

Caracterização do ambiente atmosférico determinante da condutância foliar à difusão de vapor d'água, em Piracicaba-SP

Atmospheric environment determining leaf diffusive conductance in Piracicaba-SP

Andrea Inés Irigoyen¹, Luiz Roberto Angelocci², Derblai Casaroli³, Jones Simon⁴

Resumo: A condutância foliar à difusão de vapor responde a dois ambientes, o local, associado às condições atmosféricas na qual se encontra a folha, e o distal, o qual, embora distante da folha, pode gerar sinais controlando a abertura estomática. Neste estudo, procurou-se caracterizar o ambiente atmosférico, em Piracicaba, SP, como base aos estudos de trocas gasosas entre espécies subtropicais e a atmosfera, de modo que o conhecimento sobre a variabilidade horária e sazonal do ambiente atmosférico, a quantificação das limitações e controles na expressão da condutância foliar à difusão de vapor (gs) devido ao ambiente local e a análise do grau de relação entre as variáveis determinantes prestem auxílio tanto aos estudos de determinação de gs como à modelagem da mesma. A variabilidade horária e sazonal da temperatura do ar (T), déficit de pressão de vapor (DPV) e densidade de fluxo de fótons fotossintéticos ativos (DFFF) foram caracterizados a partir de dados horários registrados no campus da ESALQ-USP (latitude: 22° 42'S; longitude: 47° 30'W; altitude: 546 m), em Piracicaba, SP (Brasil), no período de 1997 a 2006. Durante a maior parte do período diurno, em qualquer estação do ano, o ambiente atmosférico se apresentou como não limitante à condutância foliar à difusão de vapor d'água, embora existissem diferenças significativas entre estações na ocorrência das variáveis T, DPV e DFFF caracterizadas. Quando ocorreu limitação pelo ambiente, a variável predominante variou de acordo com a estação. O inverno foi a estação com maior frequência de condicionantes à expressão da condutância foliar potencial, enquanto a primavera destacou-se pelo maior grau de limitação. Elevados coeficientes de correlação entre os valores horários de T, DPV e DFFF foram encontrados no período diário. Embora a maioria dos coeficientes de correlação diminuísse quando avaliadas as relações no período diurno, alguns problemas de colinearidade podem surgir. O grau de associação entre o momento do dia (h) e as variáveis do ambiente local variou de fraco a moderado. Embora as relações entre as médias de DFFF/DFFFmax e o momento do dia, em todas as estações, tivessem apresentado maiores coeficientes angulares das retas de regressão que as variações de T/Tmax e DPV/DPmax, em faixa de valores saturantes de DFFF à resposta de gs de espécies subtropicais, infere-se que a variação de DPV é a principal condicionante da redução da condutância foliar.

Palavras-chave: temperatura do ar, déficit de pressão de vapor, densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos.

¹Eng. Agr., M. Sc.; Dr. en Ciências, Prof. Adjunto, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata, FCA-UNMdP, Unidad Integrada Balcarce, CC 276, 7620, Balcarce, Bs. As., Argentina. E-mail: airigoyen@balcarce.inta.gov.ar

²Eng. Agr., M. Sc.; Dr., Prof. Associado, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidad de Sao Paulo, ESALQ-USP, Piracicaba, SP, Brasil

³Eng. Agr., M. Sc.; Dr. en Agronomia, Prof. Adjunto, Faculdade de Agronomia, Zootecnia e Engenharias, Centro Universitario Patos de Minas (UNIPAM), Patos de Minas, MG, Brasil.

⁴Eng. Agrônomo, Dr. en Ciências; EMBRAPA, Brasil

Abstract: In the attempt to be easily understood the gaseous exchanges between subtropical plants and atmosphere, the local environment was characterized in Piracicaba, São Paulo State, Brazil. Hourly and seasonal variability of air temperature (T), air vapour pressure deficit (VPD) and photosynthetic photon flux density (PPFD) were determined from records registered by an automatic meteorological station at ESALQ-USP, Piracicaba, SP (Brasil) during 1997-2006. In spite of significant differences observed for the environmental variables between seasons, the atmospheric environment was not limiting to leaf diffusive conductance during the major part of the daytime in each season. Under environmental limitations, the predominant variable changed according to the season. Winter was the season with highest frequency of limitations to leaf diffusive conductance, while spring exhibited the greatest degree of limitation. Correlation analysis was used to estimate the degree of collinearity between local environmental variables for daily and diurnal periods. High correlation coefficients between the three variables were found in the daily period. However, correlation coefficients were reduced when analyzed for diurnal period and some evidence of collinearity was observed. Low to moderate correlation coefficients were exhibited between local environmental variables and time of day (h). Although in all seasons the PPFD/PPFDmax variation with time of day presented higher slope of the linear regression compared to the others two variables, as the variations occurred in a range of saturating values of PPFD for g_s of subtropical species, the air vapour pressure deficit seems to be the dominant environmental variable influencing leaf diffusive conductance.

Key-words: air temperature, vapour pressure deficit, photosynthetic photon flux density

Introdução

A condutância foliar à difusão de vapor d'água (g_s) responde a dois ambientes bem definidos, que podem ser denominados como local e distal. O ambiente local da folha é determinado pela energia radiante, concentração de CO_2 , temperatura e umidade do ar. O ambiente distal (particularmente o sistema radicular) comumente gera sinais de deficiência de água ou sinais ligados à condutividade hidráulica do sistema solo-planta-atmosfera. Entre os fatores do ambiente local, a concentração de CO_2 é relativamente mais constante. Na ausência de estresse hídrico, a variação da condutância foliar fica restringida pela variação das outras variáveis do ambiente local.

Os padrões de resposta de g_s ao ambiente local são bastante gerais, com uma resposta hiperbólica ao aumento da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos, uma resposta de tipo "valor ótimo" no caso da temperatura e uma relação inversa com a diferença da concentração de vapor entre folha e ar (JONES, 1992). Apesar do conhecimento sobre a resposta isolada de g_s a cada variável do ambiente local, ainda há dificuldades de se interpretar os múltiplos fatores que operam conjuntamente na indução e manutenção da regulação estomática, de modo a determinar a variação diária de g_s . Comstock (2002) sugere que há uma forte variação temporal da magnitude com que alguns fatores predominam sobre os outros.

Modelos baseados em análise de regressão têm sido utilizados para representar a resposta dos estômatos ao ambiente (JONES, 1992). Embora as variáveis determinantes de g_s sejam facilmente identificadas, as principais dificuldades na predição de g_s a partir de regressão residem na identificação das relações dominantes e na interpretação da colinearidade entre variáveis (HUTCHINFORD & COX, 1997). Frequentemente, inclui-se o momento do dia como variável independente, com a qual g_s parece melhor correlacionada do que com qualquer variável do ambiente local (COHEN & COHEN, 1983). Estimativas de g_s podem, também, ser obtidas por um modelo multiplicativo que combina a resposta de g_s a cada variável (JARVIS, 1976). No modelo de estimativa proposto por Yu et al. (1998), além de se considerar o efeito conjunto das variáveis, tenta-se levar em conta a variação temporal do grau de predominância de cada uma sobre g_s , pelo uso de valores normalizados pelos valores máximos ou médios das variáveis. Dessa forma, são contempladas as variações descritas por Comstock (2002).

Embora sejam disponíveis os valores críticos ou umbrais de resposta para a maioria das espécies de interesse local (JARVIS et al., 1976; SCHULZE & HALL, 1982; BUNCE, 1985; SANFORD & JARVIS, 1986; SCHULZE, 1986; SYVERSTEIN & LLOYD, 1994; MEDINA et al., 1999; ANGELOCCI et al., 2002; ANGELOCCI et al., 2004; MACHADO et al., 2005),

a aplicação dos modelos baseados nesses princípios fica restringida por uma parte pela insuficiente disponibilidade de dados observados e, de outra parte, pela falta de conhecimento sobre a variabilidade do ambiente atmosférico e das inter-relações entre as variáveis dele determinantes. Diante do exposto, a descrição da variação temporal do ambiente atmosférico local torna-se um valioso subsídio na interpretação dos resultados diretamente observados ou estimados de gs.

Nesse contexto, este trabalho teve como objetivo geral caracterizar o ambiente local determinante da condutância foliar, que será de utilidade na modelagem de gs em culturas da região de Piracicaba-SP e, também, na interpretação de outras respostas fisiológicas das plantas associadas a ele. Foram propostos como objetivos específicos: a) descrever a variabilidade horária e sazonal da temperatura do ar, do déficit de pressão de vapor e da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos na região; b) avaliar as condições do ambiente local, que limitam ou controlam a expressão da condutância foliar potencial, a partir da análise probabilística de ocorrência de valores limites e/ou limiares estabelecidos; c) explorar as relações entre as variáveis do ambiente local de modo a avaliar a existência de algum grau de colinearidade e, assim, analisar as possibilidades de aplicação conjunta dessas variáveis em modelos de estimativa da condutância foliar à difusão de vapor d'água.

Material e Métodos

Foram utilizados dados horários de temperatura do ar (T), déficit de pressão de vapor do ar (DPV) e densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) observados em estação meteorológica automática localizada no campus da ESALQ-USP, Piracicaba, SP (latitude: 22° 42'S; longitude: 47° 30'W; altitude: 546 m) no período 1997-2006.

Calcularam-se os parâmetros estatísticos básicos de posição e de variação na escala horária, discriminados por estação do ano, como verão (dezembro, janeiro, fevereiro), outono (março, abril, maio), inverno (junho, julho, agosto) e primavera (setembro, outubro, novembro). O teste de Kruskal-Wallis foi aplicado na comparação entre médias sazonais e, quando necessário, o teste de Tuckey com nível de significância igual a 0,05. A variação horária das variáveis quanto aos seus máximos diários foi calculada gerando novas variáveis: temperatura relativa

(T/Tmax), déficit de pressão de vapor relativo (DPV/DPVmax) e DFFF relativo (DFFF/DFFFmax). A variação horária foi caracterizada no período diurno e discriminada por estação do ano. Análises de regressão simples foram efetuadas entre as variáveis relativas (T/Tmax, DPV/DPVmax, DFFF/DFFFmax) e o momento do dia (h). Os dados observados no período diurno foram discriminados entre os períodos da manhã e da tarde, para cada estação, no intuito de descrever a contribuição esperada da variação das variáveis na resposta da condutância foliar.

Com base na literatura, foram estabelecidos os critérios de limitação de gs devido ao ambiente local, sendo calculada a frequência relativa de condições limitantes por estação, seja por DPV (valor limite superior de 2 kPa) ou por T (valor limite inferior a 20°C e valor limite superior de 34°C), seja pelo critério de saturação por DFFF a partir de 400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (JARVIS et al., 1976; SCHULZE & HALL, 1982; BUNCE, 1985; SANFORD & JARVIS, 1986; SCHULZE, 1986; SYVERSTEIN & LLOYD, 1994; MEDINA et al., 1999; (ANGELOCCI et al., 2002; ANGELOCCI et al., 2004; MACHADO et al., 2005).

A existência de algum grau de colinearidade entre as variáveis do ambiente local foi avaliada por meio da análise de correlação simples, no período diário e diurno, de duas formas: primeiro, entre os valores horários de T, DPV e DFFF; segundo, entre os valores horários de cada variável e o produto das duas restantes. No período diurno, também foi avaliado o grau de associação de cada variável (T, DPV e DFFF) com o momento do dia (h).

Resultados e Discussão

a) Variabilidade horária e sazonal da temperatura do ar, do déficit de pressão de vapor e da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos.

Embora o valor de gs num dado momento dependa principalmente da combinação de variáveis ocorrendo nesse mesmo momento e, portanto, as variações no ciclo diurno sejam as de maior importância, é de interesse a descrição dessas variações no período diário e sazonal, devido à existência de respostas exibidas por algumas espécies quando expostas a prolongados períodos de determinada combinação de demanda atmosférica. Na Figura 1,

observa-se a variação horária da temperatura média do ar (T), discriminada por estação do ano. A temperatura média diária superou 20°C em todas as estações, exceto no inverno. Os valores médios de T apresentaram-se decrescentes no seguinte ordenamento de estações: verão>primavera=outono>inverno nos horários sem radiação solar, verão=primavera>outono>inverno nos horários seguintes à máxima temperatura (16:00-17:00h) e verão>primavera>outono>inverno, desde o amanhecer até o horário de máxima temperatura e após o pôr de sol. A temperatura média atingiu o máximo às 15h, em todas as estações, com extremos nesse horário na faixa de 35,3°C (verão) e 12°C (inverno). O quartil superior superou 28 °C desde agosto até abril, estando em uma faixa de cinco horas diárias nesses meses e de até oito horas nos meses de verão, no qual atingiram valores extremos superiores a 30 °C. A onda diária de

Quanto à variabilidade dos valores horários, no outono ocorreram desvios-padrão com menor diferença entre horas (0,5°C), os quais representam de 12 a 19% dos valores médios. Entretanto os desvios com maior diferença entre as horas ocorreram no verão (1,8°C), os quais representaram entre 7 e 12% dos valores médios. No inverno, os desvios-padrão atingiram até 4°C nos horários de máxima temperatura, com 15% do valor médio e até 24% dos valores médios nos horários próximos ao amanhecer.

Na Figura 2, observa-se a variação horária do DPV, discriminada por estação do ano. O DPV médio diário superou 0,5 kPa, ocorrendo maior valor na primavera (0,8 kPa). O momento de máximo DPV ocorreu entre 15 e 16h, em todas as estações. A onda diária de valores médios é mais atenuada no verão, com uma diferença de 1,3 kPa entre os

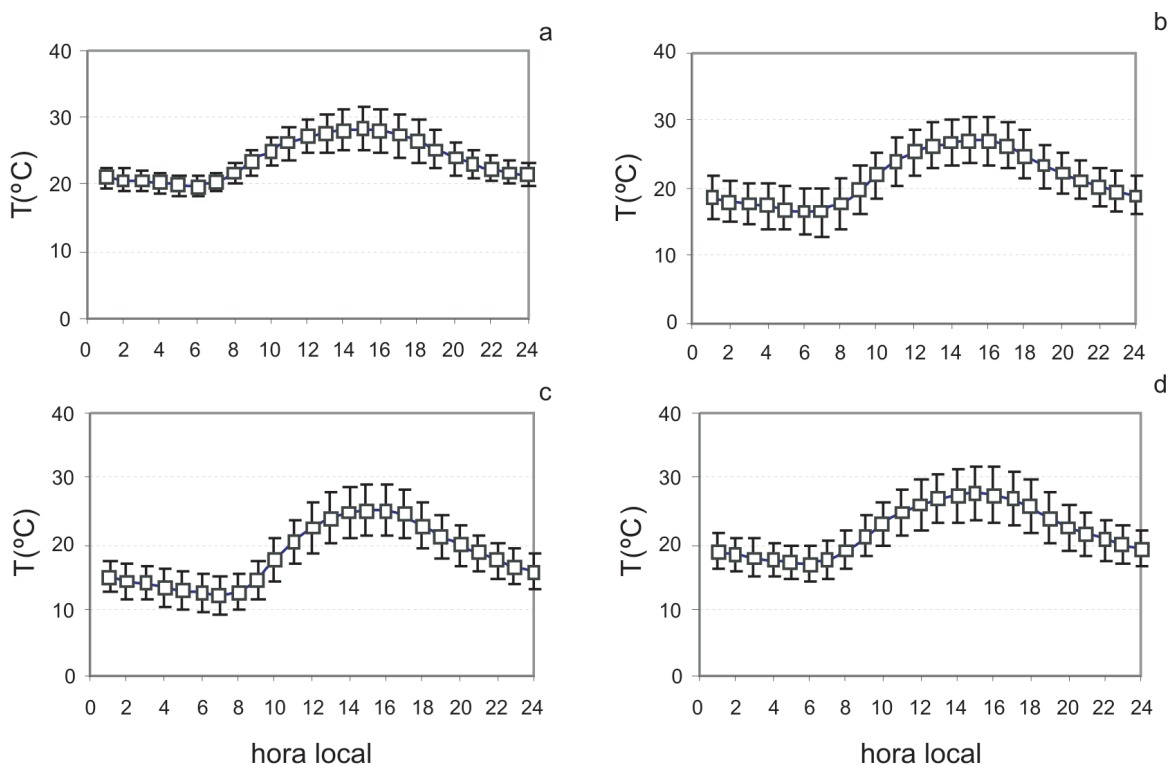


Figura 1. Valores médios horários e desvios-padrão da temperatura do ar (T). a. Verão; b. Outono; c. Inverno; d. Primavera. Período 1997-2006, Piracicaba, SP.

valores médios foi mais atenuada no verão, com uma amplitude de 8,4°C, sendo fevereiro o mês de menor amplitude (16% em torno do valor médio). Entretanto, no inverno, a onda diária foi mais marcante com uma diferença de 13°C entre os valores extremos. Nessa estação, agosto apresentou a maior amplitude térmica diária, com variação de 35% em torno do valor médio.

valores extremos. Os valores médios horários na série analisada atingiram máximos de 1,8 kPa nos horários de máxima temperatura, tanto no inverno quanto na primavera. Os valores médios de DPV apresentaram-se decrescentes no seguinte ordenamento de estações: verão>primavera>outono=inverno no intervalo de 22 às 7h, e verão>primavera>outono>inverno, no

horário de 8 às 11h. Na faixa de maior temperatura diária, o inverno foi a estação com menor DPV, embora agosto tenha se aproximado dos meses de primavera. O padrão observado desde as 16 às 21h foi verão>primavera>outono>inverno. Valores extremos superiores a 3kPa ocorreram entre as 13 às 18h, no verão, e entre as 10 e 19h, na primavera. Setembro foi o mês com valores extremos mais elevados (até 5 kPa), ocorrendo nos horários de máxima temperatura. A primavera foi também a estação com maiores desvios-padrão no DPV, atingindo até 1,1 kPa nos horários de maior temperatura, representando quase 60% do valor médio. O quartil superior apresentou valores maiores que 2 kPa entre as 13 e as 18h, na primavera e no inverno.

Entretanto, no verão, a estação mais úmida, nenhum horário apresentou, para esse quartil, valores de DPV iguais ou superiores a 2 kPa. Valores nulos de DPV ocorreram em todos os horários.

A densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) atingiu valor máximo ao meio-dia, em todas as estações (Figura 3), decorrente da maior densidade de fluxo de radiação solar nesse horário. O valor médio ao meio-dia superou $1100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, exceto no inverno quando, ainda que os valores médios tenham sido inferiores, foram equivalentes a mais do que o dobro do valor saturante, para a maioria das espécies, de aproximadamente $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (JONES, 1994). Os valores médios apresentaram diferenças significativas entre estações, com os padrões verão>primavera>outono>inverno no intervalo entre as 8 e as 11h, verão>primavera=outono>inverno, entre 12 e 16h, e, finalmente, nas últimas horas com radiação solar, verão>primavera>outono>inverno. Nos meses de inverno, os valores do quartil inferior, nos horários em torno do meio-dia, superaram o valor de saturação. Os valores máximos horários superaram $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ próximo ao meio-dia, entre outubro e fevereiro. O quartil superior localizou-se acima de $1300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ nesses horários durante os meses, de verão.

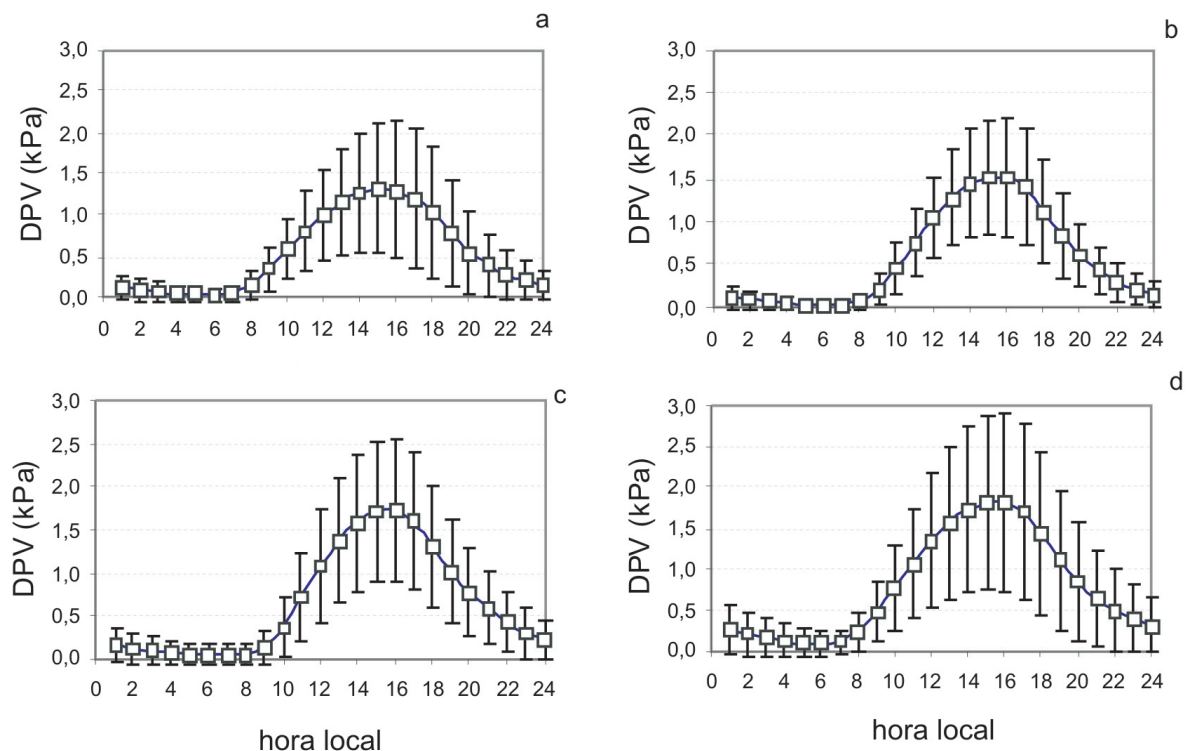


Figura 2. Valores médios horários e desvios-padrão do déficit de pressão de vapor (DPV). a. Verão; b. Outono; c. Inverno; d. Primavera. Período 1997-2006, Piracicaba, SP.

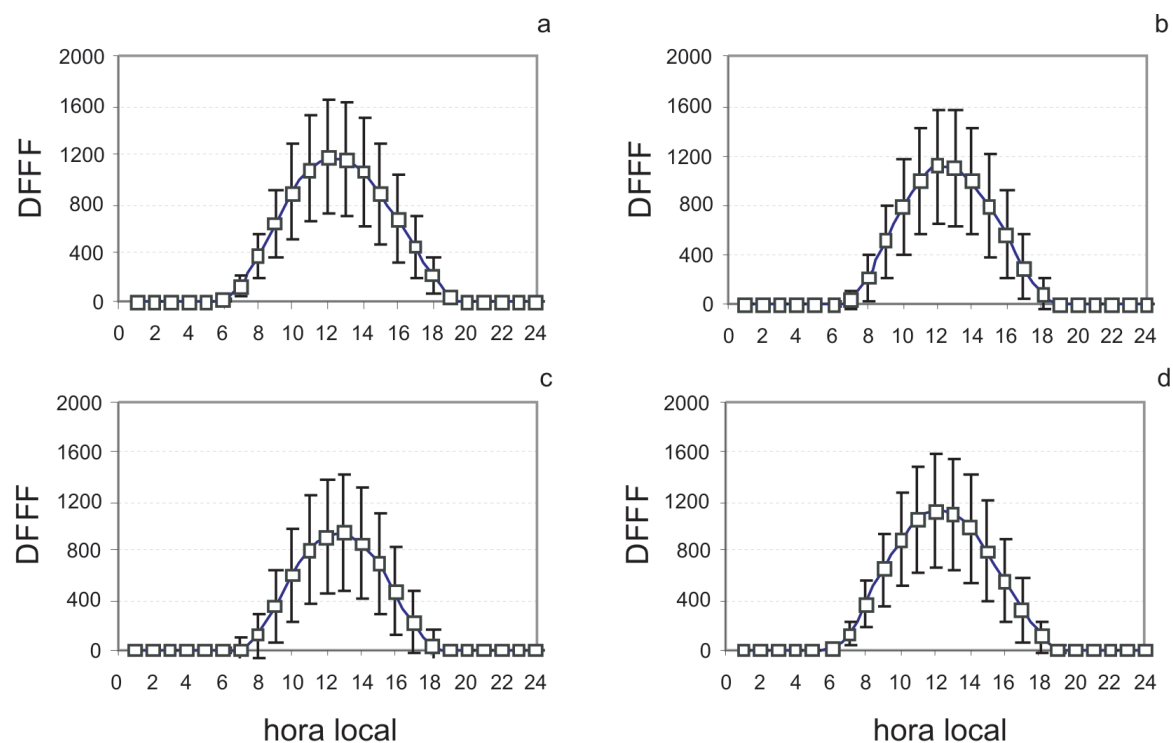


Figura 3. Valores médios horários e desvios-padrão da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos, expressos em $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$. a. Verão; b. Outono; c. Inverno; d. Primavera. Período 1997-2006, Piracicaba, SP.

A descrição das condições médias e de variabilidade do ambiente local permite referenciar a representatividade temporal de g_s , quando medida, porquanto frequentemente a disponibilidade de dados obtidos no campo é limitada. Além disso, facilita a interpretação de resultados de desempenho de modelos empíricos de estimativa de g_s baseados no ambiente local.

A análise da variação diurna média dos valores horários normalizados quanto a seus máximos (Figura 4) evidenciou maiores diferenças estacionais para a relação T/T_{max} . Embora a relação T/T_{max} durante o período diurno variasse entre 0,6 e 1, em todas as estações, a porção da curva crescente (até 14h) destacou bem as estações mais quentes (menor curvatura) das mais frias. A relação DPV/DPV_{max} variou na faixa de 0 a 0,9. A dispersão em torno ao momento do dia (h) em que ocorrem os valores máximos de DPV faz com que o valor médio estacional da relação não atinja o máximo teórico de 1. As estações outono e inverno apresentaram, no momento de máxima DFFF, menor distância entre quartis, para a relação $DFFF/DFFF_{\text{max}}$.

Posteriormente, a análise das variações diurnas relativas quanto aos máximos diários foi conduzida de acordo com os períodos de manhã e tarde. As relações lineares significativas encontradas entre T/T_{max} , DPV/DPV_{max} e $DFFF/DFFF_{\text{max}}$ em relação ao momento do dia (h) são apresentadas na Tabela 1. Ainda que a variação relativa de DFFF apresentasse maior coeficiente angular do que as variações relativas de T e DPV, em todas as estações, precisa-se descrever a faixa de valores em que estão ocorrendo tais variações, para estabelecer qual é a principal variável do ambiente condicionante da resposta estomática. Os coeficientes angulares da relação entre DPV/DPV_{max} e horário durante a manhã não evidenciaram diferenças significativas entre estações.

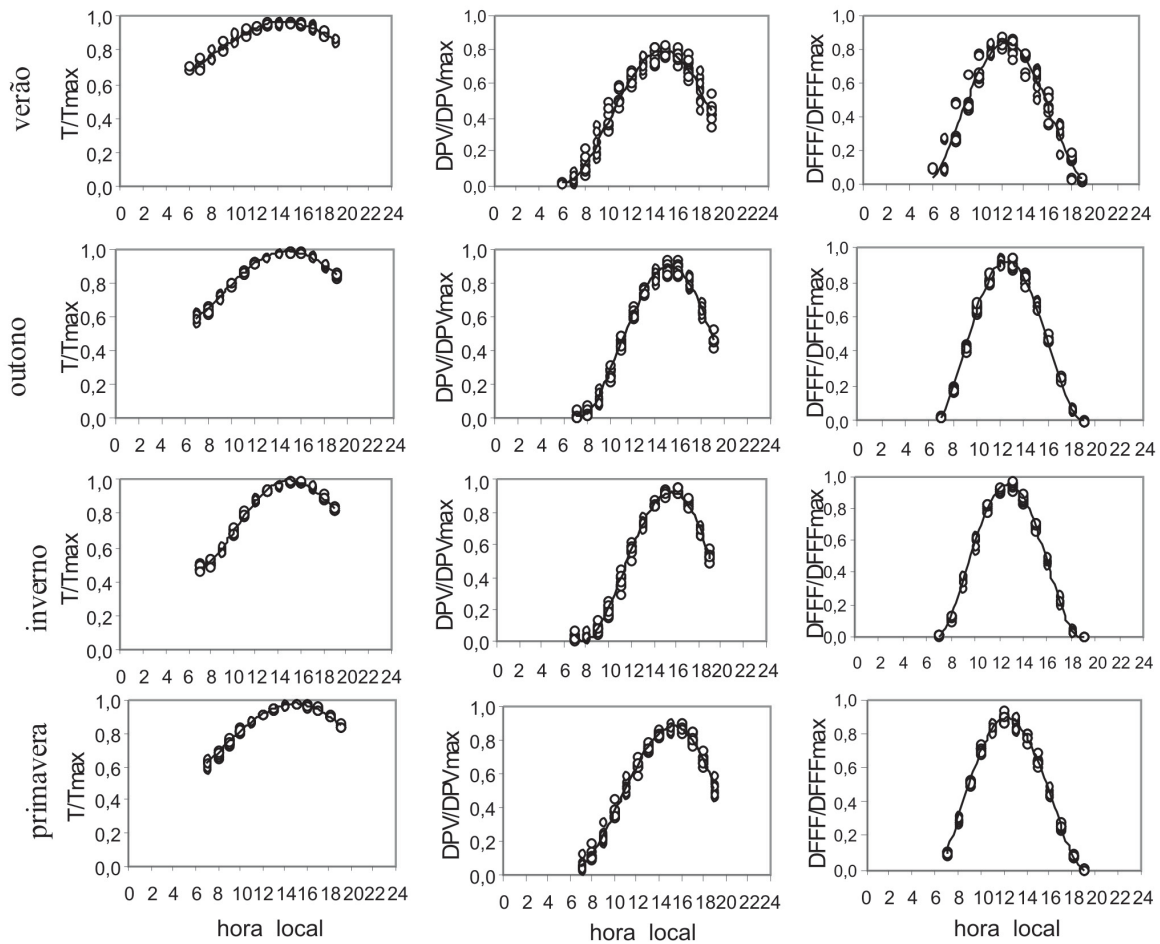


Figura 4. Variação da temperatura do ar relativa (T/Tmax), do déficit de pressão de vapor relativo (DPV/DPVmax) e do fluxo de fótons fotossintéticos relativo (DFFF/DFFFmax) no período diurno. Os pontos representam valores médios estacionais do período 1997-2006.

Tabela 1. Relações lineares significativas entre as variações relativas de temperatura, déficit de pressão de vapor e densidade de fluxo de fótons fotossintéticos e o momento do dia (h).

Estação	Relação	Período	
		Manhã	Tarde
Verão	T/Tmax	0,0443h + 0,4113	R ² = 0,93
	DPV/DPV max	0,1166h - 0,7841	R ² = 0,94
	DFFF/DFFFmax	0,1464h - 0,8489	R ² = 0,92
Outono	T/Tmax	0,0673h + 0,1146	R ² = 0,98
	DPV/DPV max	0,124h - 0,9262	R ² = 0,93
	DFFF/DFFFmax	0,1885h - 1,2906	R ² = 0,98
Inverno	T/Tmax	0,0844h - 0,1428	R ² = 0,96
	DPV/DPV max	0,11h - 0,8312	R ² = 0,87
	DFFF/DFFFmax	0,1961h - 1,3966	R ² = 0,98
Primavera	T/Tmax	0,0606h + 0,2024	R ² = 0,98
	DPV/DPV max	0,1226h - 0,8392	R ² = 0,97
	DFFF/DFFFmax	0,1642h - 1,0029	R ² = 0,96

b) Limitações e controles na expressão da condutância foliar à difusão de vapor devido ao ambiente local

As condições sob as quais o ambiente pode se tornar limitante à condutância foliar à difusão de vapor foram analisadas pela frequência de ocorrência e pela magnitude de tais limitações. O grau de variação relativa de cada variável quanto seu máximo foi considerado efeito condicionante. Além disso, a ocorrência de alguma variável dentro de uma faixa de valores que determine falta de controle do processo de interesse, seja por falta de resposta de *gs* à variação da mesma (saturação por DFFFF) ou porque a magnitude da variável não gera resposta (DPV nulo), foi analisada. Deve-se enfatizar que graus idênticos de afastamento de uma condição limitante terão diferentes efeitos na resposta esperada de *gs*, em função do tipo de resposta predominante para cada variável.

Cabe destacar, também, que a análise relativa à DFFF é simplesmente correspondente à radiação incidente sobre um plano horizontal e seu valor efetivo para as folhas dependerá do grau de exposição de cada folha, da arquitetura vegetal e da sua orientação em relação à trajetória do sol na abóbada celeste.

De modo geral, verificaram-se diferenças significativas entre estações na duração do período médio, com condições estabelecidas de *T*, DPV e DFFF, de acordo com os critérios de limitação ou saturação da resposta da condutância foliar (Tabela 2). O período médio com temperaturas inferiores a 20°C variou entre 15 e 3 horas, no inverno e no verão, respectivamente. As condições limitantes devido a altas temperaturas tiveram uma duração menor que 1 hora diária, em qualquer época do ano. A primavera destacou-se pelo aumento do período com elevados DPV. As condições ótimas de temperatura tiveram uma duração média na faixa de 2,6 (verão) a 1,5 (inverno) horas diárias. Quanto às condições de DPV, deve ser destacada uma redução importante das condições de valor nulo na primavera, com apenas 2,7 horas diárias. Por sua vez, o número de horas com valores médios de DFFF iguais ou maiores a 400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ variou desde 7,9 até 6,5 horas, no verão e no inverno, respectivamente. Assim, a fração média do período diurno com valores de DFFF que possibilitam a máxima abertura estomática variou de 0,64 (verão) a 0,57 (inverno).

No verão, a variável do ambiente local que se apresentou como mais limitante para *gs* foi o DPV, com 0,10 de frequência relativa de ocorrência de valores maiores que 2 kPa, no período diurno. Condições de temperatura maior que 34°C ocorreram com uma frequência relativa inferior a 0,01. Durante o período da manhã, os valores médios de DPV não resultaram limitantes, com máximo de 1,0 kPa. Valores extremos de DPV superiores a 2 kPa foram observados (11 e 12h), sendo o extremo, ao meio-dia, maior que 3 kPa. O verão foi a única estação do ano na qual, durante as primeiras horas da manhã, não se observaram valores médios de temperatura inferiores a 20°C. Durante o período matinal, os valores médios da temperatura do ar não superaram 28°C, considerado como limite superior para a resposta ótima, mas valores extremos superiores a ele foram observados a partir das 9h. Já no horário de meio-dia, 25% das observações superaram 28°C, o que indica condições passíveis de reduzir *gs* por elevadas temperaturas. A variação relativa do DFFF apresentou um coeficiente angular maior do que a variação relativa das outras variáveis (Tabela 1), mas a partir das nove horas, os valores médios de DFFF já corresponderam a níveis saturantes. Durante a tarde, o máximo valor médio de DPV foi 1,3 kPa, ocorrendo às 14h, mas foram observados extremos superiores a 3 kPa. Com relação a altas temperaturas, 25% das observações superaram 30°C. Quanto à frequência de ocorrência, altas temperaturas, especialmente durante a tarde, se manifestaram como a principal limitante nessa estação, ainda que não atingissem os 34°C estabelecidos como limite superior. A única relação linear com o momento do dia (*h*) foi aquela da variação de DFFF relativo (Tabela 1), decorrente de valores máximos diários ocorrendo às 12h e coincidindo, assim, as fases crescente e decrescente de variação relativa com os períodos (manhã e tarde) analisados. Cabe destacar que os valores de DFFF continuaram se apresentando saturantes durante a tarde. Portanto, entre as 9 e as 17 horas, normalmente as variações relativas de DFFF normalmente estão em níveis controladores do grau de abertura estomática.

Tabela 2. Número médio de horas com condições ótimas e limitantes à condutância foliar à difusão de vapor.

Estação	Nº de horas com valores médios						
	T				DPV		DFFF
	< 20°C	26-28°C	> 28°C	> 34°C	nulo	> 2kPa	>400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
Verão	3,0	2,6	4,0	0,03	5,0	1,1	7,9
Outono	9,8	2,1	2,6	0,001	4,7	1,0	7,3
Inverno	15,0	1,5	1,0	0,00	4,4	1,9	6,5
Primavera	9,3	2,1	3,4	0,19	2,7	2,7	7,6

No outono, quanto à frequência de ocorrência, observaram-se, quase na mesma intensidade no período diurno, condições limitantes, tanto devido a baixas temperaturas quanto a elevados déficits de pressão de vapor, com frequências relativas de 0,14 e 0,10, respectivamente. Os valores médios de DPV não se apresentaram como limitantes durante o período da manhã, com valor máximo de 1,0 kPa ao meio-dia. O valor extremo nesse horário foi de 2,4 kPa. Nessa estação, durante as primeiras horas da manhã, a temperatura foi a principal limitante à abertura estomática, com valores médios inferiores a 20°C até as 10h. Embora o coeficiente angular da variação de DFFF relativo ao longo da manhã fosse maior do que os respectivos para DPV e T, é importante observar que, já a partir das 9h, os valores médios de DFFF corresponderam a níveis saturantes. Durante a tarde, enquanto o máximo valor médio de DPV foi de 1,5 kPa, observaram-se extremos superiores a 3 kPa. Nos horários de 14 e 15h, 25% das observações foram superiores a 2 kPa. Durante a tarde, a única relação linear significativa com o momento do dia (h), nessa estação, foi, também, aquela da variação relativa de DFFF. Níveis de DFFF saturantes para a resposta estomática foram observados até as 16h. Desta forma, entre as 9 e as 17 horas, as variações relativas de DFFF não se mostraram indicativas de controlarem o grau de abertura estomática. A variação de DPV apresentou-se, portanto, como a principal condicionante esperada para as variações da condutância estomática durante a estação.

No inverno, quanto à frequência de ocorrência de condições limitantes no período diurno, deve ser destacado o aumento de limitação por baixas temperaturas, com frequências relativas de 0,33. No caso de limitação por elevado DPV, os valores horários se apresentaram com frequência relativa de 0,17. Durante o período da manhã, os valores médios de

DPV não se mostraram limitantes, com valor máximo de 1,4 kPa. Embora ocorressem extremos maiores a 3 kPa, cabe ser destacado que o quartil superior, nesse período, foi inferior a 2 kPa. A variação relativa de DFFF apresentou um coeficiente angular maior do que a variação relativa das outras variáveis, mas, a partir das 10 horas, os valores médios de DFFF já corresponderam a níveis saturantes. À tarde, os valores médios de DPV não resultaram limitantes, mas ocorreram extremos maiores a 4 kPa. A partir das 14h, o quartil superior foi maior que 2 kPa. A temperatura média do ar não superou 28°C, mas extremos superiores a 30°C ocorreram em todos os horários.

Na primavera, quanto à frequência de ocorrência de condições limitantes no período diurno, deve ser destacado o aumento de limitação por elevado DPV, com frequência relativa de 0,24. Durante o período da manhã, os valores médios de DPV não se mostraram como potencialmente limitantes, com um valor médio máximo de 1,7 kPa. Temperaturas médias inferiores a 20°C foram observadas até as 8h. A variação relativa do DFFF apresentou um coeficiente angular maior do que a variação relativa das outras variáveis, mas, a partir das nove horas, os valores médios de DFFF já corresponderam a níveis saturantes. Durante a tarde, o valor extremo de DPV foi de 5 kPa, apresentando, até as 16 horas, níveis de DFFF saturantes para a resposta estomática.

Pelo anteriormente exposto, ainda que a variação relativa de DFFF apresentasse maior coeficiente angular do que as variações relativas de T e DPV, em todas as estações, sendo que ocorreram principalmente na faixa sem resposta da condutância estomática por saturação luminosa em espécies de tipo subtropical, espera-se que a principal condicionante das variações da condutância foliar seja a variação DPV. A relação entre a frequência de condições limitantes

devido a elevado déficit de pressão de vapor e aquela devida a elevadas temperaturas foi maior que em torno de 10:1, em todas as estações.

c) **Análise das relações entre as variáveis do ambiente local**

De acordo com as Figuras 1, 2 e 3, observou-se algum grau de associação entre as ondas médias diárias de T, DPV e DFFF, em todas as estações, fenômeno que é lógico desde o ponto de vista físico, porém é necessário quantificar essas relações de modo a avaliar as possibilidades de aplicação conjunta como variáveis independentes na estimativa da condutância foliar à difusão de vapor d'água por modelos empíricos. Assim, no intuito de analisar, primeiramente, a presença de algum grau de colinearidade entre as variáveis do ambiente local, foi construída a matriz de correlações para os valores horários de T, DFFF e DPV e entre essas variáveis e os produtos de cada uma com as duas restantes (Tabela 3). De modo geral, foram observados elevados coeficientes de correlação no período diário. O outono destacou-se como a estação com menor grau de associação linear entre T e DPV, enquanto o verão foi a estação com maior grau de associação linear entre T e DFFF. Quanto à associação entre DPV e DFFF, os maiores coeficientes de correlação foram obtidos no verão e no outono. A existência de algum grau de colinearidade fica também evidente a partir dos coeficientes que medem o grau de associação linear entre cada variável (T, DPV ou DFF) e o produto das restantes, que, no período diário, resultaram elevados para a maioria das combinações. Embora, na avaliação das relações no período diurno (8 a 18h), a maioria dos coeficientes de correlação diminuiu, alguns problemas de colinearidade seriam possíveis de terem ocorrido se as variáveis T, DPV e DFFF fossem consideradas conjuntamente como preditoras da condutância estomática, seguindo modelos de regressão.

Os coeficientes de correlação entre T e DPV ainda resultaram elevados no verão, inverno e primavera e moderado no outono, sem se diferenciar daqueles obtidos para o período diário, que incluíram horários com DFFF igual a zero. O grau de associação linear entre DPV e DFFF foi fraco em todas as estações. Quanto à relação linear entre T e DFFF, foi fraca ou nula no período diurno, devendo também ser destacado que essa relação foi a mais afetada ao se passar da análise do período diário ao diurno. Dentre os coeficientes que medem o grau de associação entre cada variável (T, DPV ou DFF) e o produto das restantes, resultaram moderados no caso de T vs DFFF DPV. O outono destacou-se das demais estações pelo menor grau de associação entre os valores horários de T e DPV. A diminuição do coeficiente de correlação no outono é explicada principalmente pela diminuição da covariância entre T e DPV, inferior a 50% da observada nas outras estações. Além disso, o produto entre os desvios de T e DPV, nessa estação, foi menor que os respectivos das outras estações. Cabe destacar que os desvios de T variaram pouco ao longo do período diurno (Figura 1). O desvio médio de DPV no período diurno representou em torno da metade do desvio de DPV, na primavera, estação com maior variação (Figura 2). Quanto à relação entre T e DFFF, o verão diferenciou-se com valores mais elevados ao longo do período diurno. Apesar da simples análise envolvida nessas relações, existe dificuldade para encontrar outros dados obtidos localmente e corroborar os efeitos estacionais. Na literatura estrangeira, apenas o trabalho de Hutchinford & Cox (1997), quando apresenta alguma discussão sobre a colinearidade entre as variáveis determinantes da condutância estomática, faz referência às flutuações de covariância.

Tabela 3. Coeficientes de correlação simples de Pearson entre os valores horários de T, DPV e DFFF e entre essas variáveis e os produtos resultantes de cada uma com as duas restantes, nos períodos diário e diurno.

Estação	período		Variáveis				
			DPV	DFFF	T DPV	T DFFF	DPV DFFF
Verão	diário (n=21552)	T	0,88	0,70			0,75
		DPV DFFF		0,64	0,64	0,69	
	diurno (n=9878)	T	0,88	0,50			0,73
		DPV DFFF		0,28	0,42	0,51	
Outono	diário (n=21648)	T	0,79	0,57			0,86
		DPV DFFF		0,60	0,60	0,65	
	diurno (n=9922)	T	0,78	0,34			0,62
		DPV DFFF		0,42	0,29	0,40	
Inverno	diário (n=21504)	T	0,88	0,56			0,67
		DPV DFFF		0,53	0,52	0,63	
	diurno (n=9856)	T	0,89	0,26			0,65
		DPV DFFF		0,23	0,23	0,43	
Primavera	diário (n=21696)	T	0,85	0,56			0,67
		DPV DFFF		0,51	0,50	0,59	
	diurno (n=9943)	T	0,87	0,28			0,64
		DPV DFFF		0,24	0,22	0,38	

Dado que alguns autores têm citado um maior grau de associação entre g_s e o momento do dia (h) do que com as variáveis ambientais determinantes da condutância foliar (COHEN & COHEN, 1983) e até sendo necessária, às vezes, sua consideração como variável preditora de g_s em modelos de regressão múltipla (JONES, 1992), torna-se indispensável conhecer em que grau o momento do dia está associado às variações do ambiente local. Embora os coeficientes de correlação dos valores horários de T, DPV e DFFF durante o período diurno com o momento do dia (h) fossem significativos ($p < 0,05$) em todas as estações, o grau de associação pode ser classificado como sendo entre fraco e moderado. O inverno foi a estação com maior grau de associação entre h e as três variáveis, T ($r = 0,43$), DPV ($r = 0,42$) e DFFF ($r = -0,51$). O coeficiente de correlação entre h e DFFF foi o mais estável entre estações, variando entre -0,50 (verão) e -0,58 (primavera).

Conclusões

Durante a maior parte do período diurno, em qualquer estação do ano, o ambiente atmosférico se apresentou como não limitante à condutância foliar à difusão de vapor d'água, embora existissem diferenças significativas entre estações na ocorrência das variáveis T, DPV e DFFF caracterizadas.

Quando ocorreu limitação pelo ambiente, a variável predominante variou de acordo com a estação. A frequência de limitações por elevado DPV foi maior do que aquela devido às temperaturas extremas na primavera e no verão, sendo superada no outono e no inverno pela frequência de temperaturas baixas. O inverno foi a estação com maior frequência de condicionantes à expressão da condutância foliar potencial, enquanto a primavera destacou-se pelo maior grau de limitação a essa potencialidade.

A variação do déficit de pressão de vapor relativo apresentou-se como a principal condicionante da redução da condutância foliar à difusão de vapor d'água, embora a variação de DFFF relativa com o momento do dia resultasse mais significativa, devido a que essa variação ocorreu principalmente dentro de uma faixa não limitante por saturação luminosa.

De acordo com o elevado grau de associação entre as variáveis T, DPV e DFFF, em todas as estações, impõe-se a procura de modelos explicativos da variação de gs independentes dos pressupostos da análise de regressão múltipla, para evitar os problemas de colinearidade. T e DPV não deveriam ser utilizadas conjuntamente, de acordo com o grau de associação linear observada no período diurno.

O grau de associação entre o momento do dia (h) e as variáveis do ambiente local variou desde fraco a moderado. Dessa forma, sugere-se que a modelagem de gs em escala horária leve em conta essa variável, especialmente naquelas estações do ano em que a correlação entre as variáveis determinantes seja forte. Em virtude da maior frequência de ocorrência de condições do ambiente atmosférico que impõem algum grau de condicionamento, há necessidade de explorar com maior detalhe relações que ponderem adequadamente o efeito desse condicionamento por cada variável.

Referências bibliográficas

ANGELOCCI, L. R. **Água na planta e trocas gasosas/energéticas com a atmosfera**. Introdução ao tratamento biofísico. Piracicaba: Edição do Autor, 2002. 272 p.

ANGELOCCI, L. R. et al. Transpiration, leaf diffusive conductance and atmospheric water demand relationship in an irrigated acid lime orchard. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Pelotas, v.16, p. 53-64, 2004.

BALDOCCHI, D. D.; LUXMOORE, R. J.; HATFIELD, J. L.. Discerning the forest from the trees: an essay on scaling canopy stomatal conductance. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 54, p. 197-226, 1991.

BUNCE, J.A. Effects of boundary layer conductance on the response of stomata to humidity. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 8, p. 55-57, 1985.

COHEN, S ; COHEN, Y. Field studies of leaf conductance response to environmental variables in Citrus. **The Journal of Applied Ecology**, London, v. 20, p. 561-570, 1983.

COMSTOCK, J. P. Hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and transpiration. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 53, p. 195-200, 2002.

JARVIS, P. G. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. **Philosophical Transactions of Royal Society**, London, v. 273, p.593-610, 1976.

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

MACHADO, E. C. et al. Respostas da fotossíntese de três espécies de citros a fatores ambientais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 40, p. 1161-1170, 2005.

MEDINA, C. L.; MACHADO, E. C.; GOMES, M. M. A. Condutância estomática, transpiração e fotossíntese em laranjeira 'Valência' sob deficiência hídrica. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Pelotas, v. 11, p. 29-34, 1999.

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

MOTT K. A.; PARKURST, D. F. Stomatal response to humidity in air and helox. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v.14, p. 509-515, 1991.

SANFORD, A.; JARVIS, P. G. Stomatal responses to humidity in selected conifers. **Tree Physiology**, Oxford, v.2, p. 89-103, 1986.

SCHULZE, E. D. Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. **Annual Review of Plant Physiology**, Palo Alto, v. 37, p. 247-270, 1986.

SCHULZE, E. D.; HALL, A. E. Stomatal responses, water losses and CO₂ assimilation of plants in contrasting environments. In: LANGE, O. L.; NOBEL, P.; OSMOND, C. B.; ZIEGLER, H. (Ed.). **Encyclopedia of Plant Physiology**. Berlin: Springer-Verlag, 1982. p. 181-230.

TURNER, N. C. Measurement and influence of environmental and plant factors on stomatal conductance in the field. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 54, p. 137-154, 1991.

YU, G. R.; NAKAYAMA, K.; MATSUOKA, N.; KON, K. A combination model for estimating stomatal conductance of maize (*Zea mays* L.) leaves over a long term. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 92, p. 9-28, 1998.