

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS E TECNOLOGIAS PARA A SUSTENTABILIDADE
CAMPUS DE SOROCABA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
“PLANEJAMENTO E USO DE RECURSOS RENOVÁVEIS”

MARIANA SANTOS LEAL

Comportamento ecofisiológico de *Croton urucurana* Baill, *Cecropia pachystachya* Trécul, *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms, *Hevea brasiliensis* Willd. Ex A. Juss e *Psidium cattleianum* Sabine

Sorocaba/SP
2020

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS E TECNOLOGIAS PARA A SUSTENTABILIDADE
CAMPUS DE SOROCABA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
“PLANEJAMENTO E USO DE RECURSOS RENOVÁVEIS”

MARIANA SANTOS LEAL

Comportamento ecofisiológico de *Croton urucurana* Baill, *Cecropia pachystachya* Trécul, *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms, *Hevea brasiliensis* Willd. Ex A. Juss e *Psidium cattleianum* Sabine

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em “Planejamento e uso de recursos renováveis”, para obtenção do título de doutora em “Planejamento e Uso de Recursos Renováveis”.

Orientação: Profa. Dra. Kelly C. Tonello

Sorocaba/SP
2020

Leal, Mariana Santos

Comportamento ecofisiológico de *Croton urucurana* Baill, *Cecropia pachystachya* Trécul, *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms, *Hevea brasiliensis* Willd. Ex A. Juss e *Psidium cattleianum* Sabine / Mariana Santos Leal. -- 2020.

126 f. : 30 cm.

Tese (doutorado)-Universidade Federal de São Carlos, campus Sorocaba, Sorocaba

Orientador: Profa. Dra. Kelly Cristina Tonello

Banca examinadora: Profa. Dra. Julieta Bramorski, Prof. Dr. Herly Carlos Teixeira Dias, Prof. Dr. Fernando Silveira Franco, Prof. Dr. José Teixeira Filho Ano de Defesa

Bibliografia

1. transpiração. 2. fotossíntese. 3. condutância estomática. I. Orientador. II. Universidade Federal de São Carlos. III. Título.

Ficha catalográfica elaborada pelo Programa de Geração Automática da Secretaria Geral de Informática (SIn).

DADOS FORNECIDOS PELO(A) AUTOR(A)


Bibliotecário(a) Responsável: Maria Aparecida de Lourdes Mariano – CRB/8 6979

MARIANA SANTOS LEAL

COMPORTAMENTO ECOFISIOLÓGICO DE *Croton urucurana* Baill, *Cecropia pachystachya* Trécul, *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms, *Hevea brasiliensis* Willd. Ex A. Juss E *Psidium cattleianum* Sabine

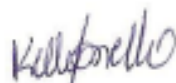
Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação para obtenção do título de doutor em Planejamento e Uso de Recursos Renováveis.
Universidade Federal de São Carlos.
Sorocaba, 20 de maio de 2020.

Orientadora:



Profa. Dra. Kelly Cristina Tonello
Universidade Federal de São Carlos – UFSCar *Campus Sorocaba*

Certifico que a sessão de defesa foi realizada com a participação à distância da Profa. Dra. Julieta Bramorski (Universidade Federal do Amapá - UNIFAP), do Prof. Dr. José Teixeira Filho (Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP), do Prof. Dr. Herly Carlos Teixeira Dias (Universidade Federal de Viçosa) e do Prof. Dr. Fernando Silveira Franco (UFSCar Sorocaba) e, depois das arguições e deliberações realizadas, os participantes à distância estão de acordo com o conteúdo do parecer da comissão examinadora redigido no relatório de defesa de Tese de Mariana Santos Leal.



Profa. Dra. Kelly Cristina Tonello
Universidade Federal de São Carlos – UFSCar

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de São Carlos – campus Sorocaba e ao Programa de Pós-graduação em Planejamento e Uso dos Recursos Renováveis (PPGPUR) pelo apoio e por me concederem a oportunidade de desenvolver o projeto.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes) pelo apoio financeiro.

Ao Prof. Dr. José Teixeira Filho e à FEAGRI - Unicamp pelo empréstimo dos equipamentos sem os quais não seria possível a realização desta pesquisa.

Ao Viveiro Municipal de Sorocaba/SP pela doação das mudas nativas utilizadas na pesquisa.

A todos os amigos do Grupo de Pesquisa de Hidrologia em Ecossistemas Florestais – Hidrolef pelo companheirismo e à Luciana, secretária do PPGPUR, por toda a ajuda administrativa, as conversas e o todo o seu apoio.

Aos alunos de graduação da Engenharia Florestal – Ufscar Sorocaba pela ajuda no trabalho de campo, principalmente ao Gabriel e ao Luiz.

Aos professores que participaram da banca examinadora e contribuíram com sugestões para enriquecer este trabalho.

À minha querida orientadora Profa. Dra. Kelly Cristina Tonello por todo o apoio, orientação e confiança depositada em mim e pela paciência e generosidade em compreender meu tempo e minhas necessidades, principalmente nos momentos mais difíceis.

E por fim à minha família, minha mãe Janice, meu pai Luiz, minha irmã Anelise e meu cunhado Jarbas. Agradeço por tudo, por estarem sempre ao meu lado me apoiando principalmente nos momentos mais desafiadores, pois sem vocês não chegaria até aqui.

RESUMO

O comportamento ecofisiológico das plantas é intrínseco a cada espécie vegetal sendo também influenciado pelas condições ambientais, como radiação solar e disponibilidade de água. Uma vez que se conhece melhor a ecofisiologia das espécies arbóreas e suas interações com as condições ambientais e também a sua eficiência do uso da água pode-se entender melhor a dinâmica hídrica da espécie. Sendo assim, este estudo teve como objetivo caracterizar, quantificar e comparar o comportamento ecofisiológico (transpiração, fotossíntese e condutância estomática) e a eficiência do uso da água em função de variáveis ambientais e disponibilidade hídrica do solo de cinco espécies florestais: *Croton urucurana*, *Cecropia pachystachya*, *Hevea brasiliensis*, *Gallesia integrifolia* e *Psidium cattleianum*. O monitoramento das variáveis ecofisiológicas foi realizado na escala horária, em folhas saudáveis e expandidas de mudas envasadas com auxílio de um analisador de gás infravermelho, sendo que o potencial hídrico foliar antemanhã foi obtido por meio da bomba de Scholander. Os resultados indicaram que as espécies estudadas responderam diferentemente às condições ambientais (disponibilidade hídrica, radiação fotossinteticamente ativa e déficit de pressão de vapor), sendo que de modo geral, as mudas de todas as espécies sob condições de menor potencial hídrico foliar apresentaram menores taxas de trocas gasosas, cada uma, no entanto em uma escala de valores diferente. Dessa forma a restrição de água no solo fez com que as plantas diminuíssem suas taxas a fim de evitar a perda excessiva de água.

Palavras-chave: condutância estomática, fotossíntese, potencial hídrico, transpiração.

ABSTRACT

The ecophysiological behavior of plants is intrinsic to each plant species and is also influenced by environmental conditions such as solar radiation and water availability. Once the ecophysiology of tree species and their interactions with environmental conditions and their water use efficiency are better understood, local water dynamics can be better understood and more efficient management systems adopted. The objective of this study was to characterize, quantify and compare the ecophysiological behavior (transpiration, photosynthesis and stomatal conductance) and the efficiency of water use as a function of environmental variables and soil water availability of five native forest species: *Croton urucurana*, *Cecropia pachystachya*, *Hevea brasiliensis*, *Gallesia integrifolia* and *Psidium cattleianum*. The monitoring of the ecophysiological variables was performed in the hour scale, in healthy and expanded leaves of seedlings packaged with the aid of the diffusion porometer, and the leaf water potential was obtained by means of the Scholander pump. The results indicated that the studied species responded differently to environmental conditions (water availability, photosynthetically active radiation and vapor pressure deficit), and in general, the seedlings of all species under conditions of lower leaf water potential had lower rates of gas exchanges, however on a different scale of values. Thus, the restriction of water in the soil caused the plants to decrease their rates in order to avoid excessive water loss.

Keywords: photosynthesis, stomatal conductance, transpiration, water potential.

SUMÁRIO

CAPÍTULO 1

1.1 Introdução	13
1.2 Revisão de literatura	17
1.3 Referências Bibliográficas	29

CAPÍTULO 2 – Ecofisiologia de mudas de espécies florestais: a influência da água e das condições ambientais no curso diário

40

2.1 Introdução	41
2.2 Material e Métodos	42
2.3 Resultados e Discussão	44
2.4 Conclusão	58
2.5 Referências Bibliográficas	59

CAPÍTULO 3 – Comportamento ecofisiológico de mudas de espécies florestais: qual a tendência com o incremento de variáveis ambientais?

65

3.1 Introdução	66
3.2 Material e Métodos	67
3.3 Resultados e Discussão	69
3.4 Conclusão	82
3.5 Referências Bibliográficas	83

CAPÍTULO 4 – Trocas gasosas e disponibilidade hídrica: um estudo comparativo com mudas de espécies florestais

89

4.1 Introdução	90
4.2 Material e Métodos	91

4.3 Resultados e Discussão	92
4.4 Conclusão	101
4.5 Referências Bibliográficas	102
CAPÍTULO 5 – Eficiência do uso da água de mudas de diferentes espécies florestais: a dinâmica a partir da disponibilidade hídrica	109
5.1 Introdução	110
5.2 Material e Métodos	112
5.3 Resultados e Discussão	113
5.4 Conclusão	119
5.5 Referências Bibliográficas	119
CAPÍTULO 6 – Considerações finais	125

CAPÍTULO 1

1.1 INTRODUÇÃO

As interações entre o sistema solo-planta-atmosfera são controladas por diversos fatores, dentre os quais se destacam os fatores fisiológicos e as condições ambientais, sendo que a ecofisiologia é uma ciência que estuda os processos e as respostas vitais das plantas em função das mudanças ambientais (LARCHER, 2003, TAIZ et al., 2017).

A transpiração, ao mesmo tempo em que contribui para o resfriamento das folhas e para a absorção e transporte de água e minerais para a parte aérea é também um processo físico de perda de água pela planta através da evaporação da água a partir da superfície das folhas, sendo responsável pela perda da maior parte da água absorvida pela planta. O processo transpiratório está relacionado às condições ambientais e à condutância estomática uma vez que a deficiência hídrica, ao provocar a diminuição da turgescência das células-guarda, também promove o fechamento dos estômatos e assim evita a perda excessiva de água pela transpiração (MARENCO; LOPES, 2009).

A fotossíntese converte aproximadamente 200 bilhões de toneladas de CO₂ em compostos orgânicos complexos anualmente e ao converter a energia solar em energia química atua como a entrada de energia primária na cadeia alimentar global. Quase todos os organismos vivos utilizam compostos orgânicos derivados da fotossíntese como fonte de energia para sua sobrevivência (JOHNSON, 2016). Assim, o crescimento das plantas está fortemente relacionado à atividade fotossintética (KRUGER; VOLIN, 2006) e então o desenvolvimento de uma planta pode ser diretamente afetado quando a capacidade fotossintética é limitada por fatores ambientais (BENTO, 2011).

Nas plantas terrestres, os principais órgãos da fotossíntese são as folhas. As folhas evoluíram para expor a maior área possível de tecido verde à luz e a entrada de CO₂ na folha é controlada pelos estômatos na parte inferior da epiderme. O tamanho da abertura estomática é variável e regulado pelas células-guarda, que respondem ao teor de água da folha. Portanto, quando a folha está hidratada, os estômatos podem se abrir para permitir a entrada de CO₂, mas por outro lado, quando a água está restrita, as células de proteção perdem a pressão do turgor e fecham, impedindo a saída de água da folha por transpiração (JOHNSON, 2016).

O grau de abertura dos estômatos determina a condutância estomática e a resistência que o CO₂ atmosférico encontra para se difundir às cavidades subestomáticas

(JONES, 2014). Sob condições de estresse, o movimento estomático constitui um importante meio de defesa das plantas contra a excessiva perda de água e eventual morte por dessecação (TAIZ; ZEIGER, 2009).

No nível da comunidade, é sabido que a resposta da planta à variabilidade ambiental é complexa, por isso o entendimento dos ajustes dos estômatos nas trocas de água e carbono pode ser um ponto importante para a compreensão das respostas das plantas à variabilidade ambiental (BARBOSA et al., 2012).

Parâmetros fisiológicos vêm sendo apontados como importantes indicadores da capacidade das espécies se estabelecerem em ambientes com restrição hídrica por se tratarem de indicadores relevantes ao funcionamento da vegetação. A relação entre a taxa de fotossíntese e de transpiração que traduz a eficiência de uso da água é um desses indicativos de sobrevivência e crescimento, e consequentemente da produção florestal (NOGUEIRA et al., 2004; JAIMEZ et al., 2005; MEDLYN et al., 2017).

Em decorrência da crescente preocupação com a disponibilidade hídrica há um grande interesse pelo sistema agrícola em se compreender a eficiência do uso da água e como ela pode ser empregada no manejo de culturas e na seleção de espécies mais adequadas a cada região. No entanto, como as mudanças nas condições climáticas podem afetar todas as espécies vegetais também tem crescido o número dessas análises nas espécies florestais (SHAO et al., 2005; McCARTHY et al., 2011; SOUZA et al., 2014, COSTA et al., 2017; OLIVEIRA; MARENCO, 2019).

Os efeitos da deficiência hídrica sobre as plantas são complexos, não havendo um mecanismo padrão de resistência à seca, mas a primeira e mais sensível resposta das plantas à deficiência hídrica é a diminuição da turgescência celular, que provoca o fechamento dos estômatos e a redução da fotossíntese (NOGUEIRA et al., 2005; LARCHER, 2006).

Tanto as características da espécie, como a fenologia foliar, tolerância à sombra, grupo sucessional e padrões de enraizamento, quanto as condições ambientais, como déficit de pressão de vapor atmosférico (DPV), luminosidade, precipitação e disponibilidade hídrica influenciam a maneira como as plantas utilizam a água em seu metabolismo (CHAVES et al. 2004; McCARTHY et al., 2011). A radiação solar atua disponibilizando energia para o processo de evaporação e transpiração; a temperatura do ar influencia o déficit de pressão de vapor entre a cavidade estomatal e a atmosfera e a disponibilidade de água no solo regula a abertura estomática e consequentemente, o

processo de difusão do vapor de água entre a cavidade estomatal e a atmosfera (SOUZA, 2006).

Para um eficiente manejo é fundamental conhecer a disponibilidade de água no solo e as demandas de água pela planta e pela atmosfera, caracterizando assim, a quantidade de água requerida pela cultura, em determinado período de tempo, de modo a não limitar seu crescimento e sua produtividade, nas condições climáticas locais (BERNARDO et al., 2006), sendo vinculados a definição da evapotranspiração, que representa a perda natural de água do solo vegetado para a atmosfera através da ação conjunta da evaporação e da transpiração (CAMARGO; CAMARGO, 2000).

A vegetação e o clima coexistem num equilíbrio dinâmico, que pode ser alterado por perturbações diversas como desmatamento, agricultura, pecuária extensiva, urbanização, emissão de combustíveis fósseis e outras emissões químicas que modificam a atmosfera enriquecendo-a com os gases do efeito estufa e dentre estes gases, a principal mudança ocorre na concentração do CO₂ e o conseqüente aumento de temperatura atmosférica (KÖRNER, 2003; BENTO, 2011).

O aumento na concentração de CO₂ pode até promover maior produtividade biológica, ou seja, aumento na taxa fotossintética das plantas, por isso é importante entender os processos responsáveis pela captação do CO₂ atmosférico e sua fixação como matéria orgânica, bem como os processos responsáveis pelo acúmulo de biomassa nas plantas, um estoque relativamente estável de carbono (BENTO, 2011).

Condições climáticas adversas e altas temperaturas devido à poluição e aquecimento estão acelerando os problemas da seca, do derretimento de geleiras e inundações (DAVIDSON et al., 2012; NAWAZ et al., 2017). O cenário previsto como resultado das mudanças climáticas pode afetar negativamente o ambiente global e resultar em crises agrícolas (VALIPOUR et al., 2017). Além disso, a previsão da Terra mais quente e seca, com altas demandas por recursos hídricos e naturais reforçarão a questão da escassez de água (CHIANG et al., 2017) e a diminuição do suprimento de água resultará em aumento da pressão de vapor e, portanto, maior transpiração e evaporação (ZHOU et al., 2011; ZHAI et al., 2012).

Alterações na quantidade e tempo de precipitação associada a novos padrões de composição de espécies em áreas com vegetação deverá ter impactos particularmente grandes na estrutura e na função de muitos ecossistemas (WINSLOW et al., 2003; SUTTLE et al., 2007; REICH et al., 2009; REICH et al., 2010; WRIGHT et al., 2011).

Por enquanto, a análise dos dados fisiológicos, estruturais e ecológicos das plantas parece ser a melhor maneira de agregar respostas e observar as interações entre a vegetação e o ambiente. Mais estudos devem ser realizados dentro dessa perspectiva, permitindo a observação da capacidade de sensibilidade e adaptação das plantas ao ambiente biótico, físico e químico alterado. Esse conhecimento é importante porque pode-se esperar que as respostas da vegetação às mudanças globais variem entre os ecossistemas em magnitude e intensidade, dependendo das propriedades das espécies dominantes e porque as estratégias de mitigação e adaptação dependem de avaliações de vulnerabilidade. Entretanto, algumas questões sobre as mudanças globais poderiam ser mais bem esclarecidas por abordagens mais voltadas à ecofisiologia vegetal (BARBOSA et al., 2012).

Uma vez que as espécies florestais apresentam diferentes taxas de trocas gasosas devido às suas características de constituição o estudo do comportamento de cada espécie é justificável visto que traduz a perda de água pelas plantas e a produção de biomassa.

Diferentes espécies e clones de eucalipto, por exemplo, já foram estudados quanto a seus processos ecofisiológicos por Ferreira et al. (1999), Chaves et al. (2004), Tatagiba et al. (2007) e Tonello e Teixeira Filho (2013) enquanto que outros autores como Cascardo et al. (1993), Pezzopane et al. (2002), Costa e Marengo (2007) e Tonello e Teixeira Filho (2012), Caron et al. (2014) estudaram algumas espécies nativas, entre elas a *Hevea brasiliensis*, *Siparuna guianensis*, *Carapa guianensis*, *Pterogyne nitens*, *Aspidosperma polyneuron*, *Myroxylum peruiiferum*, *Bauhinia forficata*.

Mas ainda existem muitas outras espécies a serem estudadas e diante do exposto destaca-se a importância do monitoramento para o entendimento da ecofisiologia florestal e como os fatores ambientais interagem com a fisiologia das espécies.

Portanto, a transpiração, a fotossíntese e a condutância estomática, processos ecofisiológicos importantes relacionados ao crescimento e à perda de água pela planta, se apresentam como importantes fatores a serem estudados a nível foliar. Assim, ao se conhecer melhor os processos ecofisiológicos das espécies arbóreas e suas interações com as condições ambientais pode-se entender melhor a dinâmica hídrica local e até adotar sistemas mais eficientes de manejo.

Dessa forma, o objetivo geral deste trabalho foi caracterizar o comportamento ecofisiológico (transpiração, fotossíntese e condutância estomática) de mudas de espécies florestais de diferentes grupos sucessionais (pioneiras e não pioneiras) em

função de variáveis ambientais e disponibilidade hídrica, de forma a fornecer embasamento sobre a eficiência do uso da água por essas espécies.

Os objetivos específicos foram divididos nos seguintes capítulos:

- Caracterizar o curso diário das trocas gasosas de mudas de espécies florestais sob diferentes condições ambientais (Capítulo 2).

- Caracterizar o comportamento ecofisiológico de mudas de espécies florestais em função da radiação fotossinteticamente ativa e déficit de pressão de vapor sob diferentes classes de potencial hídrico foliar antemanhã (Capítulo 3).

- Analisar as trocas gasosas em função do potencial hídrico foliar (Capítulo 4).

- Comparar as espécies florestais quanto à eficiência do uso da água sob diferentes classes de potencial hídrico foliar antemanhã (Capítulo 5).

Hipótese

Existe um comportamento distinto entre as espécies e grupos sucessionais (pioneiras e não pioneiras) quanto às trocas gasosas e à eficiência do uso da água em resposta às variáveis ambientais.

1.2 REVISÃO DE LITERATURA

O crescimento e o desenvolvimento das plantas, os quais envolvem diversos mecanismos como a utilização da água em seu metabolismo, as trocas gasosas e a eficiência do uso da água, são consequência das características intrínsecas de cada espécie e dos vários processos fisiológicos influenciados pelas condições ambientais (TONELLO, 2010).

No entanto uma questão a ser trabalhada é que a demanda por evaporação é praticamente constante, tornando necessária a reposição de água para manter um nível apropriado de hidratação dos tecidos, enquanto que os processos de abastecimento de água do solo, como a chuva, por exemplo, ocorrem ocasionalmente, e em geral, com irregularidades. Dessa forma, para as espécies vegetais sobreviverem nos intervalos entre chuvas elas precisam contar com a reserva contida no solo e conseguir administrar sua perda de água (REICHARDT; TIMM, 2004; MARENCO; LOPES, 2009).

O comportamento ecofisiológico pode variar não só de espécie para espécie como também ao longo de seu ciclo de desenvolvimento. Contudo, para melhor compreender o crescimento, o desenvolvimento e o impacto hidrológico de uma floresta, faz-se necessário conhecer os fatores que controlam o uso da água, visto que cada espécie apresenta suas próprias particularidades. Os processos de maior destaque que governam o crescimento são aqueles que ocorrem a nível foliar, como a fotossíntese e a transpiração, onde o movimento estomático é o principal mecanismo que controla as trocas gasosas das plantas terrestres (LARCHER, 2003; TONELLO, 2010).

Processos ecofisiológicos

O processo de transpiração (E) contribui para o resfriamento das folhas e para a absorção e transporte de água e minerais para a parte aérea. Ela pode ser considerada como um processo físico de difusão e se expressa pela evaporação da água a partir da superfície da planta, principalmente das folhas e está relacionada à condutância estomática e às condições ambientais, sendo responsável pela perda da maior parte da água absorvida pela planta (MARENCO; LOPES, 2009). A intensidade da transpiração é proporcional à diferença entre a concentração de vapor d'água nas superfícies evaporantes e o conteúdo de vapor d'água da atmosfera (LARCHER, 2006).

A deficiência hídrica ao provocar a diminuição da turgescência das células-guarda também promove o fechamento dos estômatos e assim evita a perda excessiva de água pela transpiração (MARENCO; LOPES, 2009).

De modo geral, a perda de água pelo processo de transpiração está atrelada à fotossíntese, visto que, ambos os processos utilizam o estômato como passagem entre o mesófilo da folha e o ambiente, pois para captar CO₂ os estômatos se abrem e a planta assim acaba perdendo água.

Neste sentido, reduções na condutância estomática com o intuito de diminuir a perda de água também podem reduzir a taxa de transpiração, as taxas fotossintéticas e o crescimento. O processo transpiratório de *Mangifera indica* foi claramente influenciado pela disponibilidade de água para a planta (CASTRO NETO et al., 2003).

O funcionamento dos estômatos é importante tanto para a transpiração quanto para a fotossíntese, uma vez que quando abertos, permitem a assimilação de gás carbônico e a transpiração da água e ao se fecharem conservam água diminuindo o risco de desidratação, porém também reduzem a absorção de CO₂ (JONES, 2014). De acordo

com Nicolas et al. (2008) há uma estreita relação entre a abertura estomática e potencial hídrico foliar assim como afirmado por Ludlow e Muchow (1990), observado em Poni et al. (2009) e em Tonello e Teixeira Filho (2013). Em situação de baixa disponibilidade de água no solo as plantas reduzem a perda de água ao reduzir a condutância estomática (COSTA; MARENCO, 2007).

Portanto, por meio da regulação da abertura estomática a planta é capaz de regular as trocas gasosas de acordo com as possibilidades e as necessidades de seu balanço hídrico. Nesse sentido, as plantas podem diminuir o grau de abertura estomática e o tempo de abertura dos estômatos quando o balanço hídrico torna-se desfavorável, diminuindo assim sua perda de água (LARCHER, 2006).

A manutenção do turgor nas células vegetais permite a continuidade dos processos de crescimento, expansão, divisão celular e a fotossíntese e para isso as plantas devem conservar o movimento da água do solo para a folha, o que é possível à pronta resposta estomática às alterações ambientais (RAVEN, 2002).

Enquanto a baixa concentração de CO₂ e a alta irradiância estimulam diretamente a abertura dos estômatos a baixa umidade e a transpiração excessiva causam diminuição no potencial hídrico foliar, o que pode levar ao fechamento dos estômatos e uma redução na condutância estomática afeta uma série de interações planta-ambiente (MARENCO et al., 2006).

Almeida e Soares (2003) relataram que clones de *Eucalyptus grandis* exerceram controle estomático eficiente em condições de baixa disponibilidade de água no solo, em uma microbacia no estado de Espírito Santo/Brasil. Lima et al. (2003) também verificaram diferentes respostas estomáticas entre espécies de *Eucalyptus* sp. em função da disponibilidade hídrica e condições ambientais.

A fotossíntese (A), um processo de conversão de matéria inorgânica em matéria orgânica utilizando a energia fornecida pelo ambiente, é de fundamental importância para todos os vegetais, pois é através dela que as plantas conseguem obter a energia que precisam para seus processos vitais e reprodutivos. No entanto, a capacidade fotossintética é uma característica intrínseca de cada espécie vegetal, sendo que as trocas gasosas mudam durante o ciclo de desenvolvimento do indivíduo e dependem do curso anual e até mesmo do curso diário das flutuações ambientais (luz, temperatura, umidade) (LARCHER, 2006).

Os poros estomáticos presentes na superfície foliar, por meio de sua capacidade de abertura e fechamento, permitem a troca de vapor de água entre a planta e a

atmosfera, proporcionando assim a captura de CO₂ e para que o processo seja cada vez mais eficiente, as plantas têm mecanismos de fotoreposta, como o movimento dos cloroplastos nas células em respostas à variação da luz, buscando um melhor posicionamento e controle estomático para que ocorra uma melhor absorção da matéria inorgânica ou redução na perda de água (KAWAI et al., 2003; VAVASSEUR; RAGHAVENDRA, 2005).

As células-guarda dos estômatos apresentam uma sensibilidade muito refinada para uma infinidade de sinais ambientais e endógenos, os quais incluem temperatura, umidade, quantidade de água na planta, CO₂ e principalmente a luz. Por isso há um fino controle sobre a abertura estomática para que não ocorra perda excessiva de água pela planta ou que ela fique privada de CO₂, fatores esses que prejudicariam a sua capacidade fotossintética (ASSMANN; SHIMAZAKI, 1999).

O padrão de trocas gasosas no decorrer do dia depende das condições internas e externas da planta. Nos períodos do dia em que a temperatura é mais alta devido a forte radiação e a alta capacidade evaporativa do ar, o calor acumulado sobre a folha exposta à luz solar plena é muito alto, devendo ser dissipado. Nestas condições os estômatos tendem a fechar, a concentração interna de CO₂ a aumentar e a eficiência fotoquímica do fotossistema II a diminuir, assim como o potencial hídrico da folha também tende a diminuir. A depressão da fotossíntese pode ser resultado da interação de muitos fatores estressantes, dentre eles, a forte radiação, o balanço hídrico negativo e o estresse térmico (OLIVEIRA, 2007).

O estresse, um desvio significativo nas condições ótimas para a vida, pode induzir mudanças e respostas em todos os níveis funcionais do organismo e durante todas as fases de desenvolvimento da planta ela pode passar por inúmeras situações de estresse, como por exemplo, o déficit hídrico ou nutricional e até mesmo a irradiância excessiva, que frequentemente está associada a altas temperaturas e alta demanda atmosférica por vapor de água (LARCHER, 2004). Deste modo a manutenção da integridade do aparelho fotossintético durante o estresse é significativa como característica de resistência, uma vez que permite recuperação da fotossíntese após o estresse (LIU; DICKMANN, 1993). Santos et al. (2013) observaram um mecanismo eficiente de proteção em *Jatropha curcas*, o que permitiu com que essa espécie sobrevivesse em condições de seca.

A disponibilidade de água é uma das principais limitações para a fotossíntese, porque a deficiência da água no solo resulta na redução gradual da fotossíntese por uma

maior resistência a fixação de CO₂ devido ao fechamento dos estômatos (NEPSTAD et al., 2002; MENDES, 2009). Diversos autores como Allen e Percy (2000), Sendall et al. (2009), Tonello e Teixeira Filho (2012), Cunha et al. (2013) obtiveram resultados indicativos de que o déficit hídrico elevado influenciava a queda das taxas fotossintéticas.

A eficiência do uso da água (EUA) representa a capacidade que a vegetação possui em assimilar carbono enquanto limita as perdas de água através dos estômatos, podendo ser entendida como as unidades de carbono fixado por unidade de água transpirada, tendo dessa forma relação direta com a fotossíntese e a transpiração (LAMAUD et al., 1996; REICHARDT; TIMM, 2004). A EUA, portanto, é calculada por meio de uma razão entre os valores de fotossíntese e transpiração: $EUA = A/E$ (onde A = fotossíntese, $\mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, E = transpiração, $\text{mmol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$).

A necessidade de água por unidade de massa seca produzida difere entre as distintas espécies vegetais e até clones de uma mesma espécie podem mostrar diferentes padrões de crescimento para a mesma quantidade de água disponível (FISHER; BINKLEY, 2000).

O uso eficiente da água pelas plantas, uma vez que está relacionado com E, A e Gs também está atrelado às condições atmosféricas (umidade e temperatura do ar), estado nutricional das plantas, funcionamento dos estômatos e a disponibilidade de água, sendo também influenciado pela natureza genética e estágio de desenvolvimento da planta. Alguns mecanismos de economia de água envolvem a presença de tecido foliar coriáceo espesso, alinhamento vertical das folhas, rápido fechamento dos estômatos e baixas taxas de transpiração (SILVA et al., 2004; McCARTHY et al., 2011).

A EUA já é bastante estudada na agricultura, uma vez que a irrigação é uma atividade de grande consumo de água e indispensável para as culturas. Como a sua escassez vem sendo um fator cada vez mais preocupante, mecanismos que favorecem o aumento da eficiência do uso da água, sem que a produtividade das culturas seja afetada, têm sido bastante empregados para que a produção seja resguardada. Nesse sentido, o conhecimento da necessidade hídrica das culturas associado a manejos que viabilizem uma produção sustentável de alimentos tem sido uma constante preocupação pelos vários segmentos da sociedade envolvidos no processo de produção (SOUZA et al., 2011; CARVALHO et al., 2011; PAULINO et al., 2011).

Entretanto, essa preocupação não tem ficado restrita à agricultura como também tem sido discutida na área florestal, porquanto a disponibilidade de água tem grande influência no desenvolvimento e produção das espécies florestais (SILVA et al., 2004; SCALON et al., 2011; TONELLO; TEIXEIRA FILHO, 2012; CAMPELO et al., 2015; AFZAL et al., 2018).

Em um estudo realizado em Noorpur Thal, uma região árida, a comparação da EUA entre *Eucalyptus camaldulensis* (uma espécie introduzida) e *Tamarix aphylla* (espécie nativa) revelou que *E. camaldulensis* apresentou uma taxa de EUA 28% maior quando comparada com *T. aphylla*. A partir desses resultados os autores observaram que as plantações de eucalipto conseguiram se adaptar melhor àquelas condições climáticas de seca e produzir mais biomassa por unidade de água transpirada quando comparada à outra espécie (AFZAL et al., 2018).

Com as mudanças climáticas e o aumento da preocupação com a escassez hídrica se torna cada vez mais importante o estudo da EUA para as espécies florestais. A adaptação das espécies aos efeitos do clima pode ajudar tanto no manejo da água em condições de diferente umidade; quanto na seleção de melhores espécies de acordo com as condições climáticas locais (OLBRICH et al. 1993; SILVA et al., 2004).

O mecanismo de abertura e fechamento dos estômatos é dependente das características genéticas de cada espécie, mas também dos fatores ambientais, como luz, temperatura, umidade do ar e do solo (JARVIS, 1980; LANDSBERG, 2003).

A disponibilidade de água no solo regula a abertura estomática, a radiação solar disponibiliza energia para os processos de fotossíntese e transpiração e a temperatura e umidade do ar influenciam o déficit de pressão de vapor entre a cavidade estomatal e a atmosfera.

Fatores ambientais

O potencial hídrico (Ψ) representa o estado energético da água e indica, dessa forma, a sua energia livre, podendo ser utilizado para determinar o estado hídrico tanto do vegetal (células, tecidos, órgãos) quanto do solo. O potencial hídrico da planta, um dos fatores mais importantes que afetam o funcionamento dos estômatos, pode variar amplamente de acordo com a espécie, época do ano e horário do dia, enquanto que o do solo sofre influência de suas características físicas e químicas, além dos fatores ambientais (MARENCO; LOPES, 2009).

Dessa forma, o potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}) é um excelente parâmetro para indicar a condição hídrica da planta, podendo refletir o potencial de água no solo, uma vez que tanto a planta como a rizosfera, permanecem em equilíbrio durante a noite (DAVIS; MOONEY, 1986; FERREIRA et al., 2012).

O movimento da água no contínuo sistema Solo-Planta-Atmosfera (SPA) se dá por uma diferença de potencial, sempre no sentido do sistema com maior potencial hídrico para o de menor potencial, por isso a necessidade de existência de um gradiente de potencial ($\Delta\Psi$) para que a água se movimente. Vários fatores produzem gradiente de potencial hídrico no sistema SPA, sendo os mais importantes a concentração de solutos, temperatura e pressão (MARENCO; LOPES, 2009).

O déficit de pressão hídrica do ar é a força motora para a transpiração que por sua vez é a força motriz para a ascensão da água através da planta, sendo que para isso ocorrer é fundamental o gradiente de potencial hídrico (BARNARD; RYAN, 2003 e MARENCO; LOPES, 2009). No entanto, em decorrência das baixas taxas de transpiração apresentadas pelas plantas durante a noite o Ψ_{pd} da planta pode manter uma relação de equilíbrio com o potencial hídrico do substrato nesse período (CHAVES et al., 2004).

Como já visto os estômatos se abrem para captar CO_2 e então pela diferença de potencial entre o vegetal e a atmosfera a planta acaba perdendo água e, ao perder água, a diferença entre o potencial da planta e do solo aumenta, ocorrendo a entrada de água e a formação de um ciclo. Como resultado, a disponibilidade de água para a planta vai diminuindo à medida que diminui o potencial hídrico do solo (MARENCO; LOPES, 2009).

Uma vez que o mecanismo de abertura e fechamento estomático baseia-se no grau de turgescência das células-guarda, em folhas com estresse hídrico leve os estômatos tendem a permanecer abertos, enquanto que um déficit hídrico mais severo causará o seu fechamento, para que possa ser mantido um potencial de água da folha acima de um valor crítico (MARENCO; LOPES, 2009).

Corroborando essas informações, Larcher (2003) afirmou que à medida que a disponibilidade de água no solo diminui, a taxa de transpiração decresce, como resultado do fechamento dos estômatos, sendo este um dos importantes mecanismos de defesa que as plantas apresentam contra as perdas exageradas de água, evitando assim a queda do potencial hídrico a um nível crítico e até mesmo a eventual morte por dessecação (BARLOW, 1983). O nível mínimo que o potencial hídrico pode atingir

durante os horários de transpiração intensa depende tanto dos fatores genéticos como dos fatores ambientais (COSTA; MARENCO, 2007).

Em espécies arbóreas a transpiração pode ocorrer, por algum período, em taxas superiores às taxas de absorção de água pelas raízes, uma vez que elas podem usar a água armazenada em outras partes da planta, sendo que o mesmo não ocorre para plantas anuais, por exemplo (MARENCO; LOPES, 2009).

O efeito do estresse hídrico sobre o vegetal é muito variado e depende principalmente da intensidade a que a planta está submetida. Valores de potencial da água na folha têm-se apresentado como importante instrumento para quantificação do estresse hídrico a que os vegetais são submetidos. Mudanças de *Myracrodon urundeuva* ao serem submetidas a uma situação de estresse hídrico, 14 dias sem irrigação, apresentaram redução da condutância estomática (QUEIROZ et al., 2002).

O potencial de água no qual a fotossíntese torna-se nula depende das características adaptativas da espécie, do tempo de exposição, da severidade do déficit de água, do estágio de desenvolvimento da planta e da capacidade de aclimação ao estresse (CALBO; MORAES, 2000).

A redução da disponibilidade hídrica promoveu diminuições significativas nas taxas de transpiração, fotossíntese e condutância estomática como observado em *Mauritia vinifera* (CALBO; MORAES, 1997), *Coffea canephora* (PINHEIRO et al., 2005) *Eragrostis curvula* (COLOM; VAZZANA, 2001) e *Minuartia guianensis* (LIBERATO et al., 2006).

A disponibilidade de radiação solar também é um dos fatores que mais limitam o crescimento e o desenvolvimento das plantas. Toda energia necessária para a realização da fotossíntese, processo que transforma o CO₂ atmosférico em energia metabólica, é proveniente da radiação solar (TAIZ; ZIEGER, 2004). No entanto, devido à sensibilidade seletiva dos cloroplastos somente uma fração é utilizada pelas plantas, denominada de radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf), a qual é considerada o fluxo de fótons na faixa de 400 a 700 nm do espectro solar (McCREE, 1972).

A radiação solar é um importante fator climático também a ser considerado no processo de perda de água pela planta, pois proporciona energia para a vaporização e remoção de vapor de água, sendo que a quantidade potencial de energia que alcança a superfície varia em função do local (latitude, topografia), distribuição da planta, época do ano e período do dia (MEDEIROS, 2002). A radiação solar também influencia o mecanismo estomático, sendo as folhas as estruturas vegetais que mais respondem

anatomicamente às variações de luminosidade, podendo estas interferir no incremento da planta devido a diferenças nas taxas de fotossíntese.

Os estômatos, na maioria das plantas (C3 e C4), abrem-se ao amanhecer e gradativamente vão se fechando ao pôr-do-sol, diminuindo consideravelmente a transpiração estomática no final da tarde, até valores muito baixos à noite quando finalmente há o fechamento total, no entanto radiação solar excessiva associada a altas temperaturas também pode provocar o fechamento parcial dos estômatos, onde a condutância estomática diminui a ponto de evitar que o potencial hídrico da folha desça abaixo de níveis considerados críticos para a estabilidade do sistema de transporte de água (OREN et al., 1999; MARENCO; LOPES, 2009).

Essa dinâmica de abertura e fechamento estomático permite então a entrada de CO₂ durante o período diurno e influencia a ciclicidade da transpiração. A abertura total dos estômatos é um processo relativamente vagaroso que demora alguns segundos, todavia o fechamento tende a ser mais rápido, em resposta às alterações ambientais (MARENCO; LOPES, 2009).

O déficit de pressão de vapor (DPV) é obtido por meio da diferença entre a pressão de vapor saturado e a atual, ou seja, o quanto de vapor é necessário para saturar determinado volume de ar, sendo assim um indicativo da demanda evaporativa do ar (MEDEIROS, 2002). Por isso a temperatura do ar também é um importante fator a ser considerado, por ser um elemento climático indicativo da energia no sistema estudado, já que a radiação absorvida pela atmosfera aumenta a temperatura do ar e dessa forma ela interfere nas condições ambientais, interagindo com outras variáveis de importância para o processo de transpiração (MEDEIROS, 2002).

Esse fator ambiental exerce influência sobre a quantidade de água perdida pela planta visto que, conforme aumentam os valores de DPV há uma tendência de também aumentar a transpiração, pois quanto maior o DPV mais água será subtraída da célula, diminuindo assim o valor do potencial hídrico do sistema celular (LARCHER, 2006).

Dessa forma a transpiração das plantas tende a aumentar quando o gradiente de pressão de vapor entre a folha e ar atmosférico se eleva. No entanto, os estômatos exercem o controle das trocas gasosas para que as plantas possam evitar uma perda excessiva de água em condições de alta demanda evaporativa da atmosfera, por isso o controle da condutância estomática em função do DPV do ar é particularmente importante (GUEHL; AUSSÉNAC, 1987; MIELKE, 1997; FERREIRA et al., 1999).

Portanto, para satisfazer as demandas contraditórias de maximizar a absorção de CO₂ enquanto limitam a perda de água, as plantas desenvolveram adaptações para controlar a perda de água das folhas e repor a água perdida para a atmosfera (TAIZ; ZEIGER, 2004).

Ecofisiologia e mudanças climáticas

Atualmente as mudanças globais podem ser consideradas a principal ameaça para todo o sistema terrestre e, conseqüentemente, ao funcionamento da vegetação, principalmente quanto aos eventos extremos climáticos, tais como ondas de calor, precipitação extrema e inundações costeiras (IPCC, 2018). Dessa forma, é evidente que as plantas modifiquem seus processos fisiológicos e ecológicos a fim de se adaptarem e sobreviverem aos novos cenários ambientais impostos pelas mudanças globais (FOLEY et al., 2003; BONAN, 2008; BERRY et al., 2010; GRANDIS, 2010, COATES et al., 2011).

Willians et al. (2013) discutem que, à medida que o clima se altera, a seca pode reduzir a produtividade e a sobrevivência das árvores em muitos ecossistemas florestais; no entanto, a influência relativa de parâmetros climáticos específicos no declínio florestal ainda é pouco compreendida.

O aumento da concentração de CO₂ promove um aumento da temperatura do ar devido ao efeito estufa e essa maior concentração de gases do efeito estufa intensifica a radiação emitida da atmosfera em direção à superfície terrestre (contra-radiação de onda longa), o que altera o balanço de energia e aumenta a temperatura junto à superfície e aumentos na temperatura atmosférica são suscetíveis de alterar os padrões de circulação de ar global e o ciclo hidrológico, que conseqüentemente pode influenciar os regimes de precipitação (WULLSCHLEGER; HANSON, 2006; MASLIN; AUSTIN, 2012; IPCC, 2018).

A falta de água, ao reduzir a abertura dos estômatos, pode limitar a captura de CO₂ e, por conseguinte a fotossíntese, por isso o melhor conhecimento das respostas das plantas e dos ecossistemas às mudanças de precipitação é fundamental para a compressão dos mecanismos de sobrevivência das espécies vegetais (BENTO, 2011; ZEPPEL et al., 2014).

Neste sentido, indicadores fisiológicos, como a eficiência no uso da água, podem auxiliar, sobretudo, para uma seleção de espécies mais apropriadas, seja para a finalidade de plantios florestais ou ainda, monitorar ambientes naturais (SANTOS

JÚNIOR et al., 2006; SILVA et al., 2008; FORRESTER, 2015; YANG et al., 2016). Estes parâmetros têm sido apontados como importantes indicadores da capacidade das espécies de se estabelecerem sobre ambientes com limitação de recursos hídricos (NOGUEIRA et al., 2004; CERNUSAK et al., 2007).

A mudança climática ligada ao aquecimento é talvez o elemento mais significativo nas mudanças globais, sendo que o aquecimento climático pode influenciar a fotossíntese através de efeitos térmicos e ao alterar a umidade do solo. Em um experimento de aquecimento durante um período de três anos com 11 espécies de árvores temperadas e boreais juvenis, um aumento de 3,4°C na temperatura aumentou a fotossíntese e a condutância foliar, quando submetidas a elevado potencial hídrico. No entanto, para todas as espécies a condutância estomática das folhas e a fotossíntese diminuíram durante períodos de seca, o que aconteceu mais acentuadamente em plantas aquecidas do que em plantas à temperatura ambiente. Assim, a baixa umidade do solo pode reduzir, ou mesmo reverter, os benefícios potenciais do aquecimento climático na fotossíntese, tanto durante a seca como em períodos moderadamente secos (REICH et al., 2018).

Na atmosfera a concentração de CO₂ vem aumentando desde o início da era industrial, em meados do século XVIII devido ao crescimento das grandes cidades e de indústrias que fez aumentar a queima de combustíveis fósseis (carvão mineral, petróleo e gás natural). Com base nessas indicações de aumento na concentração de CO₂ na atmosfera terrestre, e considerando que a queima de combustíveis fósseis é uma característica do atual modelo de sociedade, não se espera que as emissões de gases de efeito estufa diminuam significativamente nos próximos anos, pelo contrário, espera-se que a concentração do CO₂ atmosférico continue aumentando (STRECK, 2005; O'NEILL; SCHWEIZER, 2011; NOAA, 2013; IPCC, 2018).

Com a elevação da concentração desse gás na atmosfera a taxa de crescimento das plantas tenderia a ser maior favorecendo a produção de biomassa vegetal uma vez que o CO₂ é o substrato primário para a fotossíntese. Desta forma, o aumento da concentração de CO₂ poderia estimular a taxa de fotossíntese e aumentar a produtividade dos sistemas agrícolas e naturais (GRIFFIN; SEEMANN, 1996; KRISHNAN et al., 2007), tornando-os capazes de incorporar mais carbono, ou, ao menos, compensar os efeitos deletérios de temperaturas mais altas e secas mais frequentes e intensas (LLOYD; FARQUHAR, 2008).

Nas últimas décadas o efeito do aumento da concentração de CO₂ na fisiologia das plantas tem sido estudado com mais atenção e como essa tendência de aumento na fotossíntese com o aumento do CO₂ pode variar de acordo com a espécie estudos mais individualizados são importantes de serem realizados (BENTO, 2011).

Vários pesquisadores já argumentaram que o aumento da temperatura e uma proporção maior de CO₂ na atmosfera tem potencial para aumentar a atividade fotossintética beneficiando o desenvolvimento das plantas, embora a maioria desses estudos considerar apenas os estágios iniciais de crescimento e desenvolvimento das espécies estudadas (AIDAR et al., 2002; REDDY et al., 2005).

No setor agrícola alguns estudos indicam que o aumento de CO₂ provocou aumento na produção de biomassa em alguns vegetais (STRECK, 2005; FLEISHER et al., 2008; MANDERSCHEID et al., 2010; GABRIEL et al., 2014; SILVA et al., 2015a; ARAÚJO et al., 2015), no entanto muito ainda precisa ser estudado, inclusive as espécies florestais, uma vez que os fatores climáticos também interagem diretamente sobre elas (GABRIEL et al., 2013). Algumas espécies florestais responderam positivamente ao CO₂ elevado (ARENQUE et al. 2014, OLIVEIRA; MARENCO, 2019), no entanto, pouco ainda se sabe sobre o efeito da alta concentração de CO₂ na assimilação de carbono de espécies de árvores de dossel da floresta e a dinâmica das espécies arbóreas diante de mudanças bruscas no regime de luz durante o seu desenvolvimento (BENTO, 2011).

Por outro lado, também existe a possibilidade de uma redução na fotossíntese com aumento de CO₂, frequentemente denominado como aclimatação fotossintética. O aumento da taxa fotossintética em função da maior concentração de CO₂ na atmosfera é um efeito direto na atividade fisiológica das plantas em resposta ao ambiente, entretanto, o incremento da fotossíntese pode não ser permanente nem constante ao longo do tempo, ou seja, a intensidade da resposta das plantas é variável em função da espécie e da concentração de CO₂ em função de uma série de ajustes bioquímicos e/ou metabólicos dos processos fisiológicos, em decorrência dessa exposição, como por exemplo, a disponibilidade de nutrientes (YANG et al., 2006; HYVOËNEN et al., 2007; CALIMAN et al., 2009, KIM et al., 2011, ARENQUE et al., 2014, WALTER et al., 2015).

Em um estudo com *Ricinus communis*, uma alta concentração de CO₂ (800 µmol.mol.L⁻¹) reduziu tanto a fotossíntese como a transpiração, a condutância estomática e os pigmentos fotossintéticos. O aumento da concentração de CO₂

atmosférico e a elevação da temperatura afetou negativamente a fisiologia da mamoneira, a qual apresentou redução da taxa de fotossíntese líquida, transpiração e condutância estomática (SILVA et al., 2015b).

As mudanças climáticas também podem influenciar a transpiração. Uma maior concentração de CO₂ atmosférico causa redução na condutância estomática e a menor abertura estomática reduz as perdas de água por transpiração através dos estômatos, mas não compromete a concentração de CO₂ no interior da folha (SHIMONO et al., 2010). Frank et al. (2015) estudaram a relação do aumento de carbono na atmosfera e eficiência do uso da água em florestas europeias e questionaram mudanças no ciclo hidrológico, como reduções na transpiração e na umidade do ar, supostamente resultantes das respostas das plantas às emissões antrópicas.

Portanto, mudanças nas condições ambientais podem impor impactos na estrutura e funcionamento de ecossistemas florestais, como por exemplo, na assimilação de carbono, transpiração da água, composição e distribuição das espécies de plantas, uma vez que as variáveis ecofisiológicas estão diretamente relacionadas às condições ambientais (NEPSTAD et al., 2002; BRESHEARS et al., 2005; BRANDO et al., 2006; MCDOWELL et al., 2008; MISSON et al., 2011; MACKAY et al., 2012; ZEPPEL et al., 2014).

Dessa forma, uma vez que o desenvolvimento de uma planta pode ser diretamente afetado quando a capacidade fotossintética é limitada por fatores ambientais um melhor entendimento das respostas das plantas às condições ambientais em que se encontram é fundamental para se conhecer o comportamento fisiológico de cada espécie.

1.3 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AFZAL, S. et al. Comparative study on water use efficiency between introduced species (*Eucalyptus camaldulensis*) and indigenous species (*Tamarix aphylla*) on marginal sandy lands of Noorpur Thal. **Pak. J. Agri. Sci.**, v. 55, n. 1, p. 127-135, 2018.

AIDAR, M.P.M. et al. Effect of Atmospheric CO₂ Enrichment on The Establishment of Seedlings of Jatobá, *Hymenaea courbaril* L. (Leguminosae, Caesalpinioideae). **Biota Neotropica**, v. 2, n. 1, p. 1-10, 2002.

- ALLEN, M.T.; PEARCY, R.W. Stomatal behavior and photosynthetic performance under dynamic light regimes in a seasonally dry tropical rain forest. **Oecologia**, v. 122, p. 470-478, 2000.
- ALMEIDA, A.C.; SOARES, J.V. Comparação entre uso de água em plantações de *Eucalyptus grandis* e floresta ombrófila densa (Mata Atlântica) na costa leste do Brasil. **Revista Árvore**, v. 27, n. 2, p. 159-170, 2003.
- ARENQUE, B.C. et al. Responses of *Senna reticulata*, a legume tree from the Amazonian floodplains, to elevated atmospheric CO₂ concentration and waterlogging. **Trees**, v. 28, p. 1021–1034, 2014.
- ASSMANN, S.M.; SHYMAZAKI, K. The multisensory guard cell. Stomatal responses to blue light and abscisic acid. **Plant Physiology**, v. 119, p. 809-815, 1999.
- BARBOSA, J.P.R.A.D. et al. Plant physiological ecology and the global changes. **Ciênc. agrotec.**, v. 36, n. 3, p. 253-269, 2012.
- BARLOW, E.W.R. **Water relations of the mature leaf**. In: DALE, J. E.; MILTHORPE, F. L. (Eds.). *The growth and functioning of leaves*, p. 315- 345, 1983.
- BARNARD, H.R.; RYAN, M.G. A test of the hydraulic limitation hypothesis in fast-growing *Eucalyptus saligna*. **Plant, Cell and Environment**, v. 26, p. 1235-1245, 2003.
- BENTO, M. **Assimilação de carbono, eficiência no uso da água, condutâncias estomática e do mesófilo, transporte de elétrons em árvores de dossel de *Dinizia excelsa* Ducke (Fabaceae, Mimosoideae)**. 2011. 46 f. Dissertação (Mestrado em Ciências de Florestas Tropicais), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Manaus, Amazonas, 2011.
- BERNARDO, S; SOARES, A. A.; MANTOVANI, E. C. **Manual de Irrigação**. 8a ed atualizada e ampliada. Viçosa: UFV, Imprensa Universitária. 2006. 613 p.
- BERRY, J.A.; BEERLING, D.J.; FRANKS, P.J. Stomata: key players in the earth system, past and present. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 13, n. 3, p. 233-240, 2010.
- BONAN, G. Forests and climate change: forcing, feedbacks, and the climate benefits of forests. **Science**, v. 320, p. 1444–1449, 2008.
- BRANDO, P. et al. Effects of partial throughfall exclusion on the phenology of *Coussarea racemosa* (Rubiaceae) in an east-central Amazon rainforest. **Oecologia**, v. 150, p. 181–189, 2006.

- BRESHEARS, D.D. et al. Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought. **P Natl Acad Sci USA**, v. 102, p. 15144–8, 2005.
- CALBO, M.E.R.; MORAES, J.A.P.V. Fotossíntese, condutância estomática, transpiração e ajustamento osmótico de plantas de buriti submetidas a estresse hídrico. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 9, p. 117-123, 1997.
- CALBO, M.E.R.; MORAES, J.A.P.V. Efeitos da deficiência de água em plantas de *Euterpe oleracea* (açai). **Revta brasil. Bot.**, v. 23, n. 3, p. 225-230, 2000.
- CALIMAN, F.R.B. et al. Enriquecimento intermitente de CO₂ e análise do acúmulo de massa seca e da partição de fotoassimilados em tomateiro. **Acta Agronômica**, v. 58, n. 3, p.133-139, 2009.
- CAMARGO. A.P.; CAMARGO, M.B.P. Uma revisão Analítica da evapotranspiração potencial. **Bragantia**, v. 59, n. 2, p. 125-137, 2000.
- CAMPELO, D.H. et al. Trocas gasosas e eficiência do fotossistema II em plantas adultas de seis espécies florestais em função do suprimento de água no solo. **Revista Árvore**, v. 39, n. 5, p. 973-983, 2015.
- CARON, B.O. et al. Relações fisiológicas em mudas de pata-de-vaca (*Bauhinia forficata* Link). **Rev. Bras. Pl. Med.**, v. 16, n. 2, p. 196-201, 2014.
- CARVALHO, L.G. et al. Evapotranspiração de referência: uma abordagem atual de diferentes métodos de estimativa. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 41, n. 3, p. 456-465, 2011.
- CASCARDO, J.C.M.; OLIVEIRA, L.E.M.; SOARES, A.M. Disponibilidade de água e doses de gesso agrícola nas relações hídricas da seringueira. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 5, p.3 1-34, 1993.
- CASTRO NETO, M.T. Efeito do déficit hídrico na transpiração e resistência estomática da Mangueira. **Rev. Bras. Frutic.**, v. 25, n. 1, p. 93-95, 2003.
- CERNUSAK, L A et al. Large variation in whole-plant water-use efficiency among tropical tree species. **New Phytologist**, v. 173, p. 294–305, 2007.
- CHAVES, J.H. et al. Seleção precoce de clones de eucalipto para ambientes com disponibilidade diferenciada de água no solo: relações hídricas de plantas em tubetes. **Revista Árvore**, v. 28, n. 3, p. 333- 341, 2004.
- COATES, J.C.; MOODY, L.A.; SAIDI, Y. Plants and the earth system – past events and future challenges. **New Phytologist**, v. 189, n. 2, p. 370–373, 2011.

COLOM, M.R.; VAZZANA, C. Drought stress effects on three cultivars of *Eragrostis curvula*: photosynthesis and water relations. **Plant Growth Regulation**, v. 34, p. 195-202, 2001.

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

CUNHA, R.L.M. et al. Physiological assessment in young Brazilian and African mahogany plants during the dry and rainy seasons in northeastern Para state, Brazil. **Revista Ciências Agrárias**, v. 56, n. 3, p. 255-260, 2013.

DAVIDSON, E.A et al. The Amazon basin in transition. **Nature**, v. 481, p. 321-328, 2012.

DAVIS, S.D.; MOONEY, H.A. Water use patterns of four co-occurring chaparral shrubs. **Oecologia**, v. 70, n. 2, p. 172-177, 1986.

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

FISHER, R.F.; BINKLEY, D. **Ecology and Management of Forest Soils**, 3rd Ed. John Wiley publisher, New York. USA. p.489-490, 2000.

FOLEY, J. A. et al. Green surprise? How terrestrial ecosystems could affect earth's climate. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 1, n. 1, p. 38-44, 2003.

FORRESTER, D.I. Transpiration and water-use efficiency in mixed-species forests versus monocultures: effects of tree size, stand density and season. **Tree Physiology**, v. 35, p. 289-304, 2015.

FRANK, D.C. et al. Water-use efficiency and transpiration across European forests during the Anthropocene. **Nature Climate Change**, v. 5, p. 579–583, 2015.

GABRIEL, L.F. et al. Mudança climática e seus efeitos na cultura da mandioca. **R. Bras. Eng. Agríc. Ambiental**, v. 18, n. 1, p. 90-98, 2014.

GUEHL, J.; AUSSÉNAC, G. Photosynthesis decrease and stomatal control of gas exchange in *Abies alba* Mill. in response to vapour pressure difference. **Plant Physiology**, v. 83, p. 316-322, 1987.

GRIFFIN, K.L.; SEEMANN, J. Plants, CO₂ and photosynthesis in the 21st century. **Chemistry and Biology**, v. 3, p. 245-254, 1996.

IPCC - **Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas**. Disponível em: <https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2019/07/SPM-Portuguese-version.pdf>. Acesso em: 20 fev. 2020.

JAIMEZ, R.E. et al. Seasonal variations in leaf gas exchange of plata in cv. 'Harton' (*Musa* AAB) under different soil water conditions in a humid tropical region. **Scientia Horticulturae**, v. 104, n. 1, p. 79-89, 2005.

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

JONES, H.G. **Plants and microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology**. 3.ed. United Kingdom: Cambridge University Press, 2014. 423 p.

KAWAI, H. et al. Responses of ferns to red light are mediate by an unconventional photoreceptor. **Nature**, v. 421, p. 287-290, 2003.

KIM, H.Y. et al. Dry matter and nitrogen accumulation and partitioning in rice (*Oryza sativa* L.) exposed to experimental warming with elevated CO₂. **Plant Soil**, v. 342. p. 59-71, 2011.

KÖRNER, C. Ecological impacts of atmospheric CO₂ enrichment on terrestrial ecosystems. **Philosophical Transactions of the Royal Society Series A**, v. 361, p. 2023-2041, 2003.

KRATZ, D.; BASSACO, M. V. M.; NOGUEIRA, A. C.; Influence of water stress on germination of *Zeyheria Montana*. **Journal of Biotechnology and Biodiversity**, v. 4, n. 2, p. 140-145, 2013.

KRISHNAN, P. et al. Impact of elevated CO₂ and temperature on rice yield and methods of adaptation as evaluated by crop simulation studies. **Agriculture Ecosystems & Environment**, v. 122, p. 233-242, 2007.

KRUGER, E.L.; VOLIN, J.C. In Reexamining the empirical relation between plant growth and leaf photosynthesis, **Csiro Publishing**, p. 421-429, 2006.

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

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

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

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

LIBERATO, M.A.R. et al. Leaf water potential, gas Exchange and chlorophyll a fluorescence in acariquara seedlings (*Minquartia guianensis* Aubl.) under water stress and recovery. **Brazilian Journal Plant Physiology**, v. 18, n. 2, p. 315-323, 2006.

LIU, C.H.; DICKMANN, D.I.. Responses of two hybrid clones to flooding, drought, and nitrogen availability. Gas exchange and water relations. **Canadian Journal of Botany**, v. 71, p. 927-938, 1993.

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

LLOYD, J.; FARQUHAR G.D. Effects of rising temperatures and [CO₂] on the physiology of tropical forest trees. **Philos. T. Roy. Soc. B**, v. 363, p. 1811-1817, 2008.

LUDLOW, M.M.; MUCHOW, R.C. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments. **Adv. Agron.** v. 43, p. 107-153, 1990.

MacKAY, S.L. et al. The impact of induced drought on transpiration and growth in a temperate pine plantation forest. **Hydrol Process**, v. 26, p. 1779-91, 2012.

MARENCO, R.A.; LOPES, N.F. **Fisiologia vegetal: fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral**. Viçosa: Artmed, 2009. 451 p.

MCCARTHY, H. R.; PATAKI, D.E.; JENERETTE, G.D. Plant water-use efficiency as a metric of urban ecosystem services. **Ecological Applications**. v. 21, n. 8, p. 3115-3127, 2011.

MCCREE, K.J. Action Spectrum, Absorptance and Quantum Yield of Photosynthesis in Crop Plants. **Agricultural Meteorology**, v. 9, p. 191-216, 1972.

McDOWELL, N.G. et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought, why do some plants survive while others succumb to drought? **New phytol**, v. 178, p. 719–739, 2008.

MEDEIROS, A.T. **Estimativa da evapotranspiração de referência a partir da equação de Penman-Monteith, de medidas lisimétricas e de equações empíricas, em Paraipaba, CE.** 2002. 120 f. Tese (Doutorado em Irrigação e Drenagem), Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2002.

MEDLYN, B.E., et al. How do leaf and ecosystem measures of water-use efficiency compare?, **New Phytol.**, v. 216, p. 758–770, 2017.

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

MISSION, L. et al. Phenological responses to extreme droughts in a Mediterranean forest. **Global Change Biol**, v. 17, p. 1036–48, 2011.

NAWAZ, M.F., et al. Carbon sequestration and production of *Eucalyptus camaldulensis* plantations on marginal sandy agricultural lands. **Pak. J. Agri. Sci.**, v. 54, n. 335-342, 2017.

NEPSTAD D.C., et al. The effects of partial throughfall exclusion on canopy processes, aboveground production, and biogeochemistry of an Amazon Forest. **Journal of Geophysical Research**, v. 107, p. 1-18, 2002.

NICOLÁS, E. et al. Environmental and stomatal control of transpiration, canopy conductance and decoupling coefficient in young lemon trees under shading net. **Environmental and Experimental Botany**, v. 63, p. 200-206, 2008.

NOGUEIRA, A. et al. Photosynthesis and water use efficiency in twenty tropical tree species of differing succession status in a Brazilian reforestation. **Photosynthetica**, v. 42, n. 3, p. 351-356, 2004.

OLBRICH, B.W., ROUX, D.LE, POULTER, A.G. Variation in water use efficiency and G13C levels in *Eucalyptus grandis* clones. **Journal of Hydrology**, v. 150, p. 615-633, 1993.

OLIVEIRA, V.C. **Efeito da saturação hídrica do solo na taxa de assimilação de CO₂ e no desenvolvimento de *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae).** 2007. 106f. Dissertação (mestrado em Biologia Vegetal), Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2007.

OLIVEIRA, M.F.; MARENCO, R.A. Photosynthesis and biomass accumulation in *Carapa surinamensis* (Meliaceae) in response to water stress at ambient and elevated CO₂. *Photosynthetica*, v. 57, n. 1, p. 137-146, 2019.

OREN, R. et al. Survey and synthesis of intra and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. **Plant, Cell and Environment**, v. 22, n. 12, p. 1515-1526, 1999.

PAULINO, J. et al. Situação da agricultura irrigada no Brasil de acordo com o Censo Agropecuário 2006. **Irriga**, v. 16, n. 2, p. 163- 167, 2011.

PEZZOPANE, J.E.M. et al. Ecophysiological characterization of some tree species in a secondary seasonal semideciduous forest in the domain of the Atlantic Forest. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v. 10, n. 2, p. 273-281, 2002.

PINHEIRO, H.A. et al. Drought tolerance is associated with rooting depth and stomatal control of water use in clones of *Coffea canephora*. **Annals of Botany**, v. 96, p. 101-108, 2005.

PONI, S. et al. Performance and water- use efficiency (single-leaf vs. whole-canopy) of well-watered and half-stressed split-root Lambrusco grapevines grown in Po Valley (Italy). **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 129, n. 1/3, p. 97-106, 2009.

QUEIROZ, C.G.S. et al. Atividade fotossintética e peroxidação de lipídios de membrana em plantas de aroeira-do-sertão sob estresse hídrico e após reidratação. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 14, n. 1, p. 59-63, 2002.

RAVEN, J. Selection pressures on stomatal evolution. **New Phytologist**, v. 153, p. 371-386, 2002.

REDDY, K.R.; PRASAD, P.V.; KAKANI, V.G. Crop responses to elevated carbon dioxide and interactions with temperature: cotton. **Journal of Crop Improvement**, v. 13, n. 18, p. 157-191, 2005.

REICH, P.B.; OLEKSYN, J.; WRIGHT, I.J. Leaf phosphorus influences the photosynthesis-nitrogen relation: a cross-biome analysis of 314 species. **Oecologia**, v. 160, n. 2, p. 207-212, 2009.

REICH, P.B. et al. Evidence of a general 2/3-power law of scaling leaf nitrogen to phosphorus among major plant groups and biomes. **Proceedings of the of The Royal Society B: Biological Sciences**, v. 277, n. 1683, p. 877-883, 2010.

REICH, P.B. et al. Effects of climate warming on photosynthesis in boreal tree species depend on soil moisture. **Nature**, v. 562, p. 263-267, 2018.

REICHARDT, K.; TIMM L. C.; **Solo, planta e atmosfera: conceitos, processos e aplicações**. Barueri: Manole, 2004. 478 p.

SANTOS JR., U.M.; GONCALVES, J.F. C.; FELDPAUSCH, T.R. Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in Tropical tree species planted in degraded areas in Central Amazonia. **Forest Ecology and Management**, v. 226, n. 1-3, p. 299-309, 2006.

SANTOS, C.M. et al. Seasonal variations of photosynthesis, gas exchange, quantum efficiency of photosystem II and biochemical responses of *Jatropha curcas* L. grown in semi-humid and semi-arid areas subject to water stress. **Industrial Crops and Products**, v. 41, p. 203-213, 2013.

SCALON, S.P.Q. et al. Estresse hídrico no metabolismo e crescimento inicial de mudas de Mutambo (*Guazuma ulmifolia* Lam.). **Ciência Florestal**, v. 21, n. 4, p. 655-662, 2011.

SENDALL, K.M.; VOURLITIS G.L.; LOBO, F.A. Seasonal variation in the maximum rate of leaf gas exchange of canopy and understory tree species in an Amazonian semi-deciduous forest. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 21, p. 65-74, 2009.

SHAO, H.B, LIANG, Z.S.; SHAO, M.A. Investigation on dynamic changes of photosynthetic characteristics of 10 wheat (*Triticum aestivum*) genotypes during two vegetative-growth stages at water deficit. *Colloids Surf. B. Biointerfaces*, v. 43, p. 221-227, 2005.

SHIMONO, H. et al. Effect of panicle removal on photosynthetic acclimation under elevated CO₂ in rice. **Photosynthetica**, v. 48, n. 4, p. 530-536, 2010.

SILVA, W. et al. Índice de consumo e eficiência do uso da água em eucalipto, submetido a diferentes teores de água em convivência com braquiária. **Floresta**, v. 34, n. 3, p. 325-335, 2004.

SILVA, R.C.B. et al. Crescimento inicial de plântulas de melancia submetidas ao aumento da temperatura e concentrações de CO₂. **Magistra**, v. 27, n. 1, p. 33 - 43, 2015a.

SILVA, F.V.F. et al. Photosynthetic pigments and gas exchange in castor bean under conditions of above the optimal temperature and high CO₂. **Acta Scientiarum. Agronomy**, v. 37, n. 3, p. 331-337, 2015b.

SOUZA, C.D. et al. Transpiração de espécies típicas do cerrado medida por Transpirômetro de equilíbrio e porômetro. **Cerne**, v. 17, n. 4, p. 509-515, 2011.

SOUZA, A.P. et al. Evapotranspiração e eficiência do uso da água no primeiro ciclo produtivo da figueira 'Roxo de Valinhos' submetida a cobertura morta. **Biosci. J.**, v. 30, n. 4, p. 1127-1138, 2014.

SUTTLE, K.B.; THOMSEN, M.A.; POWER, M.E. Species interactions reverse grassland responses to changing climate. **Science**, v. 315, n. 5872, p. 640–642, 2007.

STRECK, N. A. Climate change and agroecosystems: the effect of elevated CO₂ and temperature on crop growth, development, and yield. **Ciência Rural**, v. 35, p. 730-740, 2005.

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

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4.ed. Porto Alegre: Artmed, 2009. 820 p

TAIZ, L. et al. A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. Porto Alegre: Artmed, 6^a. ed, 2017. 888 p.

TATAGIBA, S.D. et al. Comportamento fisiológico de dois clones de *Eucalyptus* na época seca e chuvosa. **Cerne**, v. 13, n. 2, p.149-159, 2007.

TONELLO, K.C. **Comportamento ecofisiológico de clones de *Eucalyptus***. 2010. 161 f. Tese (doutorado em Engenharia Agrícola), Faculdade de Engenharia Agrícola, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2010.

TONELLO, K.C.; TEIXEIRA FILHO, J. Ecofisiologia de três espécies arbóreas nativas da Mata Atlântica do Brasil em diferentes regimes de água. **Irriga**, v. 17, n. 1, p. 85-101, 2012.

TONELLO, K.C.; TEIXEIRA FILHO, J. Ecophysiological behavior of *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla*, Igaratá, SP - Brazil. **Irriga**, v. 18, p. 113-125, 2013.

VALIPOUR, M.; SEFIDKOUHI, M.A.G; RAEINI, M.. Selecting the best model to estimate potential evapotranspiration with respect to climate change and magnitudes of extreme events. **Agr. Water Manage.**, v. 180, p. 50-60, 2017.

VAVASSEUR, A.; RAGHAVENDRA, A. S. Guard cell metabolism and CO₂ sensing. **New Phytologist**, v. 165, n. 3, p. 665-682, 2005.

WALTER, L.C.; ROSA, H.T.; STRECK, N.A. Mecanismos de aclimação das plantas à elevada concentração de CO₂. **Ciência Rural**, v. 45, n.9 , p. 1564-1571, 2015.

WILLIAMS, A.P. et al. Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. **Nature Climate Change**, v. 3, p. 292–297, 2013.

WINSLOW, J.C.; HUNT JR., E.R.; PIPER, S.C. The influence of seasonal water availability on global C3 versus C4 grassland biomass and its implications for climate change research. **Ecological Modelling**, v. 163, n. 1–2, p. 153-173, 2003.

WRIGHT, S J. et al. Potassium, phosphorus, or nitrogen limit root allocation, tree growth, or litter production in a lowland tropical forest. **Ecology**, v. 92, n. 8, p. 1616-1625, 2011.

WULLSCHLEGER, S.D.; HANSON, P.J. Sensitivity of canopy transpiration to altered precipitation in an upland oak forest, Evidence from a long-term field manipulation study. **Global Change Biol**, v. 12, p. 97–109, 2006.

YANG, L. et al. Seasonal changes in the effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on dry matter production and distribution of rice (*Oryza sativa* L.). **Field Crops Research**, v. 98, p. 12-19, 2006.

ZHAI, D.L., CANNON, C.H.; SLIK, J.W.F. Eucalyptus fibers; Beating, hydrogen bond crystal structure. Recycled cellulose, spectroscopy (FTIR). **J. Environ. Manage.**, v. 96, p. 64-73, 2012.

ZEPPEL, M.J.B.; WILKS, J.V.; LEWIS, J.D. Impacts of extreme precipitation and seasonal changes in precipitation on plants. **Biogeosciences**, v. 11, p. 3083–93. 2014.

ZHOU, Y. et al. Temperature effect on leaf water deuterium enrichment and isotopic fractionation during leaf lipid biosynthesis: results from controlled growth of C3 and C4 land plants. **PHYTOCHEMISTRY**, v. 72, p. 207-213, 2011.

CAPÍTULO 2

Ecofisiologia de mudas de espécies florestais: a influência da água e das condições ambientais no curso diário

Resumo. As trocas gasosas das plantas ocorrem em função da interação entre as características intrínsecas de cada espécie com as condições ambientais a que estão submetidas. Sendo assim, este estudo teve como objetivo caracterizar e quantificar o curso diário da transpiração, fotossíntese e condutância estomática em função de variáveis ambientais e disponibilidade hídrica do solo de cinco espécies florestais: *Croton urucurana*, *Cecropia pachystachya*, *Hevea brasiliensis*, *Gallesia integrifolia* e *Psidium cattleianum*. O monitoramento das variáveis ecofisiológicas foi realizado em escala horária, em folhas saudáveis e expandidas de mudas envasadas com auxílio do porômetro de difusão, sendo que o potencial hídrico foliar antemanhã foi obtido por meio de uma câmara de pressão de Scholander. Os resultados indicaram que as espécies estudadas responderam diferentemente às condições ambientais e à disponibilidade hídrica ao longo dos dias de monitoramento, uma vez que todas as espécies exibiram diferenças significativas nas trocas gasosas.

Palavras-chave: condutância estomática, fotossíntese, potencial hídrico, transpiração.

Abstract. The ecophysiological behavior of plants is intrinsic to each plant species being influenced by both the meteorological conditions and the availability of water in the soil. Thus, this study aimed to characterize and quantify the daily course of transpiration, photosynthesis and stomatal conductance as a function of environmental variables and soil water availability of five forest species: *Croton urucurana*, *Cecropia pachystachya*, *Hevea brasiliensis*, *Gallesia integrifolia* and *Psidium cattleianum*. The monitoring of the ecophysiological variables was performed on the hour scale, in healthy and expanded leaves of potted seedlings with the aid of the diffusion pore, and the leaf water potential was obtained through the Scholander pump. The results indicated that the species responded differently to environmental conditions and water availability during the monitoring days, since all species exhibited significant gas exchange.

Keywords: photosynthesis, stomatal conductance, transpiration, water potential.

2.1 INTRODUÇÃO

As espécies vegetais em circunstâncias de campo experimentam distintas condições ambientais ao longo de seu desenvolvimento, como períodos de maior ou menor disponibilidade hídrica ou solar, portanto, a variação de qualquer um desses fatores pode reduzir o vigor da planta e limitar o seu desenvolvimento, visto que este depende da interação entre os componentes fisiológicos e ambientais (LIMA et al., 2003) e a maneira como cada espécie responde depende de suas características intrínsecas, podendo utilizar processos como: fechamento estomático, ajustamento da parede celular, ajustamento osmótico, menor produção de folhas, redução da área foliar, aumento na densidade e profundidade de raízes e espessamento da cutícula para minimizar a perda de água pelas plantas (CARREGA, 2017).

Entender as respostas da vegetação em face de adversidades ambientais permite entender melhor as respostas das plantas em relação às condições ambientais, uma vez que é possível observar a sensibilidade e capacidade de adaptação dos principais processos fisiológicos à ocorrência de episódios climáticos como menor disponibilidade de água, aumento de temperatura e de concentrações atmosféricas de CO₂ (BARBOSA et al., 2012).

O CO₂ além de atuar como gás de efeito estufa aumentando a temperatura terrestre, pode causar impactos diretos e indiretos nos agroecossistemas e em particular no crescimento e desenvolvimento das plantas. Assim, nos últimos anos, tem se observado uma frequente preocupação com a resposta de culturas agrícolas a possíveis aumentos na temperatura (OLIVEIRA, 2007). Quando a temperatura e o CO₂ atingirem valores acima dos ótimos para a maioria das plantas, estas possivelmente diminuirão a atividade fisiológica (GRANDIS et al. 2010).

O aquecimento gerado pelas mudanças climáticas aumenta a probabilidade de alterações nos padrões de precipitação com impactos graves sobre os serviços ecossistêmicos afetando a biodiversidade, os recursos hídricos, os recursos da terra, a agricultura, a pesca, e o abastecimento de água, bem como a saúde e a qualidade de vida da população humana (IPCC, 2018).

A alta temperatura e a diminuição da precipitação podem causar incremento do estresse hídrico e nutricional nas plantas com sérios efeitos sobre seu crescimento e produtividade (HATFIELD et al., 2011).

Mudanças nos padrões de precipitação, ao promoverem redução da disponibilidade de água no solo e aumento da demanda de água na atmosfera, podem ter

um grande impacto nas trocas de carbono e água em florestas, o que pode afetar o crescimento e a sobrevivência de florestas uma vez que os estômatos respondem a ambos (CIAIS et al., 2005; WULLSCHLEGER; HANSON, 2006; LIMOUSIN et al., 2009; HARTMANN, 2011; FORNER et al., 2016).

Como a evapotranspiração conecta os ciclos de carbono, energia e água, detectar e atribuir tendências da evapotranspiração é essencial para entender as interações terra-atmosfera no contexto das mudanças climáticas (RIGDEN; SALVUCCI, 2017).

Deste modo, à medida que o clima se altera, a restrição hídrica pode reduzir a produtividade e a sobrevivência das árvores em muitos ecossistemas florestais (WILLIAMS et al., 2013), tanto que a resistência dos vegetais às mudanças climáticas tem despertado um grande interesse de pesquisadores de diversos países (ALLEN et al., 2010; BRESHEARS et al., 2013; McDOWELL et al., 2013; WILLIAMS et al., 2013; FRANK et al., 2015; GARCIA-FORNER et al., 2016; VANONI et al., 2016; KWON et al., 2018), especialmente onde as mudanças climáticas alteram os padrões de precipitação e evapotranspiração (RIGDEN, SALVUCCI, 2017; KWON et al., 2018).

Neste sentido, diante da quantidade reduzida de informações sobre as respostas ecofisiológicas de espécies florestais a fatores como luz e disponibilidade hídrica, o objetivo deste estudo foi monitorar o curso diário das trocas gasosas (transpiração, fotossíntese e condutância estomática) de mudas de espécies florestais em função de variáveis ambientais e em diferentes disponibilidades hídricas.

2.2 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido em uma área da Universidade Federal de São Carlos, campus Sorocaba, São Paulo. O município de Sorocaba está localizado entre as coordenadas geográficas de 23° 17' S e 47° 16' O, com altitude média de 580 m. O clima da região, de acordo com Köppen, é classificado como Cwa, temperado seco e quente com verão quente, onde a temperatura anual média é de 22°C e a precipitação média anual é de 1311 mm (CEPAGRI, 2020).

Para o estudo foram selecionadas cinco espécies florestais de diferentes grupos sucessionais, pioneiras: *Croton urucurana* Baill e *Cecropia pachystachya* Trécul e não pioneiras: *Hevea brasiliensis* Willd. Ex A. Juss, *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms e *Psidium cattleianum* Sabine. A classificação das espécies segundo o grupo sucessional foi realizada de acordo com a Lista de espécies indicadas para restauração ecológica para diversas regiões do estado de São Paulo (BARBOSA et al., 2015).

Para o monitoramento ecofisiológico foram utilizadas três mudas de cada uma das espécies selecionadas plantadas em vasos plásticos (50 litros) que continham terra argilosa com esterco e alocados a pleno sol, sendo monitoradas no período de novembro de 2017 a julho de 2018. O monitoramento em vaso possibilitou o controle da água disponível no solo, de modo a se obter uma variação do potencial hídrico foliar. Assim, a entrada de água no sistema ocorreu somente por meio da chuva ou da irrigação, uma vez que, em vaso, as raízes ficaram impossibilitadas de obter água do solo.

O potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}) foi medido ao nascer do sol e para isso foram coletadas folhas saudáveis cortadas na inserção do pecíolo e levadas imediatamente ao laboratório para medição por meio da câmara de pressão de Scholander (SCHOLANDER et al., 1965), modelo 3035 (Soil Moisture Equipment Corp., USA) (FIGURA 1a). Os valores foram agrupados em função de classes de Ψ_{pd} para simular as restrições de água no solo, sendo classificados de 0 a -0,50 (Ψ_1); -0,51 a -1,00 (Ψ_2); -1,01 a -1,50 (Ψ_3); -1,51 a -2,00 (Ψ_4), -2,01 a -2,50 (Ψ_5) e -2,51 a -3,00 MPa (Ψ_6). As medições da transpiração (E), fotossíntese (A) e condutância estomática (Gs) foram realizadas na escala horária (das 7 às 16h00) a nível foliar com auxílio do Analisador de Gás Infravermelho (IRGA) (LC-PRO, ADC, BioScientific Ltda., UK), o qual forneceu também, informações sobre radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf) (FIGURA 1b). Para cada indivíduo foram selecionadas quatro folhas saudáveis e totalmente expandidas, localizadas no terço médio da copa, expostas à radiação solar. Para as análises utilizou-se, portanto, o valor médio das medições realizadas a cada hora.

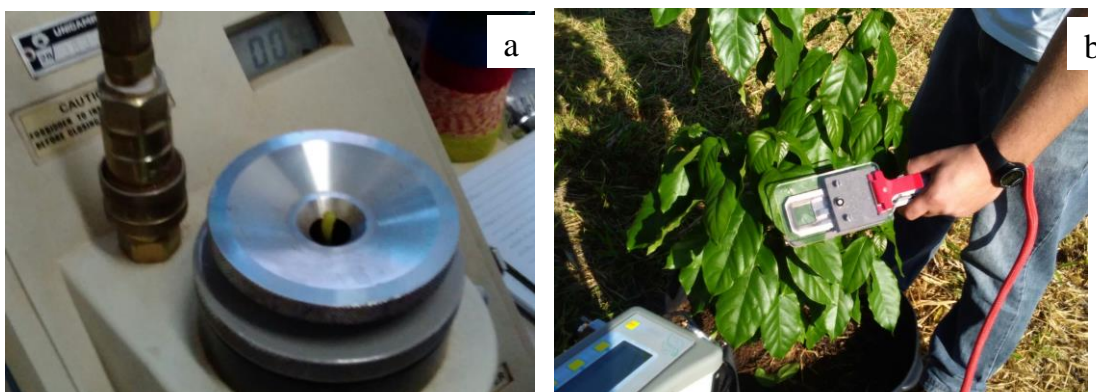


FIGURA 1. (a) O potencial hídrico foliar antemanhã sendo medido na câmara de pressão de Scholander e (b) medição em campo das taxas de transpiração, fotossíntese, condutância estomática e radiação fotossinteticamente ativa.

O déficit de pressão de vapor (DPV) foi calculado a cada hora, sendo para isso utilizados dados de temperatura do ar (T_{ar}) e umidade relativa do ar (UR), por meio da

equação: $DPV = es - ea$, onde $es = 0,6108 \times 10^{7,5Tar/237,3+Tar}$ (equação de Tetens) e $ea = UR \times es/100$ (PEREIRA et al., 2002). Os dados climáticos de temperatura e umidade relativa do ar, utilizados para calcular o DPV, foram obtidos na Estação Meteorológica de Observação de Superfície Automática de Sorocaba/SP (INMET, 2018).

Os dados referentes às trocas gasosas (A, E, Gs) foram submetidos à análise de variância e quando significativa os valores médios foram comparados pelo teste de Tukey no programa R.

2.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Para as mudas de *Cecropia pachystachya* e *Hevea brasiliensis* o potencial hídrico foliar antemanhã variou de 0 a -1,5 MPa, enquanto que para as mudas de *Croton urucurana*, *Gallesia integrifolia* e *Psidium cattleianum* os valores ficaram entre 0 e -3,0 MPa. As variáveis ecofisiológicas (E, A, Gs) de todas as espécies analisadas se apresentaram, de maneira geral, com maiores valores em condições de maior disponibilidade hídrica, ou seja, nas classes com potencial hídrico mais elevado.

Para as mudas de *Croton urucurana* o maior valor médio horário de transpiração e fotossíntese, respectivamente, foi de $11,67 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e $15,17 \text{ }\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, no dia de maior disponibilidade hídrica (Ψ_1). A condutância obteve valor máximo de $0,59 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ na faixa de potencial entre -0,51 e -1,0 MPa. O menor valor médio encontrado de E, A e Gs, respectivamente, foi $0,37 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, $0,17 \text{ }\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e $0,01 \text{ }\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (FIGURA 2). Os valores médios diários das variáveis monitoradas foram comparados e se mostraram diferentes estatisticamente conforme a mudança na disponibilidade de água (TABELA 1).

TABELA 1. Valores médios diários \pm erro padrão da transpiração (E), fotossíntese (A), condutância estomática (Gs), radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf) e déficit de pressão de vapor da atmosfera (DPV) de mudas de *Croton urucurana* em cada classe de potencial hídrico foliar (Ψ_{pd}). Ufscar-Sorocaba, 2018.

Ψ_{pd} (MPa)	E ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	A ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	Gs ($\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	Qleaf ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	DPV (kPa)
0 a -0,50	$5,49 \pm 1,04$ a	$8,00 \pm 1,41$ a	$0,26 \pm 0,04$ a	671 ± 159 b	$0,39 \pm 0,13$ a
-0,51 a -1,00	$3,38 \pm 0,44$ ab	$7,83 \pm 1,20$ a	$0,25 \pm 0,06$ a	1439 ± 126 a	$0,53 \pm 0,19$ a
-1,51 a -2,00	$1,49 \pm 0,11$ bc	$4,29 \pm 1,03$ a	$0,07 \pm 0,01$ b	811 ± 150 b	$1,04 \pm 0,22$ a
-2,01 a -2,50	$0,92 \pm 0,18$ c	$0,47 \pm 0,05$ b	$0,06 \pm 0,02$ b	1337 ± 117 ab	$1,13 \pm 0,31$ a
-2,51 a -3,00	$0,80 \pm 0,05$ c	$0,83 \pm 0,29$ b	$0,03 \pm 0,01$ b	911 ± 116 b	$0,63 \pm 0,13$ a

Médias seguidas de mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade

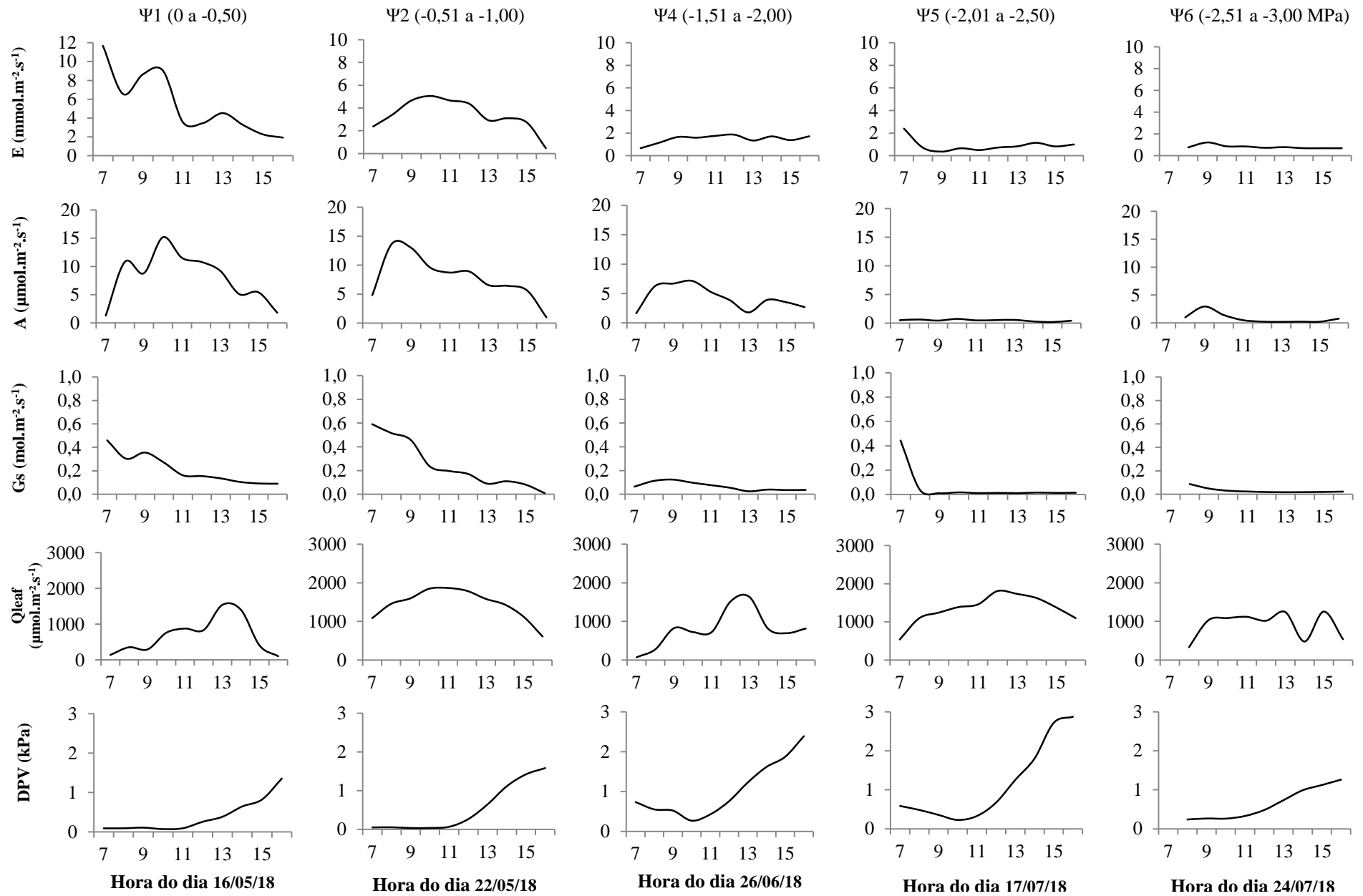


FIGURA 2. Curso diário com os valores médios horários de transpiração (E), fotossíntese (A), condutância estomática (Gs), radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf) e déficit de pressão de vapor da atmosfera (DPV) de mudas de *Croton urucurana* por classe de potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}).

As mudas de *Cecropia pachystachya* quando sujeitas a um potencial hídrico entre 0 e -0,50 MPa apresentaram os maiores valores médios de transpiração (E) e fotossíntese (A). O maior valor médio horário de E foi de 5,56 mmol.m⁻².s⁻¹ (Ψ1), de A foi 14,29 μmol.m⁻².s⁻¹ e de Gs foi 0,32 mol.m⁻².s⁻¹ (Ψ1) (FIGURA 3). Os menores valores de transpiração, fotossíntese e condutância estomática foram 0,25 mmol.m⁻².s⁻¹ e 0,30 μmol.m⁻².s⁻¹ e 0,01 mol.m⁻².s⁻¹, respectivamente. A condutância estomática se manteve com valores próximos durante as três situações analisadas, tanto que não houve diferença significativa entre os valores médios observados. Sobretudo, tanto a transpiração quanto a fotossíntese tiveram uma redução significativa quando as mudas atingiram o mesmo potencial hídrico, -1,01 MPa (TABELA 2).

TABELA 2. Valores médios diários ± erro padrão da transpiração (E), fotossíntese (A), condutância estomática (Gs), radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf) e déficit de pressão de vapor da atmosfera (DPV) de mudas de *Cecropia pachystachya* em cada classe de potencial hídrico foliar (Ψ_{pd}). Ufscar-Sorocaba, 2017-2018.

Ψ _{pd} (MPa)	E (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)	A (μmol.m ⁻² .s ⁻¹)	Gs (mol.m ⁻² .s ⁻¹)	Qleaf (μmol.m ⁻² .s ⁻¹)	DPV (kPa)
0 a -0,50	3,07 ± 0,60 a	7,76 ± 1,56 a	0,11 ± 0,03 a	1186 ± 213 a	1,43 ± 0,28 a
-0,51 a -1,00	2,46 ± 0,27 ab	3,87 ± 1,37 ab	0,09 ± 0,02 a	1292 ± 171 a	0,69 ± 0,19 a
-1,01 a -1,50	1,59 ± 0,08 b	0,89 ± 0,21 b	0,04 ± 0,01 a	1481 ± 153 a	0,82 ± 0,19 a

Médias seguidas de mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade

Como não houve diferença estatística entre os valores médios de Qleaf e DPV, observados na Tabela 2, as condições ambientais foram consideradas semelhantes entre os dias em que houve o monitoramento. E assim como para *C. pachystachya*, esse mesmo resultado da comparação entre as variáveis ambientais pôde ser observado para *H. brasiliensis*, *G. integrifolia* e *P. cattleianum*.

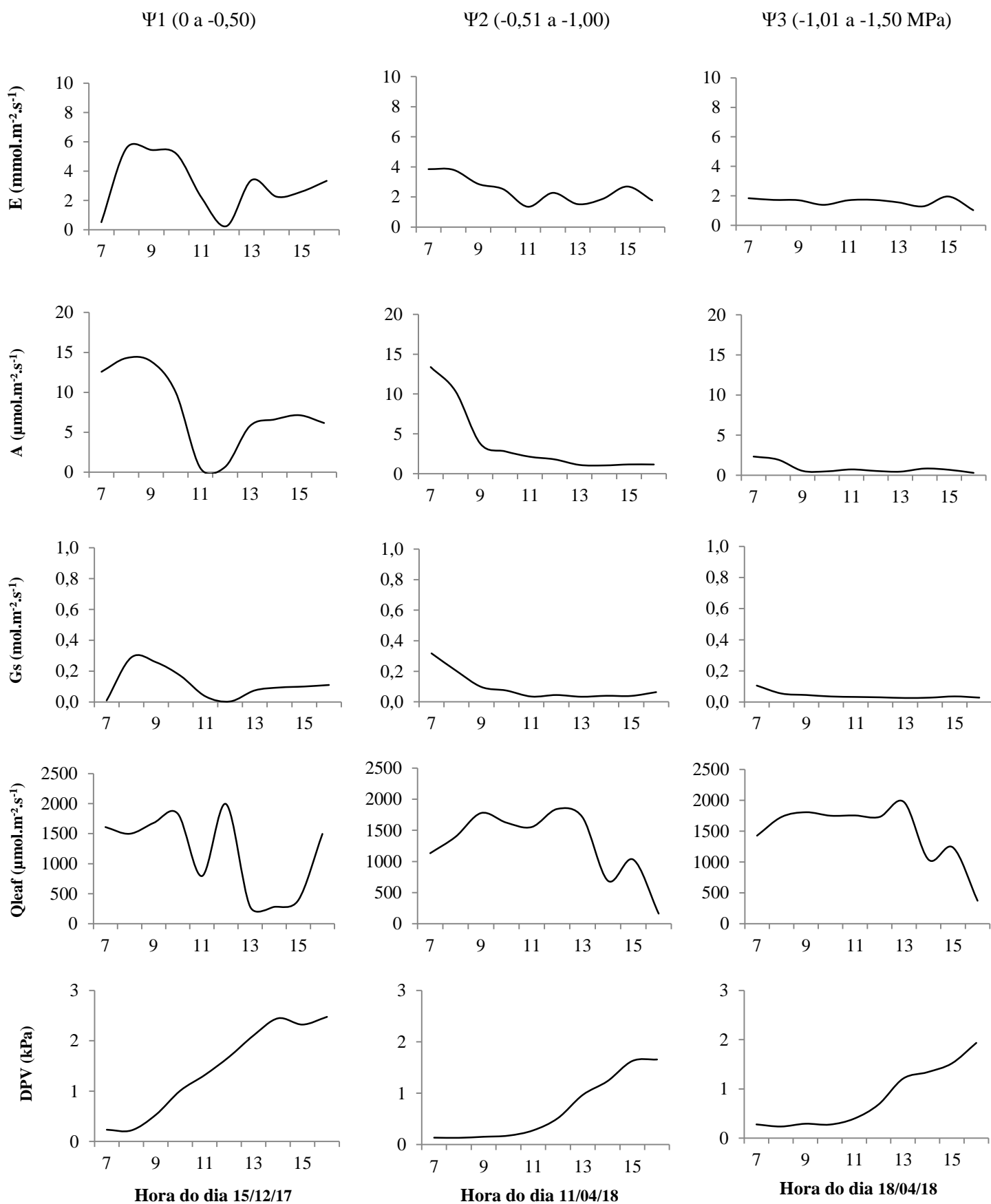


FIGURA 3. Curso diário com valores médios horários de transpiração (E), fotossíntese (A), condutância estomática (G_s), radiação fotossinteticamente ativa (Q_{leaf}) e déficit de pressão de vapor da atmosfera (DPV) de mudas de *Cecropia pachystachya* por classe de potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}). Ufscar-Sorocaba, 2017-2018.

As mudas de *Hevea brasiliensis* também exibiram os maiores valores médios horários de transpiração, fotossíntese e condutância estomática na condição de maior potencial hídrico (FIGURA 4). O maior valor médio horário observado de E foi 7,41 mmol.m⁻².s⁻¹ (Ψ1) e o menor valor, 0,57 mmol.m⁻².s⁻¹, foi registrado no terceiro dia de monitoramento (Ψ3). Com relação à fotossíntese o maior valor médio horário foi de 12,52 μmol.m⁻².s⁻¹ (Ψ1) e o valor mínimo foi de 1,11 μmol.m⁻².s⁻¹ (Ψ3). Neste mesmo dia o valor máximo de A encontrado foi de 6,0 μmol.m⁻².s⁻¹ às 11h, praticamente metade do valor máximo do dia com maior potencial hídrico. E assim como ocorreu com A e E o maior valor médio de Gs, 0,39 mol.m⁻².s⁻¹, foi observado no dia de maior potencial hídrico (Ψ1) e o menor valor, 0,02 mol.m⁻².s⁻¹, no dia de menor potencial amostrado para esse espécie (Ψ3). A condutância estomática acompanhada pela transpiração teve seus valores médios reduzidos significativamente a partir de -1,01 MPa, já a fotossíntese apresentou redução significativa dos seus valores antes da E, a partir de -0,51 MPa (TABELA 3). Dessa forma as mudas de *Hevea brasiliensis* reduziram significativamente a taxa de fotossíntese antes da transpiração.

TABELA 3. Valores médios diários ± erro padrão da transpiração (E), fotossíntese (A), condutância estomática (Gs), radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf) e déficit de pressão de vapor da atmosfera (DPV) de mudas de *Hevea brasiliensis* em cada classe de potencial hídrico foliar (Ψ_{pd}). Ufscar–Sorocaba, 2017-2018.

Ψ _{pd} (MPa)	E (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)	A (μmol.m ⁻² .s ⁻¹)	Gs (mol.m ⁻² .s ⁻¹)	Qleaf (μmol.m ⁻² .s ⁻¹)	DPV (kPa)
0 a -0,50	4,55 ± 0,74 a	8,75 ± 0,99 a	0,18 ± 0,04 a	1439 ± 231 a	1,40 ± 0,29 a
-0,51 a -1,00	3,25 ± 0,28 a	5,76 ± 0,79 b	0,16 ± 0,02 a	1020 ± 252 a	1,03 ± 0,26 a
-1,01 a -1,50	1,43 ± 0,20 b	3,79 ± 0,54 b	0,04 ± 0,01 b	830 ± 162 a	1,04 ± 0,22 a

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

No estudo realizado por Silva Jr. (2014) quando o potencial hídrico chegou a aproximadamente -2,0 MPa, observou-se a murcha e queda das folhas da *Hevea brasiliensis*, sendo que o mesmo comportamento foi observado no presente estudo, tanto para *H. brasiliensis* quanto para *C. pachystachya*, não sendo possível portanto, o monitoramento das mudas com potenciais hídricos mais restritivos a -1,50 MPa.

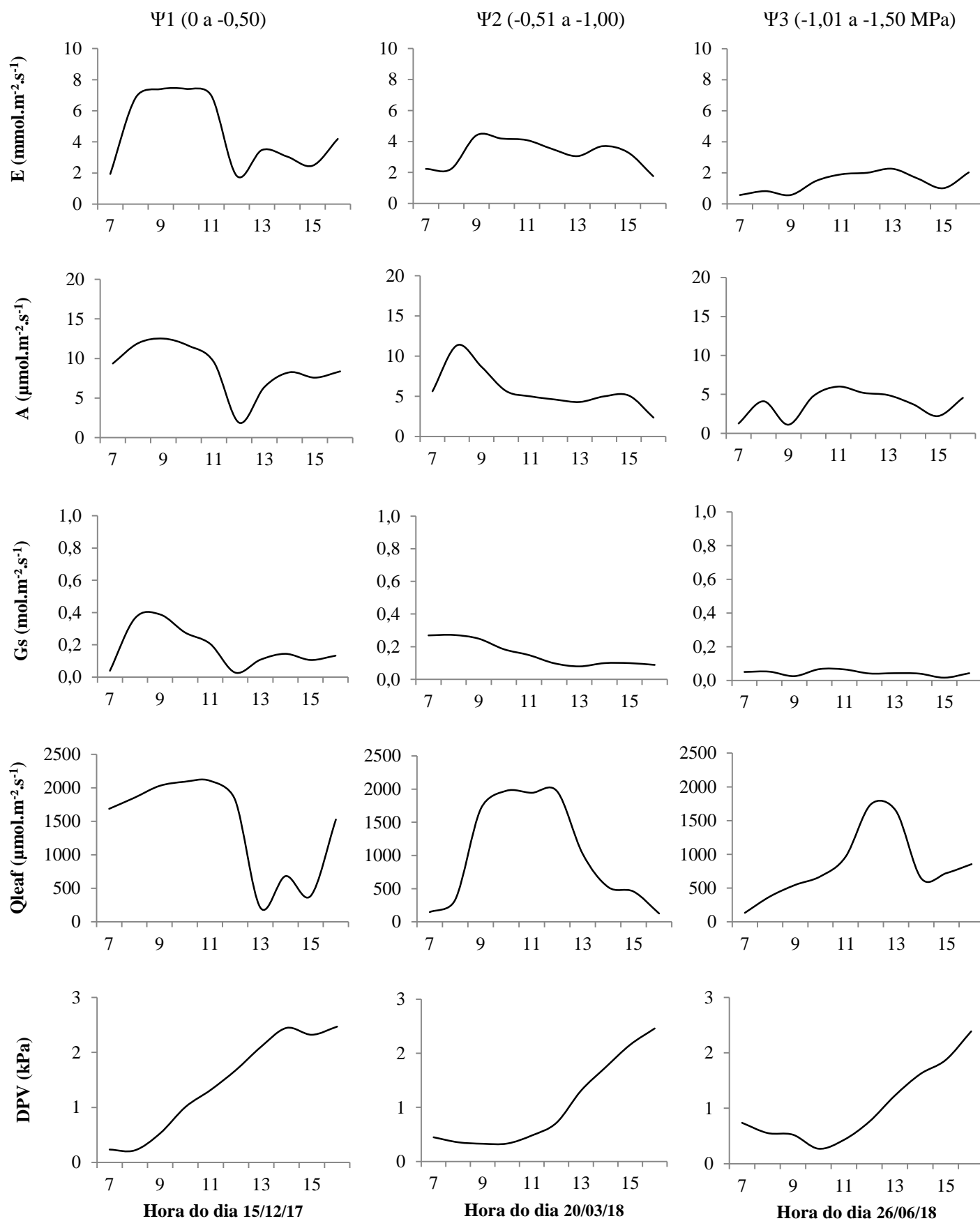


FIGURA 4. Curso diário com os valores médios horários de transpiração (E), fotossíntese (A), condutância estomática (G_s), radiação fotossinteticamente ativa (Q_{leaf}) e déficit de pressão de vapor da atmosfera (DPV) de mudas de *Hevea brasiliensis* por classe de potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}). Ufscar-Sorocaba, 2017-2018.

O curso diário observado para as mudas de *Gallesia integrifolia* indica que o maior valor médio horário amostrado de E foi $2,95 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Ψ_2) e o menor valor, $0,29 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, foi registrado no dia com potencial mais restritivo (Ψ_6) (FIGURA 5). Para a fotossíntese, seu maior valor médio horário foi $12,5 \text{ }\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, registrado entre $-0,51$ e $-1,00$ MPa enquanto que o valor mínimo foi de $0,21 \text{ }\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Ψ_6). A condutância estomática teve seu valor mínimo observado, $0,01 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ entre $-2,51$ e $-3,00$ MPa (Ψ_6) e o máximo, $0,39 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, entre $-0,51$ e $-1,00$ MPa (Ψ_2). O valor médio diário de transpiração mostrou uma redução significativamente diferente a partir de $-1,01$ MPa. A fotossíntese e a condutância estomática apresentaram diferença entre os seus valores amostrados já a partir de $-0,51$ MPa (TABELA 4). Dessa forma, uma mudança pequena de disponibilidade hídrica já alterou significativamente as trocas gasosas das mudas de *G. integrifolia*.

TABELA 4. Valores médios diários \pm erro padrão da transpiração (E), fotossíntese (A), condutância estomática (Gs), radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf) e déficit de pressão de vapor da atmosfera (DPV) de mudas de *Gallesia integrifolia* em cada classe de potencial hídrico foliar (Ψ_{pd}). Ufscar-Sorocaba, 2017-2018.

Ψ_{pd} (MPa)	E ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	A ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	Gs ($\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	Qleaf ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	DPV (kPa)
0 a -0,50	$1,57 \pm 0,18$ a	$7,34 \pm 0,89$ a	$0,21 \pm 0,02$ a	1193 ± 124 a	$0,41 \pm 0,06$ a
-0,51 a -1,00	$1,70 \pm 0,25$ a	$3,85 \pm 1,28$ b	$0,09 \pm 0,04$ b	1468 ± 176 a	$0,53 \pm 0,16$ a
-1,01 a -1,50	$0,92 \pm 0,08$ b	$1,19 \pm 0,35$ bc	$0,02 \pm 0,01$ bc	1478 ± 085 a	$0,74 \pm 0,19$ a
-1,51 a -2,00	$0,63 \pm 0,06$ b	$0,59 \pm 0,04$ c	$0,02 \pm 0,01$ bc	1215 ± 188 a	$0,69 \pm 0,20$ a
-2,01 a -2,50	$0,54 \pm 0,05$ b	$0,52 \pm 0,06$ c	$0,01 \pm 0,01$ c	1390 ± 191 a	$0,88 \pm 0,24$ a
-2,51 a -3,00	$0,45 \pm 0,03$ b	$0,32 \pm 0,03$ c	$0,01 \pm 0,01$ c	1430 ± 166 a	$0,81 \pm 0,20$ a

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

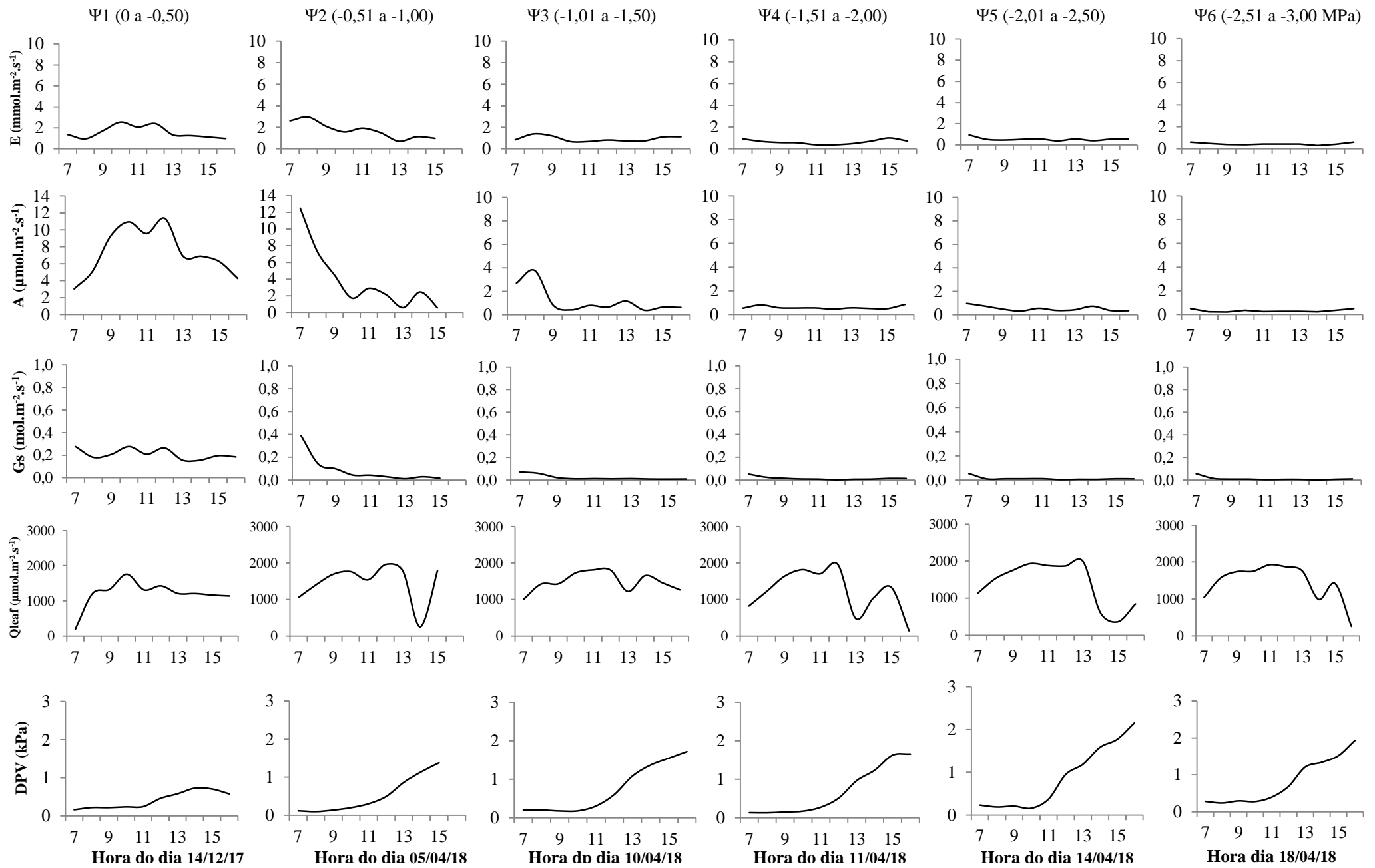


FIGURA 5. Curso diário com os valores médios horários de transpiração (E), fotossíntese (A), condutância estomática (Gs), radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf) e déficit de pressão de vapor da atmosfera (DPV) de mudas de *Galesia integrifolia* por classe de potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}). Ufscar-Sorocaba, 2017-2018.

O maior valor médio horário amostrado de E das mudas de *Psidium cattleianum* foi de 7,51 mmol.m⁻².s⁻¹ (Ψ1), e o menor valor, 0,43 mmol.m⁻².s⁻¹, foi registrado no dia com potencial mais restritivo (Ψ6) (FIGURA 6).

A fotossíntese apresentou seu maior valor médio horário, 6,2 μmol.m⁻².s⁻¹, na condição de potencial entre 0 e -0,5 MPa (Ψ1). O valor mínimo foi de 0,10 μmol.m⁻².s⁻¹ no dia de maior restrição hídrica (Ψ6).

A condutância estomática seguiu o mesmo padrão e teve como maior e menor valor amostrado 0,47 mol.m⁻².s⁻¹ (Ψ1) e 0,01 mol.m⁻².s⁻¹ (Ψ6).

A taxa de transpiração média diária foi reduzida significativamente já a partir da segunda classe de potencial hídrico monitorada e foi reduzindo ainda mais quando atingiu o potencial hídrico de -2,01 MPa, enquanto que a fotossíntese apresentou uma redução significativa somente a partir de -2,01 MPa. Dessa forma uma pequena variação no potencial hídrico já alterou a transpiração, enquanto que foi necessário maior redução da disponibilidade hídrica para haver uma diminuição significativa da taxa de fotossíntese (TABELA 5).

Essa espécie apresentou reduzidos valores de condutância estomática e pequena variação entre os valores médios como pode ser visto na Figura 6 e confirmado na Tabela 5, uma vez que os valores médios diários não apresentaram significativa diferença entre eles.

TABELA 5. Valores médios diários ± erro padrão da transpiração (E), fotossíntese (A), condutância estomática (Gs), radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf) e déficit de pressão de vapor da atmosfera (DPV) de mudas de *Psidium cattleianum* em cada classe de potencial hídrico foliar (Ψ_{pd}). Ufscar-Sorocaba, 2017-2018.

Ψ _{pd} (MPa)	E (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)	A (μmol.m ⁻² .s ⁻¹)	Gs (mol.m ⁻² .s ⁻¹)	Qleaf (μmol.m ⁻² .s ⁻¹)	DPV (kPa)
0 a -0,50	5,26 ± 0,44 a	3,27 ± 0,46 a	0,07 ± 0,01 a	1773 ± 098 a	1,20 ± 0,30 a
-0,51 a -1,00	2,06 ± 0,27 b	4,11 ± 0,63 a	0,12 ± 0,04 a	1274 ± 132 a	0,53 ± 0,19 a
-1,01 a -1,50	1,53 ± 0,15 bc	2,82 ± 0,59 a	0,07 ± 0,02 a	988 ± 219 a	1,03 ± 0,25 a
-1,51 a -2,00	1,18 ± 0,05 bc	1,84 ± 0,37 ab	0,04 ± 0,01 a	1281 ± 088 a	0,56 ± 0,18 a
-2,01 a -2,50	0,74 ± 0,10 c	0,30 ± 0,04 b	0,03 ± 0,02 a	1231 ± 110 a	1,13 ± 0,31 a
-2,51 a -3,00	0,62 ± 0,04 c	0,34 ± 0,05 b	0,02 ± 0,01 a	1162 ± 122 a	0,63 ± 0,13 a

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

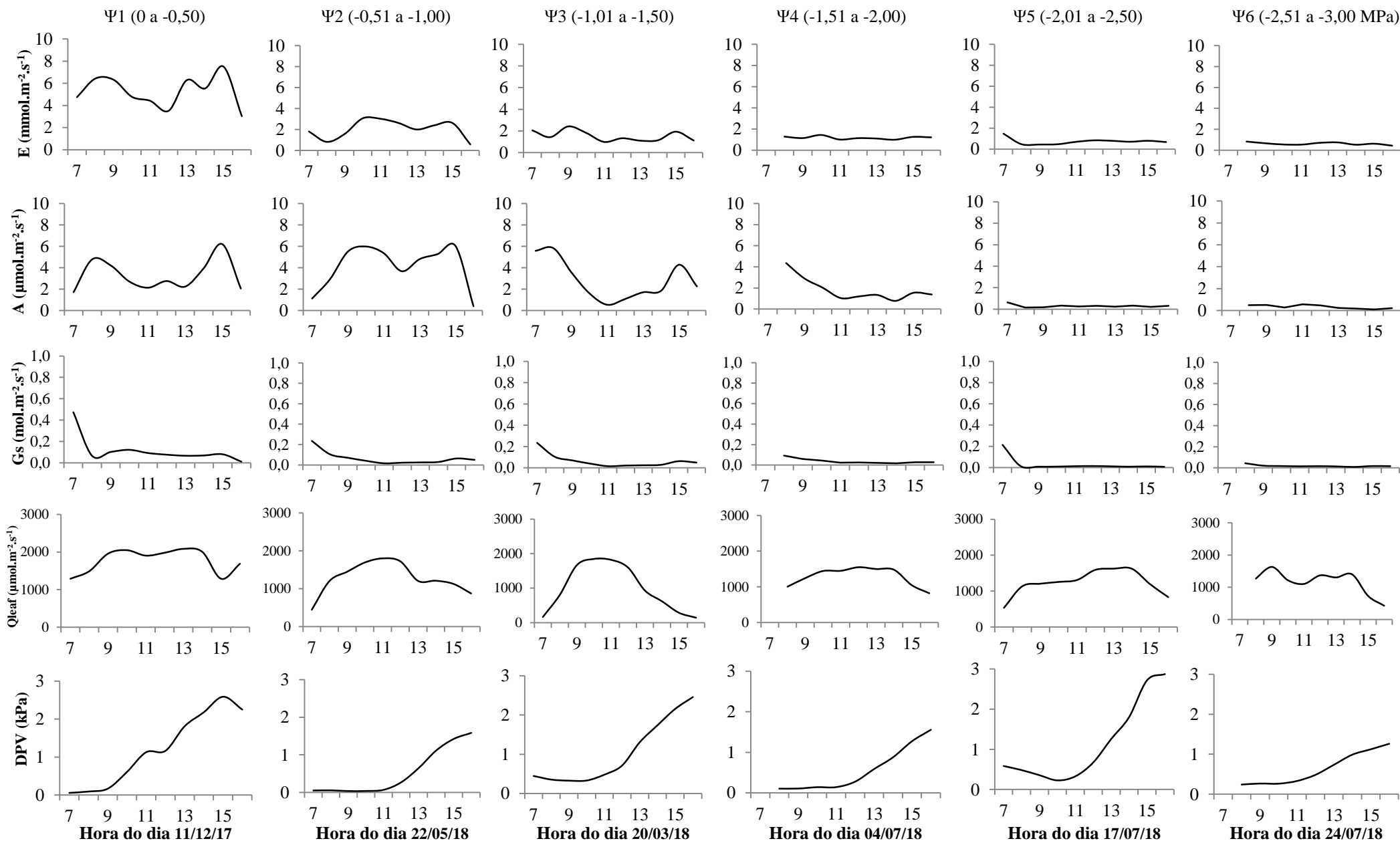


FIGURA 6. Curso diário com os valores médios horários de transpiração (E), fotossíntese (A), condutância estomática (G_s), radiação fotossinteticamente ativa (Q_{leaf}) e déficit de pressão de vapor da atmosfera (DPV) de mudas de *Psidium cattleianum* por classe de potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ). Ufscar-Sorocaba, 2017-2018.

Nesse estudo, todas as espécies, independente das classes de potencial hídrico, apresentaram os valores mais elevados das trocas gasosas no período da manhã em comparação com os valores do período da tarde, onde, ao se aproximarem do pôr-do-sol, os estômatos tenderam ao fechamento. Sob maior restrição hídrica os valores diminuía já no começo da manhã e ficavam praticamente constantes no decorrer do dia. Naves-Barbiero et al. (2000) ao observarem a condutância estomática e o fluxo de seiva de *Rapanea guianensis* e *Roupala Montana* perceberam que para ambas as espécies os estômatos também exerceram um forte controle do fluxo transpiratório ao longo do dia. Videiras cv. Bordô (*Vitis labrusca* L.) também apresentaram o mesmo comportamento ao exibirem maiores taxas de A e Gs no período da manhã (REZENDE et al., 2018).

Kallarackal e Somen (1997) e Rodrigues et al. (2011) também discutiram sobre esse mesmo padrão quanto à variação da condutância estomática durante o dia, ou seja, pela manhã, geralmente são observados maiores valores de condutância estomática, enquanto que pela parte da tarde, esses valores são mais reduzidos.

Campelo et al. (2015) observaram o mesmo comportamento ao estudar a condutância estomática de plantas de *Swietenia macrophylla*, *Calophyllum brasiliense* e *Handroanthus serratifolius* sob condições de solo irrigado e não irrigado.

A taxa de fotossíntese de mudas de *Guazuma ulmifolia*, uma espécie de início de sucessão, também foi mais elevada pela manhã (RIBEIRO et al., 2005). Mudanças de *Carapa guianensis*, estudadas por Costa e Marengo (2007) também apresentaram o mesmo comportamento.

Em mudas de *Mauritia flexuosa* e *Euterpe oleraceae* o potencial que limitou a fotossíntese foi em torno de -2,0 MPa (CALBO, 1996), mesma classe de potencial em que houve uma queda relevante nos valores de *Croton urucurana* e *Psidium cattleianum* (TABELA 1 e 5).

Para as mudas de *Cecropia pachystachya* a fotossíntese foi a variável que apresentou a maior redução no valor médio, 88%, enquanto que a transpiração diminuiu 48% e a condutância estomática diminuiu cerca de 60%, quando comparadas as classes 1 e 3 de potencial hídrico (TABELA 2). Em coqueiros as reduções das trocas gasosas também foram simultâneas, entretanto, redução das taxas de fotossíntese foram mais acentuadas que a transpiração e a condutância estomática, como visto para a *C. pachystachya* (REPELLIN et al., 1994).

Scalon et al. (2011) constataram em *Guazuma ulmifolia* uma redução nas taxas de transpiração, fotossíntese e condutância estomática de 37%, 28% e 43%, respectivamente em tratamento de maior disponibilidade hídrica (100% cc) comparado ao de maior restrição hídrica (12,5% cc).

A taxa média de transpiração da *H. brasiliensis* apresentou uma diminuição, no valor médio, de 69% entre a primeira e a terceira classe de potencial hídrico. Na classe 3 de Ψ_{pd} , A e Gs estiveram 56% e 78% menores que a classe 1, respectivamente (TABELA 3).

Mudas jovens de *Hevea brasiliensis*, em condições de campo, no período seco apresentaram um decréscimo de 34% na taxa fotossintética, 44% na transpiração e 40% nos valores de condutância estomática (CAVALCANTE; CONFORTO, 2002). Valores equivalentes foram encontrados nos estudos de Cavalcante e Conforto (2006), em que houve um decréscimo da taxa fotossintética de 32% e 22%, transpiração de 44% e 38% e condutância estomática de 29% e 17% nos dois cultivares diferentes estudados entre os períodos chuvoso e seco.

A transpiração e a condutância estomática de folhas de mogno, *Swietenia macrophylla*, uma espécie que também pertence ao grupo sucessional das não pioneiras, apresentaram, respectivamente, uma diminuição de 75% e 90%, quando as mudas foram submetidas ao estresse hídrico (LIMA et al., 2007). Esses valores estão próximos aos encontrados para *Gallesia integrifolia*, onde a transpiração, entre a classe 1 e 6, diminuiu cerca de 70% no valor médio, ao passo que a fotossíntese e a condutância estomática apresentaram uma diminuição de aproximadamente 95% (TABELA 4).

Khaya ivorensis também apresentou forte sensibilidade ao déficit hídrico, uma vez que teve suas taxas de transpiração, fotossíntese e condutância estomática reduzidas em 93%, 90% e 85% respectivamente, quando as mudas estavam sob -2,66 MPa (Ψ_6) em relação às mudas sob -0,23 MPa (Ψ_1) (ALBUQUERQUE et al., 2013).

Em indivíduos de *Siparuna guianensis* localizadas em dossel aberto de uma floresta secundária, Pezzopane et al. (2002) observaram valores de transpiração próximos de $1,5 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ no período da manhã, valor esse próximo aos encontrados para as mudas de *G. integrifolia*, sendo que ambas as espécies se encontravam na faixa de potencial entre 0 e -0,5 MPa.

Calbo e Moraes (2000) observaram que a taxa de fotossíntese de mudas de *Euterpe oleracea* reduziu à metade quando o potencial hídrico foliar atingiu -1,9 MPa, comportamento semelhante ao observado para as mudas de *Psidium cattleianum*

(TABELA 5). Essas mesmas mudas de açaí tiveram sua taxa de fotossíntese nula sob um potencial de -2,5 MPa, o que não aconteceu com as mudas de *Psidium cattleianum*, uma vez que mesmo na condição hídrica mais restritiva, a taxa média de fotossíntese foi de $0,34 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Em plantas de *Mauritia flexuosa* a fotossíntese também foi zero quando as mudas atingiram -2,1 MPa de potencial hídrico (CALBO; MORAES, 1997).

A condutância estomática observada para a espécie *Psidium cattleianum* não apresentou diferença significativa entre as classes de potencial hídrico estudadas. Já a transpiração e a fotossíntese, entre a classe 1 e 6, apresentaram uma diminuição, no valor médio, de 88% e 90%, estatisticamente significativa.

Mudas de *Bactris gasipaes* começaram a reduzir suas trocas gasosas quando estavam sob -1,6 MPa atingindo valores baixos sob -1,9 MPa (classe 4), com redução de 70%, 92% e 87% respectivamente a E, A e Gs (OLIVEIRA et al., 2002). A condutância estomática da pupunheira reduziu drasticamente quando as mudas estavam sob -1,5 MPa enquanto que -1,9 MPa foi o potencial hídrico que limitou a fotossíntese. Os autores relatam que a diminuição da condutância estomática e a queda mais rápida da transpiração do que a da fotossíntese indica a existência de mecanismos de aclimação da pupunheira no sentido de diminuir as perdas de água sob condições de estresse hídrico moderado.

Os valores das trocas gasosas de todas as espécies analisadas variaram ao longo do dia, sobretudo nas primeiras classes de potencial hídrico. No entanto, com a redução do potencial hídrico, os valores de E, A e Gs se mantiveram praticamente constantes, independentemente da variação climática. Esse desempenho também foi verificado por Oliveira et al. (2006) e Tonello e Teixeira Filho (2013). A hora do dia e as condições climáticas também influenciaram o mecanismo fisiológico da *Bauhinia forficata* (CARON et al., 2014) e a transpiração e eficiência no uso da água de espécies lenhosas da savana amazônica (PENHA; OLIVEIRA, 2019).

As variáveis de fluxo apresentaram uma tendência em acompanhar Qleaf, principalmente nas primeiras classes de potencial hídrico, mas com amplitude diferente por espécie e classe de Ψ_{pd} , no entanto, conforme ocorreu a restrição hídrica no solo essa relação ficou menos evidente independente da espécie (BENTO, 2011; TONELLO; TEIXEIRA FILHO, 2012; OLIVEIRA; GUALTIERI, 2017).

Quanto ao DPV, este apresentou uma tendência crescente ao longo de todos os dias de monitoramento, contudo, independente da classe de Ψ_{pd} , as variáveis ecofisiológicas não apresentaram uma tendência de acompanhamento dessa variável

ambiental, evidenciando o fechamento estomático por parte das espécies monitoradas como estratégia de evitar a perda excessiva de água e a morte por dessecação, uma vez que o controle estomático é um mecanismo de alta relevância para a sobrevivência da planta em condições de escassez de água. Este comportamento também foi observado por Silva; Lemos Filho, 2001; Oliveira, et al., 2006; Costa; Marengo, 2007; Abreu et al., 2015.

Os resultados obtidos demonstraram que as mudas responderam de maneira distinta às alterações do potencial hídrico e dos fatores ambientais (Qleaf e DPV). Dessa forma as mudanças globais podem impactar o desenvolvimento e produção de biomassa das plantas ao promoverem uma alteração tanto nas condições climáticas como no regime pluviométrico e distribuição das chuvas afetando diretamente a disponibilidade hídrica (IPCC, 2018).

De maneira geral, todas as espécies demonstraram uma capacidade de conservar água, visto que todas começaram a reduzir significativamente as taxas transpiratórias quando a disponibilidade de água atingia um potencial próximo à -1,01 MPa. No entanto, a alteração do regime das chuvas e, por conseguinte a deficiência hídrica prevista pelas mudanças climáticas poderia afetar, quanto ao incremento de biomassa, primeiramente as espécies *Gallesia integrifolia* e *Hevea brasiliensis* uma vez que reduziram significativamente a fotossíntese já à partir de -0,51 MPa, segunda classe de potencial amostrada, demonstrando maior sensibilidade ao déficit hídrico. As demais espécies conseguiram resistir mais à redução hídrica ao reduzirem suas taxas de fotossíntese e o consequente incremento de biomassa em potenciais hídricos mais restritivos: a *Cecropia pachystachya* reduziu significativamente seus valores de A à partir de -1,01 MPa e *Croton urucurana* e *Psidium cattleianum* somente à partir de -2,01 MPa, exibindo assim maior resistência ao déficit hídrico.

A *Hevea brasiliensis* teria seu desenvolvimento ainda mais afetado uma vez que a partir de -1,5 MPa as mudas perderam suas folhas o que impacta diretamente no desenvolvimento e na produção de biomassa das plantas e também pelo fato de que o látex produzido chega a conter 68% de água e assim as condições hídricas são de extrema importância para essa espécie, visto que necessita de água do solo para a sua produção (CAVALCANTE, 2003). Em um dos cultivares de *H. brasiliensis* estudados por Conforto et al. (2005) a taxa fotossintética também decresceu significativamente e foi constatada uma queda de 23% na produção de borracha seca, o que indica que uma queda da fotossíntese é acompanhada pela queda da produção de látex, uma vez que o

conteúdo da borracha seca depende primariamente da eficiência fotossintética da planta (RAO et al., 1998). Assim, conforme Rodrigo (2007), pelo fato da fotossíntese impulsionar a produtividade da borracha pela *Hevea brasiliensis*, torna-se necessário o conhecimento de cada resposta fisiológica da espécie frente às condições hídricas de solo e clima, de forma a proporcionar um maior aproveitamento da produção de látex.

Para Willians et al. (2013) é fato a influência da mudança climática na composição dos ecossistemas: pequenos aumentos de temperatura podem aumentar o déficit de pressão de vapor que acarreta, por sua vez, o aumento do uso da água das plantas e assim acelerar potencialmente a mortalidade durante a seca severa.

Com o aumento do DPV projetado sob as mudanças climáticas espera-se um aumento do estresse hídrico das culturas no futuro (KIMM et al., 2020). Uma elevação da demanda atmosférica atuou como fator estressante no crescimento inicial de mudas de *Eucalyptus* sp. (XAVIER et al., 2019).

Dessa forma o aumento da temperatura ambiente ao diminuir a umidade do ar e aumentar o DPV a evapotranspiração do solo seria igualmente aumentada afetando primordialmente as espécies com maior suscetibilidade à deficiência hídrica. Portanto, as mudanças globais ao influenciarem as características climáticas e diminuir a disponibilidade de água no solo afetariam as plantas negativamente, podendo reduzir e até mesmo inibir o desenvolvimento das espécies estudadas.

2.4 CONCLUSÃO

Os valores das trocas gasosas de todas as espécies analisadas variaram ao longo do dia, sendo que maiores taxas foram observadas pela manhã, enquanto que pela parte da tarde, os valores ficaram mais reduzidos.

Com a redução da quantidade de água disponível no solo, os valores de transpiração, fotossíntese e condutância estomática se mantiveram praticamente constantes, independentemente da variação climática, isto é, mesmo com valores elevados de Qleaf e DPV, as taxas gasosas ficaram menores ao longo do dia, o que evidencia o fechamento estomático como controle da perda de água.

Portanto, todas as espécies demonstraram uma capacidade de conservar água, visto que reduziram significativamente as suas trocas gasosas, no entanto cada espécie apresentou reduções sob um potencial hídrico diferente.

2.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABREU, M.C. et al. Valores limítrofes para transpiração, desenvolvimento e crescimento de *Corymbia citriodora* (Hook.) K.D. Hill & L.A.S. Johnson em resposta à deficiência hídrica no solo. **Revista Árvore**, v. 39, n. 5, p. 841-852, 2015.

ALLEN, C. D. et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. **Forest Ecol. Manage.** v. 259, p. 660–684, 2010.

ALBUQUERQUE, M.P.F. et al. Ecofisiologia de plantas jovens de mogno-africano submetidas a déficit hídrico e reidratação. **Pesq. agropec. bras.**, v. 48, n. 1, p. 9-16, 2013.

BARBOSA, J.P.R.A.D. et al. Plant physiological ecology and the global changes. **Ciênc. agrotec.**, v. 36, n. 3, p. 253-269, 2012.

BARBOSA, L.M. et al. **Lista de espécies indicadas para restauração ecológica para diversas regiões do estado de São Paulo.** Disponível em: < http://botanica.sp.gov.br/files/2016/01/Lista_de_especies_de_SP_CERAD-IBT-SMA_2015.pdf>. Acesso em: 25 out. 2018.

BENTO, M. **Assimilação de carbono, eficiência no uso da água, condutâncias estomática e do mesófilo, transporte de elétrons em árvores de dossel de *Dinizia excelsa* Ducke (Fabaceae, Mimosoideae).** 2011. Dissertação (Mestrado em Ciências de Florestais Tropicais), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Manaus, Amazonas.

BRESHEARS, D.D. et al. The critical amplifying role of increasing atmospheric moisture demand on tree mortality and associated regional die-off. **Frontiers in Plant Science**, v. 4, p. 266, 2013.

CALBO, M.E.R. **Trocas gasosas do açaí e buriti sob estresse de déficit de água e crescimento, porosidade e trocas gasosas do buriti sob inundação.** 1996. 123p. Tese (Doutorado) - Universidade Federal de São Carlos São Carlos, São Carlos, 1996.

CALBO, M.E.R.; MORAES, J.A.P.V. Fotossíntese, condutância estomática, transpiração e ajustamento osmótico de plantas de buriti submetidas a estresse hídrico. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 9, p. 117-123, 1997.

CALBO, M.E.R; MORAES, J.A.P.V. Efeitos da deficiência de água em plantas de *Euterpe oleracea* (açaí). **Revta brasil. Bot.**, v. 23, n. 3, p. 225-230, 2000.

CAMPELO, D.H. et al. Trocas gasosas e eficiência do fotossistema II em plantas adultas de seis espécies florestais em função do suprimento de água no solo. **Revista Árvore**, Viçosa-MG, v. 39, n. 5, p. 973-983, 2015.

CARON, B.O. et al. Relações fisiológicas em mudas de pata-de-vaca (*Bauhinia forficata* Link). **Rev. Bras. Pl. Med.**, v. 16, n. 2, p. 196-201, 2014.

CARREGA, W.C. et al. Respostas fisiológicas de genótipos de amendoim à deficiência hídrica, **RBCIAMB**, n. 54, p. 119-133, 2019.

CAVALCANTE, J.R.; CONFORTO, E.C. Desempenho de cinco clones jovens de seringueira na região do planalto ocidental paulista. **Bragantia**, v. 61, n. 3, p. 237-245, 2002.

CAVALCANTE, J.R. **Fotossíntese, Relações Hídricas, Estado Nutricional e Avaliação de Caracteres Secundários da Produção em dois Cultivares Jovens de Seringueira em São José do Rio Preto, SP**. 2003. 84 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais), Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 2003.

CAVALCANTE, J.R.; CONFORTO, E.C. Fotossíntese e relações hídricas de duas cultivares jovens de seringueira. **Revista brasileira de Botânica**, v. 29, p. 701-708, 2006.

CEPAGRI - **Centro de pesquisas meteorológicas e climáticas aplicadas à agricultura**. Disponível em: <http://www.cpa.unicamp.br/outras-informacoes/clima_muni_118.html>. Acesso em: 03 fev. 2020.

CIAIS, P. et al. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. **Nature**, v. 437, p. 529–33, 2005.

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

FRANK, D.C. et al. Water-use efficiency and transpiration across European forests during the Anthropocene. **Nature Climate Change**, v. 5, p. 579–583, 2015.

GARCIA-FORNER, N. et al. Responses of two semiarid conifer tree species to reduced precipitation and warming reveal new perspectives for stomatal regulation. **Plant, Cell and Environment**, v. 39, p. 38–49, 2016.

GRANDIS, A.; GODOI, S.; BUCKERIDGE, M.S. Respostas fisiológicas de plantas amazônicas de regiões alagadas às mudanças climáticas globais. **Revista Brasil. Bot.**, v. 33, n. 1, p. 1-12, 2010.

HARTMANN, H. Will a 385 million year-struggle for light become a struggle for water and for carbon?—How trees may cope with more frequent climate change-type drought events. **Global Change Biol**, v. 17, p. 642–655, 2011.

HATFIELD, J. L. et al. Climate impacts on agriculture: implications for crop production. **Agron. J.**, v. 103, p. 351–370, 2011.

INMET – **Instituto Nacional de Meteorologia**. Disponível em: <http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=estacoes/estacoesAutomaticas>. Acesso em: 03 dez. 2018.

IPCC - **Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas**. Disponível em: <https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2019/07/SPM-Portuguese-version.pdf>. Acesso em: 20 fev. 2020.

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

KIMM, H. et al. Redefining droughts for the U.S. Corn Belt: The dominant role of atmospheric vapor pressure deficit over soil moisture in regulating stomatal behavior of Maize and Soybean. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 287, 2020.

KWON, H; LAW, B.E.; THOMAS, C.K.; JOHNSON, B.G. The influence of hydrological variability on inherent water use efficiency in forests of contrasting composition, age, and precipitation regimes in the Pacific Northwest. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 249, p. 488–500, 2018.

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

LIMA, A.P.B. et al. Transpiração e condutância estomática em folhas de mudas de mogno (*Swietenia macrophylla* King R.A) submetidas ao estresse hídrico e à reidratação. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, n. 2, p. 933-935, 2007.

LIMOUSIN, J.M. et al. Long-term transpiration change with rainfall decline in a Mediterranean *Quercus ilex* forest. **Global Change Biol**, v. 15, p. 2163–2175, 2009.

McDOWELL, N.G et al. Improving our knowledge of drought-induced forest mortality through experiments, observations, and modeling. **New Phytologist**, v. 200, p. 289–293, 2013.

NAVES-BARBIERO, C.C. et al. Fluxo de seiva e condutância estomática de duas espécies lenhosas sempre-verdes no campo sujo e cerrado. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 12, n. 2, p. 119-134, 2000.

OLIVEIRA, M.A.J. et al. Fotossíntese, condutância estomática e transpiração em pupunheira sob deficiência hídrica. **Scientia Agricola**, v. 59, n. 1, p. 59-63, 2002.

OLIVEIRA, C.R.M. et al. Trocas gasosas de cafeeiros (*Coffea arabica* L.) e seringueiras (*Hevea brasiliensis* muell. arg.) em diferentes sistemas de cultivo na região de Lavras, MG. **Revista Árvore**, Viçosa-MG, v. 30, n. 2, p. 197-206, 2006.

OLIVEIRA, V.C. **Efeito da saturação hídrica do solo na taxa de assimilação de CO₂ e no desenvolvimento de *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae)**. 2007. 106f. Dissertação (mestrado em Biologia Vegetal), Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2007.

OLIVEIRA, A.K.M.; GUALTIERI, S.C.J. Trocas gasosas e grau de tolerância ao estresse hídrico induzido em plantas jovens de *Tabebuia aurea* (Paratudo) submetidas a alagamento. **Ciência Florestal**, v. 27, n. 1, p. 181-191, 2017.

PENHA, D.V.; OLIVEIRA, P.C. Convergence of physiological responses in woody plants in an Amazonian savana. **Brazilian Journal of Botany**, v. 42, p. 575–579, 2019.

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

PEZZOPANE, J.E.M, et al. Temperatura do solo no interior de um fragmento de floresta secundária semidecidual. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v. 10, p. 1-8, 2002.

RAO, G.G. et al. Influence of soil, plant and meteorological factors on water relations and yield in *Hevea brasiliensis*. **International Journal of Biometeorology**, v. 34, p. 175-180, 1998.

REZENDE, I.F et al. Variação diurna na capacidade fotossintética e condutância estomática de porta-enxertos da Videira cv. Bordô. **Sci. Agrar. Parana.**, v. 17, n. 4, p. 472-478, 2018.

RIBEIRO, R.V. et al. Photosynthetic responses of tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 28, n. 1, p. 149-161, 2005.

RIGDEN, A.J.; SALVUCCI, G.D. Stomatal response to humidity and CO₂ implicated in recent decline in US evaporation. **Global Change Biology**, v. 23, p. 1140–1151, 2017.

RODRIGO, V.H.L. Ecophysiological factors underpinning productivity of *Hevea brasiliensis*. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 19, n. 4, p. 245-255, 2007.

RODRIGUES, H.B. et al. Variabilidade sazonal da condutância estomática em um ecossistema de manguezal amazônico e suas relações com variáveis meteorológicas. **Revista Brasileira de Meteorologia**, v.26, n.2, p. 189 - 196, 2011.

SCALON, S.P.Q. et al. Estresse hídrico no metabolismo e crescimento inicial de mudas de Mutambo (*Guazuma ulmifolia* Lam.). **Ciência Florestal**, v. 21, n. 4, p. 655-662, 2011.

SCHOLANDER, P.F. et al. Sap pressure in vascular plants. **Science**, v. 148, p. 339-346, 1965.

SILVA, B.G.; LEMOS FILHO, J.P. Relações hídricas em espécies lenhosas no campus Pampulha/UFMG, Belo Horizonte, MG. **Revista brasileira de Botânica**. v. 24, p. 519-525, 2001.

SILVA JÚNIOR, R.A. **Alterações fisiológicas em clones de seringueira (*Hevea brasiliensis*) submetidos ao déficit hídrico**. 2014. 47 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal), Centro de Ciências Humanas e Naturais, Universidade Federal do Espírito Santo, 2014.

TONELLO, K.C.; TEIXEIRA FILHO, J. Ecofisiologia de três espécies arbóreas nativas da Mata Atlântica do Brasil em diferentes regimes de água. **Irriga**, v. 17, n. 1, p. 85-101, 2012.

TONELLO, K.C.; TEIXEIRA FILHO, J. Ecophysiological behavior of *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla*, Igaratá, SP - Brazil. **Irriga**, v. 18, p. 113-125, 2013.

VANONI, M.; BUGMANN, H.; NÖTZLI, M.; BIGLER, C. Drought and frost contribute to abrupt growth decreases before tree mortality in nine temperate tree species. **Forest Ecology and Management**, v. 382, p. 51–63, 2016.

XAVIER, T.M.T. et al. Leaf water potential and gas exchange of eucalypt clonal seedlings to leaf solar protectant. **J. For. Res.**, v. 3, n. 1, p. 57–63, 2019.

WILL, R.E., et al. Increased vapor pressure deficit due to higher temperature leads to greater transpiration and faster mortality during drought for tree seedlings common to the forest-grassland ecotone. **New Phytol**, v. 200, n. 2, p. 366-374, 2013.

WILLIAMS, A.P. et al. Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. **Nature Climate Change**, v. 3, p. 292–297, 2013.

WULLSCHLEGER, S.D.; HANSON, P.J. Sensitivity of canopy transpiration to altered precipitation in an upland oak forest, Evidence from a long-term field manipulation study. **Global Change Biol**, v. 12, p. 97–109, 2006.

CAPÍTULO 3

Comportamento ecofisiológico de mudas de espécies florestais: qual a tendência com o incremento de variáveis ambientais?

Resumo. Alterações na quantidade de radiação fotossinteticamente ativa ou no déficit de pressão de vapor são prontamente sentidas pela vegetação. Assim, este estudo teve como objetivo analisar, sob diferentes condições hídricas, o comportamento da transpiração, fotossíntese e condutância estomática em função da radiação fotossinteticamente ativa e déficit de pressão de vapor de cinco espécies florestais, sendo elas: *Croton urucurana*, *Cecropia pachystachya*, *Hevea brasiliensis*, *Gallesia integrifolia* e *Psidium cattleianum*. Por meio de um analisador de gás infravermelho foi possível realizar o monitoramento das taxas de transpiração, fotossíntese e condutância estomática em escala horária, em folhas sadias e expandidas de mudas envasadas. O potencial hídrico foliar antemanhã foi obtido por meio da câmara de pressão de Scholander. Os resultados indicaram que de maneira geral as espécies tiveram aumentadas suas trocas gasosas conforme o aumento da radiação fotossinteticamente ativa e diminuição de seus valores conforme o aumento da demanda evaporativa.

Palavras-chave: fotossíntese, potencial hídrico, transpiração.

Abstract. Changes in the amount of photosynthetically active radiation or vapor pressure deficit are readily felt by vegetation. Thus, this study aimed to analyze, under different water conditions, the behavior of transpiration, photosynthesis and stomatal conductance as a function of photosynthetically active radiation and vapor pressure deficit of five forest species, namely: *Croton urucurana* Baill, *Cecropia pachystachya* Trécul, *Hevea brasiliensis* Willd. Ex A. Juss, *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms and *Psidium cattleianum* Sabine. Through an infrared gas analyzer it was possible to monitor the transpiration rates, photosynthesis and stomatal conductance in hourly scale, in healthy and expanded leaves of potted seedlings. The leaf water potential before tomorrow was obtained through the Scholander pressure chamber. The results indicated that in general the species had their gas exchange increased as the photosynthetically active radiation increased and their values decreased as the evaporative demand increased.

Keywords: photosynthesis, transpiration, water potential.

3.1 INTRODUÇÃO

Os principais fatores que influenciam a saída de água das plantas para a atmosfera através da transpiração, bem como a entrada e assimilação de CO₂ para a realização da fotossíntese, são os conteúdos de água na fase líquida presente no solo e na fase gasosa presente na atmosfera, além das características morfológicas da espécie. Um pequeno desequilíbrio em um desses fatores já pode levar à uma situação de deficiência hídrica, o que pode reduzir o volume celular e afetar todos os processos fisiológicos das plantas (SCHOPPACH; SADOK, 2012).

A condutância estomática muda em resposta à demanda evaporativa atmosférica e ao teor de água no solo, especialmente durante a seca, para equilibrar a transpiração do dossel e a captação de água pelas raízes (KATUL et al., 2003). O fechamento estomático, estratégia de tolerância das plantas à deficiência hídrica, pode então ocorrer a fim de minimizar as perdas de água para a atmosfera e assim conservar o conteúdo hídrico foliar reduzindo o risco de desidratação e eventual morte por dessecação (STRECK, 2004; PEAK et al., 2004; SOUZA et al., 2014).

A resposta das plantas às variações climáticas depende de fatores bióticos e de fatores abióticos, como temperatura do ar, disponibilidade de água, radiação solar e déficit de pressão de vapor (GHIMIRE et al., 2018). Maior restrição de água, agravada pela evapotranspiração, pode promover o fechamento dos estômatos, o que implica em queda da transpiração e assimilação de CO₂ visto que ambos são processos difusivos, mas que levam à redução na produção de fotoassimilados (SCALON et al., 2011).

Alterações na quantidade de radiação fotossinteticamente ativa ou no déficit de pressão de vapor também são prontamente sentidas pela vegetação uma vez que os estômatos são sensíveis às variações ambientais (FERREIRA da COSTA et al., 2003).

O aumento da temperatura do ar previsto pelas mudanças climáticas interfere no déficit de pressão de vapor que por sua vez pode influenciar diretamente na fisiologia das plantas através do fechamento estomático, impactando também a fotossíntese e o metabolismo do carbono. Além desse efeito o aumento do DPV também promove impactos às espécies vegetais ao aumentar a evaporação do solo reduzindo a quantidade de água disponível para as plantas, conseqüentemente agravando o estresse hídrico e o risco de mortalidade. Dessa forma, a necessidade de entender os efeitos do aumento da temperatura e do DPV nas espécies florestais e na mortalidade associada é claramente aparente (EAMUS et al., 2008; BRESHEARS et al., 2013).

Modelos climáticos indicam que essas tendências quase que certamente aumentarão o estresse florestal, a mortalidade das árvores e os eventos associados à extinção de espécies em grande escala em muitas regiões do mundo (BRESHEARS et al., 2013). Relações detectadas entre o crescimento regional de árvores, a mortalidade e o DPV da estação quente pressagiam aumentos não lineares no estresse florestal e na mortalidade de árvores no futuro (WILLIAMS et al., 2013).

Sem dúvida as mudanças climáticas globais já estão ocorrendo e serão cada vez mais evidentes, e ecossistemas como os florestais, agrícolas e pastagens tropicais são particularmente vulneráveis às alterações climáticas. Portanto, para enfrentar esse problema, as plantas serão confrontadas com opções limitadas para evitar a perda de seu hábitat ou extinção: morrer, migrar ou adaptar-se (MARTINEZ et al., 2015).

Por isso, identificar quando os nutrientes, CO₂, a temperatura, a quantidade de luz e o suprimento de água são fatores limitantes para o crescimento é essencial para se entender como esses déficits podem ser amenizados (OTTO et al., 2013).

Diante do exposto, o objetivo deste capítulo foi analisar, sob diferentes condições hídricas, o comportamento da transpiração, fotossíntese e condutância estomática de mudas de espécies florestais em função de variáveis climáticas como a radiação fotossinteticamente ativa e o déficit de pressão de vapor.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido em uma área da Universidade Federal de São Carlos, campus Sorocaba, São Paulo. O município de Sorocaba está localizado entre as coordenadas geográficas de 23° 17' S e 47° 16' O, com altitude média de 580 m. O clima da região, de acordo com Köppen, é classificado como Cwa, temperado seco e quente com verão quente, onde a temperatura anual média é de 22°C e a precipitação média anual é de 1311 mm (CEPAGRI, 2020).

Para o estudo foram utilizados três mudas de cada espécie, pioneiras e não pioneiras, plantadas em vasos plásticos (50 litros) que continham terra argilosa com esterco e alocados a pleno sol, sendo monitoradas no período de novembro de 2017 a julho de 2018 (TABELA 1).

TABELA 1. Espécies monitoradas e classificação sucessional

Espécie	Nome Popular	Família	Grupo sucessional*
<i>Croton urucurana</i> Baill	Sangra d'água	Euphorbiaceae	Pioneira
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	Embaúba	Urticaceae	Pioneira
<i>Hevea brasiliensis</i> Willd. Ex A. Juss	Seringueira	Euphorbiaceae	Não Pioneira
<i>Gallesia integrifolia</i> (Spreng.) Harms	Pau d'alho	Phytolaccaceae	Não Pioneira
<i>Psidium cattleianum</i> Sabine	Araçá	Myrtaceae	Não Pioneira

* Classificação de acordo com Barbosa et al., 2015.

O potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}) foi medido ao nascer do sol e para isso foram coletadas folhas sadias cortadas na inserção do pecíolo e levadas imediatamente ao laboratório para que fosse feita a medição utilizando-se uma câmara de pressão de Scholander (SCHOLANDER et al., 1965), modelo 3035 (Soil Moisture Equipment Corp., USA). Os valores foram agrupados em função de classes de Ψ_{pd} para simular as restrições de água no solo, sendo classificados em classes: 0 a -0,50 (Ψ_1); -0,51 a -1,00 (Ψ_2); -1,01 a -1,50 (Ψ_3); -1,51 a -2,00 (Ψ_4), -2,01 a -2,50 (Ψ_5) e -2,51 a -3,00 MPa (Ψ_6).

As medições da transpiração (E), fotossíntese (A) e condutância estomática (Gs) foram realizadas em escala foliar, escolhendo-se para cada indivíduo quatro folhas sadias e totalmente expandidas, localizadas no terço médio da copa, expostas à radiação solar. As leituras foram feitas de hora em hora ao longo do dia, no período das 7 às 16 horas com auxílio do Analisador de Gás Infravermelho (IRGA) (LC-PRO, ADC, BioScientific Ltda., UK) o qual forneceu também, informações sobre radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf). Em cada dia de coleta de dados era possível medir as variáveis de duas espécies diferentes, sendo que no total foram 28 dias de monitoramento.

O déficit de pressão de vapor (DPV) foi calculado a cada hora, sendo para isso utilizados dados de temperatura do ar (Tar) e umidade relativa do ar (UR), por meio da equação: $DPV = es - ea$, onde $es = 0,6108 \times 10^{7,5Tar/237,3+Tar}$ (equação de Tetens) e $ea = UR \times es/100$ (PEREIRA et al., 2002). Os dados climáticos de temperatura e umidade relativa do ar, utilizados para calcular o DPV, foram obtidos na Estação Meteorológica de Observação de Superfície Automática de Sorocaba/SP (INMET, 2018).

Foi calculada, no programa R, a correlação simples entre as variáveis ecofisiológicas: transpiração (E), fotossíntese (A), condutância estomática (Gs) e as

variáveis ambientais: radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf) e déficit de pressão de vapor (DPV).

3.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os valores de correlação entre as variáveis ecofisiológicas e as variáveis ambientais calculados para todas as espécies estudadas podem ser vistos na Tabela 2.

Dentre as variáveis ecofisiológicas de *Croton urucurana* a transpiração obteve mais significância nas correlações com Qleaf, enquanto que o déficit de pressão de vapor pareceu exercer maior influência nas taxas de fotossíntese e condutância estomática uma vez que apresentou maiores valores de correlação com essas variáveis.

As trocas gasosas das mudas de *Cecropia pachystachya* pareceram ser mais influenciadas pelo DPV. Entre 0 e -1,0 MPa foi observada, para a *Hevea brasiliensis*, maior correlação das variáveis ecofisiológicas com o DPV. Para a classe 3, Qleaf apresentou maiores correlações. Esse comportamento sugere que, em condições de Ψ_{pd} até -1,0 MPa, o DPV pode influenciar mais as taxas e acima desse Ψ_{pd} , a radiação pareceu ter mais influência.

As variáveis ecofisiológicas das mudas de *Gallesia integrifolia* apresentaram maiores valores de correlação com Qleaf quando as mudas se encontravam sob maior disponibilidade hídrica, mas já na classe 2 de potencial hídrico foram encontradas maiores correlações com DPV. A partir da terceira classe de potencial os valores se mantiveram próximos e a maioria deles sem significância.

A correlação entre as variáveis ecofisiológicas das mudas de *Psidium cattleianum* e as variáveis ambientais, de maneira geral, se apresentaram maiores quando relacionadas com Qleaf.

Ao considerar as relações entre E e Qleaf percebe-se que elas foram mais significativas para as mudas de *C. urucurana*, *C. pachystachya*, *H. brasiliensis*.

Quando se considera a relação de A com Qleaf, de maneira geral, as correlações foram significativas, principalmente nas primeiras classes de potencial hídrico, ou seja, nas condições de maior disponibilidade hídrica. *P. cattleianum* foi a espécie que apresentou os maiores valores de correlação entre essas variáveis. Ao confrontar-se Gs e Qleaf percebe-se a mesma tendência de comportamento de A e Qleaf.

TABELA 2. Correlação simples entre as variáveis ecofisiológicas (transpiração (E), fotossíntese (A), condutância estomática (Gs)) e as variáveis ambientais (radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf) e déficit de pressão de vapor (DPV)) de espécies florestais nas diferentes classes de potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}). Ufscar-Sorocaba, 2017-2018.

	Potencial hídrico foliar antemanhã (MPa)					
	0 a -0,50	-0,51 a -1,0	-1,01 a -1,50	-1,51 a -2,0	-2,01 a -2,50	-2,51 a -3,0
<i>Croton urucurana</i>						
E x Qleaf	-0,31 **	0,72 **	-	0,39 **	-0,54 **	0,30 **
A x Qleaf	0,31 **	0,55 **	-	-0,03 ns	-0,05 ns	-0,02 ns
Gs x Qleaf	-0,41 **	0,09 ns	-	-0,23 *	-0,68 **	-0,16 ns
E x DPV	-0,63 **	-0,59 **	-	0,07 ns	0,09 ns	-0,42 **
A x DPV	-0,49 **	-0,61 **	-	-0,48 **	-0,25 *	-0,40 **
Gs x DPV	-0,59 **	-0,67 **	-	-0,58 **	-0,21 *	-0,45 **
<i>Cecropia pachystachya</i>						
E x Qleaf	0,41 **	0,15 ns	0,32 **	-	-	-
A x Qleaf	0,35 **	0,05 ns	0,01 ns	-	-	-
Gs x Qleaf	0,37 **	0,01 ns	0,08 ns	-	-	-
E x DPV	-0,58 **	-0,35 **	-0,25 *	-	-	-
A x DPV	-0,60 **	-0,56 **	-0,30 **	-	-	-
Gs x DPV	-0,61 **	-0,49 **	-0,38 **	-	-	-
<i>Hevea brasiliensis</i>						
E x Qleaf	0,74 **	0,61 **	0,69 **	-	-	-
A x Qleaf	0,35 **	0,01 ns	0,39 **	-	-	-
Gs x Qleaf	0,56 **	0,01 ns	0,28 *	-	-	-
E x DPV	-0,75 **	-0,28 **	0,33 **	-	-	-
A x DPV	-0,44 **	-0,43 **	-0,06 ns	-	-	-
Gs x DPV	-0,78 **	-0,56 **	-0,18 *	-	-	-
<i>Galesia integrifolia</i>						
E x Qleaf	0,62 **	-0,08 ns	0,00 ns	-0,28 **	-0,06 ns	-0,10 ns
A x Qleaf	0,64 **	-0,29 **	-0,13 ns	-0,16 ns	-0,10 ns	-0,16 ns
Gs x Qleaf	0,25 **	-0,28 **	-0,23 *	-0,24 *	-0,11 ns	-0,17 ns
E x DPV	-0,37 **	-0,67 **	0,04 ns	0,28 **	-0,13 ns	0,03 ns
A x DPV	-0,06 ns	-0,57 **	-0,34 **	0,02 ns	-0,15 ns	0,13 ns
Gs x DPV	-0,38 **	-0,50 **	-0,46 **	-0,29 **	-0,25 **	-0,27 **
<i>Psidium cattleianum</i>						
E x Qleaf	-0,10 ns	0,39 **	-0,06 ns	-0,01 ns	-0,27 **	0,19 ns
A x Qleaf	-0,19 ns	0,39 **	-0,43 **	-0,25 *	-0,28 **	0,24 *
Gs x Qleaf	-0,28 **	-0,49 **	-0,40 **	-0,22 *	-0,57 **	-0,03 ns
E x DPV	0,03 ns	-0,21 *	-0,22 *	-0,01 ns	0,05 ns	-0,20 *
A x DPV	0,14 ns	-0,12 ns	-0,09 ns	-0,28 **	-0,02 ns	-0,36 **
Gs x DPV	0,01 ns	-0,40 **	-0,23 *	-0,39 **	0,20 *	-0,30 **

Correlação significativa a nível de 1% (**), 5% (*) e ns = não significativa

De maneira geral, Gs foi a variável mais correlacionada com DPV, e o fato de serem correlações negativas sugere então que mesmo com o aumento da demanda evaporativa ocorreu a diminuição dos valores de condutância estomática e consequentemente de A e E, o que contribuiu para a diminuição da perda de água pela planta.

Outras espécies não pioneiras, *Swietenia macrophylla* e *Carapa guianensis*, também controlaram eficientemente a perda de água via transpiração ao regularem a abertura estomática (CORDEIRO et al., 2009; GONÇALVES et al., 2009). A redução da condutância estomática também foi observada por Silva et al. (2008) em plantas jovens de *Schinus terebinthifolius*, cultivadas em vasos, sob deficiência hídrica.

A luz é um fator ambiental de grande relevância que afeta o estabelecimento, o crescimento e a sobrevivência das plantas (POORTER, 2001) e de maneira geral as mudas das espécies estudadas apresentaram uma tendência de aumento nos valores de transpiração (FIGURA 1), fotossíntese (FIGURA 2) e condutância estomática (FIGURA 3) conforme o aumento da radiação fotossinteticamente ativa, sobretudo nas condições de maior disponibilidade hídrica. Conforme a disponibilidade de água diminuiu a relação entre as variáveis ficou menos evidente.

Na classe 1 de potencial, na faixa de 0 a 1000 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ os valores de A de *Croton urucurana* chegaram a 20 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ enquanto que na mesma faixa de Qleaf, a partir de -2,01 MPa os valores ficaram entre 0 e 5 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (FIGURA 2).

Na classe 4 de potencial os valores de E e Gs já se apresentavam bastante reduzidos (FIGURAS 1 e 3) para as mudas de *Croton urucurana*, enquanto que os valores de A diminuíram mais acentuadamente a partir da classe 5 (FIGURA 2). Em estudos com mudas de *Swietenia macrophylla*, *Euterpe oleraceae* e *Bactris gasipaes* os autores também observaram que as taxas de E e Gs foram reduzidas antes de decréscimos acentuados de A (REPELLIN et al., 1994; CALBO; MORAES, 1997; LIMA et al., 2007).

Quando as mudas de *Cecropia pachystachya* estavam submetidas ao potencial hídrico entre 0 e -0,5 MPa e 2000 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ de radiação solar, os valores da taxa de fotossíntese chegaram a quase 20 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, enquanto numa mesma condição de radiação solar, porém sob um potencial de -1,01 a -1,50 MPa, os valores de A não chegaram a 5 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

Para uma mesma faixa de valores de Qleaf, por exemplo, em torno de 2000 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, na classe 1 de potencial a fotossíntese das mudas de *H. brasiliensis* atingiu

valores próximos a $20 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (FIGURA 2) enquanto que nessa mesma faixa de valores de radiação na condição hídrica mais crítica de potencial amostrada os valores de A não ultrapassaram $10 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

Do mesmo modo Oliveira et al. (2006) observaram que as plantas de *Hevea brasiliensis* apresentaram maiores valores de fotossíntese em condições de maior potencial hídrico. Cavalcante (2003) também encontrou uma diminuição nos valores de A, E e Gs em cultivares de *H. brasiliensis*, conforme aumentava a restrição hídrica do solo.

Pode-se visualizar na Figura 2 que os valores máximos de fotossíntese das mudas de *Gallesia integrifolia*, na condição de maior disponibilidade hídrica, se encontram em torno de $15 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ enquanto que na condição de menor disponibilidade os valores ficam em torno de $1 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, quando ambas as observações estão na faixa de $2000 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ de Qleaf. Essa foi a espécie que apresentou a menor amplitude e os menores valores de E quando comparada com as demais espécies (FIGURA 1).

Psidium cattleianum foi a espécie que apresentou a menor amplitude e os menores valores de fotossíntese em comparação com as outras espécies e ao analisar os valores das trocas gasosas destas mudas não houve tendência crescente nem decrescente muito evidente com Qleaf. Sob valores de Qleaf próximos a $1000 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ percebe-se que na classe 1 de potencial os valores de fotossíntese chegaram a $10 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ enquanto que nas classes mais restritivas (5 e 6) os valores de A não excederam $1 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, considerando a mesma faixa de valores de radiação solar. O mesmo comportamento foi observado para E e Gs (FIGURAS 1 e 3).

Macfarlane et al. (2004) encontraram valores de A para *E. globulus* sob déficit hídrico variando de 5 a $10 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Em uma época chuvosa Tatagiba et al. (2007) chegaram a observar uma taxa de fotossíntese máxima de $24 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Marrichi (2009) observou valores de 25,7 a $31,6 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ enquanto que Whitehead e Beadle (2004) e Otto et al. (2013) encontraram valores da ordem de 13 a 32 e de 12,5 a $16,4 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, respectivamente, sendo todos estudos com *Eucalyptus* sp.

A condutância estomática variou entre 0,12 e $0,51 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ no período úmido e de 0,05 a $0,36 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ na estação seca para mudas de eucalipto (CARNEIRO et al., 2008). Almeida e Soares (2003) encontraram valores de condutâncias estomáticas em plantação de híbridos de *E. grandis* com 8 anos de idade, variando entre 0,15 e $0,50 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

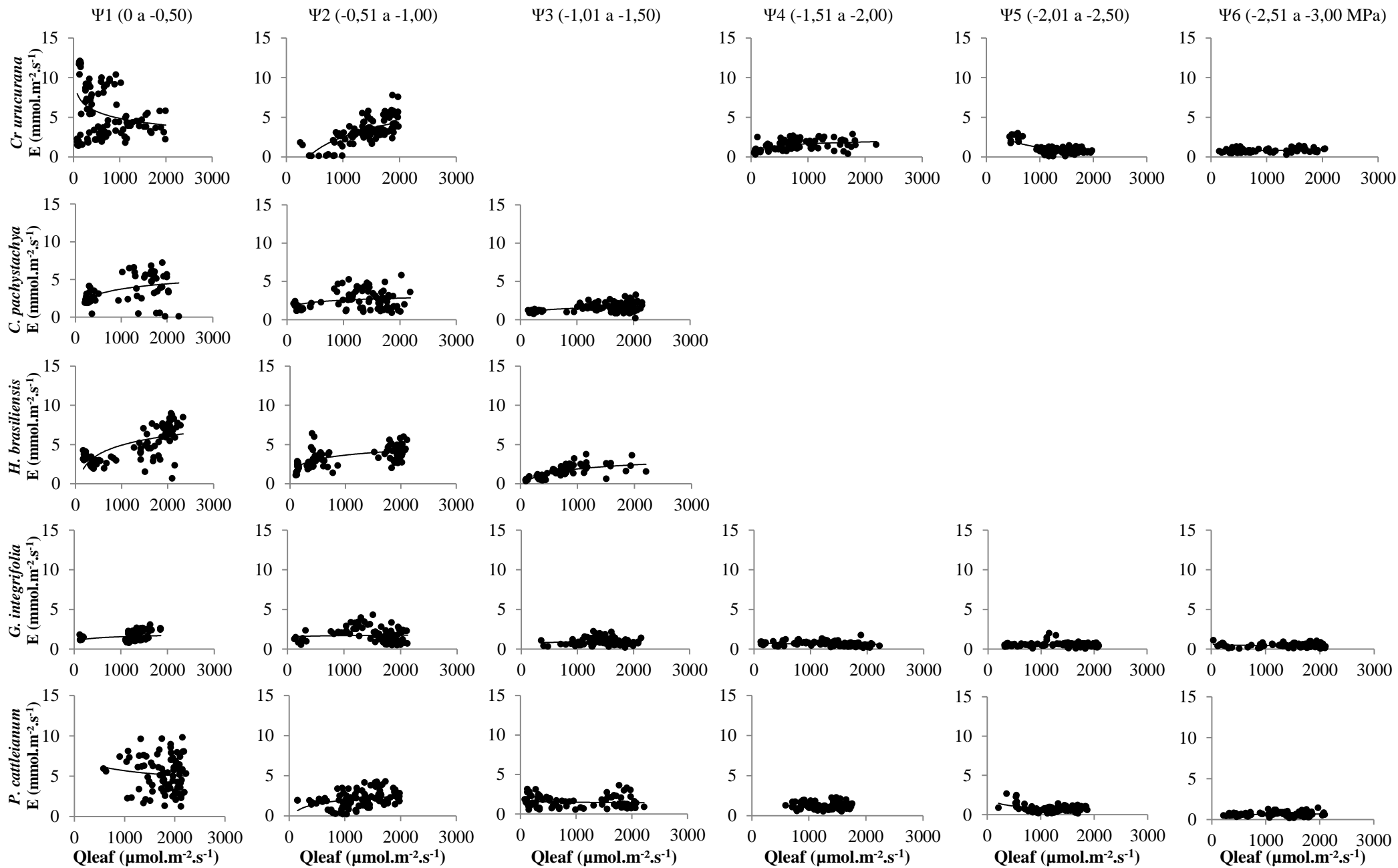


FIGURA 1. Comportamento da transpiração (E) em função da radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf) de mudas de *Croton urucurana*, *Cecropia pachystachya*, *Hevea brasiliensis*, *Gallesia integrifolia* e *Psidium cattleianum* por classe de potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}). Ufscar-Sorocaba, 2017-2018.

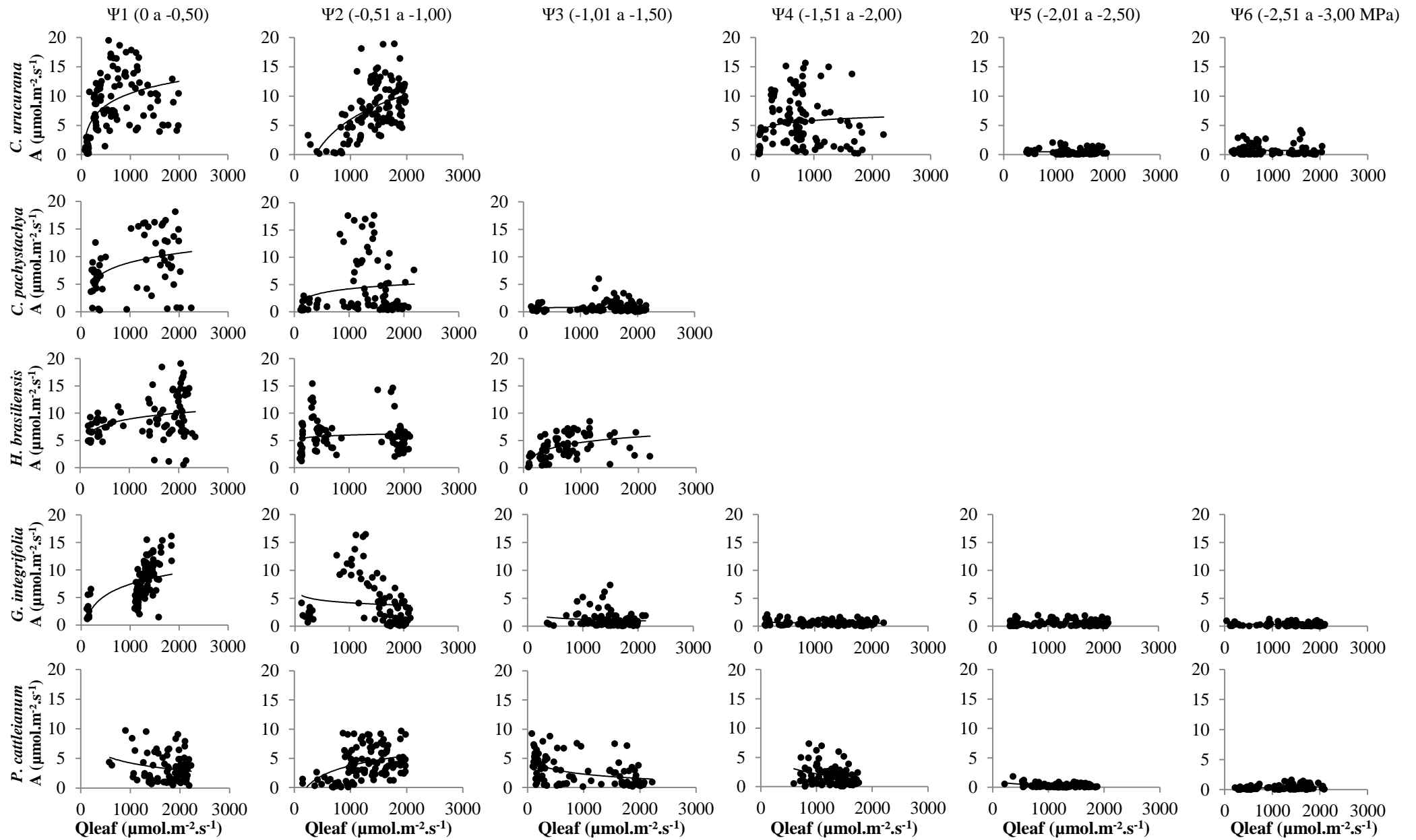


FIGURA 2. Comportamento da fotossíntese (A) em função da radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf) de mudas de *Croton urucurana*, *Cecropia pachystachya*, *Hevea brasiliensis*, *Gallesia integrifolia* e *Psidium cattleianum* por classe de potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}). Ufscar-Sorocaba, 2017-2018.

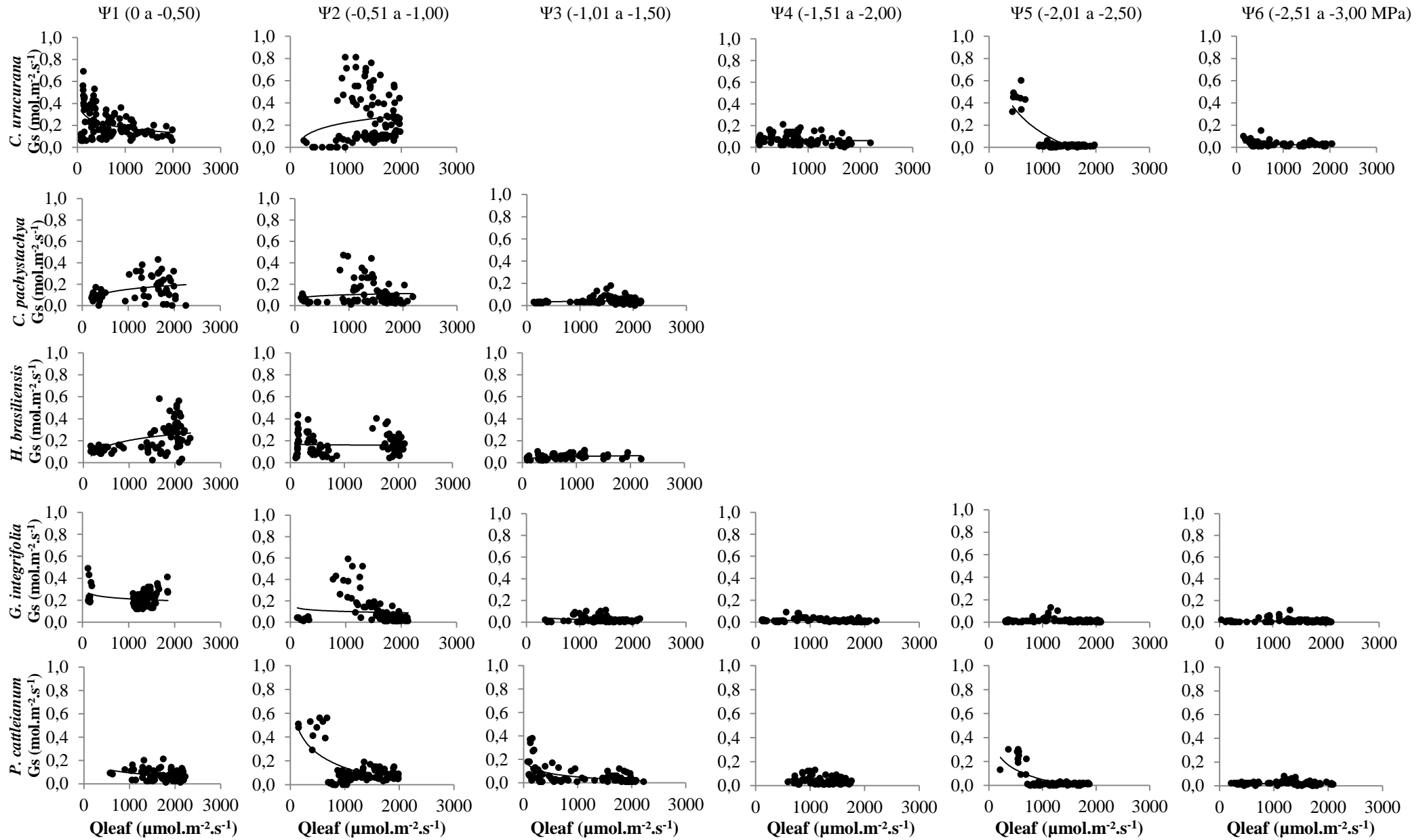


FIGURA 3. Comportamento da condutância estomática (Gs) em função da radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf) de mudas de *Croton urucurana*, *Cecropia pachystachya*, *Hevea brasiliensis*, *Galesia integrifolia* e *Psidium cattleianum* por classe de potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}). Ufscar-Sorocaba, 2017-2018.

De maneira geral as linhas de tendência exibidas nos gráficos das Figuras 4, 5 e 6 exibem um comportamento decrescente das trocas gasosas em relação ao déficit de pressão de vapor.

Deste modo, as taxas de transpiração, fotossíntese e condutância estomática em função do DPV também foram afetadas pelo potencial hídrico de forma que as plantas sob estresse hídrico mantiveram baixas as taxas de E, A e Gs, independente da demanda evaporativa.

A redução das taxas de condutância estomática acompanhada pela diminuição da transpiração foi mais perceptível a partir de -1,01 MPa, enquanto que para A uma redução mais evidente pôde ser percebida a partir de -2,01 MPa para todas as espécies. Uma redução de Gs seguida de uma queda mais rápida na taxa de transpiração do que na fotossíntese pode indicar a existência de mecanismos de aclimação que diminuem as perdas de água sob déficit hídrico moderado (OLIVEIRA et al., 2002).

Lima et al. (2003) também observaram uma queda nos valores de condutância estomática em função do aumento do déficit de pressão de vapor em *Eucalyptus sp.*, *Licania tomentosa* e *Centrolobium tomentonsum* apresentaram uma redução de cerca de 80% nos valores de Gs conforme o aumento do DPV (SILVA; LEMOS FILHO, 2001).

Roupala montana e *Rapanea guianensis* apresentaram uma queda acentuada no fluxo de seiva na faixa de DPV entre 1,5 e 3,5 kPa, refletindo o controle estomático exercido por elas em relação à alta demanda evaporativa do ar (NAVES-BARBIERO et al., 2000). Plantas adultas de *Swietenia macrophylla*, *Joannesia princeps* e *Inga edullis*, também foram espécies que reduziram suas taxas de condutância estomática conforme o aumento de DPV (SILVA; LEMOS FILHO, 2001).

Em uma área úmida, todos os clones de *Eucalyptus sp.* estudados por OTTO et al. (2013) diminuíram a condutância estomática conforme o aumento do déficit de pressão de vapor, apresentando uma queda de $0,16 \text{ mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ para cada 1 kPa de aumento no DPV, não havendo relação entre condutância estomática e DPV na área seca.

Ao controlar a troca de água e dióxido de carbono entre as plantas e a atmosfera, os estômatos desempenham um papel importante na regulação e transporte de água nas plantas, na sensibilidade e tolerância à seca, na competição por recursos do solo e até da hidrologia da paisagem e global (HETHERINGTON; WOODWARD, 2003).

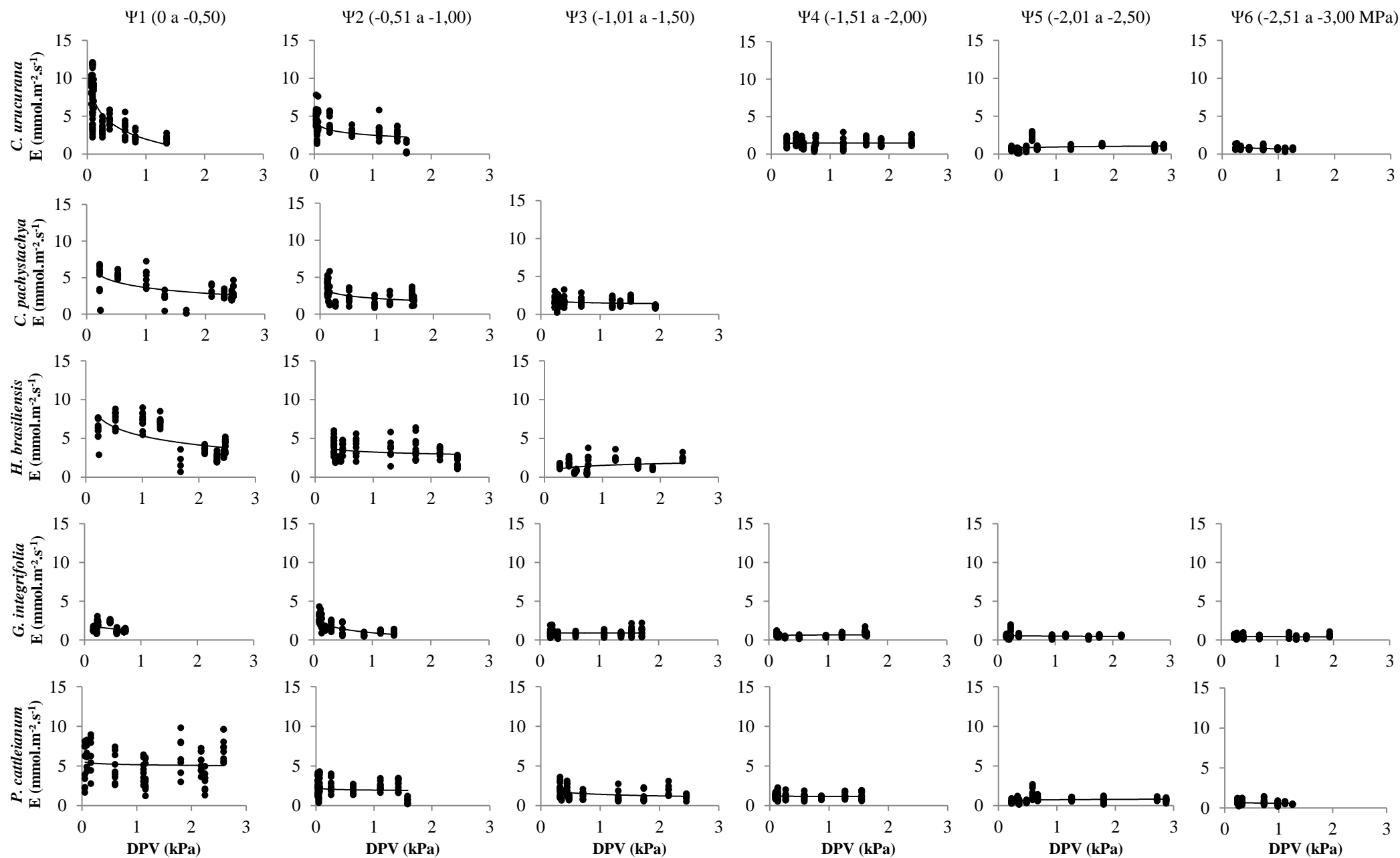


FIGURA 4. Comportamento da transpiração (E) em função do déficit de pressão de vapor (DPV) de mudas de *Croton urucurana*, *Cecropia pachystachya*, *Hevea brasiliensis*, *Galesia integrifolia* e *Psidium cattleianum* por classe de potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}). Ufscar-Sorocaba, 2017-2018.

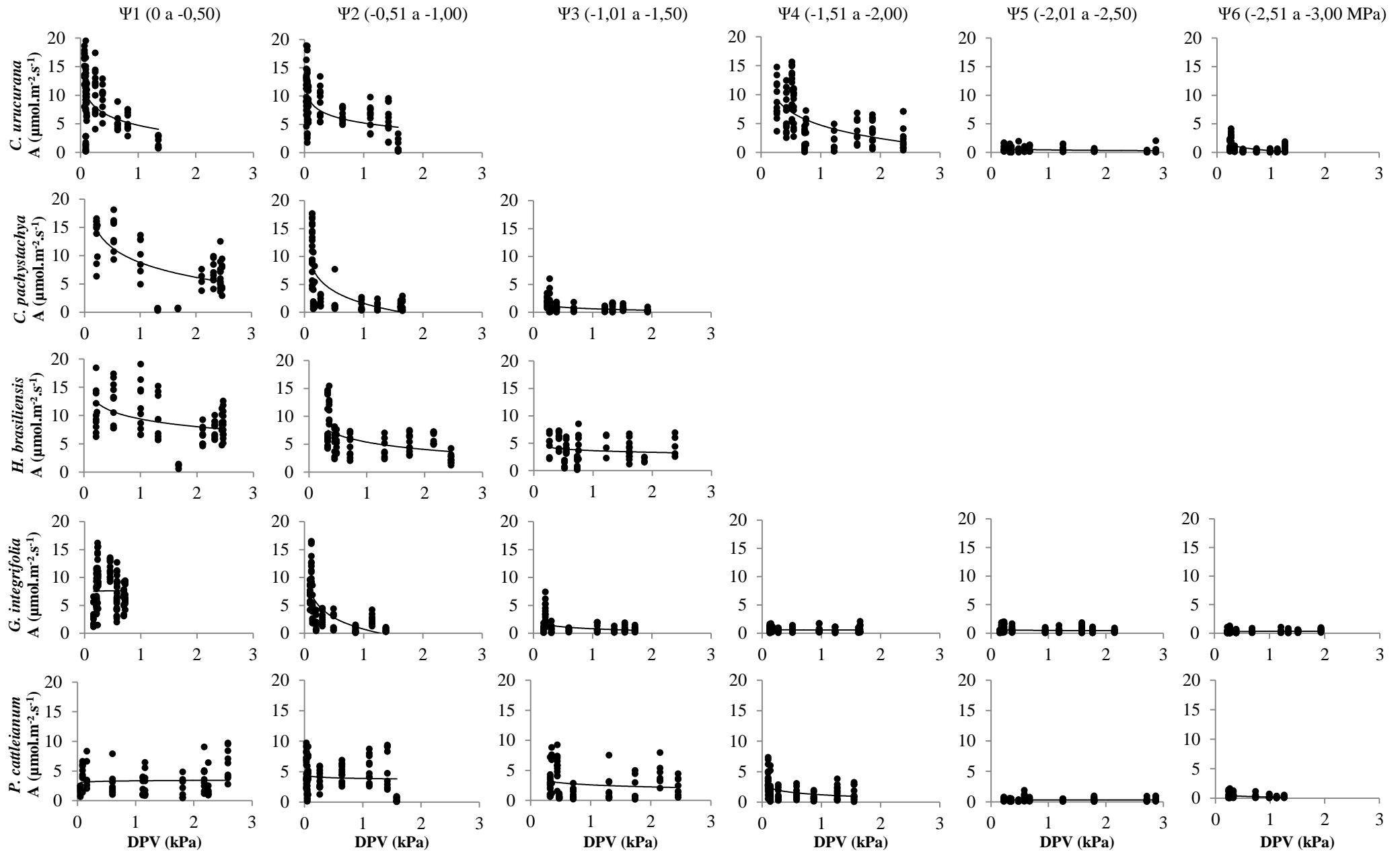


FIGURA 5. Comportamento da fotossíntese (A) em função do déficit de pressão de vapor (DPV) de mudas de *Croton urucurana*, *Cecropia pachystachya*, *Hevea brasiliensis*, *Gallesia integrifolia* e *Psidium cattleianum* por classe de potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}). Ufscar-Sorocaba, 2017-2018.

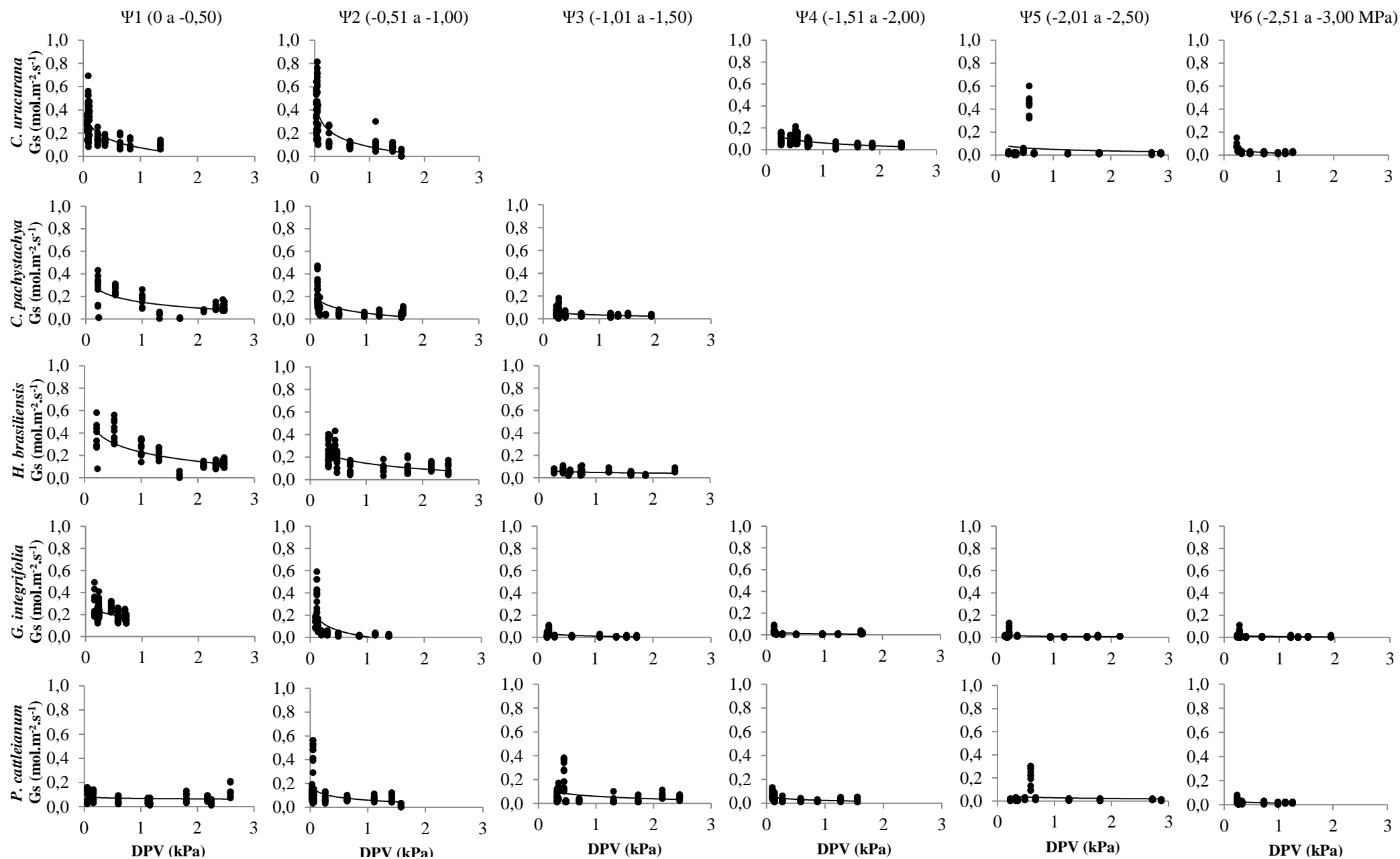


FIGURA 6. Comportamento da condutância estomática (Gs) em função do déficit de pressão de vapor (DPV) de mudas de *Croton urucurana*, *Cecropia pachystachya*, *Hevea brasiliensis*, *Gallesia integrifolia* e *Psidium cattleianum* por classe de potencial hídrico foliar antemanhã. Ufscar-Sorocaba, 2017-2018.

Para todas as espécies pode se perceber a redução da taxa de transpiração e fotossíntese como resultado do fechamento dos estômatos à medida que a disponibilidade de água também diminuiu.

Não só os valores como também a amplitude das variáveis ecofisiológicas diminuiu à medida que o potencial hídrico foi sendo reduzido, isto é, as trocas gasosas apresentaram maiores valores e maior amplitude quando a disponibilidade hídrica se encontrava mais elevada, uma vez que a restrição era imposta tanto os valores de E , A e G_s quanto a amplitude de resposta diminuíram, em ambas as análises, tanto com Qleaf quanto com DPV.

A tendência crescente com relação ao Qleaf e decrescente com relação ao DPV confirmam os resultados obtidos nas análises de correlação linear entre as variáveis apresentadas na Tabela 2.

Tonello e Teixeira Filho (2013), estudaram o comportamento ecofisiológico de dois clones de *Eucalyptus* sp e observaram que um dos clones possuía maior potencial ecofisiológico em condições de maior DPV, ao passo que o outro, era mais impulsionado por Qleaf e com isso, puderam sugerir o manejo e o plantio de cada um deles em função das condições ambientais.

A correlação negativa entre G_s e DPV, em qualquer que fosse a quantidade de água disponível no solo, confirma que a condutância foi inibida, contribuindo assim para a diminuição da perda de água pelas mudas monitoradas, uma vez que a redução da transpiração é um mecanismo de alta relevância para a sobrevivência da planta em condições de escassez de água. Diversos autores também encontraram relação negativa entre G_s e DPV como Granier et al., 2000; Bosveld; Bouten, 2001; Uddling et al., 2005; Jassal et al., 2009, Tonello; Teixeira Filho, 2013.

Em um manguezal amazônico o déficit de pressão de vapor foi a variável que apresentou a melhor relação com a condutância estomática, sendo que as correlações entre estas variáveis foram sempre consideráveis, tanto no período chuvoso quanto seco (RODRIGUES et al., 2011). Valores negativos de correlação entre a condutância estomática e o déficit de pressão de vapor também foram observados para espécies do semiárido.

O fluxo de seiva e a condutância estomática foram medidos para árvores jovens de *Psiadia altissima*, sendo que os valores de G_s foram significativamente maiores e mais sensíveis às condições climáticas durante o período chuvoso em comparação com o período seco, apresentando redução com elevado DPV. O déficit de pressão de vapor,

a radiação e a umidade do solo tiveram influências variadas sobre G_s , para essa espécie o déficit de pressão de vapor atmosférico e, em menor grau, a radiação solar recebida foram os principais impulsionadores e reguladores da transpiração das árvores, durante a estação chuvosa e a seca, enquanto a disponibilidade de umidade do solo teve uma influência menor (GHIMIRE et al., 2018).

Como o desenvolvimento da planta está fortemente relacionado à fotossíntese ele pode ser afetado quando a capacidade fotossintética é limitada por fatores ambientais como a diminuição da precipitação, o aumento da temperatura do ar, do DPV e da evapotranspiração que deixariam os solos mais secos (KRUGER; VOLIN, 2006; BENTO, 2011) e o fato de as correlações das espécies monitoradas apresentarem menos significância conforme a restrição hídrica era imposta também evidencia a relevância que a água apresenta para a manutenção das trocas gasosas, principalmente para a fotossíntese que está relacionada com o incremento de biomassa pela planta.

Ao diminuir a concentração de umidade na atmosfera, o ar aumenta seu poder evaporativo (DPV), o que induz a maiores trocas gasosas entre as plantas e a atmosfera, através dos estômatos (MEINZER et al. 1993, RODRIGUES et al., 2011). No entanto, solos com baixa disponibilidade de água provocam o fechamento estomático e a transpiração é reduzida e assim, o controle estomático pelas plantas exerce uma influência importante no equilíbrio entre o ganho de carbono e a perda de água em escalas que variam de árvores a florestas (GHOLZ; LIMA, 1997; LAWLOR, 2002; WHITEHEAD; BEADLE, 2004; JACKSON et al., 2005; HATFIELD, 2016).

Alguns estudos já concluíram que o aumento de temperatura e DPV pode impulsionar taxas de mortalidade aceleradas durante a seca (ALLISON et al., 2009; Van MANTGEM et al., 2009; ARORA et al., 2013; JIANGETAL, 2013; LIU et al., 2013).

Uma análise de modelagem dos efeitos do DPV e da temperatura na fisiologia de árvores de *Eucalyptus sp.* (EAMUS et al., 2013) demonstrou que o aumento do DPV (de 1,0 a 2,5 kPa) deve ter um impacto muito maior na saúde das árvores (definido como perda prolongada da produtividade primária líquida) do que o aumento da temperatura (de 2,0 a 5,0 °C). Da mesma forma, em um estudo experimental, o aumento do DPV associado a temperaturas mais altas levou a maior transpiração e mortalidade mais rápida durante a seca de mudas de árvores comuns ao ecótono da floresta e das pastagens das Grandes Planícies do centro dos Estados Unidos (WILL et al., 2013).

Deste modo, variações climáticas poderiam promover maiores alterações no desenvolvimento das mudas estudadas uma vez que todas diminuíram as trocas gasosas

conforme o aumento do déficit de pressão de vapor, especialmente para as espécies com as trocas gasosas mais correlacionadas com DPV: *Croton urucurana*, *Cecropia pachystachya* e *Hevea brasiliensis*.

A radiação solar é um componente da mudança climática que geralmente é negligenciado, mas extremamente crítico para o crescimento, pois ao aumentar as nuvens e potencialmente os aerossóis pode causar um aumento da energia solar difusa e de Qleaf (HATFIELD; DOLD, 2019). O aumento da radiação fotossinteticamente ativa proporcionou um incremento nos valores das taxas de fotossíntese para todas as espécies monitoradas, no entanto o aumento da radiação, previsto para ocorrer devido às mudanças climáticas, não provocaria o aumento de A indefinidamente, visto que a fotossíntese possui a tendência de aumentar com o incremento da irradiância somente até atingir o ponto de saturação por luz, quando o aumento na luminosidade não promove mais aumento nas taxas fotossintéticas (BENTO, 2011).

Uma vez que temperaturas mais altas e aumentos associados no DPV são duas das tendências mais pronunciadas das mudanças climáticas nas últimas décadas e que continuarão a acontecer (IPCC, 2018) as alterações climáticas afetariam negativamente as mudas das espécies florestais do presente estudo ao reduzirem principalmente o incremento de biomassa.

3.4 CONCLUSÃO

Os valores das trocas gasosas de todas as espécies em estudo apresentaram uma tendência crescente em relação ao incremento da radiação fotossinteticamente ativa e uma tendência decrescente ao incremento do déficit de pressão de vapor.

Essas relações, no entanto, ficaram mais evidentes quando a disponibilidade de água se encontrava mais elevada, pois com baixo potencial hídrico os valores tanto da transpiração e da fotossíntese quanto da condutância estomática ficaram próximos entre si e praticamente constantes, sem muita variação independente da condição climática. Também houve uma diminuição da amplitude dos valores conforme a restrição hídrica aumentava.

De maneira geral, a condutância estomática, de todas as espécies monitoradas, foi a variável mais correlacionada com o déficit de pressão de vapor, sendo que mesmo com o aumento da demanda evaporativa ocorreu a diminuição dos valores de condutância estomática e conseqüentemente da transpiração e fotossíntese, o que contribuiu para a diminuição da perda de água pela planta.

3.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

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

ALLISON, I. et al. **The Copenhagen Diagnosis 2009: Updating the World on the Latest Climate Science**. Oxford: Elsevier, 2009.

ARORA, V. K. et al. Carbon-concentration and carbon-climate feedbacks in CMIP5 Earth system models. *J. Clim.* , 2013.

BARBOSA, L.M. et al. **Lista de espécies indicadas para restauração ecológica para diversas regiões do estado de São Paulo**. Disponível em: <http://botanica.sp.gov.br/files/2016/01/Lista_de_especies_de_SP_CERAD-IBT-SMA_2015.pdf>. Acesso em: 25 out. 2018.

BENTO, M. **Assimilação de carbono, eficiência no uso da água, condutâncias estomática e do mesófilo, transporte de elétrons em árvores de dossel de *Dinizia excelsa* Ducke (Fabaceae, Mimosoideae)**. 2011. Dissertação (Mestrado em Ciências de Florestais Tropicais), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Manaus, Amazonas.

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

BRESHEARS, D.D. et al. The critical amplifying role of increasing atmospheric moisture demand on tree mortality and associated regional die-off. **Frontiers in Plant Science**, v. 4, p. 266, 2013.

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

CALBO, M.E.R.; MORAES, J.A.P.V. Fotossíntese, condutância estomática, transpiração e ajustamento osmótico de plantas de buriti submetidas a estresse hídrico. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 9, p. 117-123, 1997.

CAVALCANTE, J.R. **Fotossíntese, Relações Hídricas, Estado Nutricional e Avaliação de Caracteres Secundários da Produção em dois Cultivares Jovens de Seringueira em São José do Rio Preto, SP**. 2003. 84 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais), Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 2003.

CARNEIRO, R.L.C. et al. Consumo de água em plantios de eucalipto: parte 1 determinação da condutância estomática em tratamentos irrigado e não-irrigado. **Revista Árvore**, v. 32, n. 1, p. 1-10, 2008.

CEPAGRI - **Centro de pesquisas meteorológicas e climáticas aplicadas à agricultura**. Disponível em: <http://www.cpa.unicamp.br/outras-informacoes/clima_muni_118.html>. Acesso em: 03 fev. 2020.

CORDEIRO, Y.E.M.; et al. Physiological and morphological responses of young mahogany (*Swietenia macrophylla* King) plants to drought. **Forest Ecology and Management**, v. 258, p. 1449-1455, 2009.

EAMUS, D. et al. Comparing model predictions and experimental data for the response of stomatal conductance and guard cell turgor to manipulations of cuticular conductance, leaf-to-air vapour pressure difference and temperature: feedback mechanisms are able to account for all observations. **Plant, Cell&Environment**, v. 31, p. 269–277, 2008.

GHIMIRE, C.P. et al. Transpiration and stomatal conductance in a young secondary tropical montane forest: contrasts between native trees and invasive understorey shrubs. **Tree Physiology**, v. 38, p. 1053-1070, 2018.

GHOLZ, H.L.; LIMA, W.P. The ecophysiological basis for productivity in the tropics. In: Nambiar EKS, Brown AH (eds) Management of soil, nutrients and water in tropical plantation forests. **ACIAR**, v. 43, p. 213–246, 1997.

GONÇALVES, J.F.C.; SILVA, C.E.M.; GUIMARÃES, D.G. Fotossíntese e potencial hídrico foliar de plantas jovens de andiroba submetidas à deficiência hídrica e à reidratação. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 44, n. 1, p. 8-14, 2009.

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

HATFIELD, J.L. Increased temperatures have dramatic effects on growth and grain yield of three maize hybrids. **Agric. Environ. Lett.** p. 1-5, 2016.

HATFIELD, J.L.; DOLD, C. Water-Use Efficiency: Advances and Challenges in a Changing Climate. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, p. 1-14, 2019.

HERNÁNDEZ-SANTANA V.; DAVID; T.S., MARTÍNEZ-FERNÁNDEZ, J. Environmental and plant-based controls of water use in a Mediterranean oak stand. **For Ecol Manage**, v. 225, p. 3707–3715, 2008.

HETHERINGTON, A. M.; WOODWARD, F. I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. **Nature**, v. 424, p. 901-908, 2003.

INMET – **Instituto Nacional de Meteorologia**. Disponível em: <http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=estacoes/estacoesAutomaticas>. Acesso em: 03 dez. 2018.

IPCC - **Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas**. Disponível em: <https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2019/07/SPM-Portuguese-version.pdf>. Acesso em: 20 fev. 2020.

JACKSON, R.B. et al. Trading water for carbon with biological carbon sequestration. **Science**, v. 310, p. 1944–1947, 2005.

JASSAL, R.S.; et al. Evapotranspiration and water use efficiency in different-aged Pacific Northwest Douglas-fir stands. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 149, p. 1168-1178, 2009.

JONES, H.G. Plants and microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology. 3.ed. United Kingdom: Cambridge University Press, 2014. 423p.

KATUL, G., LEUNING, R.; OREN, R. Relationship between plant hydraulic and biochemical properties derived from a steady-state coupled water and carbon transport model. **Plant Cell Environ.**, v. 26, n. 3, p. 339–350, 2003.

KRUGER, E.L.; VOLIN, J.C. In Reexamining the empirical relation between plant growth and leaf photosynthesis, **Csiro Publishing**: 421-429, 2006.

LAWLOR, D.W. Limitation to photosynthesis in water – stressed leaves: Stomata vs. metabolism and the role of ATP. **Annals of Botany**, v.8 9, p. 871-885, 2002.

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

LIMA, A.P.B. et al. Transpiração e condutância estomática em folhas de mudas de mogno (*Swietenia macrophylla* King R.A) submetidas ao estresse hídrico e à reidratação. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, n. 2, p. 933-935, 2007.

MacFARLANE, C.; WHITE, D. A.; ADAMS, M. A. The apparent feed-forward response to vapour pressure deficit of stomata in droughted, field-grown Eucalyptus globulus Labill. **Plant, Cell and Environment**, v. 27, n. 10, p. 1266- 1280, 2004.

MARRICHI, A. H. C. **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.** 2009. 104f. Dissertação (Mestrado em Recursos Florestais) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2009.

MARTINEZ, C.A. et al. Respostas das plantas ao incremento atmosférico de dióxido de carbono e da temperatura. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v. 08, número especial VI SMUD, p. 635-650, 2015.

MEINZER, F.C., et al. Stomatal and environmental-control of transpiration in a lowland tropical forest tree. **Plant Cell Environ**, v. 16, n. 4, p. 429-436. 1993.

NAVES-BARBIERO, C.C. et al. Fluxo de seiva e condutância estomática de duas espécies lenhosas sempre-verdes no campo sujo e cerrado. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 12, n. 2, p. 119-134, 2000.

OLIVEIRA, M.A.J. et al. Fotossíntese, condutância estomática e transpiração em pupunheira sob deficiência hídrica. **Scientia Agricola**, v. 59, n. 1, p. 59-63, 2002.

OLIVEIRA, C.R.M. et al. Trocas gasosas de cafeeiros (*Coffea arabica* L.) e seringueiras (*Hevea brasiliensis* muell. arg.) em diferentes sistemas de cultivo na região de Lavras, MG. **Revista Árvore**, Viçosa-MG, v. 30, n. 2, p. 197-206, 2006.

OTTO, M.S.G.; et al. Fotossíntese, condutância estomática e produtividade de clones de Eucalyptus sob diferentes condições edafoclimáticas. **Revista Árvore**, v. 36, p. 431-439, 2013.

PEAK, D. et al. Evidence for complex, collective dynamics and emergent, distributed computation in plants. **PNAS**, v. 101, n. 4, p. 918-922, 2004.

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

POORTER, L. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. **Functional Ecology**, v. 15, p. 113-123, 2001.

REPELLIN, A.; DANIEL, L.; ZUILY-FODIL, Y. Merits of physiological test for characterizing the performance of different coconut varieties subjected to drought. **Oléagineux**, v. 49, p. 155-169, 1994.

RODRIGUES, H.J.B et al. Variabilidade sazonal da condutância estomática em um ecossistema de manguezal amazônico e suas relações com variáveis meteorológicas. **Revista Brasileira de Meteorologia**, v. 26, n. 2, p. 189-196, 2011.

- SCALON, S.P.Q. et al. Estresse hídrico no metabolismo e crescimento inicial de mudas de Mutambo (*Guazuma ulmifolia* Lam.). **Ciência Florestal**, v. 21, n. 4, p. 655-662, 2011.
- SCHOLANDER, P.F. et al. Sap pressure in vascular plants. **Science**, v. 148, p. 339-346, 1965.
- SCHOPPACH, R.; SADOK, W. Differential sensitivities of transpiration to evaporative demand and soil water deficit among wheat elite cultivars indicate different strategies for drought tolerance. **Environmental and Experimental Botany**, v. 84, p. 1-10, 2012.
- SILVA, B.G.; LEMOS FILHO, J.P. Relações hídricas em espécies lenhosas no campus Pampulha/UFMG, Belo Horizonte, MG. **Revista brasileira de Botânica**. v. 24, p. 519-525, 2001.
- SILVA, M.A.V. et al. Resposta estomática e produção de matéria seca em plantas jovens de aroeira submetidas a diferentes regimes hídricos. **Revista Árvore**, v. 32, n. 2, p. 335-344, 2008.
- SOUZA, A.P. et al. Evapotranspiração e eficiência do uso da água no primeiro ciclo produtivo da figueira 'Roxo de Valinhos' submetida a cobertura morta. **Biosci. J.**, v. 30, n. 4, p. 1127-1138, 2014.
- STRECK, N.A. Do we know how plants sense a drying soil? **Ciência Rural**, v. 34, n. 2, p. 581- 584, 2004.
- TATAGIBA, S.D. et al. Comportamento fisiológico de dois clones de *Eucalyptus* na época seca e chuvosa. **Cerne**, v. 13, n. 2, p.149-159, 2007.
- TOGNETTI, R. et al. Assessing environmental controls over conductances through the soil-plant-atmosphere continuum in an experimental olive tree plantation in southern Italy. **Agric For Meteorol**, v. 149, p. 1229–1243, 2009.
- TONELLO, K.C.; TEIXEIRA FILHO, J. Ecophysiological behavior of *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla*, Igaratá, SP - Brazil. **Irriga**, v. 18, p. 113-125, 2013.
- UDDLING, J.; HALL, M.,; WALLIN, G.; KARLSSON, P.E. Measuring and modelling stomatal conductance and photosynthesis in mature birch in Sweden. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 132, p. 115-131, 2005.
- VanMANTGEM, P.J. et al. Widespread increase of tree mortality rates in the western United States. **Science**, v. 323, p. 521–524, 2009.

WHITEHEAD, D.; BEADLE, C.L. Physiological regulation of productivity and water use in Eucalyptus: a review. **For Ecol Manage**, v. 193, p. 113–140, 2004.

WILL, R.E., et al. Increased vapor pressure deficit due to higher temperature leads to greater transpiration and faster mortality during drought for tree seedlings common to the forest-grassland ecotone. **New Phytol**, v. 200, n. 2, p. 366-374, 2013.

WILLIAMS, A.P. et al. Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. **Nature Climate Change**, v. 3, p. 292–297, 2013.

CAPÍTULO 4

Trocas gasosas e disponibilidade hídrica: um estudo comparativo com mudas de espécies florestais

Resumo. O comportamento ecofisiológico das plantas além de ser intrínseco a cada espécie vegetal também é influenciado pelas condições ambientais, principalmente pela disponibilidade de água no solo por ser um recurso essencial aos diversos processos metabólicos, principalmente durante o período inicial de desenvolvimento das plantas. Este estudo teve como objetivo caracterizar e comparar o desempenho das trocas gasosas (transpiração, fotossíntese e condutância estomática) em função do potencial hídrico foliar de diferentes espécies florestais: *Croton urucurana*, *Cecropia pachystachya*, *Hevea brasiliensis*, *Gallesia integrifolia* e *Psidium cattleianum*. O monitoramento das taxas transpiração, fotossíntese e condutância estomática foi realizado em escala horária, em folhas saudáveis e expandidas de mudas envasadas com auxílio do porômetro de difusão e o potencial hídrico foliar antemanhã foi obtido por meio da câmara de pressão de Scholander. Os resultados indicaram que o potencial hídrico foliar teve um forte efeito sobre a ecofisiologia de todas as espécies estudadas, uma vez que as mudas de todas as espécies sob condições de menor potencial hídrico foliar apresentaram menores taxas de trocas gasosas.

Palavras-chave: fotossíntese, potencial hídrico, transpiração.

Abstract. The ecophysiological behavior of the plants, besides being intrinsic to each plant species, is also influenced by environmental conditions, mainly by soil water availability as it is an essential resource to the various metabolic processes, especially during the initial period of plant development. This study aimed to characterize and compare the performance of gas exchange (transpiration, photosynthesis and stomatal conductance) as a function of leaf water potential of different forest species: *Croton urucurana* Baill., *Cecropia pachystachya* Trécul, *Hevea brasiliensis* Willd. Ex A. Juss., *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms and *Psidium cattleianum* Sabine. The transpiration, photosynthesis and stomatal conductance rates were monitored on an hourly scale, in healthy and expanded leaves of potted seedlings with the aid of the diffusion porometer and the leaf water potential was obtained through the Scholander pressure chamber. The results indicated that the leaf water potential had a strong effect on the ecophysiology of all studied species, since the seedlings of all species under conditions of lower leaf water potential presented lower gas exchange rates.

Keywords: photosynthesis, transpiration, water potential.

4.1 INTRODUÇÃO

Entre todos os recursos de que as plantas precisam, a água pode ser o mais limitante para a produtividade vegetal por ser essencial aos diversos processos metabólicos principalmente durante o seu período inicial de desenvolvimento (SOUZA et al., 2001), deste modo, elas precisam então controlar o uso da água de tal maneira que a demanda feita sobre ela pela atmosfera (contínua) seja balanceada pelo seu abastecimento por parte do solo (esporádico) (REICHARDT; TIMM, 2004).

Uma vez que o consumo hídrico é dado pela relação entre o conteúdo de água no solo e na atmosfera, alterações nessa relação já faz com que as plantas emitam sinais hidráulicos nas folhas e químicos nas raízes, a fim de diminuir as trocas gasosas (STRECK, 2004). Portanto, a fim de não limitar o crescimento e a produção vegetal é fundamental conhecer a disponibilidade de água no solo e as demandas de água pela planta e pela atmosfera nas condições climáticas locais (BERNARDO et al. 2006).

Neste sentido, indicadores fisiológicos, podem auxiliar uma seleção de espécies mais apropriadas, seja para a finalidade de plantios florestais ou ainda, monitorar ambientes naturais (SANTOS JÚNIOR et al., 2006; SILVA et al., 2008; FORRESTER, 2015; YANG et al., 2016). Estes parâmetros podem ser importantes indicadores da capacidade das espécies de se estabelecerem especialmente sobre ambientes com limitação de recursos hídricos (NOGUEIRA et al., 2004; CERNUSAK et al., 2007).

O incremento na concentração de CO₂ e de outros gases de efeito estufa (GEE) tem como consequência o aumento da temperatura média global, ondas de calor e mudanças nos padrões de precipitação em diversas regiões do planeta (IPCC, 2018) e essas alterações podem causar incremento do estresse hídrico e nutricional nas plantas nativas e cultivadas com sérios efeitos sobre seu crescimento e produtividade (HATFIELD et al., 2011) podendo provocar alterações no padrão de crescimento, fenologia da floração e frutificação, germinação e distribuição das espécies, além de impactos de pragas e doenças, e incremento no risco de incêndios, sendo que todas essas alterações podem levar a mudanças na composição e no funcionamento nos diversos ecossistemas (MARTINEZ et al., 2015).

Modelos climáticos projetam um aumento na aridez global nesse século com ondas de calor ocorrendo mais frequentemente e com maior intensidade (DAI, 2011; IPCC, 2018) e como o funcionamento da vegetação depende fortemente da disponibilidade de água, mudanças no regime de precipitação ou nas taxas de

evapotranspiração podem afetar os padrões de crescimento e competição das plantas, modificando a estrutura e a dinâmica dos ecossistemas, e tais mudanças devem impactar diretamente o orçamento de carbono e a capacidade dos ecossistemas de usar água e nutrientes minerais com eficiência (BARBOSA et al., 2012) provocando um impacto na condutância estomática, fotossíntese, metabolismo do carbono, aquisição de recursos e mortalidade da vegetação, sequencialmente (CINNIRELLA et al., 2002; McDOWELL et al., 2008; SALA et al., 2010; McDOWELL 2011; PLAUT et al., 2013; PANGLE et al., 2015).

Uma vez que as mudanças climáticas alterem a temperatura e a umidade e promovam alterações na precipitação, como secas mais frequentes e sazonalidade alterada, podem impor impactos substanciais na estrutura e no funcionamento dos ecossistemas florestais, assim uma melhor compreensão das respostas das árvores às mudanças de disponibilidade de água pode fornecer informações fundamentais para a conservação e manejo das florestas sob futuros regimes climáticos (IPCC, 2018, HU et al., 2018).

Assim, o conhecimento de como as espécies reagem às diversas condições ambientais e principalmente à disponibilidade hídrica é importante para tomada de decisões. O objetivo deste capítulo foi caracterizar e comparar o desempenho das trocas gasosas (transpiração, fotossíntese e condutância estomática) em função do potencial hídrico foliar de mudas de diferentes espécies florestais.

4.2 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido em uma área da Universidade Federal de São Carlos, campus Sorocaba, São Paulo. O município de Sorocaba está localizado entre as coordenadas geográficas de 23° 17' S e 47° 16' O, com altitude média de 580 m. O clima da região, de acordo com Köppen, é classificado como Cwa, temperado seco e quente com verão quente, onde a temperatura anual média é de 22°C e a precipitação média anual é de 1311 mm (CEPAGRI, 2020).

Para o monitoramento foram escolhidas cinco espécies florestais, sendo elas pioneiras: *Croton urucurana* Baill, *Cecropia pachystachya* Trécul e não pioneiras: *Hevea brasiliensis* Willd. Ex A. Juss, *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms e *Psidium cattleianum*. Para o estudo foram utilizadas três mudas de cada espécie plantadas em vasos plásticos (50 litros) que continham terra argilosa com esterco e alocados a pleno sol, sendo monitoradas no período de novembro de 2017 a julho de 2018.

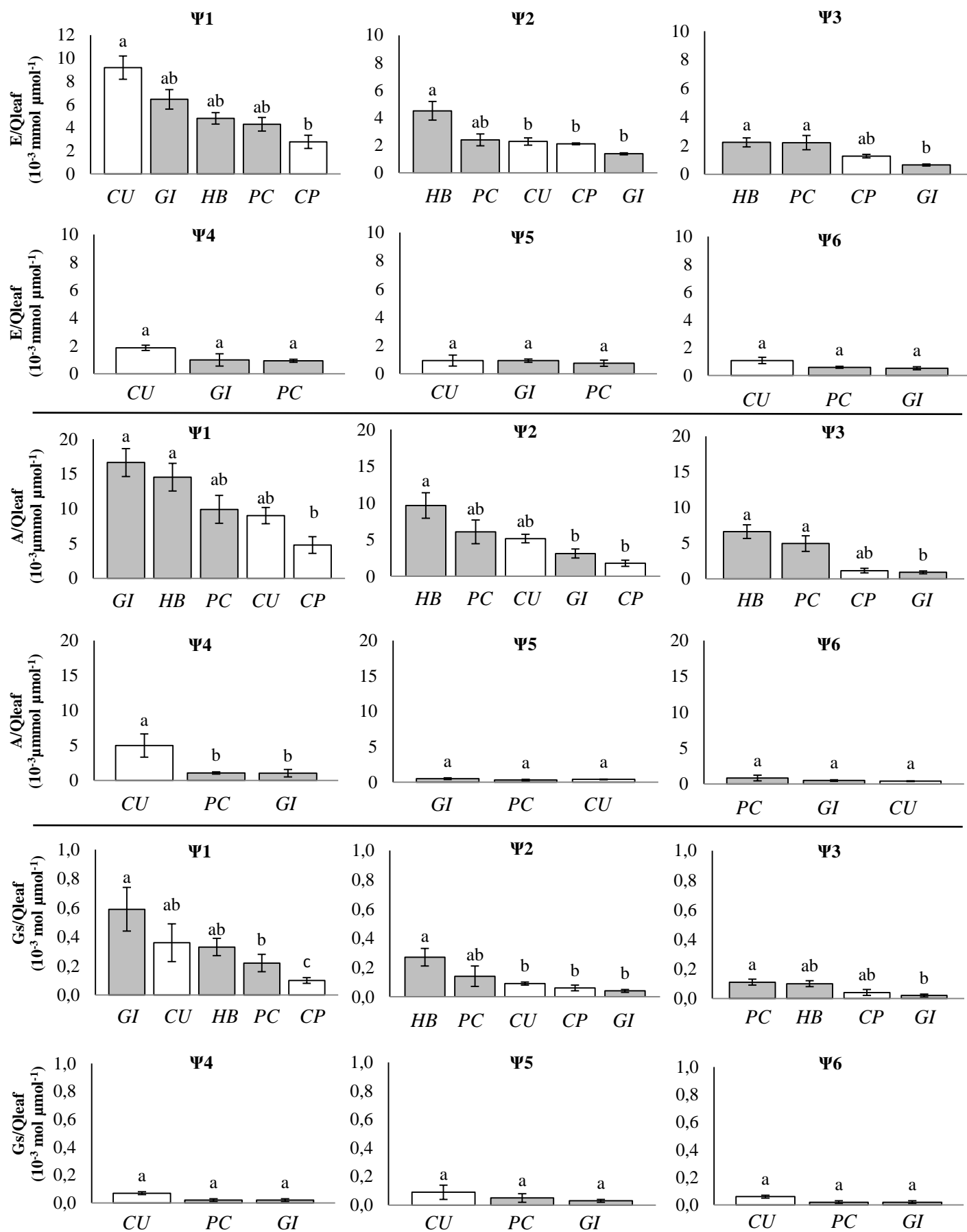
O potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}) foi medido ao nascer do sol e para isso foram coletadas folhas sadias cortadas na inserção do pecíolo e levadas imediatamente ao laboratório para medição por meio da câmara de pressão de Scholander (SCHOLANDER et al., 1965), modelo 3035 (Soil Moisture Equipment Corp., USA) (FIGURA 1a). Os valores foram agrupados em função de classes de Ψ_{pd} para simular as restrições de água no solo, sendo classificados de 0 a -0,50 (Ψ_1); -0,51 a -1,00 (Ψ_2); -1,01 a -1,50 (Ψ_3); -1,51 a -2,00 (Ψ_4), -2,01 a -2,50 (Ψ_5) e -2,51 a -3,00 MPa (Ψ_6). As medições da transpiração (E), fotossíntese (A) e condutância estomática (Gs) foram realizadas na escala horária (das 7 às 16h00) a nível foliar com auxílio do Analisador de Gás Infravermelho (IRGA) (LC-PRO, ADC, BioScientific Ltda., UK), o qual forneceu também, informações sobre radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf) (FIGURA 1b). Para cada indivíduo foram selecionadas quatro folhas sadias e totalmente expandidas, localizadas no terço médio da copa, expostas à radiação solar. Para as análises utilizou-se, portanto o valor médio das medições realizadas a cada hora.

O déficit de pressão de vapor (DPV) foi calculado a cada hora, sendo para isso utilizados dados de temperatura do ar (Tar) e umidade relativa do ar (UR), por meio da equação: $DPV = es - ea$, onde $es = 0,6108 \times 10^{7,5Tar/237,3+Tar}$ (equação de Tetens) e $ea = UR \times es/100$ (PEREIRA et al., 2002). Os dados climáticos de temperatura e umidade relativa do ar, utilizados para calcular o DPV, foram obtidos na Estação Meteorológica de Observação de Superfície Automática de Sorocaba/SP (INMET, 2018).

A fim de excluir a influência de Qleaf e assim, caracterizar as diferenças de comportamento em função somente da estrutura e da fisiologia da espécie, uma razão entre os valores médios de E, A e Gs e de Qleaf dentro de cada classe de Ψ_{pd} foi gerada para melhor compreender a interdependência das variáveis fisiológicas e ambientais. Os valores de E/Qleaf, A/Qleaf, Gs/Qleaf obtidos foram submetidos à análise de variância e quando significativa os valores foram comparados pelo teste de Tukey no programa R.

4.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Croton urucurana foi a espécie que mais transpirou sob elevada disponibilidade hídrica (Ψ_1), no entanto esse mesmo comportamento não foi observado em relação a fotossíntese, pois apresentou menor valor de A quando comparada às outras espécies nessa mesma faixa de potencial hídrico (FIGURA 1).



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

FIGURA 1. Razão entre as variáveis ecofisiológicas (E, A e Gs) e a radiação fotossinteticamente ativa (Qleaf) das espécies florestais avaliadas: *Croton urucurana* (CU), *Cecropia pachystachya* (CP), *Hevea brasiliensis* (HB), *Galesia integrifolia* (GI), *Psidium cattleianum* (PC) em cada classe de potencial hídrico foliar (Ψ_{pd}).

Cecropia pachystachya foi uma espécie que apresentou baixos valores tanto de condutância estomática e transpiração, quanto de fotossíntese nas três condições hídricas em que foi monitorada.

A maior taxa fotossintética quando as mudas se encontravam com maior quantidade de água disponível foi apresentada pela *Gallesia integrifolia*, no entanto com uma pequena diminuição da disponibilidade hídrica já reduziu significativamente suas trocas passando a apresentar baixos valores de E, A e Gs a partir de -0,51 MPa, em comparação com as demais.

Na condição de maior disponibilidade hídrica (0 a -0,5 MPa) as taxas fotossintéticas das espécies não pioneiras (*Hevea brasiliensis*, *Gallesia integrifolia* e *Psidium cattleianum*) foram maiores do que as taxas das espécies pioneiras (*Croton urucurana* e *Cecropia pachystachya*). No entanto esse comportamento só foi observado nessa condição, nas demais situações hídricas não ficou clara uma diferença entre as pioneiras e não pioneiras.

É possível perceber que até um potencial hídrico de -1,50 MPa (Ψ_3) houve diferenças significativamente relevantes entre as espécies estudadas quanto às suas trocas gasosas. A *C. urucurana* no Ψ_1 teve uma taxa de E/Qleaf 70% maior em relação a espécie *C. pachystachya*. Esse mesmo percentual foi encontrado na comparação entre E/Qleaf da *H. brasiliensis* com a *G. integrifolia* nos potenciais hídricos Ψ_2 e Ψ_3 .

No Ψ_1 , as mudas da *G. integrifolia* foram as que apresentaram a maior taxa de fotossíntese por unidade de Qleaf, sendo que o seu valor foi 70% maior em relação a *C. pachystachya*, espécie que apresentou menor valor nessa condição hídrica. As mudas de *H. brasiliensis* tiveram uma taxa de A/Qleaf 81% maior em relação a *C. pachystachya* no Ψ_2 e de 86% maior em relação a *G. integrifolia* no Ψ_3 .

Ao analisar Gs/Qleaf no Ψ_1 a *G. integrifolia* foi a espécie que apresentou maior valor, 83% superior ao valor da *C. pachystachya*, espécie com a menor taxa nesta condição. No entanto, as taxas da *G. integrifolia* foram 85% e 81% menores em comparação a *H. brasiliensis* no Ψ_2 e à *P. cattleianum* no Ψ_3 , respectivamente.

Quando as mudas se encontravam sob potencial entre -1,51 e -2,00 MPa (Ψ_4) já não houve diferença entre as taxas de transpiração e condutância estomática das espécies, no entanto a *C. urucurana* ainda se mostrou diferente das demais quanto a A/Qleaf. A partir do Ψ_5 não houve mais diferença significativa entre as trocas gasosas das espécies estudadas. Deste modo, a partir de -2,01 MPa todas as espécies passaram a realizar suas trocas gasosas de maneira semelhante, com valores bem reduzidos.

Nos gráficos de dispersão com os valores das razões calculadas em função da disponibilidade hídrica observa-se que todas as espécies apresentaram correlação positiva e decrescente com o potencial hídrico foliar antemanhã (FIGURA 2).

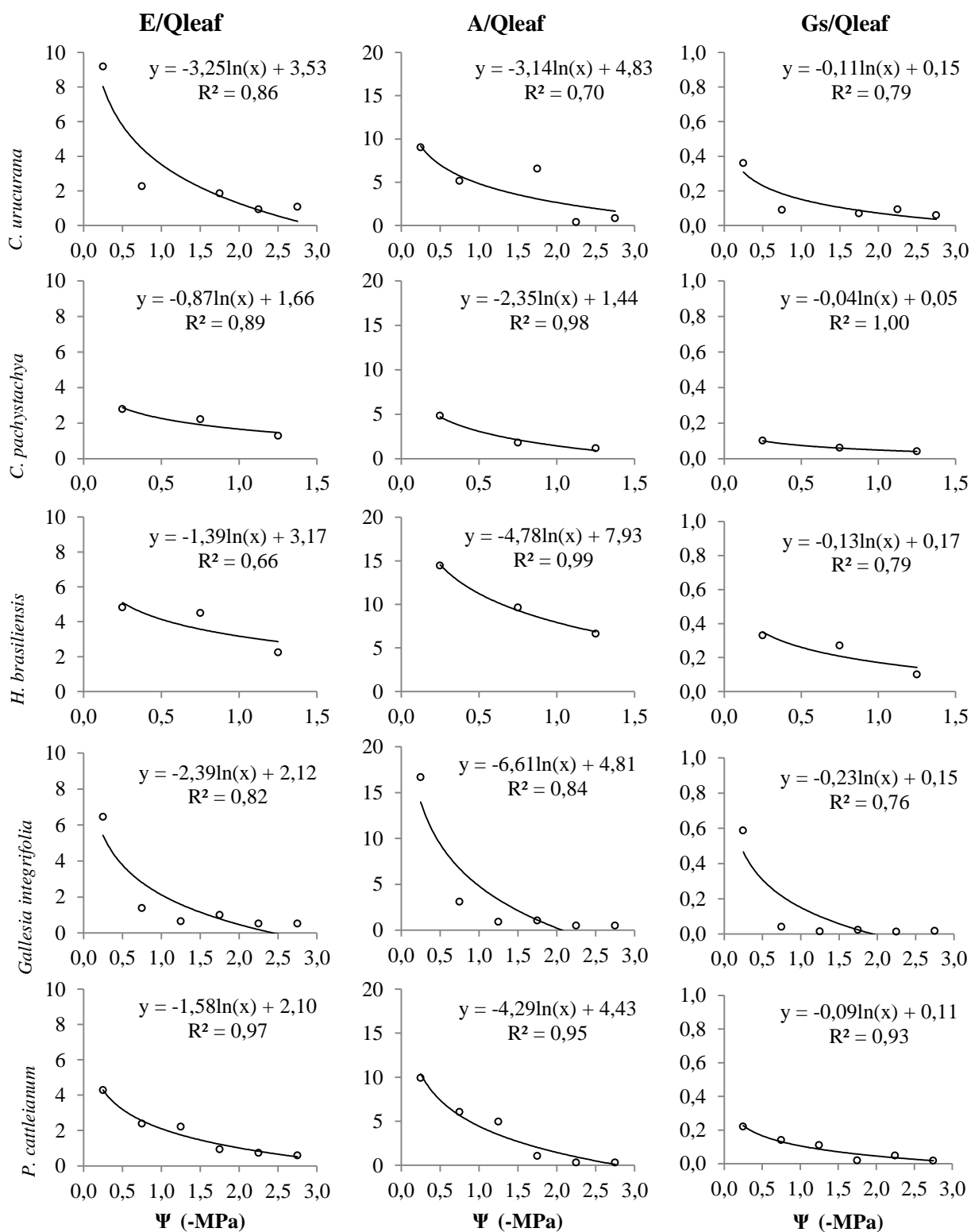


FIGURA 2. Razão média de E/Q_{leaf} ($10^{-3} \text{ mmol } \mu\text{mol}^{-1}$), A/Q_{leaf} ($10^{-3} \mu\text{mol } \mu\text{mol}^{-1}$) e Gs/Q_{leaf} ($10^{-3} \text{ mol } \mu\text{mol}^{-1}$) de mudas de *Croton urucurana*, *Cecropia pachystachya*, *Hevea brasiliensis*, *Galesia integrifolia* e *Psidium cattleianum* em função do centro de classe do potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}).

Esses resultados indicam a forte correlação entre as trocas gasosas e a disponibilidade hídrica. Outros autores também encontraram elevada correlação em seus estudos quando igualmente analisaram as trocas gasosas e o potencial hídrico.

O'Grady et al. (2008) estudando *Eucaliptus globulus* na Austrália encontraram um valor de $R^2=0,78$ entre a transpiração da copa máxima e o potencial hídrico e $R^2=0,73$ quando relacionada a condutância máxima da copa com o potencial hídrico. Já no estudo de árvores jovens de *Carapa guianensis* o valor de correlação entre G_s e Ψ foi considerado relativamente baixo ($R^2=0,27$), no entanto significativo (COSTA, MARENCO, 2007).

Tonello e Teixeira Filho (2012) ao estudarem a correlação entre a transpiração máxima e o potencial hídrico foliar de mudas de *Pterogyne nitens*, *Aspidosperma polyneuron* e *Myroxylum peruiferum* também encontraram uma correlação alta e positiva, sendo elas de $R^2=0,99$, $R^2=0,98$ e $R^2=0,91$ respectivamente.

A restrição de água no solo dada pelo declínio do potencial hídrico impossibilitou as mudas a manterem altas taxas, o que reforça a ideia de que a quantidade de água disponível no solo é fator primordial para as trocas gasosas.

As respostas de vegetais terrestres lenhosos ao déficit hídrico variam entre espécies e os resultados obtidos apontam que nas condições de maior disponibilidade hídrica as espécies estudadas realmente apresentaram diferenças significativas quanto às suas trocas gasosas, no entanto sob restrição hídrica, todas as espécies reduziram bastante a transpiração, a fotossíntese e a condutância estomática, sem diferenças significativas entre elas.

Confirmando os resultados obtidos, mudas de *Cordia americana* e *Balfourodendron riedelianum* reduziram os valores da condutância estomática com irrigações menos frequentes (AJALA et al., 2017). O déficit hídrico também foi um fator limitante para a abertura estomática em *Eucalyptus* sp. contribuindo para a queda na assimilação de carbono pela fotossíntese (OTTO et al., 2013).

Vellini et al. (2008) constataram redução da condutância estomática e da transpiração, em clones de eucalipto, com a redução da disponibilidade de água. Essa restrição da perda de água através do fechamento dos estômatos e o aumento da aquisição da água pelo sistema radicular são mecanismos importantes para a sobrevivência das plantas em situações de déficit hídrico (NGUGI et al., 2004).

Araujo et al. (2010) não reportaram diferenças em mudas de *Mimosa caesalpinifolia* em relação à alocação de matéria seca foliar e radicular quando

submetidas ao déficit hídrico, enquanto que mudas de *Parapiptadenia rigida* externaram maiores valores de massa seca caulinar em comparação às mudas controle.

Os resultados obtidos neste estudo condizem com Chen et al. (2010), que constatarem também a redução da fotossíntese e condutância estomática conforme a redução da disponibilidade de água. *Stryphnodendron adstringens*, *Striphnodendron obovatum*, *Tibouchina stenocarpa* e *Eriotheca gracilipes* são espécies pioneiras do cerrado que também diminuíram a fotossíntese em período mais seco (PALHARES et al., 2010).

A disponibilidade hídrica também influenciou a ecofisiologia de *Erythroxylum simonis* uma vez que quando submetida ao estresse hídrico as plantas apresentaram menores taxas fotossintéticas devido ao fechamento dos estômatos como estratégia fisiológica para evitar a perda excessiva de água (RIBEIRO et al., 2018).

Dois clones de *Eucaliptus* sp estudados por Fernandes et al. (2015) também foram bastante afetados pela restrição hídrica, promovendo reduções significativas na condutância estomática, transpiração e fotossíntese.

Carneiro (2014) estudando plantas jovens de *H. brasiliensis* notou que, sob baixa disponibilidade de água, independente do tratamento adotado, a fotossíntese, a taxa transpiratória e a condutância estomática também foram fortemente diminuídas.

No entanto, nas condições apresentadas neste estudo, mesmo na situação de potenciais hídricos mais restritivos, não foi observado fechamento total dos estômatos ($G_s=0 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Todas as trocas gasosas ficaram bem reduzidas, mas nenhuma chegou ao valor zero.

No estudo de Cavalcante (2003), sob condições de campo e valores de potencial hídrico próximos à $-1,70 \text{ MPa}$, os estômatos também não se fecharam totalmente, entretanto, em plantas jovens envasadas de *Hevea brasiliensis*, Cascardo et al. (1993) relataram o fechamento total dos estômatos sob Ψ_{pd} de $-1,3 \text{ MPa}$, o que ocorreu após 13 dias sem irrigação.

Valores próximos de $-1,5 \text{ MPa}$ foram observados por Conceição et al. (1985) como sendo limitantes para o fechamento estomático de mudas jovens de *H. brasiliensis*. Rocha Neto et al. (1983) também verificaram que, para plantas de *Hevea brasiliensis* mantidas em casa de vegetação, com o aumento do déficit hídrico, ocorria o fechamento total dos estômatos sem ganho líquido da fotossíntese.

Inversamente, maior disponibilidade hídrica contribuiu para maiores taxas fotossintéticas, devido ao controle estomático menos rigoroso, o que também

influenciou os maiores valores de transpiração nesta condição (TATAGIBA et al. 2008; LLUSIA et al., 2016; ZHANG et al., 2017). Elevada disponibilidade de água, como nos períodos chuvosos, permitiu que indivíduos de *Erythroxylum simonis* também exibissem taxas mais elevadas de transpiração (RIBEIRO et al., 2018).

O estresse hídrico, ao promover o fechamento estomático, reduz a concentração interna de CO₂ (C_i) no mesófilo foliar, com conseqüente redução na taxa de fotossíntese. Neste sentido, a disponibilidade hídrica e o C_i podem representar fatores limitantes para a fotossíntese, especialmente devido à restrição à condução de gás na folha (LORETO et al., 2003; DIAS; MARENCO 2007).

Análises da fluorescência transiente da clorofila “a” realizadas por Silva Jr. (2014) mostraram que a deficiência hídrica comprometeu processos fundamentais na etapa fotoquímica da fotossíntese diminuindo o aproveitamento da energia luminosa.

O entendimento das interações dos processos fisiológicos e das variáveis ambientais é essencial em termos da tolerância de espécies a ambientes distintos. Em ambientes agrícolas e florestais esses estudos podem auxiliar na seleção de genótipos, bem como na definição de estratégias de manejo das áreas cultivadas (OTTO et al., 2013). CAMPELO et al. (2015), por exemplo, ao estudarem diversas espécies tropicais perceberam que *Handroanthus impetiginosa*, *Simarouba amara* e *Astronium fraxinifolium* mostraram-se mais adaptados às condições de baixa disponibilidade hídrica do solo, enquanto que o *Swietenia macrophylla*, *Calophyllum brasiliense* e *Handroanthus serratifolius* mostraram-se mais sensíveis ao déficit hídrico, o que foi evidenciado pelas maiores reduções nas trocas gasosas e na eficiência fotoquímica do fotossistema II.

A água, uma vez que é o principal fator de crescimento, responsável por oscilações na produtividade vegetal é, ao mesmo tempo, o fator mais limitante à produtividade das culturas (ROZA, 2010; CARVALHO et al., 2015), sendo que as espécies vegetais exibem comportamentos diferentes em resposta ao déficit hídrico, variando de muito sensíveis a mais resistentes (KRATZ et al., 2013).

As mudanças climáticas já vêm provocando situações hídricas atípicas, ou seja, épocas com chuvas normais (circunstância ideal para o cultivo), épocas com chuvas muito intensas e épocas com secas severas e essas alterações no clima afetam as plantas, prejudicando o seu desenvolvimento (NASA, 2019; CARREGA et al., 2019).

Como esperado, Forner et al. (2016) verificaram que plantas submetidas a tratamento de seca e calor tiveram menores valores de gs e taxas de assimilação de

carbono em relação às plantas-controle. Respostas estomáticas e hidráulicas ao calor e tratamentos de precipitação reduzida ilustraram claramente que a baixa disponibilidade de água e um aumento na temperatura podem ter um impacto negativo no desempenho das árvores, independentemente da estratégia da espécie para enfrentar a seca. Uma redução de 45% da precipitação provocou fortes alterações nas características fisiológicas e morfológicas de árvores de *Pinus edulis* em uma região semiárida, atrasou o surgimento das acículas e diminuiu significativamente a fotossíntese e a condutância estomática (GROSSIORD et al., 2017).

Testes diretos dos efeitos do aquecimento climático em uma variedade de condições de umidade do solo, causados por variações sazonais ou interanuais ou por manipulações de temperatura ou umidade já tem sido realizados, mas ainda não está claro como as respostas das plantas ao aquecimento climático serão influenciadas por esses fatores (PENG et al., 2011; PRICE et al., 2013; WANG et al., 2014; MOYES et al., 2015; GIRARDIN et al., 2016; D'ORANGEVILLE et al., 2016; HOGG et al., 2017).

Tanto a "lei do mínimo" quanto a teoria das limitações múltiplas (WONG et al., 1979; BLOOM et al., 1985; RASTETTER; SHAVER., 1992) fornecem uma base conceitual para prever interações do aquecimento climático com a umidade do solo. Embora temperaturas mais altas possam aliviar os limites enzimáticos da fotossíntese, as taxas de assimilação de CO₂ podem diminuir quando a água do solo também for reduzida e assim causar fechamento estomático e limitação de CO₂ para a fotossíntese.

Em um estudo que simulou o aumento da temperatura o tratamento com temperatura mais elevada teve um efeito marcadamente diferente nas taxas fotossintéticas, pois o aquecimento aumentou A em 15%, quando as plantas se encontravam sob condições de alta umidade do solo, crescendo em média 23% mais rápido. Todas as espécies angiospermas apresentaram maior capacidade máxima de carboxilação a 25°C (V_{cmax-25}) quando cultivadas em temperatura elevada em comparação à temperatura ambiente, explicando as maiores taxas de fotossíntese em plantas aquecidas quando as limitações de água no solo eram modestas. Esta capacidade máxima de carboxilação máxima em angiospermas aquecidas e com elevada disponibilidade hídrica foi indicativa de uma resposta de aclimatação (regulação positiva do V_{cmax-25}) ao crescimento em temperaturas elevadas (REICH et al., 2018).

No entanto, todas as espécies estudadas por REICH et al. (2018) apresentaram redução de A com a redução da umidade do solo, sendo que o declínio, para todas elas,

foi mais acentuado na condição de aquecimento, uma vez que conforme o esperado, devido aos maiores gradientes evaporativos das plantas e solos mais quentes o tratamento de aquecimento reduziu ainda mais a umidade do solo. Paralelamente à resposta de A, a condutância estomática das folhas também diminuiu mais acentuadamente no tratamento aquecido. Então, em condições mais secas o estímulo médio da fotossíntese desapareceu, sendo que em média, a fotossíntese foi reduzida pelo tratamento de aquecimento em 9% e 18%, respectivamente, quando a umidade do solo estava na mediana, 25 e 5 percentis, portanto, sob condições úmidas e aquecidas houve uma vantagem fotossintética, enquanto que em condições mais secas, limitações se tornaram dominantes e qualquer vantagem do aquecimento desapareceu, e nos solos mais secos, tornou-se um obstáculo.

Dessa forma Reich et al. (2018) concluíram que quando a umidade do solo era alta o aquecimento aumentava a fotossíntese, mas sempre que ocorriam déficits substanciais de umidade, o aquecimento diminuía A acentuadamente. Todas as respostas das espécies foram consistentes com a hipótese de que os efeitos do aquecimento experimental sobre o ganho de carbono seriam menos positivos ou mais negativos durante períodos de baixa umidade do solo.

Esses resultados apresentam implicações importantes para o futuro, decorrentes de dois mecanismos independentes, mas aditivos. Primeiro, condições mais quentes futuras levarão a uma limitação estomática cada vez mais forte da fotossíntese na secagem de solos, de modo que as limitações de água do solo a magnitude historicamente típica eliminará parte ou todo o aumento do ganho de carbono possível de uma maior capacidade fotossintética. Segundo, a evapotranspiração mais alta em um mundo mais quente resultará em umidade média do solo cronicamente mais baixa, reduzindo ainda mais a fotossíntese por meio do mesmo mecanismo de diminuição da condutância estomática. Assim, a baixa umidade do solo exercerá um poderoso efeito de frenagem, ou mesmo reverterá, os benefícios potenciais do aquecimento climático na fotossíntese das espécies arbóreas (REICH et al., 2018).

Tanto com os resultados de Reich et al. (2018) quanto com os do presente estudo percebe-se a importância da água para as trocas gasosas, especialmente à fotossíntese e conseqüentemente para o crescimento e incremento de biomassa para as espécies arbóreas. Como as condições climáticas provavelmente se tornarão efetivamente mais secas, uma vez que o aquecimento climático aumentará a evapotranspiração mais do que a precipitação, a importância da disponibilidade de água para as respostas das

florestas ao aumento da temperatura aumentará cada vez mais, assim como a necessidade de novos estudos (SEAGER et al., 2014; SHERWOOD; FU, 2014; WANG et al., 2014).

Iannelli-Servin (2007) ponderou que a falta de informação sobre as respostas das espécies nativas a ambientes com diferentes níveis de estresse pode limitar a recomendação das mesmas e até mesmo comprometer a restauração florestal logo na primeira fase do processo, de plantio e desenvolvimento inicial da floresta, onde a necessidade de água é maior, podendo comprometer assim todo o processo de desenvolvimento sucessional da nova floresta.

Neste sentido, conhecimento do comportamento das espécies e da relação com os fatores que controlam as interações no sistema solo-planta-atmosfera pode auxiliar na adequação das metodologias e até na escolha das espécies para plantio de restauração visando um maior sucesso dessas ações (WHITEHEAD; BEADLE, 2004; IANNELLI-SERVIN, 2007) uma vez que os plantios florestais tem sido uma técnica muito difundida para superar a degradação ambiental (LAMB et al., 2005), por atuarem como facilitadores do processo de regeneração natural que as florestas apresentam, promovendo a melhoria das condições de luminosidade, solos e microclima (PARROTA, 1997).

Devido a alta correlação que todas as mudas apresentaram com o potencial hídrico e considerando que *Croton urucurana*, *Cecropia pachystachya*, *Gallesia integrifolia* e *Psidium cattleianum* são espécies bastante utilizadas em plantios visando a restauração florestal as mudas poderiam ser afetadas negativamente com as mudanças climáticas e suas alterações principalmente no padrão hídrico, comprometendo o sucesso do plantio florestal.

4.4 CONCLUSÃO

Os resultados indicaram que o potencial hídrico foliar teve um forte efeito sobre a ecofisiologia de todas as espécies estudadas, uma vez que as mudas de todas elas sob condições de menor potencial hídrico foliar apresentaram menores taxas de trocas gasosas. A correlação positiva e decrescente, exibida por todas as espécies, entre o potencial hídrico e as trocas gasosas evidencia essa influência da disponibilidade hídrica no desenvolvimento ecofisiológico das espécies florestais estudadas.

Na comparação entre as espécies foi observado que até um potencial hídrico de -1,50 MPa houve diferença significativamente relevante entre as espécies estudadas quanto às suas trocas gasosas, sendo que, a partir dessa classe de potencial hídrico não houve mais diferença significativa entre as taxas de transpiração, fotossíntese e condutância estomática as mudas passaram a realizar suas trocas gasosas de maneira semelhante, com valores bem reduzidos.

4.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AJALA, M.C. et al. Morfometria e condutância estomática em mudas de espécies lenhosas em função da frequência de irrigação. **Sci. Agrar. Parana.**, v. 16, n. 3, p. 342-346, 2017.

ARAUJO, R.S.L.; et al. Análise de crescimento em *Mimosa caesalpinifolia* Benth. (sabiá) e *Parapiptadenia rigida* Benth (Brenan) (angico monjolo) submetidas ao estresse hídrico. In ANAIS DA X JORNADA DE ENSINO, PESQUISA E EXTENSÃO, 2010, UFRPE, Recife, PE. Anais... Recife, PE, 2010.

BARBOSA, J.P.R.A.D. et al. Plant physiological ecology and the global changes. **Ciênc. agrotec.**, v. 36, n. 3, p. 253-269, 2012.

BARBOSA, L.M. et al. **Lista de espécies indicadas para restauração ecológica para diversas regiões do estado de São Paulo.** Disponível em: <http://botanica.sp.gov.br/files/2016/01/Lista_de_especies_de_SP_CERAD-IBT-SMA_2015.pdf>. Acesso em: 25 out. 2018

BERNARDO, S; SOARES, A. A.; MANTOVANI, E. C. **Manual de Irrigação.** 8a ed atualizada e ampliada. Viçosa: UFV, Imprensa Universitária. 2006. 613 p.

BLOOM, A.J., CHAPIN, I.F.S.; MOONEY, H.A. Resource limitation in plants—an economic analogy. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, v. 16, p. 363–392, 1985.

CAMPELO, D.H. et al. Trocas gasosas e eficiência do fotossistema II em plantas adultas de seis espécies florestais em função do suprimento de água no solo. **Revista Árvore**, Viçosa-MG, v. 39, n. 5, p. 973-983, 2015.

CAVALCANTE, J.R. **Fotossíntese, Relações Hídricas, Estado Nutricional e Avaliação de Caracteres Secundários da Produção em dois Cultivares Jovens de Seringueira em São José do Rio Preto, SP.** 2003. 84 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais), Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 2003.

CARNEIRO, M.M.L.C. **Fisiologia de plantas jovens de seringueira cultivadas em diferentes fontes nitrogenadas e sob baixa disponibilidade de água e oxigênio**. 2014. 108 f. Tese (doutorado em Fisiologia Vegetal), Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2014.

CARREGA, W.C. et al. Respostas fisiológicas de genótipos de amendoim à deficiência hídrica, **RBCIAMB**, n. 54, p. 119-133, 2019.

CARVALHO, C.M. et al. Eficiência do uso da água na produção do pinhão-mansão no semiárido nordestino. **Revista Agrarian**, v. 8, n. 29, p. 296-303, 2015.

CASCARDO, J.C.M.; OLIVEIRA, L.E.M.; SOARES, A.M. Disponibilidade de água e doses de gesso agrícola nas relações hídricas da seringueira. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 5, p.3 1-34, 1993.

CEPAGRI - **Centro de pesquisas meteorológicas e climáticas aplicadas à agricultura**. Disponível em: <http://www.cpa.unicamp.br/outras-informacoes/clima_muni_118.html>. Acesso em: 03 fev. 2020.

CERNUSAK, L A et al. Large variation in whole-plant water-use efficiency among tropical tree species. **New Phytologist**, v. 173, p. 294–305, 2007.

CHEN, J.W. et al. Gas exchange and hydraulics in seedlings of *Hevea brasiliensis* during water stress and recovery. **Tree Physiology**, v. 30, n. 7, p. 876–885, 2010.

CINNIRELLA, S. et al. Response of a mature *Pinus laricio* plantation to a three-year restriction of water supply: structural and functional acclimation to drought. **Tree Physiol**, v. 22, n. 21–30, 2002.

CONCEIÇÃO, H.E.O. et al. Resistência à seca em seringueira. I Balanço hídrico e produção primária em seis clones submetidos a déficit. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 20, p. 1041-1050, 1985.

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

DIAS, D.P.; MARENCO, R.A. Fotossíntese e fotoinibição em mogno e acariquara em função da luminosidade e temperatura foliar. **Pesquisa agropecuária brasileira**, v. 42, n. 3, p. 305-311, 2007

D'ORANGEVILLE, L. et al. Northeastern North America as a potential refugium for boreal forests in a warming climate. **Science**, v. 352, p. 1452–1455, 2016.

FERNANDES, E.T; CAIRO, P.A.R; NOVAES, A.B. Physiological responses of eucalyptus clones grown in a greenhouse under water deficit. **Ciência Rural**, v. 45, n. 1, p. 29-34, 2015.

FORRESTER, D.I. Transpiration and water-use efficiency in mixed-species forests versus monocultures: effects of tree size, stand density and season. **Tree Physiology**, v. 35, p. 289-304, 2015.

GIRARDIN, M.P. et al. No growth stimulation of Canada's boreal forest under half-century of combined warming and CO₂ fertilization. **Proc. Natl Acad. Sci.**, v. 113, p. 8406–8414, 2016.

GROSSIORD, C. et al. Precipitation, not air temperature, drives functional responses of trees in semi-arid ecosystems. **Journal of Ecology**, v. 105, p. 163–175, 2017.

HATFIELD, J. L. et al. Climate impacts on agriculture: implications for crop production. **Agron. J.**, v. 103, p. 351–370, 2011.

HOGG, E.H., et al. Recent climatic drying leads to age-independent growth reductions of white spruce stands in western Canada. **Glob. Change Biol.**, v. 23, p. 5297–5308, 2017.

HU, Y. et al. Responses of Tree Transpiration and Growth to Seasonal Rainfall Redistribution in a Subtropical Evergreen Broad-Leaved Forest. **Ecosystems**, v. 21, p. 811–826, 2018.

IANNELLI-SERVIN, C.M. **Caracterização ecofisiológica de espécies nativas da Mata Atlântica sob dois níveis de estresse induzidos pelo manejo florestal em área de restauração florestal no Estado de São Paulo**. 2007. 94p Tese (Doutorado em Recursos Florestais) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, 2007.

INMET – **Instituto Nacional de Meteorologia**. Disponível em: <http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=estacoes/estacoesAutomaticas>. Acesso em: 03 dez. 2018.

IPCC - **Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas**. Disponível em: <https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2019/07/SPM-Portuguese-version.pdf>. Acesso em: 20 fev. 2020.

LAMB, D; ERSKINE, P. D.; PARROTTA. J. A. Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science*, Washington, DC, v. 310, p. 1628-1632, 2005

LLUSIA, J. et al. Photosynthesis, stomatal conductance and terpene emission response to water availability in dry and mesic Mediterranean forests. **Trees**, v. 30, n. 3, p. 749-759, 2016.

LORETO, F.; CENTRITTO, M.; CHARTZOULAKIS, K. Photosynthetic limitations in olive cultivars with different sensitivity to salt stress. **Plant, Cell and Environment**, v. 26, p. 595-601, 2003.

McDOWELL, N.G. et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought, why do some plants survive while others succumb to drought? **New phytol**, v. 178, p. 719–39, 2008.

McDOWELL, N.G. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. **Plant Physiol**, v. 155, p. 1051–1059, 2011.

MILLER, P.C. Resource use by chaparral and matorral, a comparison of vegetation function in two Mediterranean type ecosystems. Springer Science & Business Media. 2012.

MOYES, A.B.; GERMINO, M.J.; KUEPPERS, L.M. Moisture rivals temperature in limiting photosynthesis by trees establishing beyond their cold-edge range limit under ambient and warmed conditions. **New Phytol**. V. 207, p. 1005–1014, 2015.

NATIONAL AERONAUTICS AND SPACE ADMINISTRATION (NASA). Global climate change. **Vital Signs of the Planet. California Institute of Technology, 2019**. Disponível em: <<https://climate.nasa.gov/vital-signs/global-temperature/>>. Acesso em: 28 fev. 2020.

NGUGI, M. R. et al. 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**, v. 193, n. 1-2, p. 141-156, 2004.

NOGUEIRA, A. et al. Photosynthesis and water use efficiency in twenty tropical tree species of differing succession status in a Brazilian reforestation. **Photosynthetica**, v. 42, n. 3, p. 351-356, 2004.

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

OTTO, M.S.G.; et al. Fotossíntese, condutância estomática e produtividade de clones de *Eucalyptus* sob diferentes condições edafoclimáticas. **Revista Árvore**, v. 36, p. 431-439, 2013.

PALHARES, D. et al. Respostas fotossintéticas de plantas de cerrado nas estações seca e chuvosa. **R. bras. Bioci.**, v. 8, n. 2, p. 213-220, 2010.

PANGLE, R.E. et al. Prolonged experimental drought reduces plant hydraulic conductance and transpiration and increases mortality in a pinon-juniper woodland. **Ecol Evol**, v. 5, p. 1618–1638, 2015.

PARROTA, J. A.; KNOWLES, O. H.; WUNDERLEJR, J. M. Development of floristic diversity in 10-year-old restoration Forest on a bauxite mined site in Amazônia. **Forest Ecology and Management**, v.99, p.21-42, 1997.

PENG, C. et al. A drought-induced pervasive increase in tree mortality across Canada's boreal forests. **Nat. Clim. Change**, v. 1, p. 467–471, 2011.

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

PLAUT, J.A. et al. Reduced transpiration response to precipitation pulses precedes mortality in a pinon-juniper woodland subject to prolonged drought. **New Phytol**, v. 200, p. 375–387, 2013.

PRICE, D.T. et al. Anticipating the consequences of climate change for Canada's boreal forest ecosystems. **Environ. Rev.**, v. 21, p. 322–365, 2013.

RASTETTER, E. B.; SHAVER, G. R. A model of multiple element limitation for acclimating vegetation. **Ecology**, v. 73, p. 1157–1174, 1992.

REICHARDT, K.; TIMM L. C.; **Solo, planta e atmosfera: conceitos, processos e aplicações**. Barueri: Manole, 2004. 478 p.

RIBEIRO, J.E.S. et al. Seasonal variation in gas exchange by plants of *Erythroxylum simonis* Plowman. **Acta Botanica Brasilica**, v. 32, n. 2, p. 287-296, 2018.

RICH, R. L. et al. Design and performance of combined infrared canopy and belowground warming in the B4WarmED (Boreal Forest Warming at an Ecotone in Danger) experiment. **Glob. Change Biol.**, v. 21, p. 2334–2348, 2015.

ROCHA NETO, O.G.; CANO, M.A.O.; THIEBAULT, J.T.L. Eficiência no uso da água em plântulas de seringueira submetidas a déficit hídrico. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 18, n. 4, p. 363-369, 1983.

ROZA, F.A. **Alterações morfofisiológicas e eficiência de uso da água em plantas de *Jatropha curcas* L. submetidas à deficiência hídrica.** 2010. 67p. Dissertação (Mestrado em produção vegetal), UESC, Ilhéus, 2010.

SALA, A.; PIPER, F.; HOCH, G. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. **New Phytol**, v. 186, n. 274–81, 2010.

SANTOS JR., U.M.; GONCALVES, J.F. C.; FELDPAUSCH, T.R. Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in Tropical tree species planted in degraded areas in Central Amazonia. **Forest Ecology and Management**, v. 226, n. 1-3, p. 299-309, 2006.

SCHOLANDER, P.F. et al. Sap pressure in vascular plants. **Science**, v. 148, p. 339-346, 1965.

SEAGER, R. et al. Dynamical and thermodynamical causes of large-scale changes in the hydrological cycle over North America in response to global warming. **J. Clim.**, v. 27, p. 7921–7948, 2014.

SHERWOOD, S.; FU, Q. A drier future? **Science**, v. 343, p. 737–739, 2014.

SILVA, M.A.V. et al. Resposta estomática e produção de matéria seca em plantas jovens de aroeira submetidas a diferentes regimes hídricos. **Revista Árvore**, v. 32, n. 2, p. 335-344, 2008.

SILVA JUNIOR, R.A. **Alterações fisiológicas em clones de seringueira (*Hevea brasiliensis*) submetidos ao déficit hídrico.** 2014. 47 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal), Centro de Ciências Humanas e Naturais da Universidade Federal do Espírito Santo, Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, 2014.

SOUZA, C.R. et al. Trocas gasosas de mudas de videira, obtidas por dois porta-enxertos, submetidas à deficiência hídrica. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.36, n. 10, p. 1221- 1230, 2001.

STRECK, N.A. Do we know how plants sense a drying soil? **Ciência Rural**, v. 34, n. 2, p. 581- 584, 2004.

TATAGIBA, S.D.; PEZZOPANE, J.E.M.; REIS, E.F. Relações hídricas e trocas gasosas na seleção precoce de clones de eucalipto para ambientes com diferenciada disponibilidade de água no solo. **Floresta**, v. 38, n. 2, p. 387-400, 2008.

TONELLO, K.C.; TEIXEIRA FILHO, J. Ecofisiologia de três espécies arbóreas nativas da Mata Atlântica do Brasil em diferentes regimes de água. **Irriga**, v. 17, n. 1, p. 85-101, 2012.

VELLINI, A.L.T, et al. Respostas fisiológicas de diferentes clones de eucalipto sob diferentes regimes de irrigação. **Rev. Árvore**, v. 32, p. 651–663, 2008.

WANG, Y., et al. Past and projected future changes in moisture conditions in the Canadian boreal forest. **Forest. Chron.**, v. 90, p. 678–691, 2014.

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

WONG SC, COWAN IR, FARQUHAR GD Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. **Nature**, v. 282, p. 424–426, 1979.

ZHANG, Y.J. et al. Speed versus endurance tradeoff in plants: Leaves with higher photosynthetic rates show stronger seasonal declines. **Scientific Reports**, v. 7, p. 01-08, 2017.

CAPÍTULO 5

Eficiência do uso da água de mudas de diferentes espécies florestais: a dinâmica em resposta à disponibilidade hídrica

Resumo. A eficiência do uso da água, uma vez que representa uma relação entre o incremento de biomassa e o volume de água transpirado, auxilia a compreensão das relações hídricas das plantas. Assim, este estudo teve como objetivo analisar a eficiência do uso da água, sob diferentes condições hídricas, de cinco espécies florestais: *Croton urucurana*, *Cecropia pachystachya*, *Hevea brasiliensis*, *Gallesia integrifolia* e *Psidium cattleianum*. O monitoramento das taxas de transpiração e fotossíntese, utilizadas para calcular a eficiência do uso da água, foi realizado na escala horária, em folhas saudáveis e expandidas de mudas envasadas com auxílio de um analisador de gás infravermelho. O potencial hídrico foliar antemanhã foi obtido por meio da câmara de pressão de Scholander. Os resultados indicaram que as espécies estudadas se comportaram de maneira distinta quanto à eficiência do uso da água em relação ao potencial hídrico, sendo que diferença significativa pôde ser observada mais em relação às espécies não havendo uma clara diferenciação entre os grupos sucessionais.

Palavras-chave: fotossíntese, potencial hídrico, transpiração.

Abstract. The efficiency of water use, since it represents a relation between the increase of biomass and the volume of transpired water, helps the understanding of water relations in plants. The objective of this study was to analyze and compare the efficiency of water use in different soil water restriction conditions of five forest species: *Croton urucurana* Baill., *Cecropia pachystachya* Trécul., *Hevea brasiliensis* Willd., Ex A. Juss., *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms and *Psidium cattleianum* Sabine. The monitoring of the transpiration and photosynthesis rates, used to calculate the efficiency of water use, was performed on the hour scale, in healthy and expanded leaves of potted seedlings with the aid of the diffusion porometer. Leaf water potential in the morning (Ψ_{pd}) was obtained using the Scholander pump. The results indicated that the studied species behaved differently regarding the water use efficiency in relation to the water potential, and a significant difference could be observed more in relation to the species and there was no clear differentiation between successional groups.

Keywords: photosynthesis, transpiration, water potential.

5.1 INTRODUÇÃO

A eficiência do uso da água no ecossistema reflete a relação intimamente acoplada entre os ciclos de carbono e água nos ecossistemas terrestres (SUN et al., 2018). Como um elo fundamental dos dois ciclos, a eficiência do uso da água pesa o ganho de C contra a perda de água (YU et al., 2008; NIU et al., 2011; CAMPOS et al., 2013; KEENAN et al., 2013), sendo deste modo um indicador crítico para investigar a interação entre os ciclos de carbono e água do ecossistema terrestre (YANG et al., 2020).

A eficiência do uso da água é um conceito introduzido por Briggs e Shantz (1913) que mostra uma relação entre a produtividade da planta e o uso da água. Eles introduziram o termo, EUA, como uma medida da quantidade de biomassa produzida por unidade de água perdida por uma planta.

O sucesso das florestas depende da capacidade fotossintética e da eficiência no uso da água, entre outros fatores, considerando as condições ambientais durante o estabelecimento da planta. As plantas podem ser submetidas a diferentes tipos de estresse, incluindo alta intensidade de luz, alta temperatura e baixa disponibilidade de água, portanto, é importante conhecer o comportamento das espécies em diversas condições de estresse ambiental para poder selecionar as que apresentem maiores taxas fotossintéticas e/ou menores perdas através do processo respiratório (OLIVEIRA; MARENCO, 2019).

As mudanças que estão ocorrendo e ainda ocorrerão sob as condições climáticas afetarão a eficiência do uso da água uma vez que as plantas ao interagirem com o clima respondem com mudanças na fenologia, crescimento, rendimento e no uso da água (HATFIELD et al., 2011).

Os modelos preditivos de mudanças climáticas mostram temperaturas mais altas e alterações nos padrões de chuva que podem resultar no estresse hídrico para vegetação terrestre e como a disponibilidade hídrica é um fator limitante para o crescimento das plantas e conseqüentemente para produção de biomassa a eficiência do uso da água tem sido considerada cada vez mais um importante parâmetro para examinar o sucesso da adaptação das plantas em condições de seca (AFZAL et al., 2018).

Um entendimento prévio da eficiência do uso da água pode contribuir com a tomada de decisão e, por conseguinte melhorar os serviços ecossistêmicos e os custos ambientais ao entender o comportamento das plantas em situação de seca e até

possibilitar a seleção de árvores que otimizam os plantios florestais (McCARTHY et al., 2011).

A importância da água para a sobrevivência e desenvolvimento vegetal somada à atual apreensão mundial com as mudanças no clima, escassez dos recursos hídricos e o seu alto custo em determinadas situações, elevada atenção tem sido dada aos problemas envolvendo os limites de disponibilidade de água para as plantas e então a busca pelo conhecimento da eficiência no uso da água pelas plantas tem gerado diversos projetos de pesquisa e extensão (CARVALHO et al., 2015).

Nos ecossistemas agrícolas o estudo da eficiência do uso da água vem sendo estudado por vários autores, dentre eles, Allen et al., 2003; McCarthy et al., 2011, Oliveira et al., 2011; Carvalho et al., 2015; Jin et al., 2018; Miranda et al., 2019, Dias et al., 2019; Leakey, et al., 2019.

A eficiência do uso da água de diversas espécies florestais também já foi pesquisada (ROCHA; MORAES, 1997; STAPE et al., 2004; SCALON et al., 2011; FERREIRA et al., 2012; TONELLO, TEIXEIRA FILHO, 2012; MORAIS et al., 2017; SARAVANAN, 2018; GUERRIERI et al., 2019), todavia, considerando que as florestas tropicais apresentam grande diversidade de espécies aumentar o conhecimento sobre o desempenho das plantas em relação ao uso da água em diferentes situações é importante para se identificar as que poderiam apresentar melhor desempenho e aumentar as chances de sucesso, como por exemplo, em áreas de restauração florestal e dessa forma a eficiência do uso da água até poderia auxiliar na escolha das espécies (SANTOS JÚNIOR et al., 2006; SILVA et al., 2004; PILON; DURIGAN, 2013).

O aumento da temperatura global nessas últimas décadas (IPCC, 2018) pode gerar impactos profundos nos ecossistemas terrestres, especialmente nos ciclos de carbono e água (JUNG et al., 2010; LUO et al., 2001; SISTLA et al., 2013), mas ainda pouco se sabe sobre como a EUA seria alterada sob às mudanças climáticas (QUAN, et al., 2018). No entanto, com o aprimoramento da EUA por meio de seleção de espécies e práticas culturais pode ser possível compensar o impacto das mudanças climáticas, mas para isso é importante entender como as espécies funcionam em termos de eficiência do uso da água (HATFIELD; DOLD, 2019).

Dessa forma, este estudo teve por objetivo analisar a eficiência do uso da água de mudas de espécies florestais de diferentes grupos sucessionais (pioneiras e não pioneiras) sob diferentes condições hídricas.

5.2 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido em uma área da Universidade Federal de São Carlos, campus Sorocaba, São Paulo. O município de Sorocaba está localizado entre as coordenadas geográficas de 23° 17' S e 47° 16' O, com altitude média de 580 m. O clima da região, de acordo com Köppen, é classificado como Cwa, temperado seco e quente com verão quente, onde a temperatura anual média é de 22°C e a precipitação média anual é de 1311 mm (CEPAGRI, 2020).

Para o estudo foram utilizados três mudas de cada espécie, pioneiras e não pioneiras, plantados em vasos plásticos (50 litros) que continham terra argilosa com esterco e alocados a pleno sol, sendo monitoradas no período de novembro de 2017 a julho de 2018 (TABELA 1).

TABELA 1. Espécies monitoradas e classificação sucessional.

Espécie	Nome popular	Família	Grupo sucessional*
<i>Croton urucurana</i> Baill	Sangra d'água	Euphorbiaceae	Pioneira
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	Embaúba	Urticaceae	Pioneira
<i>Hevea brasiliensis</i> Willd. Ex A. Juss	Seringueira	Euphorbiaceae	Não Pioneira
<i>Gallesia integrifolia</i> (Spreng.) Harms	Pau d'alho	Phytolaccaceae	Não Pioneira
<i>Psidium cattleianum</i> Sabine	Araçá	Myrtaceae	Não Pioneira

* Classificação de acordo com Barbosa et al., 2015.

O potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}) foi obtido ao nascer do sol e para isso foram coletadas folhas sadias cortadas na inserção do pecíolo e levadas imediatamente ao laboratório para que fosse feita a medição utilizando-se uma câmara de pressão de Scholander (SCHOLANDER et al., 1965), modelo 3035 (Soil Moisture Equipment Corp., USA). Os valores foram agrupados em função de classes de Ψ_{pd} para simular as restrições de água no solo, sendo classificados em classes: 0 a -0,50 (Ψ_1); -0,51 a -1,00 (Ψ_2); -1,01 a -1,50 (Ψ_3); -1,51 a -2,00 (Ψ_4), -2,01 a -2,50 (Ψ_5) e -2,51 a -3,00 MPa (Ψ_6).

As leituras de transpiração (E) e fotossíntese (A) foram feitas de hora em hora ao longo do dia, no período das 7 às 16 horas com auxílio do Analisador de Gás Infravermelho (IRGA) (LC-PRO, ADC, BioScientific Ltda., UK). As medições foram

realizadas na escala foliar, escolhendo-se para cada indivíduo quatro folhas saudáveis e totalmente expandidas, localizadas no terço médio da copa, expostas à radiação solar. Para as análises utilizou-se, portanto o valor médio das medições realizadas durante todo o dia monitorado.

A eficiência do uso da água (EUA), que corresponde à unidade de carbono fixado por unidade de água transpirada, foi calculada utilizando os valores médios de fotossíntese e transpiração: $EUA = A/E$ (onde A = fotossíntese, $\mu\text{mol m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, E = transpiração, $\text{mmol m}^{-2}.\text{s}^{-1}$).

Os valores de EUA obtidos foram submetidos à análise de variância e quando significativa os valores médios foram comparados pelo teste de Tukey no programa R.

5.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os valores médios de eficiência do uso da água para as mudas das espécies florestais estudadas obtidos a nível foliar podem ser visualizados na Tabela 2, sendo que cada classe de potencial hídrico correspondeu a um dia de monitoramento das taxas de fotossíntese e transpiração.

Ao observar a eficiência do uso da água das mudas de *Croton urucurana* percebe-se que o valor médio de EUA da classe hídrica mais restritiva (Ψ_6) foi 53% menor em relação à classe menos restritiva (Ψ_1), sendo que houve um aumento dos valores médios nas classes centrais (FIGURA 1). Maiores valores de EUA podem ser percebidos em plantas com estresse hídrico, antes que os estômatos comecem a diminuir sua abertura e fiquem completamente fechados (ROUHI et al., 2007; POU et al., 2008; CHEN et al., 2010).

TABELA 2. Valor médio diário \pm erro padrão da eficiência do uso da água ($\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$) das mudas espécies florestais em cada classe de potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}). Ufscar-Sorocaba, 2017-2018.

Espécies florestais	Potencial hídrico foliar antemanhã					
	$\Psi 1$	$\Psi 2$	$\Psi 3$	$\Psi 4$	$\Psi 5$	$\Psi 6$
<i>Croton urucurana</i>	1,81 \pm 0,30	2,50 \pm 0,24	-	2,39 \pm 0,57	0,80 \pm 0,22	0,85 \pm 0,25
<i>Cecropia pachystachya</i>	1,98 \pm 0,39	1,31 \pm 0,30	0,58 \pm 0,12	-	-	-
<i>Hevea brasiliensis</i>	1,98 \pm 0,28	1,95 \pm 0,29	2,72 \pm 0,37	-	-	-
<i>Gallesia integrifolia</i>	2,98 \pm 0,32	2,37 \pm 0,43	1,29 \pm 0,31	1,04 \pm 0,11	1,15 \pm 0,16	1,09 \pm 0,09
<i>Psidium cattleianum</i>	2,00 \pm 0,30	2,10 \pm 0,32	1,69 \pm 0,32	1,49 \pm 0,29	0,46 \pm 0,05	0,61 \pm 0,12

A *Cecropia pachystachya* apresentou baixos valores de EUA nas três classes de potencial hídrico em que foi amostrada, sendo que sua eficiência do uso da água diminuiu significativamente da classe 1 para a classe 3, redução esta 70% menor. Portanto, para essa espécie quanto menor o potencial hídrico menor a quantidade de carbono fixado pela quantidade de água perdida.

Dois cultivares de *Ricinus communis* estudados por Barros Junior et al. (2008) também apresentaram maiores valores de EUA conforme maior disponibilidade hídrica.

Já no estudo realizado por Scalon et al. (2011) as mudas de *Guazuma ulmifolia*, uma espécie também pioneira, não apresentaram diferença estatística na EUA quando comparadas as mudas submetidas à maior (100% cc) e à menor (12,5% cc) disponibilidade hídrica analisada.

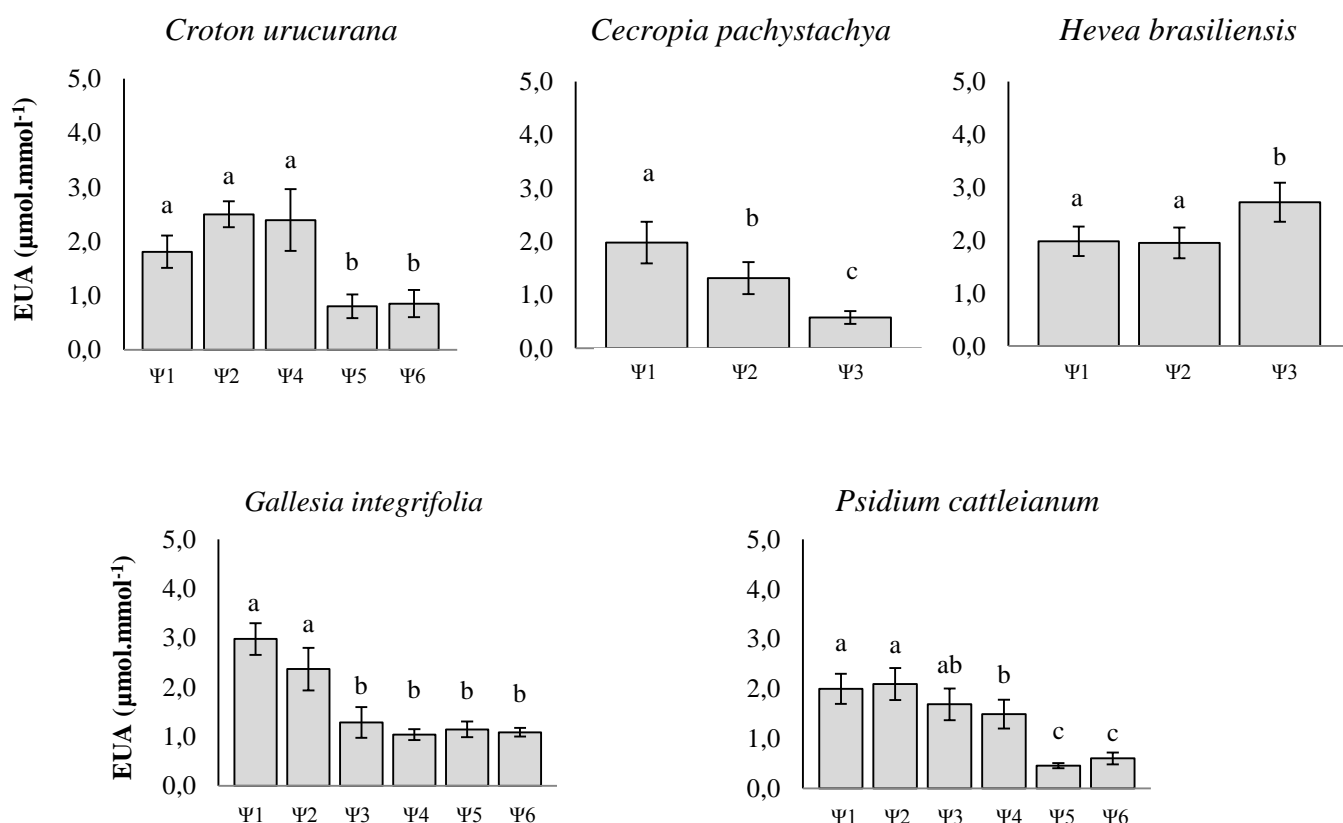
O oposto ocorreu com as mudas de *Hevea brasiliensis*, uma vez que o valor médio da eficiência do uso da água da classe 3 esteve 23% acima da classe 1, ou seja, na condição de maior restrição hídrica analisada, -1,01 a -1,50 MPa, a *H. brasiliensis* apresentou maior assimilação de carbono por unidade de água. No entanto, à partir de -1,50 MPa houve queda das folhas e não foi possível analisar o seu comportamento em potenciais hídricos mais restritivos. O aumento na EUA num período mais seco também foi observado por Cavalcante e Conforto (2002) em plantas jovens de *Hevea brasiliensis* em condições de campo.

Prado et al. (2001) também encontraram o mesmo comportamento em plantas adultas de *Cocos nucifera*. Em um estudo com *Ficus carica* a eficiência do uso da água

também foi menor à medida que aumentou o volume de água disponível (SOUZA et al., 2014).

Os maiores valores da eficiência do uso da água na produção de frutos, sementes e albúmen de *Jatropha curcas* foram encontrados em condições com a menor lâmina de água aplicada (CARVALHO et al., 2015).

Ambas as espécies não pioneiras, *G. integrifolia* e *P. cattleianum*, apresentaram a mesma tendência decrescente na eficiência do uso da água de acordo com a redução da disponibilidade hídrica. Stape et al. (2004) também descreveram um aumento da eficiência no uso da água como resultado da maior disponibilidade hídrica em plantações de *Eucalyptus* sp.



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

FIGURA 1. Eficiência do uso da água (EUA) de mudas de *Croton urucurana*, *Cecropia pachystachya*, *Hevea brasiliensis*, *Gallesia integrifolia* e *Psidium cattleianum* em diferentes classes de potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}). Ufscar-Sorocaba, 2017-2018.

O valor médio de EUA da classe 1 foi cerca de 70% maior do que o valor obtido na condição de menor disponibilidade hídrica tanto para *G. integrifolia* quanto para *P. cattleianum*. Dessa forma, quanto maior a restrição hídrica menor o incremento de biomassa pelo volume de água transpirado pelas mudas das duas espécies.

Mudas de *Bactris gasipaes* sob estresse hídrico também tiveram seus valores de eficiência do uso da água diminuídos (OLIVEIRA et al., 2002). No entanto, Rocha e Moraes (1997) encontraram respostas diferentes em plantas de *Stryphondendron adstringens* onde foi observado um aumento na eficiência do uso da água, resultado este observado provavelmente por essa espécie estar melhor adaptada à deficiência hídrica do que a pupunheira (*B. gasipaes*), que é uma planta de ambiente tropical úmido.

A eficiência de uso da água, que é então definida pela quantidade de água transpirada para a produção de certa quantidade de biomassa, é um indicativo da efetividade da planta em fixar carbono enquanto transpira. Portanto espécies com maior eficiência produzem mais biomassa por unidade de água transpirada (BAPTISTA et al., 2001).

Sob maior disponibilidade hídrica *Croton urucurana*, uma espécie pioneira, apresentou o menor valor de EUA enquanto que a *Gallesia integrifolia* apresentou o maior valor, entretanto nenhuma espécie foi significativamente diferente (FIGURA 2).

Ao se analisar sob a perspectiva dos grupos sucessionais, verificou-se que as espécies pioneiras e não pioneiras estudadas apresentaram valores distintos quanto à EUA. Em geral, na condição de maior potencial hídrico (Ψ_1), as não pioneiras apresentaram maiores valores médios de eficiência em relação às pioneiras, não sendo no entanto significativos.

As espécies apresentaram valores de EUA com diferença significativa somente entre -1,01 e -2,00 MPa, pois a partir de -2,01 MPa (Ψ_4) o comportamento inicial se repetiu sem diferença significativa entre nenhuma espécie amostrada, não havendo, portanto diferenciação também entre os grupos sucessionais. Dessa forma, de -2,01 a -3,00 MPa, as espécies, independente ao grupo sucessional a que pertencem, não produziram diferente quantidade de biomassa por unidade de água transpirada.

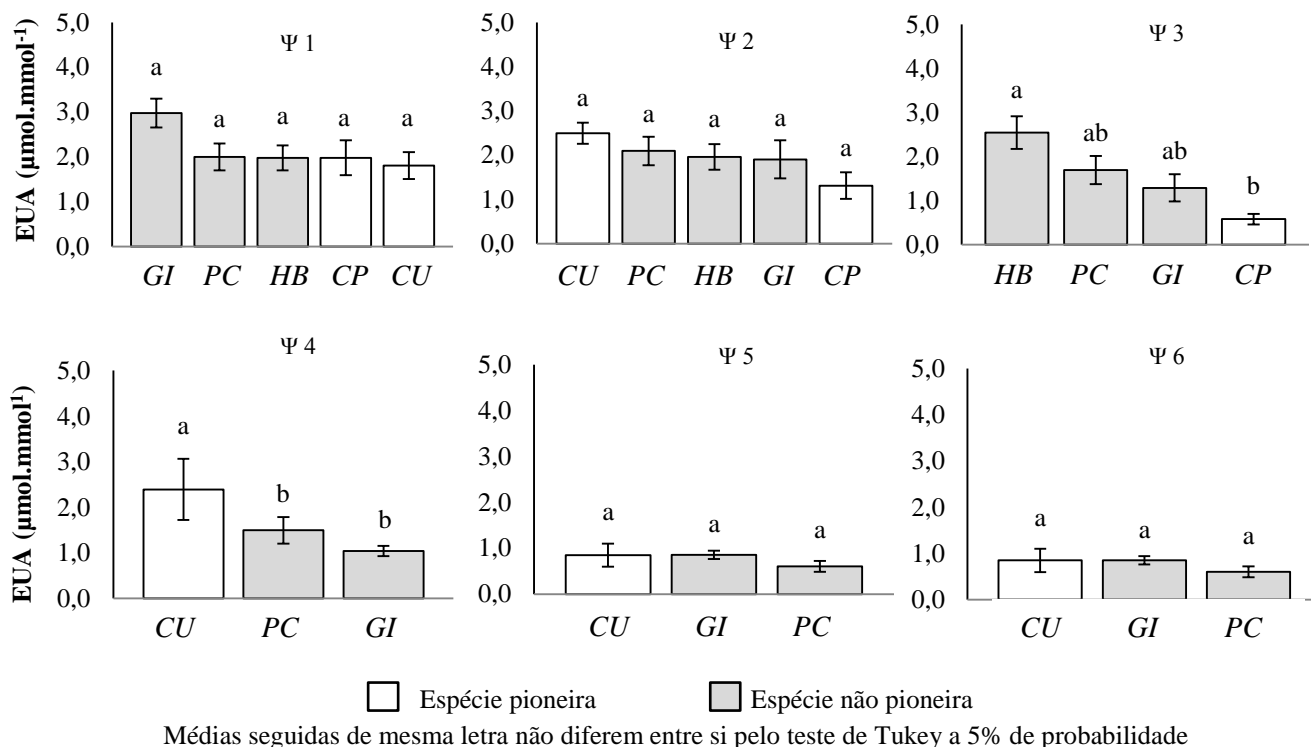


FIGURA 2. Valor médio diário da eficiência do uso da água (EUA) das espécies florestais avaliadas: *Croton urucurana* (CU), *Cecropia pachystachya* (CP), *Hevea brasiliensis* (HB), *Galesia integrifolia* (GI), *Psidium cattleianum* (PC) em cada classe de potencial hídrico foliar antemanhã (Ψ_{pd}). Ufscar-Sorocaba, 2017-2018.

Como o estresse hídrico é um fator preponderante para redução do desenvolvimento e produção florestal e a maior eficiência no uso da água é um importante indicador de adaptação à restrição hídrica (HELMAN et al., 2017), a incorporação da eficiência do uso da água em modelos que trabalham com florestas em escalas regionais e globais foi destacada por Kwon et al. (2018) para melhorar as previsões de respostas dos ecossistemas às mudanças climáticas.

A resposta da EUA no nível da folha está diretamente relacionada aos processos fisiológicos que controlam os gradientes de CO_2 e H_2O , processos estes que são afetados pelas mudanças climáticas, destacando o aumento da concentração de dióxido de carbono (CO_2), aumento da temperatura, precipitação mais variável e variação de umidade (IPCC, 2018). Dessa forma, o entendimento de como os fatores físicos e biológicos se interagem para criar uma alta EUA é importante para que se possa lidar com as mudanças climáticas (HATFIELD; DOLD, 2019).

Uma vez que a EUA está atrelada ao tempo de abertura dos estômatos, o controle da condutância estomática acaba sendo um importante mecanismo utilizado pelas plantas a fim de aumentar a sua eficiência, assim as plantas que conseguirem

controlar melhor esse mecanismo conseguirão produzir biomassa sem perder água em excesso (PEREIRA-NETTO et al., 2002).

Elevadas concentrações de CO₂ promovem menor abertura estomática causando diminuição da perda de água por transpiração (MARTINEZ et al., 2015). À medida que Gs diminui ocorre uma diminuição simultânea da água perdida para a atmosfera e então as mudanças esperadas para as concentrações de CO₂ diminuiriam a transpiração e teriam um impacto positivo na EUA da planta diretamente relacionado às mudanças no gás (HATFIELD; DOLD, 2019).

Com o incremento da fotossíntese associada à redução da transpiração, a EUA, teoricamente, deveria ter seus valores aumentados por meio da maximização da taxa de fotossíntese e minimização da transpiração, no entanto nem todas as espécies se comportam da mesma maneira e com o aumento das áreas com menor disponibilidade hídrica e maior irregularidade da distribuição das chuvas as espécies que mantivessem elevada a EUA nas situações de maior restrição hídrica aumentariam suas chances de sobrevivência e crescimento mesmo em condições de seca (ALLEN; PRASAD, 2004; MCCARTHY et al., 2011). A baixa eficiência no uso da água esteve relacionada aos declínios observados em árvores adultas após períodos de seca enquanto a alta eficiência no uso da água foi considerada significativamente relevante para sua sobrevivência no período seco (PONTON et al., 2002).

A presença de espécies vegetais em ambientes em que ocorre limitação da quantidade e/ou da distribuição de chuvas pode comprometer a sobrevivência e o crescimento das plantas e, por isso, é importante valer-se do componente EUA e selecionar espécies que apresentam mecanismos eficientes de uso da água para a otimização do desenvolvimento florestal nessas condições (BENTO, 2011). O conceito de EUA, entre outros parâmetros, foi sugerido no melhoramento de plantas para identificar genótipos eficientes no uso da água sob mudanças nos regimes climáticos (MUBEEN et al., 2019).

Ponton et al. (2002), por exemplo, concluíram que durante anos de seca o aumento da eficiência do uso da água de uma árvore contribuiu para sua resistência, assim como a espécie *Calotropis procera*, que foi considerada dominante em regiões áridas e semiáridas devido a sua elevada eficiência do uso da água (KUMAR, 2004).

Logo, tanto para a sobrevivência das florestas existentes, quanto para novas florestas a serem implantadas é importante o entendimento da eficiência do uso da água pelas plantas uma vez que esse estudo é válido não só para avaliar a situação atual dos

ecossistemas, mas também para avaliar suas variações ao longo do tempo (HATFIELD et al., 2001; AFZAL et al., 2018).

As folhas sujeitas a déficits hídricos apresentam respostas variadas na EUA (HATFIELD; DOLD, 2019), como pôde-se observar neste estudo, e dessa forma, uma vez que as mudanças climáticas alteram a concentração de carbono e a disponibilidade hídrica também podem influenciar a eficiência do uso da água, principalmente das espécies que têm seus valores de EUA reduzidos conforme a intensificação do déficit hídrico, o que ocorreu com a maioria das espécies estudadas nas condições avaliadas (*C. urucurana*, *C. pachystachya*, *G. integrifolia*, *P. cattleianum*).

Sendo assim, o conhecimento sobre a eficiência do uso da água pelas espécies estudadas pode auxiliar o entendimento do comportamento de espécies florestais sob condições de restrição hídrica.

5.4 CONCLUSÃO

A partir das análises realizadas verificou-se que as espécies estudadas se comportaram de maneira distinta quanto à eficiência do uso da água em relação ao potencial hídrico, sendo que as mudas das espécies *Croton urucurana*, *Cecropia pachystachya*, *Gallesia integrifolia* e *Psidium cattleianum* tiveram seus valores de eficiência reduzidos conforme a diminuição do potencial hídrico.

As espécies pioneiras e não pioneiras estudadas apresentaram valores distintos quanto à eficiência do uso da água, não sendo, no entanto estatisticamente significativos, demonstrando que independente do grupo sucessional a que pertencem não produziram quantidade diferente de biomassa por unidade de água transpirada.

5.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AFZAL, S. et al. Comparative study on water use efficiency between introduced species (*Eucalyptus camaldulensis*) and indigenous species (*Tamarix aphylla*) on marginal sandy lands of Noorpur Thal. **Pak. J. Agri. Sci.**, v. 55, n. 1, p. 127-135, 2018.

ALLEN, L.H., et al. Carbon dioxide and temperature effects on evapotranspiration and water use efficiency of soybean. **Agron. J.**, v. 95, p. 1071–1081, 2003.

ALLEN, L.H., PRASAD, P.V.V. Crop Responses to Elevated Carbon Dioxide, in: Goodman, R.M. Encyclopedia of Plant and Crop Science. Taylor & Francis, New York, pp. 346-348. 2004.

BARBOSA, L.M. et al. **Lista de espécies indicadas para restauração ecológica para diversas regiões do estado de São Paulo**. Disponível em: <http://botanica.sp.gov.br/files/2016/01/Lista_de_especies_de_SP_CERAD-IBT-SMA_2015.pdf>. Acesso em: 25 out. 2018.

BARROS JUNIOR, G. et al. Consumo de água e eficiência do uso para duas cultivares de mamona submetidas a estresse hídrico. **R. Bras. Eng. Agríc. Ambiental**, v. 12, n. 4, p. 350–355, 2008.

BENTO, M. **Assimilação de carbono, eficiência no uso da água, condutâncias estomática e do mesófilo, transporte de elétrons em árvores de dossel de *Dinizia excelsa* Ducke (Fabaceae, Mimosoideae)**. 2011. 46 f. Dissertação (Mestrado em Ciências de Florestais Tropicais), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Manaus, Amazonas, 2011.

BRIGGS, L.J.; SHANTZ, H.L. **The water requirement of plants**, in Bureau of Plant Industry Bulletin (Washington, DC: US Department of Agriculture), p. 282–285, 1913.

CAMPOS, G.E.P. et al. Ecosystem resilience despite large-scale altered hydroclimatic conditions. **Nature**, v. 494, n. 7437, p. 349–352, 2013.

CAVALCANTE, J.R.; CONFORTO, E.C. Desempenho de cinco clones jovens de seringueira na região do planalto ocidental paulista. **Bragantia**, v. 61, n. 3, p. 237-245, 2002.

CARVALHO, C.M. et al. Eficiência do uso da água na produção do pinhão-mansão no semiárido nordestino. **Revista Agrarian**, v. 8, n. 29, p. 296-303, 2015.

CEPAGRI - **Centro de pesquisas meteorológicas e climáticas aplicadas à agricultura**. Disponível em: <http://www.cpa.unicamp.br/outras-informacoes/clima_muni_118.html>. Acesso em: 03 fev. 2020.

CHEN, J.W. et al. Gas exchange and hydraulics in seedlings of *Hevea brasiliensis* during water stress and recovery. **Tree Physiology**, v. 30, n. 7, p. 876–885, 2010.

DIAS, M.S. et al. Eficiência do uso da água pela cultura do amendoim sob diferentes lâminas de irrigação e formas de adubação **Colloquium Agrariae**, v. 15, n. 2, p. 72-83, 2019.

FERREIRA, M.J.; GONÇALVES, J.F.C.; FERRAZ, J.B.S. Crescimento e eficiência do uso da água de plantas jovens de castanheira-da-amazônia em área degradada e submetidas à adubação. **Ciência Florestal**, v. 22, n. 2, p. 393-401, 2012.

GUERRIERI, R. et al. Disentangling the role of photosynthesis and stomatal conductance on rising forest water-use efficiency. **PNAS**, v. 116, n. 34, p. 16909-16914, 2019.

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

HATFIELD, J. L. et al. Climate impacts on agriculture: implications for crop production. **Agron. J.**, v. 103, p. 351–370, 2011.

HATFIELD, J.L.; DOLD, C. Water-Use Efficiency: Advances and Challenges in a Changing Climate. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, p. 1-14, 2019.

HELMAN, D. et al. Relationships between climate, topography, water use and productivity in two key Mediterranean forest types with different water-use strategies. **Agr. Forest Meteorol.**, v. 232, p. 319-330, 2017.

IPCC - **Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas**. Disponível em: <https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2019/07/SPM-Portuguese-version.pdf>. Acesso em: 20 fev. 2020.

JIN, N. et. al. Effects of water stress on water use efficiency of irrigated and rainfed wheat in the Loess Plateau, China. **Science of the Total Environment**, v. 642, p. 1-11. 2018.

JUNG, M. et al. Recent decline in the global land evapotranspiration trend due to limited moisture supply. **Nature**, v. 467, p. 951–954, 2010.

KEENAN, T. F. et al. Increase in forest water-use efficiency as atmospheric carbon dioxide concentrations rise. **Nature**, v. 499, n. 7458, p. 324–327, 2013.

KUMAR, A. **Calotropis procera: A potential plant for hydrocarbons from semi-arid and arid regions**. In: W.P, Van Swaaij, T, Fjallstrom, P, Helm and A Grassi (eds.), Proceedings of the Second World Conference ETA - Florence “Biomass for Energy, Industry and Climate Protection”. Rome, Italy. 173 p. 2004.

KWON, H. et al. The influence of hydrological variability on inherent water use efficiency in forests of contrasting composition, age, and precipitation regimes in the Pacific Northwest. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 249, p. 488–500, 2018.

LEAKEY, A. et al. Water Use Efficiency as a Constraint and Target for Improving the Resilience and Productivity of C3 and C4 Crops. **Annual Review of Plant Biology**, v. 70, p. 781-808, 2019.

LUO, Y. Q. et al. Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie. **Nature**, v. 413, n. 6856, p. 622–625, 2001.

MACCARTHY, H.R.; PATAKI, D.E.; JENERETTE, G.D. Plant water-use efficiency as a metric of urban ecosystem services. **Ecological Applications**, v. 21, n. 8, p. 3115–3127, 2011.

MARTINEZ, C.A. et al. Respostas das plantas ao incremento atmosférico de dióxido de carbono e da temperatura. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v. 08, número especial VI SMUD, p. 635-650, 2015.

MIRANDA, F.R. et al. Eficiência do uso da água na irrigação do coqueiro anão. **Irriga**, v. 24, n. 1, p. 109-124, 2019.

MORAIS, R.R.; ROSSI, L.M.B.; HIGA, R.C.V. Gas exchange of seedlings of taxi-branco submitted to leaf temperature variation and irrigation suspension. **Ciência Florestal**, v. 27, n. 1, p. 97- 110, 2017.

MUBEEN, M. et al. **Evaluating the climate change impact on water use efficiency of cotton-wheat in semi-arid conditions using DSSAT model**. Journal of Water and Climate Change, 2019.

NIU, S.L. et al. Water-use efficiency in response to climate change: from leaf to ecosystem in a temperate steppe. **Global Change Biology**, 17, 1073–1082, 2011.

OLIVEIRA, M.A.J. et al. Fotossíntese, condutância estomática e transpiração em pupunheira sob deficiência hídrica. **Scientia Agricola**, v. 59, n. 1, p. 59-63, 2002.

OLIVEIRA, E.C.M. et al. Produtividade, eficiência de uso da água e qualidade tecnológica de cana-de-açúcar submetida a diferentes regimes hídricos. **Pesq. agropec. bras.**, v. 46, n. 6, p. 617-625, 2011.

OLIVEIRA, M.F.; MARENCO, R.A. Photosynthesis and biomass accumulation in *Carapa surinamensis* (Meliaceae) in response to water stress at ambient and elevated CO₂. **PHOTOSYNTHETICA**, n. 57, v. 1, p. 137-146, 2019.

PEREIRA-NETTO, A. B. Crescimento e desenvolvimento. In: WACHOWICZ, C. M.; CARVALHO, R. I. N. (Eds.) **Fisiologia vegetal** - produção e pós-colheita. Curitiba: Champagnat, 2002.

PILON, N.A.L.; DURIGAN, G. Critérios para indicação de espécies prioritárias para a restauração da vegetação de cerrado. **Sci. For.**, v. 41, n. 99, p. 389-399, 2013.

PONTON, S. et al. Comparison of water-use efficiency of seedlings from two sympatric oak species: Genotype \times environment interactions. **Tree Physiol.**, v. 22, p. 413-422, 2002.

POU, A. et al. Adjustments of water use efficiency by stomatal regulation during drought and recovery in the drought-adapted Vitis hybrid Richter-110 (*V.berlandieri* \times *V.rupestris*). **Physiology Plant**, v. 134, n. 2, p. 313-323, 2008.

PRADO, C.H.B.A.; PASSOS, E.E.M.; MORAES, J.A.P.V. Photosynthesis and water relations of six tall genotypes of *Cocus nucifera* in wet and dry seasons. **South Africa Journal of Botany**, v. 67, p. 169-176, 2001.

QUAN, Q. et al. Transpiration Dominates Ecosystem Water-Use Efficiency in Response to Warming in an Alpine Meadow. **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, v. 123, p. 453-462, 2018.

ROCHA, A.M.S.R.; MORAES, J.A.P.V. Influência do estresse hídrico sobre as trocas gasosas em plantas jovens envasadas de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 9, n. 1, p. 43-48, 1997.

ROUHI, V., et al. Photosynthetic gas exchange characteristics in three different almond species during drought stress and subsequent recovery. **Environ. Exp. Bot.**, v. 59, p. 117-129, 2007.

SANTOS Jr., U.M.; GONCALVES, J.F.C.; FELDPAUSCH, T. R. Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in Tropical tree species planted in degraded areas in Central Amazonia. **Forest Ecology and Management**, v. 226, n. 1-3, p. 299-309, 2006.

SARAVAN, S. Gas Exchange Characteristics and Water Use Efficiency in Eucalyptus Clones. **Journal of Stress Physiology & Biochemistry**, v. 14, n. 3, p. 49-58, 2018.

SCALON, S.P.Q. et al. Estresse hídrico no metabolismo e crescimento inicial de mudas de Mutambo (*Guazuma ulmifolia* Lam.). **Ciência Florestal**, v. 21, n. 4, p. 655-662, 2011.

SCHOLANDER, P.F. et al. Sap pressure in vascular plants. **Science**, v. 148, p. 339-346, 1965.

SILVA, W.; SEDIYAMA, T.; SILVA, A.A.; CARDOSO, A.A. Índice de consumo e eficiência do uso da água em eucalipto, submetido a diferentes teores de água em convivência com braquiária. **Floresta**, v. 34, n. 3, p. 325-335, 2004.

SISTLA, S.A. et al. Long-term warming restructures Arctic tundra without changing net soil carbon storage. **Nature**, v. 497, n. 7451, p. 615–618, 2013.

SOUZA, A.P. et al. Evapotranspiração e eficiência do uso da água no primeiro ciclo produtivo da figueira ‘Roxo de Valinhos’ submetida a cobertura morta. **Biosci. J.**, v. 30, n. 4, p. 1127-1138, 2014.

SUN S. et al. Spatio-temporal variations in water use efficiency and its drivers in China over the last three decades. **Ecological Indicators**, v. 94, p. 292-304, 2018.

STAPE, J.L. et al. Water use, water limitation, and water use efficiency in a Eucalyptus plantation. **BOSQUE**, v. 25, n. 2, p. 35-41, 2004.

TONELLO, K.C.; TEIXEIRA FILHO, J. Ecofisiologia de três espécies arbóreas nativas da Mata Atlântica do Brasil em diferentes regimes de água. **Irriga**, v. 17, n. 1, p. 85-101, 2012.

YANG, S. et al. The potential of remote sensing-based models on global water-use efficiency estimation: An evaluation and intercomparison of an ecosystem model (BESS) and algorithm (MODIS) using site level and upscaled eddy covariance data. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 287, 2020.

YU, G.R., et al. Water-use efficiency of forest ecosystems in eastern China and its relations to climatic variables. **NEW PHYTOLOGIST**, v. 177, n. 927–937, 2008.

CAPÍTULO 6 – CONSIDERAÇÕES FINAIS

A partir dos resultados obtidos foi possível observar que as mudas das espécies florestais estudadas responderam diferentemente às condições ambientais, como radiação fotossinteticamente ativa, déficit de pressão de vapor e disponibilidade hídrica. Dessa forma a hipótese foi parcialmente aceita uma vez que houve diferença entre as trocas gasosas: transpiração, fotossíntese e condutância estomática, das espécies estudadas, entretanto, os grupos sucessionais não apresentaram um comportamento significativamente distinto.

Com relação às análises referentes a disponibilidade hídrica as mudas de todas as espécies, de modo geral, sob condições de menor potencial hídrico foliar apresentaram menores taxas de trocas gasosas, cada uma, no entanto em uma escala de valores diferente.

Também foi possível perceber que os valores das trocas gasosas das mudas estudadas apresentaram uma tendência crescente em relação ao aumento da radiação fotossinteticamente ativa e decrescente ao aumento do déficit de pressão de vapor. No entanto, essas relações ficaram mais evidentes quando a disponibilidade de água se encontrava mais elevada, pois nas condições de menor potencial hídrico, ou seja, quando a restrição hídrica estava mais intensa, a transpiração, a fotossíntese e a condutância estomática apresentaram valores reduzidos e próximos entre si, praticamente constantes, sem muita variação independente da condição climática.

As análises da eficiência do uso da água igualmente mostraram que as espécies estudadas se comportaram de maneira distinta em relação ao potencial hídrico, sendo que as mudas também tiveram seus valores reduzidos com a redução da disponibilidade hídrica.

Dessa forma, mesmo em ótimas condições de radiação fotossinteticamente ativa e déficit de pressão de vapor, porém com baixo potencial hídrico as taxas de fotossíntese ficaram reduzidas, evidenciando assim a importância da água para as trocas gasosas e o metabolismo da planta, uma vez que a disponibilidade hídrica se mostrou como fator limitante afetando diretamente a assimilação de carbono e o desenvolvimento das plantas.

Como temperaturas mais altas e aumentos de déficit de pressão de vapor, alteração do regime pluviométrico e conseqüentemente da disponibilidade de água no

solo são fenômenos previstos mundialmente estas alterações climáticas poderiam impactar negativamente as espécies florestais monitoradas, ao reduzirem principalmente o incremento de biomassa, pois, uma vez que a restrição de água fez com que as plantas diminuíssem a transpiração a fim de evitar a perda excessiva de água e sua possível morte elas também diminuiram a taxa de fotossíntese e a consequente produção vegetal.

Portanto, as mudanças globais ao influenciarem as características climáticas e diminuir a disponibilidade de água poderiam comprometer o crescimento das plantas, podendo reduzir e até mesmo inibir o desenvolvimento das espécies estudadas conforme a restrição de água fosse mais intensa e mais frequente.

Esse resultado poderia afetar, por exemplo, ações de restauração florestal principalmente no início do processo, no qual se encontram o plantio e o desenvolvimento inicial das mudas, onde a necessidade de água é maior, podendo comprometer assim todo o processo de desenvolvimento sucessional da nova floresta.

No entanto, a grande diversidade biológica e a falta de informação sobre as respostas das espécies florestais a ambientes com diferentes condições ambientais acaba por limitar a recomendação das mesmas e dessa forma o conhecimento do comportamento das espécies e da relação com os fatores que controlam as interações no sistema solo-planta-atmosfera pode auxiliar na adequação das metodologias e até na escolha das espécies para plantios de mudas florestais podendo proporcionar assim um maior sucesso ao direcionar a escolha das espécies além da classificação em grupos sucessionais que leva em consideração principalmente a necessidade de luz solar e sombreamento e englobando as trocas gasosas.

O crescimento de novas mudas e a formação de novas áreas florestais é imprescindível para amenizar os efeitos das mudanças climáticas, no entanto, se as mudas não conseguem se desenvolver e absorver carbono devido a condições climáticas desfavoráveis isso acaba se tornando um ciclo vicioso. Portanto, uma escolha mais assertiva de espécies a serem plantadas com base na ecofisiologia e trocas gasosas das plantas poderia aumentar o sucesso dos plantios e assim diminuir esse ciclo vicioso.