L.da C.A.; Pavani, L.C.; Bonine, C.A.V.; Scarpinati, E.A.; Paula, R.C. de (2008) Respostas fisiológicas de diferentes clones de eucalipto sob diferentes regimes de irrigação. *Revista Árvore*, v. 32, n.4, p.651-663.
- Vertessy, R.A.; Benyon, R.G.; O’Sullivan, S.K.; Gribben, P.R. (1995) Relationship between stem diameter, sapwood área, leaf area and transpiration in a young mountain ash forest. *Tree Physiology*, Victoria, v.15, p. 559-567.
- Warren, C.R.; Aranda, I.; Cano, F.J. (2011) Responses to water stress of gas exchange and metabolites in *Eucalyptus* and *Acacia spp.* *Plant, Cell and Environment*, 34: 1609-1629.

- Wise, R.R.; Olson, A.J.; Schrader, S.M.; Sharkey, T.D. (2004) Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in field-grown *Pima cotton* plants at high temperature. *Plant, Cell and Environment*, v.27, p.717-724.
- Wolfe, D.W.; Henderson, D.W.; Hsiao, T.C. (1998) Interactive water and nitrogen effects on senescence of maize: I. Leaf area duration, nitrogen distribution, and yield. *Agronomy Journal*, Madison, v.80, p.859-864.
- Wu, J.; Neimanis, S.; Heber, U. (1991) Photorespiration is more effective than the Mehler reaction in protecting the photosynthetic apparatus against photoinhibition. *Botanica Acta*, v.104, p.283- 291.
- Wullschleger, S.D.; Meinzer F.C.; Vertessy, R.A. (1998) A review of whole-plant water use studies in trees. *Tree Physiology*. 18:499–512.
- Xu, D.; Shen Y. (1997) Midday depression of Photosynthesis. In: Pessaraki, M. eds. *Handbook of photosynthesis*. New York: Marcel Dekker, Inc. p. 451-459.
- Yu, Q; Zhang, Y.; Liu, Y.; Shi, P. (2004) 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.
- Zagdanska, B.; Kozdoj, J. (1994). Water stress-induced changes in morphology and anatomy of flag leaf of spring wheat. *Acta Soc. Bot. Pol.*, 63: 61-66.
- Živčák, M.; Brestič, M.; Olšovská, K.; Slamka P. (2008) Performance index as a sensitive indicator of water stress in *Triticum aestivum* L. *Plant Soil Environ.*, 54, 4: p. 133-139.