

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA
FILHO”
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E VETERINÁRIAS
CÂMPUS DE JABOTICABAL/SP**

**DESEMPENHO DE CLONES DE *Eucalyptus* SOB DIFERENTES
CONDIÇÕES AMBIENTAIS NO CAMPO E EM CASA DE
VEGETAÇÃO**

Marcio José de Araujo
Tecnólogo em Biocombustíveis

2018

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA
FILHO”
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E VETERINÁRIAS
CÂMPUS DE JABOTICABAL/SP**

**DESEMPENHO DE CLONES DE *Eucalyptus* SOB DIFERENTES
CONDIÇÕES AMBIENTAIS NO CAMPO E EM CASA DE
VEGETAÇÃO**

Discente: Marcio José de Araujo

Orientador: Prof. Dr. Rinaldo Cesar de Paula

Tese apresentada à Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias – UNESP, Câmpus de Jaboticabal, como parte das exigências para a obtenção do título de Doutor em Agronomia (Genética e Melhoramento de Plantas).

2018

DADOS CURRICULARES DO AUTOR

MARCIO JOSÉ DE ARAUJO – filho de José Francisco de Araújo Filho e Tânia Fabiana de Araújo nasceu em 04 de dezembro de 1985, natural de Taquaral, Estado de São Paulo. Ingressou no curso de Tecnologia em Biocombustíveis na Faculdade de Tecnologia de Jaboticabal “Nilo de Stéfani” (FATEC-JAB), Jaboticabal – SP, em 2010, obtendo o título de Tecnólogo em Biocombustíveis em Junho de 2013. Em Agosto de 2013 ingressou no curso de Mestrado em Agronomia (Genética e Melhoramento de Plantas) pela Universidade Estadual Paulista – Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal – SP, concluindo em fevereiro de 2015. Durante o período de mestrado trabalhou com tamanho adequado de parcelas e avaliações, precisão experimental e seleção precoce com eucalipto, tendo como orientador o professor Dr. Rinaldo Cesar de Paula e, foi bolsista da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES). Ingressou no curso de pós-graduação em Agronomia (Genética e Melhoramento de Plantas), no nível de doutorado pela Universidade Estadual Paulista – Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal – SP em março de 2015 sendo bolsista da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES).

"Ninguém baterá tão forte quanto a vida.
Porém, não se trata de quão forte pode bater,
se trata de quão forte pode ser atingido
e continuar seguindo em frente.
É assim que a vitória é conquistada."
Não importa o quanto você bate,
mas sim o quanto aguenta apanhar
e continuar... e continuar...

(Rock Balboa)

Dedico

Aos meus Pais, José Francisco de Araújo Filho e Tânia Fabiana de Araújo por me fazerem quem sou.

Ofereço

À minha amada esposa e grande companheira de todos os momentos Beatriz, às minhas queridas irmãs que tanto as amo Deise, Giovana e Marilza e a toda minha família.

A663d Araujo, Marcio José de
Desempenho de clones de *Eucalyptus* sob diferentes
condições no campo e em casa de vegetação / Marcio José de
Araujo. -- Jaboticabal, 2018
128 p. : tabs., mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),
Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal
Orientador: Rinaldo Cesar de Paula

1. Análise multivariada. 2. BLUP. 3. Correlação genética. 4.
Fator analítico. 5. Melhoramento florestal. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca da
Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal. Dados fornecidos pelo
autor.

Essa ficha não pode ser modificada.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

Câmpus de Jaboticabal




CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: DESEMPENHO DE CLONES DE *Eucalyptus* SOB DIFERENTES CONDIÇÕES AMBIENTAIS NO CAMPO E EM CASA DE VEGETAÇÃO

AUTOR: MARCIO JOSÉ DE ARAUJO


ORIENTADOR: RINALDO CESAR DE PAULA

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em AGRONOMIA (GENÉTICA E MELHORAMENTO DE PLANTAS), pela Comissão Examinadora:


Prof. Dr. RINALDO CESAR DE PAULA
Departamento de Produção Vegetal / FCAV / UNESP - Jaboticabal


Prof. Dr. OTÁVIO CAMARGO CAMPOE (Participação por Videoconferência)
Universidade Federal de Santa Catarina / Curitiba-SC


Prof. Dr. GUSTAVO VITTI MÓRO
Departamento de Produção Vegetal / FCAV / UNESP - Jaboticabal


Pesquisador Dr. PAULO HENRIQUE MULLER DA SILVA
Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais-IPEF / Piracicaba/SP


Prof. Dr. MARIO LUIZ TEIXEIRA DE MORAES
Departamento de Fitotecnia, Tecnologia de Alimentos e Sócio Economia/FEIS / Ilha Solteira/SP

Jaboticabal, 23 de novembro de 2018

AGRADECIMENTOS

A Deus, pelo dom da vida, pela constante presença na minha caminhada e pelos obstáculos vencidos.

A meus pais José Francisco de Araújo Filho e Tânia Fabiana de Araújo, pela minha educação, pelas lições de vida, pela forma de sempre batalhar de maneira digna e de nunca desistir e por me fazerem crer sempre na minha capacidade de vencer.

Às minhas irmãs Deise Fabiana de Araújo, Giovana Valentina de Araújo e Marilza Ferreira de Mattos Araújo, pelos constantes encorajamentos que transmitem a mim, sempre me colocando além do que sou.

À minha esposa e companheira Beatriz, pela compreensão, incentivo e ajuda para o êxito deste trabalho, uma vez que diariamente acompanhou toda essa trajetória e sempre apoiando as minhas decisões.

À professora Nádia por ter acreditado em mim desde o começo e me impulsionado a iniciar nesta área pelo qual me encontrei, agarrei e não pretendo mais soltar. Obrigado!

Ao professor Rinaldo pela confiança, ensinamentos, orientação, amizade e por me fazer enxergar a importância de sempre agir com profissionalismo e dignidade. Agradeço pela oportunidade e confiança depositada a mim ao longo de todo esse tempo. Obrigado!

Aos meus amigos, João Vitor e William Medeiros, pelos conhecimentos compartilhados e pelo companheirismo durante as conduções dos experimentos.

Aos meus colegas de laboratório, Bruna, Patrícia, Tamara, Robson e João Pedro pelos pelo companheirismo diário com respeito e paz.

Àqueles que não estão mais em nosso laboratório, mas que também fizeram parte desta história e ainda preservamos a amizade e contatos, Carlos Caixeta, Renan Furlan e Marcos Virtuoso.

À Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias da Universidade Estadual Paulista (FCAV/UNESP) e ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Genética e Melhoramento de Plantas), pelo apoio e oportunidade de engrandecimento da minha formação profissional.

A todos os professores do Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Genética e Melhoramento de Plantas), e também àqueles que ministraram as disciplinas que cursei em outros programas, pelos conhecimentos transmitidos.

Ao Instituto de Pesquisa e Estudos Florestais (IPEF) e ao programa Tolerância de *Eucalyptus* Clonais aos Estresses Hídrico, Térmico e Bióticos (TECHS) e toda sua equipe, pelo fornecimento de dados e materiais genéticos utilizados neste trabalho.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001, meu muito obrigado.

A todos que contribuíram direta e indiretamente para a condução deste trabalho.

Muito Obrigado!

SUMÁRIO

RESUMO	iv
ABSTRACT	v
CAPÍTULO 1 – Considerações gerais	1
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	4
2.1. O melhoramento genético de eucalipto no Brasil	4
2.2. O estresse hídrico.....	6
2.3. Interação G x A e análises de adaptabilidade e estabilidade	8
3. REFERÊNCIAS	12
CAPÍTULO 2 - Adaptabilidade e estabilidade de genótipos de <i>Eucalyptus</i> numa sequência de idades ao longo de um gradiente ambiental no Brasil	22
RESUMO.....	22
CHAPTER 2 - Adaptability and stability of <i>Eucalyptus</i> genotypes in a sequence of ages along an environmental gradient in Brazil	23
SUMMARY.....	23
1. INTRODUÇÃO	24
2. MATERIAL E MÉTODOS	26
2.1. Caracterização dos experimentos.....	26
2.2. Estimativa dos parâmetros genéticos	28
2.3. Análise de fator analítico sob modelo multiplicativo misto e GGE biplot	29
2.4. Caracterização climática e agrupamentos dos locais	32
3. RESULTADOS	32
3.1. Estimativas dos parâmetros genéticos	32
3.2. Análise de fatores analíticos multiplicativos mistos e GGE biplot: Interação GxA.....	33
3.3. Caracterização climática e agrupamento dos locais	39
4. DISCUSSÃO	42
5. CONCLUSÕES	46

6. REFERÊNCIAS	47
CAPÍTULO 3 - Análise de Fatores Exploratória na identificação de constructos fisiológicos em clones de <i>Eucalyptus</i> submetidos a diferentes regimes hídricos em casa de vegetação e comparação com resultados preliminares em campo	53
RESUMO	53
CHAPTER 3 - Exploratory Factor Analysis in the identification of physiological constructs in <i>Eucalyptus</i> clones submitted to different greenhouse regimes and comparison with preliminary field results	54
ABSTRACT	54
1. INTRODUÇÃO	55
2. MATERIAL E MÉTODOS	57
2.1. Descrição do experimento	57
2.1.1. Caracterização física e climática do local – Experimento 1 (Exp1)	57
2.1.2. Preparação, implantação e condução	58
2.2. Avaliações biométricas	60
2.3. Avaliações fisiológicas	61
2.4. Análise de sobrevivência	63
2.5. Análise de dados	64
3. RESULTADOS	65
4. DISCUSSÃO	73
4.1. Implicações para o melhoramento e comparação com o desempenho no campo	77
5. CONCLUSÕES	83
6. REFERÊNCIAS	83
CAPÍTULO 4 - Parâmetros biométricos e fisiológicos no estudo da eficiência no uso da água em clones de <i>Eucalyptus</i> sob diferentes disponibilidades hídricas: um auxílio às estratégias de melhoramento	93
RESUMO	93

CHAPTER 4 - Biometric and physiological parameters in the study of the water use efficiency in <i>Eucalyptus</i> clones under different water functionalities: an aid to breeding strategies	94
ABSTRACT	94
1. INTRODUÇÃO	95
2. MATERIAL E MÉTODOS	97
2.1. Descrição do experimento	97
2.2. Avaliações biométricas	99
2.3. Avaliações fisiológicas	99
2.4. Análise de sobrevivência	101
2.5. Análise de dados	101
3. RESULTADOS	102
4. DISCUSSÃO	109
5. CONCLUSÕES	115
6. REFERÊNCIAS	116
CAPÍTULO 5 – Considerações finais	125
APÊNDICE	127

DESEMPENHO DE CLONES DE *EUCALYPTUS* SOB DIFERENTES CONDIÇÕES AMBIENTAIS NO CAMPO E EM CASA DE VEGETAÇÃO

RESUMO – O estresse hídrico é um dos principais fatores que limitam a produtividade e alteram a adaptação de espécies florestais no mundo. Apesar de espécies de eucalipto possuírem boa capacidade adaptativa, os riscos inerentes de vulnerabilidade climática implicarão na seleção genética e direcionamentos adequados para as regiões de plantio. Assim, um programa de melhoramento florestal deve considerar a interação genótipo x ambiente, uma vez que sua existência exige do melhorista um estudo detalhado do comportamento dos genótipos nos diferentes ambientes, por meio da análise de adaptabilidade e estabilidade. Sendo o tempo um dos grandes desafios para os melhoristas florestais, a adoção de procedimentos que permitam antecipar a identificação de genótipos produtivos e tolerantes ao déficit hídrico é desejável. Logo, a inserção de avaliações biométricas e fisiológicas na fase jovem das plantas, com vista a encontrar relações com a produtividade frente à restrição hídrica, pode ser relevante nos programas de melhoramento com eucalipto; ou de outro modo, pode se tornar indispensável nas estratégias dos melhoristas, tendo em vista o cenário de mudanças climáticas que poderá afetar a adaptação dos genótipos nos plantios de eucalipto em todo o mundo. O objetivo geral do presente trabalho foi estudar a interação G x A de clones de *Eucalyptus* em diferentes locais e idades, conseqüentemente verificar a adaptabilidade e estabilidade dos genótipos e, além disso, avaliar características biométricas e fisiológicas em diferentes regimes de irrigação na fase de mudas, em condições controladas, a fim de averiguar a possibilidade de correlacionar os resultados obtidos com o desempenho no campo. Foram avaliados 11 clones de eucalipto, em 11 locais no território brasileiro e, aplicados métodos de avaliações em conjunto para o estudo da interação G x A, incorporando o caráter diâmetro à altura do peito e variáveis climáticas. Em casa de vegetação, foram avaliadas características biométricas e fisiológicas utilizando diferentes abordagens. Os resultados obtidos nesse estudo permitem uma clara visão da dinâmica das diferentes normas de reações dos genótipos de *Eucalyptus* ao longo do tempo no Brasil. Além disso, permitem estabelecer limites em que ambientes são semelhantes ou extremamente contrastantes em que a temperatura mostrou-se a variável climática mais influente na divisão e agrupamento dos locais. Na casa de vegetação, os clones apresentaram processos diferentes para lidar com o déficit hídrico, assim como o padrão de alocação de biomassa entre os compartimentos da planta. Os resultados obtidos sob condição controlada condizem parcialmente com as observações em campo, no entanto, permitiram traçar, com moderado nível de compreensão, algumas peculiaridades a respeito da variabilidade genética na fisiologia de nove genótipos de eucalipto oriundos de seleção em programas de melhoramento. Assim, ensaios complementares podem ser elaborados para detectar diferenças morfológicas e fisiológicas entre genótipos frente às condições diferenciadas de disponibilidade hídrica, de modo a selecionar os tolerantes à seca e recomendá-los para as fases iniciais de implantação e crescimento.

Palavras-chave – análise multivariada, BLUP, correlação genética, fator analítico, melhoramento florestal, mudas de eucalipto.

PERFORMANCE OF *EUCALYPTUS* CLONES UNDER DIFFERENT ENVIRONMENTAL CONDITIONS IN THE FIELD AND GREENHOUSE

ABSTRACT - Water stress is one of the main factors responsible for limiting productivity and changing the adaptation of forest species in the world. Although planted eucalyptus forests have good adaptive capacity, the inherent risks of climate vulnerability will imply genetic selection and proper directions for the planting regions. In this sense, a forest improvement program should consider the genotype x environment interaction, since its existence requires the breeder to a detailed study of the behavior of individuals throughout the environments, through the analysis of adaptability and stability. In view of the time as one of the great challenges for the forest improvers, the adoption of procedures that allow to anticipate the identification of productive genotypes and tolerant to the water deficit is desirable. Therefore, the insertion of biometric and physiological evaluations in the young phase of the plants, in order to find relationships with genotype productivity against water restriction, may be relevant in breeding programs with eucalyptus; or otherwise, may become indispensable in the strategies of the breeders in view of the alarming scenario of climate change that may affect the adaptation of genotypes to eucalyptus plantations around the world. The general objective of the present work was to study the G x A interaction of *Eucalyptus* clones at different sites and ages, thus verifying the adaptability and stability of the genotypes and, in addition, to evaluate biometric and physiological characteristics in different irrigation regimes in the seedling stage, under controlled conditions, in order to investigate the possibility of correlating the observations obtained with the performance in the field. For this, 11 clones were evaluated in 11 sites in the Brazilian territory, and joint evaluation methods were applied for the study of the interaction G x A, incorporating the character diameter to the breast height and climatic variables. In greenhouse, biometric and physiological characteristics were evaluated using different approaches. The results obtained in this study allow a clear view of the dynamics of the different norms of *Eucalyptus* genotypes reactions over time in Brazil. In addition, they allow to establish limits in which environments are similar or extremely contrasting in which the temperature proved to be the most influential climatic variable in the division and grouping of the places. In the greenhouse, the clones presented different processes to deal with the water deficit, as well as the pattern of biomass allocation between the compartments of the plant. The results obtained under controlled conditions partially correspond to observations of the genotypes in the field however they allowed to draw, with moderate level of understanding, some peculiarities regarding genetic variability in the generation of nine eucalyptus genotypes from selection in breeding programs. Thus, complementary tests can be designed to detect morphological and physiological differences between genotypes versus differentiated conditions of water availability, in order to select drought tolerant genetic materials and recommend them for the initial stages of implantation and growth.

Keywords - eucalyptus seedlings, BLUP, factor analytic, forest improvement, genetic correlation, multivariate analysis

CAPÍTULO 1 – Considerações gerais

1. INTRODUÇÃO

Eucalyptus é um dos gêneros de árvores florestais mais ampla e comercialmente importante plantado no mundo (Booth et al., 2015). Espécies deste gênero formam a base das florestas comerciais no Brasil. Isto se deve à satisfatória adaptação ao clima e solo do território brasileiro, além da ampla possibilidade de usos da madeira *per se* e produção de essências (ABRAF, 2013). A área de plantios florestais no Brasil atinge cerca de 7,84 milhões de hectares, deste total, 72,3% é da cultura de *Eucalyptus*, totalizando uma área de 5,67 milhões de ha (Ibá, 2017). Deste montante, mais de quatro milhões de hectares (72%) estão localizados na zona de clima tropical do Brasil (segundo a classificação de Alvares et al. (2013)). Os plantios são constituídos geneticamente, na maioria, de clones de híbridos originados a partir de cruzamentos estratégicos por meio do melhoramento genético. Busca-se nesses cruzamentos, a recombinação de características desejáveis com o objetivo final de obter florestas clonais uniformes, mais eficientes e que atendam as especificidades tecnológicas almejadas pelo setor de interesse. Porém, o constante crescimento da produtividade do eucalipto no Brasil reduziu nos últimos anos (Gonçalves et al., 2013). Isto se deve em parte à natural redução de ganhos genéticos com a seleção, mas principalmente devido ao atual cenário das mudanças climáticas, que vêm alterando a produtividade e a adaptação das florestas tropicais (Feng et al., 2018; Slot e Winter, 2016).

Apesar das florestas plantadas de eucalipto possuírem boa capacidade adaptativa, há riscos inerentes de vulnerabilidade climática, o que implicará na seleção genética e direcionamento adequados para as regiões de plantio (Booth, 2013). O aumento da temperatura e da intensidade do déficit hídrico são os principais estressores climáticos associados à redução da produtividade primária líquida das florestas tropicais (Clark et al., 2013). De fato, o número de eventos de mortalidade em florestas de eucalipto desde o início do século XX tem sido relacionado à combinação da seca e ondas de calor (Booth et al., 2015). Uma consequência imediata da alteração das mudanças climáticas é o aumento da

concentração de CO₂ na atmosfera (IPCC, 2014; Moss et al., 2010), o qual poderá estimular o crescimento das florestas (Allen et al., 2015), porém, esta suposição pode não ser válida (Van Der Sleen et al., 2015). De qualquer maneira, é evidenciado o aumento da eficiência no uso da água nas florestas tropicais (Van Der Sleen et al., 2015), uma vez que o aumento da concentração de CO₂ eleva a taxa de assimilação líquida (A) e reduz a condutância estomática (g_s). Deveras, em espécies de eucalipto, sob condições controladas, foi observado aumento de 29% em A , ao mesmo tempo em que houve redução de 13% na g_s e, como resultado, a eficiência no uso da água aumentou 57% (Aspinwall et al., 2018).

Tudo isso sugere a necessidade de obtenção de genótipos mais eficientes no uso da água e tolerantes aos estresses abióticos e aos efeitos impactantes das mudanças climáticas. Considerando o tempo como um desafio indispensável para os programas de melhoramento florestal, diante deste cenário, os genótipos selecionados devem contemplar a sensibilidade de futuras alterações climáticas e, evitar que genótipos adaptados a uma região não mais o seja (Gray et al., 2016). Por isso os desafios para os melhoristas florestais são grandes e, o sucesso dependerá da obtenção de genótipos com bom desempenho em termos de produtividade e qualidade ao longo de múltiplas condições ambientais (Malosetti et al., 2013). Com isso, o entendimento da expressão fenotípica, numa determinada idade, como resultado cumulativo de interações casuais entre o genótipo e o ambiente onde está situado, é de suma importância para as estratégias de melhoramento. Isto remete ao conceito da interação genótipo x ambiente ($G \times A$) como sendo a diferença na resposta de dois ou mais genótipos a uma dada mudança, ou um conjunto de mudanças no ambiente (Mather e Caligari, 1976).

A interação $G \times A$ é uma questão que todo melhorista deve considerar antes de fazer decisões de implantações, como sua presença pode resultar em diferentes classificações de genótipos entre os locais ou ambientes avaliados, ela mostra a falta de consistência no desempenho dos genótipos (Gezan et al., 2017). Neste contexto, o programa cooperativo sobre Tolerância de *Eucalyptus* Clonais aos Estresses Hídrico, Térmico e Biótico (TECHS), elaborado de forma conjunta por várias instituições de pesquisa e empresas florestais, busca usar os conhecimentos adquiridos ao longo da última década nas áreas de silvicultura, melhoramento e

proteção para melhor caracterizar os principais estresses abióticos e bióticos à eucaliptocultura, e verificar como distintos genótipos se comportam frente a diferentes ambientes ou locais (Stape et al., 2014). O programa TECHS possui uma rede experimental com 36 sítios (do norte do Pará até o Uruguai), composto por 18 clones de *Eucalyptus* distribuídos em regiões tropicais e subtropicais (ver Binkley et al. (2017)). Dentre as questões levantadas pelo TECHS estão: i) Qual a magnitude da interação G x A para as variáveis ecofisiológicas e para a produtividade final? ii) Que mecanismos ecofisiológicos têm os clones mais adaptados ao estresse hídrico?

A seleção de clones com boas características silviculturais e tecnológicas é o objetivo primordial dos programas de melhoramento com *Eucalyptus* no Brasil (Nunes et al., 2015). As questões levantadas pelo programa TECHS levam à necessidade de um estudo acerca da interação G x A, assim como da adaptabilidade e estabilidade dos genótipos de *Eucalyptus* a fim de realizar a seleção de maneira correta ao longo dos ambientes. Além disso, é necessário avaliar e entender os mecanismos fisiológicos acerca da tolerância ao estresse hídrico, a fim de buscar características importantes que possam auxiliar a seleção de genótipos com bom desempenho quando sujeitos à baixa disponibilidade hídrica ou períodos prolongados de seca. Neste sentido, genótipos de *Eucalyptus* sujeitos ao déficit hídrico sob condições controladas, demonstraram redução no crescimento e na produção de biomassa, o padrão de alocação de carbono entre as partes da planta, diminuição da atividade fotossintética e do potencial hídrico, mudanças em características morfológicas e fisiológicas em diferentes níveis e padrões (Barradas et al., 2018; Gindaba et al., 2004; Mendes et al., 2013; Merchant et al., 2007; Ngugi et al., 2004; Silva et al., 2016; Vellini et al., 2008).

As características funcionais das plantas mudam de acordo com a ontogenia, o que pode acarretar em não correspondência dos resultados obtidos em diferentes idades (Cornelissen et al., 2003; Mediavilla e Escudero, 2003). No entanto, recomendado com certa cautela, os resultados baseados em características morfofisiológicas obtidos em plantas jovens ou na fase de mudas podem ser extrapolados para a idade adulta (Cornelissen et al., 2003; Hartmann et al., 2018; Poorter et al., 2016).

O objetivo geral do presente trabalho foi estudar a interação G x A de clones de *Eucalyptus* em diferentes locais e idades, conseqüentemente verificar a adaptabilidade e estabilidade dos genótipos e, além disso, avaliar características biométricas e fisiológicas em diferentes regimes de irrigação na fase de mudas, em condições controladas, a fim de averiguar a possibilidade de correlacionar as observações obtidas com o desempenho no campo.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. O melhoramento genético de eucalipto no Brasil

Os estudos científicos sobre a cultura do eucalipto no Brasil começaram no início do século XX, tendo passado por diversas etapas e desafios até os dias atuais, incluindo desde a busca por espécies que se adaptassem ao território brasileiro e que conferissem características ótimas para a obtenção do produto final junto aos consumidores (que a princípio era norteado pelo setor ferroviário), até a almejada homogeneidade nos plantios (Ferreira e Santos, 1997). Em meados do século XX, os programas de melhoramento já intensificavam suas atividades com o objetivo de selecionar árvores superiores e no desenvolvimento e certificação de sementes melhoradas. A atual configuração dos plantios de eucalipto no Brasil se baseia na propagação clonal de espécies e híbridos, devido à uniformidade propiciada aos plantios comerciais e à garantia de elevados e consecutivos ganhos genéticos durante os ciclos de seleção.

Nos últimos anos houve redução na intensidade da expansão de áreas com a cultura do eucalipto no Brasil, devido à competição com outras culturas de importância agrônômica e também ao aumento do custo de produção de madeira, fatos que realçam a importância do melhoramento florestal a fim de aumentar a produtividade por meio do ganho genético com a seleção de indivíduos superiores (Castro et al., 2016). Por isso, é importante a estrutura e composição genética da população de melhoramento, de modo que contenham alelos favoráveis e expressem de maneira satisfatória as características desejáveis nas gerações

vindouras (Cruz et al., 2012). Para isso, é de suma relevância a adoção de métodos com elevada acurácia na determinação do valor genético dos indivíduos, de modo a elevar o ganho genético por tempo de seleção.

Além da abordagem tradicional, com inferências realizadas com base no fenótipo, estudos genômicos atualmente têm sido utilizados em auxílio ao melhoramento genético. A seleção genômica ampla (GWS) e os estudos de associação genômica (GWAS) têm apresentado alta acurácia, explicando grande proporção da herdabilidade de características quantitativas e, além disso, associando regiões do genoma do eucalipto com algumas características de interesse (Müller et al., 2017; Resende et al., 2012; Resende et al., 2017). A GWS diferentemente do BLUP tradicional explora a segregação mendeliana que ocorre durante o processo de formação dos gametas, pois utiliza a matriz de parentesco realizada (via marcadores) e não somente uma matriz de parentesco médio associada ao *pedigree* (Resende et al., 2008).

Muitos trabalhos relatam a possibilidade de ganho genético com a seleção, tanto para características de crescimento quanto para propriedades da madeira (Chen et al., 2018; Hodge e Dvorak, 2015; Pinto et al., 2014; Rocha et al., 2006; Van den Berg et al., 2017; Wu et al., 2012). Além das características de crescimento e propriedades da madeira, a tolerância aos estresses bióticos e abióticos têm sido relevantes para agregarem valor aos genótipos melhorados. Otto et al. (2016) utilizaram parâmetros fisiológicos e avaliaram as respostas de clones de eucalipto submetido a regimes de irrigação contrastantes, isto é, com menor e maior volume de água e atestaram diferentes comportamento dos clones entre os regimes. Esta informação, juntamente com relatos na literatura, sugere o uso de parâmetros fisiológicos nas estratégias de melhoramento com eucalipto a fim de selecionar genótipos mais adaptados às condições de seca. Ademais, têm sido identificados genótipos mais tolerantes ao estresse hídrico em experimentos com mudas de eucalipto (Silva et al., 2016; Vellini et al., 2008), os quais podem ser submetidos às etapas subsequentes de avaliações de campo com vista a confirmar a superioridade desses genótipos e, por fim inseri-los nos programas de melhoramento.

A seleção de clones com características silviculturais e tecnológicas favoráveis é o principal objetivo dos programas de melhoramento com *Eucalyptus* no

Brasil (Nunes et al., 2015). Ao longo dos anos, o melhoramento florestal contribuiu com grande parcela para o desenvolvimento de genótipos com alto desempenho produtivo e qualitativo (Gonçalves et al., 2013). Os objetivos gerais de um programa de melhoramento genético florestal, com base na hibridação e clonagem, é gerar, introduzir e selecionar, de maneira contínua, clones híbridos de eucalipto adaptados às condições edafoclimáticas da região de plantio e que possam proporcionar melhoria contínua de produtividade e qualidade da madeira (Fonseca et al., 2010).

Um fator extremamente importante a se considerar num programa de melhoramento genético é a interação genótipo x ambiente (G x A). Para isso, os genótipos são avaliados em experimentos multi-ambientes, com posterior análise da existência e magnitude da interação genótipo x ambiente (caso exista) e caracterizado quanto à adaptabilidade e estabilidade. A interação G x A é devida ao fato do fenótipo observado no indivíduo ser resultado da constituição genética e das condições ambientais (Malosetti et al., 2013). Logo, o efeito da interação deve ser considerado em qualquer estratégia de melhoramento, pois há genótipos que serão melhores ou piores que outros num conjunto de ambientes específicos (Gezan et al., 2017), fato que guiará a seleção e a correta recomendação de genótipos para plantio.

2.2. O estresse hídrico

Conforme previsões, e como observado nos últimos anos, a intensidade e a duração dos períodos de seca tendem a aumentar em muitas regiões tropicais e subtropicais (IPCC, 2014; Solomon et al., 2009). O déficit hídrico é uma preocupação constante dentro de qualquer sistema de produção agrícola, pois a água é um fator ambiental limitante para que as culturas agrônômicas e florestais atinjam seu máximo potencial produtivo.

O estresse hídrico e o aumento da temperatura são responsáveis pela redução do crescimento das árvores em florestas tropicais, onde evidencia-se diminuição no estoque de carbono nessas regiões (Feng et al., 2018) visto que, mais da metade do carbono assimilado na fotossíntese é perdido durante o processo de respiração. O balanço entre fotossíntese e respiração é vital para o crescimento e

manutenção das árvores, contudo, em condições de estresse hídrico este balanço pode se alterar (Flexas et al., 2006). Tudo isto é acompanhado por um declínio do potencial hídrico, em que, para reduzir a perda de água pela transpiração, as árvores fecham os estômatos, porém, ao custo da redução da assimilação de CO₂ (Zhou et al., 2013), além disso, acarreta na inibição da atividade da enzima ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase-oxigenase (Rubisco) (Galmés et al., 2013).

As respostas das plantas ao déficit hídrico resultam em uma série de alterações fisiológicas, tais como, redução no conteúdo relativo de água, diminuição do potencial hídrico, perda do turgor foliar, fechamento de estômatos, redução da expansão celular, condutividade hidráulica e acúmulo de carboidratos (Brodrribb et al., 2003; Hsiao e Xu, 2000; Maguire e Kobe, 2015; Salazar-Tortosa et al., 2018; Santiago et al., 2018). Estas alterações refletem nas características morfológicas das folhas, as quais respondem de acordo com um gradiente de aridez como resultado do ajustamento de processos fisiológicos (Guo et al., 2017). A área foliar (diretamente relacionada com a produção devido à fotossíntese ser proporcional à mesma) é reduzida sob estresse hídrico, tanto pelo tamanho quanto pelo número de folhas, pela diminuição do crescimento e número de ramos, como evidenciado em estudos com eucalipto (Mendes et al., 2013). O ajustamento elástico e osmótico como resultado da alteração na concentração de açúcar, assim como a ativação de mecanismos antioxidantes são outras adaptações morfo-fisiológicas (além das supracitadas) consideradas importantes em *Eucalyptus* sujeitas ao estresse hídrico (Hodecker et al., 2018).

A fim de fornecer uma fonte de energia, sacarose é transportada das folhas para caules, estruturas reprodutivas e raízes (Ruan et al., 2010). A clivagem da sacarose ocorre pela ação das enzimas invertase (Inv) e a sacarose sintase (SuSy), o qual ocorre na presença de UDP-glicose e frutose, resultando em glicose e frutose, visto que a Inv realiza a clivagem numa extensão maior que a SuSy (Roitsch e González, 2004; Ruan et al., 2010). A redução na expressão da Inv parece ser comum sob condições de estresses abióticos e relacionados à mudança hormonal, desequilíbrio de espécies reativas de oxigênio (ERO's), senescência e morte programada da célula (Ruan et al., 2010), fato que pode explicar o maior acúmulo de açúcares solúveis (sacarose) nas folhas de genótipos de *Eucalyptus* sensíveis à

seca crescendo em locais úmidos e passarem por período prolongado de déficit hídrico (Hodecker et al., 2018). Os estoques de carboidratos realizados pelas plantas são inversamente relacionados com a tolerância à desidratação e, portanto, com a resistência à cavitação (Pratt e Jacobsen, 2017). Isto se deve ao fato das plantas converterem açúcares de cadeia complexa (amido e frutanos) em açúcares simples de modo a realizar o ajuste osmótico, manter o turgor celular e fornecer energia para reações metabólicas para lidar com o estresse abiótico (Hodecker et al., 2018; Ruan et al., 2010; Sevanto et al., 2014). Espécies arbóreas apresentaram declínio no teor de prolina e aumento de açúcares solúveis ao longo do gradiente de aridez (Guo et al., 2017), o que está relacionado a capacitar as células a manter o turgor, permitindo assim altos níveis de teor de água a serem sustentados enquanto o potencial osmótico celular decresce sob condições de déficit hídrico (Chandra Babu et al., 2001; Chaves et al., 2003; Sevanto et al., 2014).

A disponibilidade hídrica reflete em comportamentos diferentes entre genótipos de *Eucalyptus* em condições de campo, onde plantas submetidas à maior quantidade de água são mais sensíveis ao aumento do déficit de pressão de vapor (Otto et al., 2016), assim como em avaliações precoces e sob condições controladas (Silva et al., 2016; Vellini et al., 2008). Além disso, deve-se considerar o efeito de interação G x A, uma vez que as diferentes condições climáticas de cultivo promovem alterações nas respostas frente ao déficit hídrico. Isto vem acarretando em comportamento diferenciado de clones comerciais de *Eucalyptus* no território brasileiro (Binkley et al., 2017). Logo, a inserção de avaliações fisiológicas com vista a encontrar relações com a produtividade dos genótipos frente à restrição hídrica pode ser relevante nos programas de melhoramento.

2.3. Interação G x A e análises de adaptabilidade e estabilidade

O fenótipo de um determinado caráter é resultante da combinação de efeitos genotípicos e do ambiente. Os efeitos genotípicos, na expressão do fenótipo, podem ser evidenciados, por exemplo, quando é realizado um plantio de espécies, variedades ou procedências distintas em condições ambientais semelhantes e utilizando os mesmos recursos do meio, resultam em plantas com características

típicas de cada grupo pertencente. Os efeitos ambientais, por sua vez, são vistos como exemplo típico, as respostas fenotípicas diferenciadas na avaliação de plantas geneticamente idênticas (clones) submetidas a ambientes distintos.

No entanto, na maioria das vezes, acrescentando aos efeitos mencionados, há a participação de um efeito “extra” conhecido como interação genótipo x ambiente (G x A), que compreende a diferença na resposta de dois ou mais genótipos a uma dada mudança, ou um conjunto de mudanças, no ambiente (Mather e Caligari, 1976). Este efeito é muito importante em programas de melhoramento genético, uma vez que na ocorrência da interação G x A o desempenho de um conjunto de genótipos em um ambiente pode não ser informativo para o desempenho dos mesmos genótipos em outro ambiente (Malosetti et al., 2013).

A existência da interação G x A, exige do melhorista um estudo detalhado do comportamento dos indivíduos e dos ambientes, a partir da análise de adaptabilidade e estabilidade, que pode ser utilizada na divisão de regiões alvos em mega-ambientes (Yan, 2016). Mega-ambientes consistem de ensaios e condições que expressam respostas fenotípicas comparáveis em certos grupos de genótipos (Van Eeuwijk et al., 2016). Com isso, é possível relacionar e identificar padrões de similaridade de respostas dos genótipos frente aos ambientes em que foram analisados, o que pode ser utilizado na tomada de decisões e otimização de recursos num programa de melhoramento.

As estratégias utilizadas para descrever e entender a interação G x A são mais fortemente dependentes de parâmetros estatísticos do que conceituações biológicas (Malosetti et al., 2013). As decisões se baseiam em dados de uma série de ensaios comparativos conhecidos como ensaios multi-ambientes (METs), conduzidos em vários locais e avaliados em diferentes idades (Smith et al., 2001). Os métodos para avaliar a interação G x A em METs compreendem em diferentes abordagens: i) Métodos baseados em ANOVA, em que a variância total dos dados é particionada em fontes devido a genótipos, ambientes e variações residuais como componente da interação G x A e o erro dentro de ambiente. A medida de estabilidade nestes modelos se baseia em funções dependentes dos resíduos (Lin et al., 1986); ii) Métodos baseados em regressão, em que após o ajuste do modelo de regressão a medida de estabilidade e adaptabilidade dos genótipos podem ser

obtidas por meio da média, da resposta linear dos genótipos nos ambientes e dos desvios de regressão para cada genótipo (Eberhart e Russell, 1966; Finlay e Wilkinson, 1963); iii) Métodos baseados em análise de componentes principais (ACP) em resíduos residuais do modelo ANOVA “two-way” e visualização em biplots (Kempton, 1984); iv) Métodos não paramétricos utilizado quando os dados não se adequam a uma distribuição de probabilidade, permitindo fácil interpretação nos parâmetros estimados (Lin e Binns, 1988); v) Método AMMI (“Additive Main effects and Multiplicative Interaction”), que é uma modificação do método anterior e permite visualizar as relações entre genótipos e ambientes, uma vez que combina componentes aditivos para os efeitos principais (genótipos e ambientes) e componentes multiplicativos para os efeitos da interação G x A (Gauch Jr, 1992); vi) Análise GGE biplot, que consiste em um conjunto de métodos de interpretação de biplots através do quais questões importantes a respeito da avaliação dos genótipos e ambientes de teste podem ser visualmente interpretados (Yan et al., 2000; Yan et al., 2007); vii) Métodos com abordagem de modelos mistos, os quais permitem acomodar estruturas de variâncias para G x A, correlações entre as interações G x A e estruturas apropriadas para os resíduos em ensaios individuais (Smith et al., 2001).

Um aspecto importante da utilização de modelos mistos no melhoramento é a consideração dos efeitos de genótipos e interação G x A como aleatórios, o que permite realizar as predições de valores genéticos via BLUP (“Best Linear Unbiased Prediction”) (Piepho, 1994). Adicionalmente, esses modelos permitem acomodar estruturas genotípicas e residuais com variâncias heterogêneas e covariâncias entre locais e mostraram-se superiores àqueles que consideram homogeneidade de variâncias e sem correlações entre locais para METs (Hu et al., 2013; Resende e Thompson, 2004). Ademais, influenciam a estabilidade do ranqueamento dos genótipos ao longo dos ambientes (Hu et al., 2014), interferindo nas interpretações dos resultados de estudos acerca da interação G x A, conseqüentemente, de adaptabilidade e estabilidade de genótipos. Isto pode acarretar problemas na seleção de genótipos e definições de mega-ambientes. Uma grande vantagem desses modelos na análise de experimentos florestais, além daqueles citados, é o fato de permitirem o ajuste de dados longitudinais, o que é importante devido às

constantes mortalidades das árvores ao longo do tempo, ou seja, permitem considerar o efeito de cada idade individual assim como a correlação entre elas. Isto é importante na medida em que considerar a mortalidade como não aleatória reduz o viés das estimativas dos parâmetros (Apiolaza et al., 2000). Tudo isso implica em maior aproximação das estimativas dos valores genotípicos com o verdadeiro.

Um método difundido na Austrália e que vem sendo utilizado no estudo da interação G x A no mundo é a Análise de fator analítico sob modelo multiplicativo misto (FAMM) (Smith et al., 2015). O método FAMM permite estruturas com heterogeneidade de variâncias e correlações entre locais e idades, acomodar variação espacial dentro de ambientes, ajustar dados desbalanceados, considerar efeito de interação genótipo x ambiente como aleatório, levando a melhores previsões, e, num único modelo de efeito misto aborda parâmetros de adaptabilidade e estabilidade (Smith et al., 2001).

O método FAMM tem sido utilizado para obtenção da matriz de covariâncias de modo reduzido (retendo-se apenas alguns fatores no modelo), o qual se aproxima da matriz de covariâncias multivariada não estruturada (UN), portanto, considerado um modelo parcimonioso (Resende e Thompson, 2004; Smith et al., 2015). Alguns estudos aplicaram uma análise de fatores sob a matriz multivariada UN, de modo a reduzir a dimensão dos dados e poder interpretar numa análise gráfica, por exemplo, por meio da análise de GGE biplot (Garbuglio e Ferreira, 2015; Nuvunga et al., 2015; Peixoto et al., 2016). Esta abordagem permite explicar grande proporção das covariâncias com apenas algumas variáveis latentes denominadas fatores. Estes, por sua vez, podem ser associados a variáveis climáticas ou processos que explicam as variações dos ambientes num modelo multivariado aplicado em METs (Garbuglio e Ferreira, 2015; Peixoto et al., 2016). Por fim, o método FAMM mostrou-se factível e vantajoso em METs com espécie arbórea (Smith e Cullis, 2018).

As informações obtidas nos estudos de adaptabilidade e estabilidade podem ser aplicadas para várias relações de interação, genótipo x local, genótipo x ano, genótipo x local x ano. Uma vez que há significância estatística nestes efeitos, pode-se admitir que os genótipos avaliados apresentam respostas diferenciadas quando testados nos diferentes ambientes. Novos genótipos liberados para plantio comercial

devem conter informações de interação genótipo x ambiente e de estabilidade, inclusive com indicação de sua adaptação específica e/ou geral.

Estudos de interação genótipo x ambiente no melhoramento florestal, também têm sido realizados com diferentes propósitos, tais como: objetivos intrínsecos às propriedades químicas da madeira (Makouanzi et al., 2018; Sykes et al., 2006); na avaliação do risco inerente ao movimentar genótipos adaptados a uma região para outra com diferente disponibilidade de água e variação de temperatura (Gray et al., 2016); utilizados como fontes de germoplasma para trabalhos futuros (Brawner et al., 2013); verificação da estabilidade temporal dos genótipos comparando diferentes metodologias de análise de estabilidade e adaptabilidade (Gouvêa et al., 2011); seleção simultânea quanto à produção, adaptabilidade e estabilidade (Castro et al., 2018; Oliveira et al., 2018; Rosado et al., 2012; Santos et al., 2015), entre outros. Portanto, estudos detalhados que avaliam a interação genótipo x ambiente no contexto do estresse hídrico, podem possibilitar verificar a magnitude e a compreensão da variação do desempenho dos genótipos sob as diversas condições. Dessa forma, a discriminação adequada dos genótipos e dos ambientes afins, pode ser utilizada em estratégias de seleção para obtenção de genótipos adequados para determinadas localidades.

3. REFERÊNCIAS

ABRAF. **Anuário Estatístico ABRAF**. Brasília: ABRAF, 2013. 148 p. Disponível em: < <http://www.ipef.br/estatisticas/relatorios/anuario-abraf13-br.pdf> >. Acesso em: 10/11/2017.

Allen CD, Breshears DD, McDowell NG. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. **Ecosphere**, v. 6, n. 8, p. 1-55, 2015. doi: <http://dx.doi.org/10.1890/ES15-00203.1>

Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JLM, Sparovek G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>

Apiolaza LA, Gilmour AR, Garrick DJ. Variance modelling of longitudinal height data from a *Pinus radiata* progeny test. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 30, n. 4, p. 645-654, 2000. Disponível em: < <https://search-proquest.ez87.periodicos.capes.gov.br/docview/230514513?accountid=8112> >.

Aspinwall MJ, Blackman CJ, De Dios VR, Busch FA, Rymer PD, Loik ME, Drake JE, Pfautsch S, Smith RA, Tjoelker MG. Photosynthesis and carbon allocation are both important predictors of genotype productivity responses to elevated CO₂ in *Eucalyptus camaldulensis*. **Tree physiology**, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/treephys/tpy045>

Barradas C, Pinto G, Correia B, Castro B, Phillips A, Alves A. Drought× disease interaction in *Eucalyptus globulus* under *Neofusicoccum eucalyptorum* infection. **Plant Pathology**, v. 67, n. 1, p. 87-96, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/ppa.12703>

Binkley D, Campoe OC, Alvares C, Carneiro RL, Cegatta Í, Stape JL. The interactions of climate, spacing and genetics on clonal *Eucalyptus* plantations across Brazil and Uruguay. **Forest Ecology and Management**, v. 405, p. 271-283, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.050>

Booth T, Broadhurst L, Pinkard E, Prober S, Dillon S, Bush D, Pinyopusarek K, Doran J, Ivkovich M, Young A. Native forests and climate change: lessons from eucalypts. **Forest Ecology and Management**, v. 347, p. 18-29, 2015. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2015.03.002>

Booth TH. Eucalypt plantations and climate change. **Forest Ecology and Management**, v. 301, p. 28-34, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2012.04.004>

Brawner JT, Lee DJ, Meder R, Almeida AC, Dieters MJ. Classifying genotype by environment interactions for targeted germplasm deployment with a focus on *Eucalyptus*. **Euphytica**, Queensland, v. 191, n. 3, p. 403-414, 2013. doi: 10.1007/s10681-013-0892-4

Brodribb T, Holbrook N, Edwards E, Gutierrez M. Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. **Plant, Cell & Environment**, v. 26, n. 3, p. 443-450, 2003. doi: <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.00975.x>

Castro CAO, Resende RT, Bhering LL, Cruz CD. Brief history of *Eucalyptus* breeding in Brazil under perspective of biometric advances. **Ciência Rural**, v. 46, n. 9, p. 1585-1593, 2016. doi: <http://dx.doi.org/10.1590/0103-8478cr20150645>

Castro CEC, Silva PHM, Araújo MJ, Miranda AC, Moraes MLT, Paula RC. Adaptabilidade, estabilidade e produtividade de progênies de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden Adaptability, stability and productivity of *Eucalyptus grandis* progenies. **Scientia Forestalis**, v. 46, n. 118, p. 157-166, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.18671/scifor.v46n118.02>

Chandra Babu R, Shashidhar H, Lilley J, Thanh N, Ray J, Sadasivam S, Sarkarung S, O'toole J, Nguyen H. Variation in root penetration ability, osmotic adjustment and dehydration tolerance among accessions of rice adapted to rainfed lowland and upland ecosystems. **Plant Breeding**, v. 120, n. 3, p. 233-238, 2001. doi: <http://x.doi.org/10.1046/j.1439-0523.2001.00578.x>

Chaves MM, Maroco JP, Pereira JS. Understanding plant responses to drought—from genes to the whole plant. **Functional plant biology**, v. 30, n. 3, p. 239-264, 2003. doi: <http://dx.doi.org/10.1071/FP02076>

Chen S, Weng Q, Li F, Li M, Zhou C, Gan S. Genetic parameters for growth and wood chemical properties in *Eucalyptus urophylla* × *E. tereticornis* hybrids. **Annals of Forest Science**, v. 75, n. 1, p. 16, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s13595-018-0694-x>

Clark DA, Clark DB, Oberbauer SF. Field-quantified responses of tropical rainforest aboveground productivity to increasing CO₂ and climatic stress, 1997–2009. **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, v. 118, n. 2, p. 783-794, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1002/jgrg.20067>

Cornelissen J, Cerabolini B, Castro-Díez P, Villar-Salvador P, Montserrat-Martí G, Puyravaud J, Maestro M, Werger M, Aerts R. Functional traits of woody plants: correspondence of species rankings between field adults and laboratory-grown seedlings? **Journal of Vegetation Science**, v. 14, n. 3, p. 311-322, 2003. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02157.x>

Cruz CD, Regazzi AJ, Carneiro PCS. **Modelos Biométricos Aplicados ao Melhoramento Genético** 4 ed. Viçosa: Editora UFV, 2012. 514 p.

Eberhart ST, Russell W. Stability parameters for comparing varieties 1. **Crop science**, v. 6, n. 1, p. 36-40, 1966. doi: <http://dx.doi.org/10.2135/cropsci1966.0011183X000600010011x>

Feng X, Uriarte M, González G, Reed S, Thompson J, Zimmerman JK, Murphy L. Improving predictions of tropical forest response to climate change through integration of field studies and ecosystem modeling. **Global change biology**, v. 24, n. 1, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/gcb.13863>

Ferreira M, Santos PET. Melhoramento genético florestal dos *Eucalyptus* no Brasil - Breve histórico e perspectivas. In: IUFRO Conference on Silviculture and Improvement of Eucalypts, 1997 **Proceedings**. Colombo: Embrapa, p. 14-34. Disponível em: <http://www.esalq.usp.br/departamentos/lgn/pub/seminar/ADFCarvalho-200602-Resumo.pdf> >.

Finlay K, Wilkinson G. The analysis of adaptation in a plant-breeding programme. **Australian journal of agricultural research**, v. 14, n. 6, p. 742-754, 1963. doi: <http://dx.doi.org/10.1071/AR9630742>

Flexas J, Bota J, Galmes J, Medrano H, Ribas-Carbó M. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. **Physiologia Plantarum**, v. 127, n. 3, p. 343-352, 2006. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00621.x>

Fonseca SM, Resende MDV, Alfenas AC, Guimarães LMS, Guimarães LMS, Assis TF, Grattapaglia D. Operacionalização do programa de melhoramento genético. In: **Manual Prático de Melhoramento Genético do Eucalipto**. Viçosa: UFV, 2010. cap. 4, p. 101-136.

Galmés J, Aranjuelo I, Medrano H, Flexas J. Variation in Rubisco content and activity under variable climatic factors. **Photosynthesis Research**, v. 117, n. 1-3, p. 73-90, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s11120-013-9861-y>

Garbuglio DD, Ferreira DF. FGGE method: description and application in data from maize cultivars. **Euphytica**, v. 204, n. 3, p. 723-737, 2015. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s10681-015-1375-6>

Gauch Jr H. **Statistical analysis of regional yield trials: AMMI analysis of factorial designs**. Elsevier Science Publishers, 1992. p.

Gezan SA, Carvalho MP, Sherrill J. Statistical methods to explore genotype-by-environment interaction for loblolly pine clonal trials. **Tree Genetics & Genomes**, v. 13, n. 1, p. 1, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s11295-016-1081-0>

Gindaba J, Rozanov A, Negash L. Response of seedlings of two Eucalyptus and three deciduous tree species from Ethiopia to severe water stress. **Forest Ecology and Management**, v. 201, n. 1, p. 119-129, 2004. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.009>

Gonçalves JLM, Alvares CA, Higa AR, Silva LD, Alfenas AC, Stahl J, De Barros Ferraz SF, De Paula Lima W, Brancalion PHS, Hubner A. Integrating genetic and silvicultural strategies to minimize abiotic and biotic constraints in Brazilian eucalypt plantations. **Forest Ecology and Management**, v. 301, p. 6-27, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.030>

Gouvêa LRL, Silva GaP, Junior EJS, Souza Gonçalves P. Diferentes métodos para avaliar a estabilidade temporal do rendimento em seringueira. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 46, n. 5, p. 491-498, 2011.

Gray LK, Hamann A, John S, Rweyongeza D, Barnhardt L, Thomas BR. Climate change risk management in tree improvement programs: selection and movement of genotypes. **Tree genetics & genomes**, v. 12, n. 2, p. 23, 2016. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s11295-016-0983-1>

Guo C, Ma L, Yuan S, Wang R. Morphological, physiological and anatomical traits of plant functional types in temperate grasslands along a large-scale aridity gradient in northeastern China. **Scientific reports**, v. 7, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1038/srep40900>

Hartmann H, Adams HD, Hammond WM, Hoch G, Landhäusser SM, Wiley E, Zaehle S. Identifying differences in carbohydrate dynamics of seedlings and mature trees to improve carbon allocation in models for trees and forests. **Environmental and Experimental Botany**, v. 152, p. 7-18, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.03.011>

Hodecker BER, Pita-Barbosa A, Barros NF, Merchant A. Water availability preceding long-term drought defines the tolerance of Eucalyptus to water restriction. **New Forests**, v. 49, n. 2, p. 173-195, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s11056-017-9612-6>

Hodge G, Dvorak W. Provenance variation and within-provenance genetic parameters in Eucalyptus urophylla across 125 test sites in Brazil, Colombia, Mexico, South Africa and Venezuela. **Tree Genetics & Genomes**, v. 11, n. 3, p. 57, 2015. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s11295-015-0889-3>

Hsiao TC, Xu LK. Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: biophysical analysis and relation to water transport. **Journal of experimental botany**, v. 51, n. 350, p. 1595-1616, 2000. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/jexbot/51.350.1595>

Hu X, Yan S, Li S. The influence of error variance variation on analysis of genotype stability in multi-environment trials. **Field Crops Research**, v. 156, p. 84-90, 2014. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2013.11.001>

Hu X, Yan S, Shen K. Heterogeneity of error variance and its influence on genotype comparison in multi-location trials. **Field Crops Research**, v. 149, p. 322-328, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2013.05.011>

Ibá. **Relatório anual**. São Paulo: Indústria Brasileira de Árvores, 2017. 80 p. Disponível em: < http://iba.org/images/shared/Biblioteca/IBA_RelatorioAnual2017.pdf >. Acesso em: 20/01/2018.

Ipcc. **Climate change 2013: the physical science basis: Working Group I contribution to the Fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**. Cambridge University Press, 2014. p.

Kempton R. The use of biplots in interpreting variety by environment interactions. **The Journal of Agricultural Science**, v. 103, n. 1, p. 123-135, 1984. doi: <http://dx.doi.org/10.1017/S0021859600043392>

Lin C-S, Binns MR. A superiority measure of cultivar performance for cultivar× location data. **Canadian Journal of Plant Science**, v. 68, n. 1, p. 193-198, 1988.

Lin C-S, Binns MR, Lefkovitch LP. Stability Analysis: Where Do We Stand? 1. **Crop science**, v. 26, n. 5, p. 894-900, 1986. doi: <http://dx.doi.org/10.2135/cropsci1986.0011183X002600050012x>

Maguire AJ, Kobe RK. Drought and shade deplete nonstructural carbohydrate reserves in seedlings of five temperate tree species. **Ecology and evolution**, v. 5, n. 23, p. 5711-5721, 2015. doi: <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.1819>

Makouanzi G, Chaix G, Nourissier S, Vigneron P. Genetic variability of growth and wood chemical properties in a clonal population of *Eucalyptus urophylla* × *Eucalyptus grandis* in the Congo. **Southern Forests: a Journal of Forest Science**, v. 80, n. 2, p. 151-158, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.2989/20702620.2017.1298015>

Malosetti M, Ribaut J-M, Van Eeuwijk FA. The statistical analysis of multi-environment data: modeling genotype-by-environment interaction and its genetic basis. **Frontiers in physiology**, v. 4, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s11295-016-1081-0>

Mather K, Caligari P. Genotype × environment interactions. **Heredity**, v. 36, n. 1, p. 41, 1976. doi: <http://dx.doi.org/10.1038/hdy.1976.4>

Mediavilla S, Escudero A. Mature trees versus seedlings: differences in leaf traits and gas exchange patterns in three co-occurring Mediterranean oaks. **Annals of Forest Science**, v. 60, n. 5, p. 455-460, 2003. doi: <http://dx.doi.org/10.1051/forest:2003038>

Mendes HSJ, Paula NF, Scarpinatti EA, Paula RC. Respostas fisiológicas de genótipos de *Eucalyptus grandis* × *E. urophylla* à disponibilidade hídrica e adubação potássica. **Cerne**, p. 603-611, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1590/S0104-77602013000400010>

Merchant A, Callister A, Arndt S, Tausz M, Adams M. Contrasting physiological responses of six *Eucalyptus* species to water deficit. **Annals of Botany**, v. 100, n. 7, p. 1507-1515, 2007. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcm234>

Moss RH, Edmonds JA, Hibbard KA, Manning MR, Rose SK, Van Vuuren DP, Carter TR, Emori S, Kainuma M, Kram T. The next generation of scenarios for climate change research and assessment. **Nature**, v. 463, n. 7282, p. 747, 2010. doi: <http://dx.doi.org/10.1038/nature08823>

Müller BS, Neves LG, De Almeida Filho JE, Resende MF, Muñoz PR, Dos Santos PE, Paludzyszyn Filho E, Kirst M, Grattapaglia D. Genomic prediction in contrast to a genome-wide association study in explaining heritable variation of complex growth traits in breeding populations of *Eucalyptus*. **BMC genomics**, v. 18, n. 1, p. 524, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1186/s12864-017-3920-2>

Ngugi MR, Doley D, Hunt MA, Ryan P, Dart P. Physiological responses to water stress in *Eucalyptus cloeziana* and *E. argophloia* seedlings. **Trees**, v. 18, n. 4, p. 381-389, 2004. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s00468-003-0316-5>

Nunes GHDS, Rezende GDS, Ramalho MaP, Santos JB. Implications of the genotype-environment interaction effects on *Eucalyptus* clone selection. **Cerne**, v. 8, n. 1, p. 049-058, 2015.

Nuvunga J, Oliveira L, Pamplona A, Silva C, Lima R, Balestre M. Factor analysis using mixed models of multi-environment trials with different levels of unbalancing. **Genet. Mol. Res**, v. 14, p. 14262-14278, 2015. doi: <http://dx.doi.org/10.4238/2015.November.13.10>

Oliveira TWG, Paula RC, Moraes MLT, Alvares CA, Miranda AC, Silva PHM. Estabilidade e adaptabilidade para volume de madeira na seleção de *Eucalyptus saligna* em três ambientes. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 53, n. 5, p. 620-632, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-204X2018000500010>

Otto MSG, Vergani AR, Gonçalves AN, Silva SR, Vrechi A, Stape JL. Impact of water supply on stomatal conductance, light use efficiency and growth of tropical *Eucalyptus* plantation in Brazil. **Revista Ecologia e Nutrição Florestal-ENFLO**, v. 4, n. 3, p. 87-93, 2016. doi: <http://dx.doi.org/10.5902/2316980X24327>

Peixoto LS, Nunes JaR, Furtado DF. Factor analysis applied to the G+ GE matrix via REML/BLUP for multi-environment data. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 16, n. 1, p. 1-6, 2016. doi: <http://dx.doi.org/10.1590/1984-70332016v16n1a1>

Piepho H-P. Best linear unbiased prediction (BLUP) for regional yield trials: a comparison to additive main effects and multiplicative interaction (AMMI) analysis. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 89, n. 5, p. 647-654, 1994. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/BF00222462>

Pinto DS, Resende RT, Mesquita AGG, Rosado AM, Cruz CD. Seleção precoce para características de crescimento em testes clonais de *Eucalyptus urophylla*. **Scientia Forestalis**, v. 42, n. 102, p. 251-257, 2014. Disponível em: < <http://www.ipef.br/publicacoes/scientia/nr102/cap09.pdf> >. Acesso em: 14/02/2018.

Poorter H, Fiorani F, Pieruschka R, Wojciechowski T, Putten WH, Kleyer M, Schurr U, Postma J. Pampered inside, pestered outside? Differences and similarities between plants growing in controlled conditions and in the field. **New Phytologist**, v. 212, n. 4, p. 838-855, 2016. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/nph.14243>

Pratt RB, Jacobsen AL. Conflicting demands on angiosperm xylem: Tradeoffs among storage, transport and biomechanics. **Plant, cell & environment**, v. 40, n. 6, p. 897-913, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/pce.12862>

Resende MDV, Lopes PS, Silva RL, Pires IE. Seleção genômica ampla (GWS) e maximização da eficiência do melhoramento genético. **Pesquisa Florestal Brasileira**, n. 56, p. 63, 2008. Disponível em: < <https://pfb.cnpf.embrapa.br/pfb/index.php/pfb/article/viewFile/63/65> >. Acesso em: 16/02/2018.

Resende MDV *et al.* Genomic selection for growth and wood quality in Eucalyptus: capturing the missing heritability and accelerating breeding for complex traits in forest trees. **New Phytologist**, v. 194, n. 1, p. 116-128, 2012. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.04038.x>

Resende MDV, Thompson R. Factor analytic multiplicative mixed models in the analysis of multiple experiments. **Rev. Mat. Estat**, v. 22, n. 2, p. 31-52, 2004.

Resende RT, Resende MDV, Silva FF, Azevedo CF, Takahashi EK, Silva-Junior OB, Grattapaglia D. Regional heritability mapping and genome-wide association identify loci for complex growth, wood and disease resistance traits in Eucalyptus. **New Phytologist**, v. 213, n. 3, p. 1287-1300, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/nph.14266>

Rocha MDGB, Pires IE, Xavier A, Cruz CD, Rocha RB. Avaliação genética de progênies de meio-irmãos de Eucalyptus urophylla utilizando os procedimentos REML/BLUP e E (QM). **Ciência Florestal**, v. 16, n. 4, 2006. Disponível em: < <http://www.redalyc.org/pdf/534/53416402.pdf> >. Acesso em: 14/02/2018.

Roitsch T, González M-C. Function and regulation of plant invertases: sweet sensations. **Trends in plant science**, v. 9, n. 12, p. 606-613, 2004. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2004.10.009>

Rosado AM, Rosado TB, Alves AA, Laviola BG, Bhering LL. Seleção simultânea de clones de eucalipto de acordo com produtividade, estabilidade e adaptabilidade. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 47, n. 7, p. 964-971, 2012.

Ruan Y-L, Jin Y, Yang Y-J, Li G-J, Boyer JS. Sugar input, metabolism, and signaling mediated by invertase: roles in development, yield potential, and response to drought and heat. **Molecular Plant**, v. 3, n. 6, p. 942-955, 2010. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/mp/ssq044>

Salazar-Tortosa D, Castro J, De Casas RR, Viñegla B, Sánchez-Cañete E, Villar-Salvador P. Gas exchange at whole plant level shows that a less conservative water use is linked to a higher performance in three ecologically distinct pine species. **Environmental Research Letters**, v. 13, n. 4, p. 045004, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1088/1748-9326/aab18f>

Santiago LS, De Guzman ME, Baraloto C, Vogenberg JE, Brodie M, Hérault B, Fortunel C, Bonal D. Coordination and trade-offs among hydraulic safety, efficiency and drought avoidance traits in Amazonian rainforest canopy tree species. **New Phytologist**, v. 218, n. 3, p. 1015-1024, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/nph.15058>

Santos GA, Resende MDV, Silva LD, Higa A, Assis TF. Interação genótipos x ambientes para produtividade de clones de *eucalyptus l'hér.* no estado do rio grande do sul. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 39, n. 1, p. 81-91, 2015. doi: 10.1590/0100-67622015000100008

Sevanto S, McDowell NG, Dickman LT, Pangle R, Pockman WT. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. **Plant, cell & environment**, v. 37, n. 1, p. 153-161, 2014. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/pce.12141>

Silva PH, Campoe OC, Paula RC, Lee DJ. Seedling growth and physiological responses of sixteen eucalypt taxa under controlled water regime. **Forests**, v. 7, n. 6, p. 110, 2016. doi: <http://dx.doi.org/10.3390/f7060110>

Slot M, Winter K. The effects of rising temperature on the ecophysiology of tropical forest trees. In: **Tropical Tree Physiology**. Springer, 2016. p. 385-412.

Smith A, Cullis B, Thompson R. Analyzing variety by environment data using multiplicative mixed models and adjustments for spatial field trend. **Biometrics**, v. 57, n. 4, p. 1138-1147, 2001. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.0006-341X.2001.01138.x>

Smith AB, Cullis BR. Plant breeding selection tools built on factor analytic mixed models for multi-environment trial data. **Euphytica**, v. 214, n. 8, p. 143, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s10681-018-2220-5>

Smith AB, Ganesalingam A, Kuchel H, Cullis BR. Factor analytic mixed models for the provision of grower information from national crop variety testing programs. **Theoretical and applied genetics**, v. 128, n. 1, p. 55-72, 2015. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s00122-014-2412-x>

Solomon S, Plattner G-K, Knutti R, Friedlingstein P. Irreversible climate change due to carbon dioxide emissions. **Proceedings of the national academy of sciences**, v. 106, n. 6, p. 1704-1709, 2009. doi: 10.1073 <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0812721106>

Stape JL *et al.* Fatores hídricos e as decisões de silvicultura, de melhoramento e de proteção na eucaliptocultura: o programa TECHS. In: Encontro brasileiro de silvicultura, 2014, Campinas: **Encontro brasileiro de silvicultura** Curitiba: Embrapa Florestas, p. 81-98.

Sykes R, Li B, Isik F, Kadla J, Chang H-M. Genetic variation and genotype by environment interactions of juvenile wood chemical properties in *Pinus taeda* L. **Annals of forest science**, v. 63, n. 8, p. 897-904, 2006.

Van Den Berg GJ, Verryn SD, Chirwa PW, Van Deventer F. Realised genetic gains and estimated genetic parameters of two *Eucalyptus grandis* × *E. urophylla* hybrid breeding strategies. **Southern Forests: a Journal of Forest Science**, p. 1-11, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.2989/20702620.2016.1263010>

Van Der Sleen P, Groenendijk P, Vlam M, Anten NP, Boom A, Bongers F, Pons TL, Terburg G, Zuidema PA. No growth stimulation of tropical trees by 150 years of CO₂ fertilization but water-use efficiency increased. **Nature geoscience**, v. 8, n. 1, p. 24, 2015. doi: <http://dx.doi.org/10.1038/NGEO2313>

Van Eeuwijk FA, Bustos-Korts DV, Malosetti M. What Should Students in Plant Breeding Know About the Statistical Aspects of Genotype × Environment Interactions? **Crop Science**, v. 56, n. 5, p. 2119-2140, 2016. doi: <http://dx.doi.org/10.2135/cropsci2015.06.0375>

Vellini ALTT, Paula NF, Alves PLCA, Pavani LC, Bonine CaV, Scarpinati EA, Paula RC. Respostas fisiológicas de diferentes clones de eucalipto sob diferentes regimes de irrigação. **Revista Árvore**, v. 32, n. 4, 2008. Disponível em: < <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=48813385006> >. Acesso em: 15/02/2018.

Wu S-J, Xu J-M, Li G-Y, Du Z-H, Lu Z-H, Li B-Q. Age trends and correlations of growth and wood properties in clone of *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis* in Guangdong, China. **Journal of forestry research**, v. 23, n. 3, p. 467-472, 2012. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s11676-012-0286-9>

Yan W. Analysis and handling of G × E in a practical breeding program. **Crop Science**, v. 56, n. 5, p. 2106-2118, 2016. doi: <http://dx.doi.org/10.2135/cropsci2015.06.0336>

Yan W, Hunt L, Sheng Q, Szlavnic Z. Cultivar evaluation and mega-environment investigation based on the GGE biplot. **Crop Science**, v. 40, n. 3, p. 597-605, 2000. doi: <http://dx.doi.org/10.2135/cropsci2000.403597x>

Yan W, Kang MS, Ma B, Woods S, Cornelius PL. GGE biplot vs. AMMI analysis of genotype-by-environment data. **Crop science**, v. 47, n. 2, p. 643-653, 2007. doi: <http://dx.doi.org/10.2135/cropsci2006.06.0374>

Zhou S, Duursma RA, Medlyn BE, Kelly JW, Prentice IC. How should we model plant responses to drought? An analysis of stomatal and non-stomatal responses to water stress. **Agricultural and forest meteorology**, v. 182, p. 204-214, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.05.009>

CAPÍTULO 2 - Adaptabilidade e estabilidade de genótipos de *Eucalyptus* numa sequência de idades ao longo de um gradiente ambiental no Brasil

RESUMO - Nos próximos 30 anos, dado o aumento previsto da população, a demanda por madeira, para diferentes usos, deverá aumentar cerca de 35% em relação à demanda atual. No entanto, os ganhos genéticos com a seleção em programas de melhoramento florestal no Brasil tornaram-se menos expressivos em relação aos obtidos em décadas passadas e a produtividade do eucalipto tem sido reduzida nos últimos anos. A causa principal dessa redução pode ser atribuída às variações climáticas que, segundo estudos, vem limitando a produtividade e alterando a adaptação das espécies florestais. Neste sentido, o objetivo deste trabalho foi estudar a interação genótipo x local x idade em ensaio multi-ambientes com clones de eucalipto; verificar a adaptabilidade e estabilidades dos genótipos e, por fim, identificar mega-ambientes formados ao longo do tempo, assim como a influência de variáveis climáticas na performance dos genótipos. Foi realizada a medição do diâmetro à altura do peito em árvores de clones comerciais de *Eucalyptus*, os quais foram submetidos à análise de fatores sob um modelo multiplicativo misto, em associação com as análises de GGE biplot e árvore de regressão multivariada utilizando variáveis climáticas. Observou-se a formação de três mega-ambientes ao longo do tempo, separados por um gradiente de latitude. Há interação G x A significativa, assim como genótipos com diferentes normas de reação ao longo dos locais e idades. A integração entre os métodos permite uma análise detalhada a respeito da adaptabilidade e estabilidade de genótipos. Os resultados obtidos nesse estudo permitem uma clara visão da dinâmica das diferentes normas de reações dos genótipos de *Eucalyptus* ao longo do tempo no Brasil. Além disso, permitem estabelecer limites em que ambientes são aproximadamente semelhantes ou extremamente contrastantes. A temperatura mostrou-se a variável climática mais influente na divisão e agrupamento dos locais seguidos por um gradiente latitudinal, o qual reflete na redução da produtividade, independentemente da idade avaliada. Estes resultados podem auxiliar futuros estudos na região tropical frente às mudanças climáticas e auxiliar programas de melhoramento florestal a lidar com o efeito das alterações do clima na produtividade do eucalipto durante o desenvolvimento de suas estratégias de seleção.

Palavras-chave: AIREML, correlação genética, interação G x A, melhoramento florestal, mudanças climáticas e normas de reação.

CHAPTER 2 - Adaptability and stability of *Eucalyptus* genotypes in a sequence of ages along an environmental gradient in Brazil

SUMMARY - In the next 30 years, given the expected increase in population, the demand for wood for different uses is expected to increase about 35% in relation to current demand. However, genetic gains from selection in forest breeding programs in Brazil have become less significant than those obtained in previous decades, and eucalyptus productivity has been reduced in recent years. The main cause of this reduction can be attributed to climatic variations that, according to studies, have been limiting productivity and altering the adaptation of forest species. In this sense, the objective of this work was to study the genotype x local x age interaction in multi-environment test with eucalyptus clones; to verify the adaptability and stabilities of the genotypes and, finally, to identify mega-environments formed over time, as well as the influence of climatic variables on the performance of the genotypes. Diameter measurements were performed at breast height in *Eucalyptus* commercial clone trees, which were submitted to factor analysis under a mixed multiplicative model, in association with GGE biplot and multivariate regression tree using climatic variables. It was observed the formation of three mega-environments over time, separated by a latitude gradient. There is significant interaction G x A, as well as genotypes with different reaction norms along the sites and ages. The integration between the methods allows a detailed analysis regarding the adaptability and stability of genotypes. The results obtained in this study allow a clear view of the dynamics of the different norms of *Eucalyptus* genotypes reactions over time in Brazil. In addition, they allow us to set limits on which environments are roughly similar or extremely contrasting. The temperature was the most influential climatic variable in the division and grouping of the sites followed by a latitudinal gradient, which reflects in the reduction of productivity, independently of the evaluated age. These results can help future studies in the tropical region in the face of climate change and help forest improvement programs to deal with the effect of climate changes on eucalyptus productivity during the development of their selection strategies.

Key words: AIREML, climate change, genetic correlation, G x E interaction, forest improvement and reaction norms.

1. INTRODUÇÃO

O consumo mundial médio per capita de madeira para uso industrial é de aproximadamente $0,51 \text{ m}^3 \cdot \text{ano}^{-1}$, sendo assim, com o aumento populacional a demanda anual ultrapassará cinco bilhões de m^3 , por volta de 2050, o que representa um acréscimo de 35% (ano base 2015) (FAO, 2017). No entanto, para atender a crescente demanda, duas alternativas, não mutuamente exclusivas, são o aumento da área cultivada e o aumento da produtividade.

O Brasil possui áreas de plantios florestais que atingem cerca de 7,84 milhões de hectares, dos quais 72,3% são ocupados com a cultura de eucalipto (Ibá, 2017), o que se deve à satisfatória adaptação ao clima e solo do território brasileiro, traduzindo-se em alta produtividade aliada ao curto ciclo, além disso, permite uma ampla possibilidade de usos da madeira *per se* e produção de essências (ABRAF, 2013). No entanto, os ganhos genéticos com a seleção tornaram-se menos expressivos em relação aos obtidos em décadas passadas (GONÇALVES et al., 2013; IBÁ, 2015) e a produtividade do eucalipto têm sido reduzida nos últimos anos (Ibá, 2014, 2015, 2016, 2017), cuja causa principal pode ser atribuída às variações climáticas, que, segundo estudos, vêm limitando a produtividade e alterando a adaptação das espécies florestais (Booth, 2013; Clark et al., 2013; Feng et al., 2018; Guo et al., 2017; McKenzie et al., 2018; Slot e Winter, 2016; Vlam et al., 2014; Wu et al., 2017).

Esses estudos relatam a intensa pressão climática sobre os genótipos, o que afeta a expressão dos genes e, conseqüentemente, o padrão fenotípico ao longo dos ambientes e pode acarretar em que indivíduos adaptados a um local não mais o seja. Assim, plantios em novas áreas aumentam os riscos inerentes à produção florestal devido a estresses ambientais distintos daqueles aonde os genótipos foram selecionados.

Todas estas questões devem ser consideradas num programa de melhoramento de plantas, visto que o sucesso depende do desenvolvimento de genótipos com alto desempenho produtivo e qualidade ao longo dos diferentes ambientes os quais estão sujeitos (Malosetti et al., 2013). O fenótipo de um determinado caráter é resultante da combinação de efeitos genotípicos e do

ambiente, por isso, as diferentes classes fenotípicas são determinadas pelo conjunto de genes dos indivíduos. No entanto, um programa de melhoramento florestal deve considerar a interação genótipo x ambiente, a fim de verificar o comportamento diferenciado dos genótipos avaliados, em resposta às variações sistemáticas e casuais do ambiente. A existência da interação genótipo x ambiente, exige do melhorista um estudo detalhado do comportamento dos indivíduos e dos ambientes, por meio da análise de adaptabilidade e estabilidade (CRUZ et al., 2012; Van Eeuwijk et al., 2016). Com isso, é possível relacionar e identificar padrões de similaridade de respostas dos genótipos frente aos ambientes em que foram avaliados, identificar mega-ambientes e traçar estratégias de melhoramento.

As decisões acerca de um programa de melhoramento se baseiam em dados de uma série de ensaios comparativos conhecidos como ensaios multi-ambientes (METs), conduzidos em vários locais e avaliados em diferentes idades (Smith et al., 2001). Nesses ensaios, modelos que permitem acomodar estruturas genotípicas e residuais com variâncias heterogêneas e covariâncias entre locais mostraram-se superiores àqueles que consideram homogeneidade de variâncias e sem correlações entre locais para METs (Hu et al., 2013; Resende e Thompson, 2004). Além disso, influenciam a estabilidade do ranqueamento dos genótipos ao longo dos ambientes (Hu et al., 2014), interferindo nas interpretações dos resultados de estudos de interação genótipo x ambiente e, conseqüentemente, de adaptabilidade e estabilidade de genótipos. Isto pode acarretar problemas na seleção de genótipos e definições de mega-ambientes. Uma grande vantagem desses modelos na análise de experimentos florestais, além daqueles citados, é o fato de permitirem o ajuste de dados longitudinais, o que é importante devido às constantes mortalidades das árvores ao longo do tempo, ou seja, permitem considerar o efeito de cada idade individual assim como a correlação entre elas. Isto é importante na medida em que considerar a mortalidade como não aleatória reduz o viés das estimativas dos parâmetros (Apiolaza et al., 2000). Tudo isso implica em maior aproximação das estimativas dos valores genotípicos com o verdadeiro.

Neste trabalho foi aplicada a análise de fatores sob um modelo multiplicativo misto, em associação com as análises de GGE biplot e árvore de regressão multivariada, com o objetivo de estudar a interação genótipo x local x idade em

ensaio multi-ambientes com eucalipto. Também verificar a adaptabilidade e estabilidades dos genótipos e identificar mega-ambientes formados ao longo do tempo e a influência de variáveis climáticas.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Caracterização dos experimentos

Os experimentos foram instalados em 11 locais (Tabela 1 e Figura 1), localizados no território brasileiro no qual se avaliou o diâmetro à altura do peito (DAP, cm) de 11 clones comerciais (Tabela 2) de *Eucalyptus* em três diferentes idades (Tabela 1): Idade 1 - variando de 13 a 17 meses da data de plantio; Idade 2 – entre 31 a 34 meses; Idade 3 - compreende plantios com 48 a 53 meses de idade. Os experimentos estão configurados em parcelas lineares (oito linhas) de 10 plantas úteis, isto é, desconsiderando parcela destrutível (bordadura) e espaçamento 3m x 3m.

Os dados climatológicos foram obtidos junto ao Banco de Dados Meteorológicos para Ensino e Pesquisa (BDMEP) disponibilizados pelo Instituto Nacional de Meteorologia - INMET (INMET, 2017), que contém estações nas proximidades dos sítios experimentais. O balanço hídrico decendial foi obtido pelo método de Thornthwaite e Mather (1955), por meio do qual, permitiu realizar as caracterizações dos locais alvos no presente estudo. Os locais e genótipos utilizados neste trabalho provêm do Programa Cooperativo sobre Tolerância de *Eucalyptus* Clonais aos Estresses Hídrico, Térmico e Biótico (TECHS), o qual se encontra detalhado em Binkley et al. (2017).

Neste trabalho será referido como ambientes a combinação locais-idades. É oportuno expor que a análise foi realizada em duas etapas: 1) estimativa dos parâmetros genéticos, a fim de que pudessem ser obtidos os BLUP's, a matriz completa de covariâncias genotípicas e seus autovalores e autovetores que foram utilizados na segunda etapa; 2) análise sob um modelo de fator analítico multiplicativo misto e posterior análise de GGE biplot.

Tabela 1 – Idades na avaliação (meses), coordenadas geográficas (Latitude – Lat e Longitude – Long, em graus) dos locais (número - nome) e variáveis climáticas (descrição abaixo da tabela), de áreas experimentais com clones de *Eucalyptus* em diferentes regiões do Brasil, considerando o caráter diâmetro à altura do peito (DAP, cm).

LOCAL	Meses	Lat	Long	Tm	Tmx	Tmn	ATm	P	TmMQ	TmMF	PmU	PmS	DEF	EXC	
		Graus		°C			°C	mm. ano-1	mm		mm.		mm. ano-1		
IDADE1	7 - CCO	13	-18,02	-50,90	23,0	26,1	20,7	5,4	1771,9	25,2	20,9	251,3	6,1	295,1	910,1
	4 - CEB	15	-19,31	-42,42	22,6	24,6	20,0	4,6	1304,4	24,4	20,1	214,1	10,3	212,4	412,8
	9 - DUE	16	-18,73	-47,92	23,2	26,1	20,5	5,7	1728,0	25,4	20,8	244,5	16,9	104,9	648,1
	33 - DUR	17	-23,85	-48,70	19,6	23,6	15,9	7,8	1390,3	21,9	16,3	208,0	1,1	24,6	655,0
	14 - ELD	13	-19,96	-51,59	22,8	27,2	16,4	10,8	997,5	25,9	18,0	155,6	8,6	248,1	65,6
	15 - ITA	14	-11,21	-48,64	25,7	28,4	24,0	4,4	1535,7	27,5	24,3	247,6	2,3	589,7	592,7
	21 - JAR	13	-0,84	-52,59	25,9	27,3	24,6	2,8	2060,7	27,2	24,7	295,7	40,5	277,6	777,7
	22 - KLT	14	-24,23	-50,53	18,4	21,8	14,2	7,6	1569,8	21,1	14,6	212,5	34,5	1,2	913,0
	24 - LWA	15	-22,73	-49,00	22,0	25,1	18,0	7,0	1492,8	24,6	18,2	197,9	17,5	107,6	548,6
	31 - VEE	15	-16,34	-39,60	23,1	25,1	18,9	6,2	952,8	24,5	19,8	156,0	12,4	268,3	91,9
30 - VMT	15	-17,32	-43,77	24,1	26,4	21,3	5,2	765,8	25,9	21,5	149,7	1,7	516,8	71,3	
IDADE2	7 - CCO	32	-18,02	-50,90	22,9	25,2	20,6	4,6	1319,2	24,7	21,0	265,4	2,5	378,7	596,1
	4 - CEB	33	-19,31	-42,42	22,2	24,6	19,7	5,0	1192,8	24,5	20,0	248,3	12,3	181,2	376,8
	9 - DUE	34	-18,73	-47,92	23,1	25,4	20,4	5,0	1332,0	25,0	20,9	223,8	7,9	162,4	395,9
	33 - DUR	32	-23,85	-48,70	19,4	23,7	15,7	7,9	1215,3	23,3	16,1	190,7	12,0	22,1	496,0
	14 - ELD	31	-19,96	-51,59	23,5	27,0	19,1	8,0	1054,8	26,8	19,6	215,0	8,6	292,9	112,0
	15 - ITA	31	-11,21	-48,64	25,8	27,6	24,6	3,0	1426,0	27,0	24,7	285,0	1,0	608,7	526,2
	21 - JAR	33	-0,84	-52,59	26,4	27,8	25,2	2,6	2297,3	27,6	25,3	296,9	62,0	277,1	966,8
	22 - KLT	31	-24,23	-50,53	18,0	21,5	14,0	7,5	1451,8	21,0	14,5	212,5	34,5	12,8	848,9
	24 - LWA	33	-22,73	-49,00	21,5	24,9	17,8	7,0	1184,8	24,4	18,3	176,5	19,3	111,4	332,7
	31 - VEE	33	-16,34	-39,60	22,9	24,9	20,1	4,8	1287,3	24,7	20,7	185,6	36,8	133,3	312,4
30 - VMT	33	-17,32	-43,77	23,7	25,9	21,5	4,4	697,9	25,5	21,7	171,0	0,8	559,8	94,7	
IDADE3	7 - CCO	50	-18,02	-50,90	23,2	25,6	20,6	5,0	1514,8	25,0	21,1	302,9	3,8	349,8	691,9
	4 - CEB	51	-19,31	-42,42	22,8	25,2	19,6	5,6	1236,0	25,0	20,0	233,4	11,5	186,0	309,6
	9 - DUE	53	-18,73	-47,92	23,4	26,0	20,5	5,4	1510,8	25,3	21,1	258,4	9,9	157,8	483,9
	33 - DUR	52	-23,85	-48,70	19,9	23,8	15,1	8,7	1428,3	22,7	16,2	208,9	21,3	19,8	650,7
	14 - ELD	50	-19,96	-51,59	24,2	27,2	19,6	7,6	1066,7	26,5	20,6	186,0	13,4	343,7	79,2
	15 - ITA	50	-11,21	-48,64	26,0	28,5	24,5	4,0	1369,1	27,8	24,8	264,4	0,8	636,8	425,4
	21 - JAR	48	-0,84	-52,59	26,8	28,1	25,5	2,7	2288,8	28,0	25,6	389,3	35,3	415,5	1015,5
	22 - KLT	50	-24,23	-50,53	18,3	21,7	14,1	7,5	1643,4	20,9	14,7	239,1	39,8	8,4	1007,6
	24 - LWA	52	-22,73	-49,00	21,9	25,0	18,0	7,0	1265,1	24,4	18,5	190,5	18,5	125,3	365,8
	31 - VEE	52	-16,34	-39,60	23,3	25,2	20,3	4,9	1085,5	24,9	20,9	171,8	31,1	336,0	242,5
30 - VMT	52	-17,32	-43,77	24,3	26,5	21,7	4,8	701,2	26,1	21,9	157,1	0,7	685,2	88,9	

Tm = Temperatura média anual

Tmx = Temperatura média do mês mais quente

Tmn = Temperatura média do mês mais frio

ATm = Amplitude térmica média anual

P = Precipitação média anual

TmMQ = Temperatura média do período (3 meses) mais quente

TmMF = Temperatura média do período (3 meses) mais frio

PmU = Precipitação média do período (3 meses) chuvoso

PmS = Precipitação média do período (3 meses) seco

DEF = Deficiência hídrica anual

EXC = Excedente hídrico anual



Figura 1 – Localização de 11 locais do projeto TECHS com experimentos de *Eucalyptus* distribuídos ao longo do território brasileiro (coordenadas geográficas e caracterização climática - ver Tabela 1).

Tabela 2 – Numeração, descrição dos clones e identificação dos 11 genótipos de *Eucalyptus* avaliados em três idades e clima onde cada clone foi desenvolvido conforme classificação de Köppen descrita por Alvares et al., (2013)

Nº	Clone	Genótipo	Clima da região de origem do clone
1	P7	<i>E. urophylla</i> x <i>E. brassiana</i>	As
2	R9	<i>E. urophylla</i>	Aw
3	Q8	<i>E. grandis</i> x <i>sp</i>	Af
4	G7	<i>E. urophylla</i>	Cwa
5	K2	<i>E. saligna</i>	Cfb
6	D4	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	Aw
7	C3	<i>E. grandis</i> x <i>E. camaldulensis</i>	As
8	H8	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	Am
9	E5	<i>E. urophylla</i>	Cwa
10	B2	<i>E. urophylla</i> x <i>E. grandis</i>	Aw
11	A1	<i>E. urophylla</i> x <i>sp.</i>	Cwa

2.2. Estimativa dos parâmetros genéticos

Inicialmente foi realizada uma análise diagnóstica para cada local, onde se testou a normalidade e homocedasticidade dos resíduos, significância dos efeitos de genótipos e interações com as idades. Posteriormente, seguiu-se para uma análise conjunta, considerando todos os locais e as idades avaliadas sob o contexto dos modelos mistos e procedimento REML/BLUP, com a seguinte equação:

$$Y = Xb + Zg + e$$

em que, Y = vetor de observações; b = vetor do efeito fixo de local somado à média geral; g = vetor dos efeitos genotípicos (aleatório), associados à combinação genótipo-ambiente; e = vetor de resíduos aleatórios; X e Z = matrizes de incidência para b e g , respectivamente.

Neste sentido, foi ajustado um modelo com matriz não estruturada (UN) de variâncias-covariâncias das combinações genótipos-locais-idades, isto é, modelo multivariado considerando todas as inter-relações, assim como para os resíduos. Logo, foram obtidas variâncias genotípicas e residuais independentes para cada local e idade, covariâncias genotípicas entre locais, assim como entre idades. A estruturação das matrizes de covariâncias genotípicas e residuais, que consideram a heterogeneidade de variâncias e covariâncias, como preferido na introdução, é mais apropriada para ensaios multi-ambientes (METs), o que justifica a configuração do modelo ajustado.

As estimativas dos parâmetros genéticos foram estimadas pelo método da máxima verossimilhança restrita (REML) e melhor predição linear não viesada (BLUP), obtida por meio do *software* AIREMLF90, da família de programas BLUPF90 (Misztal et al., 2002) em linguagem Fortran 90/95. As primeiras iterações foram realizadas com o algoritmo EM acelerado (*Expectation-Maximization*) seguidas pelo algoritmo AI (*Average Information*), de modo a obter estimativas dentro do espaço paramétrico. A família de programas BLUPF90 vem sendo utilizado com êxito em estudos genéticos com animais (Biegelmeyer et al., 2017; Feitosa et al., 2017) e plantas (Okeke et al., 2017; Xavier et al., 2017).

2.3. Análise de fator analítico sob modelo multiplicativo misto e GGE biplot

Após a obtenção da matriz de covariâncias genotípicas, a análise prosseguiu para uma segunda etapa. Esta, por sua vez, consiste numa análise de fatores no contexto de modelos fator analíticos mistos – FAMM (Piepho, 1998; Resende e Thompson, 2004; Smith et al., 2001), aplicada para a matriz de covariâncias genotípicas, conforme abordagem realizada e descrita por Garbuglio e Ferreira (2015), a qual será brevemente relatada a seguir.

Um modelo aplicado a g genótipos e j ambientes (combinação local-idade) pressupõe dependência em um conjunto de fatores hipotéticos aleatórios f_r de dimensão $g \times 1$, ($r = 1 \dots k < j$). Logo, o modelo fator analítico para esses efeitos em notação vetorial é:

$$g_j = (\lambda_1 \otimes I_g)f_1 + \dots + (\lambda_k \otimes I_g)f_k + \delta$$

λ_r : carregamentos ou pesos dos fatores nos ambientes com dimensão $j \times 1$;

δ : vetor de resíduos, denominado vetor de fatores específicos;

f_k = vetor de escores fatoriais para os indivíduos no k -ésimo fator;

g_j = efeito dos genótipos no j -ésimo ambiente;

Reescrevendo o modelo de maneira mais compacta, obtém-se:

$$g_j = (\Lambda \otimes I_g)f + \delta$$

Λ (dimensão $s \times k$) = $[\lambda_1 \dots \lambda_k]$;

f (dimensão $gk \times 1$) = $(f'_1, f'_2 \dots f'_k)'$.

f e δ possuem distribuição conjunta dada por:

$$\begin{pmatrix} f \\ \delta \end{pmatrix} \sim N \left[\begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} I_k \otimes I_g & 0 \\ 0 & \Psi \otimes I_g \end{pmatrix} \right]$$

$\Psi = \text{diag}(\psi_1 \dots \psi_i)$;

ψ_i : variância específica para o i -ésimo ensaio.

Sendo assim, a matriz de covariâncias genotípicas nos ambientes é dada por:

$$\text{var}(g_j) = (\Lambda\Lambda' + \Psi) \otimes I_g.$$

Tendo obtido os BLUP's dos efeitos genotípicos em cada ambiente (\tilde{g}_j) na primeira etapa da análise é possível obter os BLUP's dos escores fatoriais f dos genótipos por meio de:

$$\tilde{f}_j = [\hat{\Lambda}'(\hat{\Lambda}\hat{\Lambda}' + \hat{\Psi})^{-1} \otimes I_g]\tilde{g}_j$$

$\hat{\Lambda}$ = matriz dos carregamentos ambientais estimados;

$\hat{\Psi}$ = matriz das variâncias específicas estimadas.

O fator essencial do método é a estimação da matriz de carregamentos fatoriais, pois, as estimativas das especificidades e escores fatoriais descritos acima, dependem dos elementos desta matriz. Para isso, foi utilizado o método dos componentes principais, no qual se baseia na decomposição espectral da matriz de covariâncias ou de correlações. Aqui, utilizamos a decomposição espectral da matriz de covariâncias genéticas (matriz G) oriundas da primeira etapa da análise. Dessa forma, a matriz G pode ser reescrita como:

$$G = \Lambda\Lambda' + \Psi = VD_{\alpha}V' + \psi$$

com V = matriz dos p autovetores e D_{α} = matriz diagonal dos m autovalores. Os respectivos autovalores e autovetores foram obtidos simultaneamente à matriz de covariâncias genóticas na primeira etapa da análise junto ao software AIREMLF90. Observa-se que $\Lambda\Lambda' = VD_{\alpha}V' = VD_{\alpha}^{1/2}D_{\alpha}^{1/2}V'$, logo, a matriz de carregamentos corresponde a $\Lambda = VD_{\alpha}^{1/2}$, de dimensão com número de linhas igual o número de locais e número de colunas igual à quantidade de fatores retidos, com máximo sendo igual ao número de locais. Nota-se, também que, as variâncias específicas ou especificidades podem ser obtidas por subtração: $\Psi = \text{diag}(G - \Lambda\Lambda')$.

Logo após a realização da análise, as estimativas e predições dos carregamentos ambientais e escores fatoriais dos genótipos foram utilizadas para construção de gráficos GGE biplot (Yan et al., 2000), de modo a obter um estudo detalhado da interação G x A (conforme abordagem feita por Nuvunga et al. (2015) e Peixoto et al. (2016)), verificar a estabilidade e adaptabilidade dos genótipos ao longo dos gradientes ambientais e identificar mega-ambientes. Os procedimentos descritos com o uso das estimativas BLUPs seguidas por um modelo fator analítico multiplicativo misto e posterior análise GGE biplot, mostrou ser um método mais poderoso em análise de ensaios multi-ambientes em detrimento de utilizar dados brutos de DAP (Zhang et al.). Todas as análises desta etapa foram realizadas com o auxílio do *software* R (R CORE TEAM, 2016).

2.4. Caracterização climática e agrupamentos dos locais

Para a caracterização climática dos ambientes e posteriores relacionamentos com o comportamento dos genótipos, isto é, a norma de reação ao longo dos ambientes e agrupamento de locais, adotou-se uma análise de árvore de regressão multivariada (*Multivariate Regression Tree – MRT*) (De'Ath, 2002) utilizando o pacote *mvpart* do software R. O método consiste num agrupamento sob restrição, onde dois conjuntos de dados são utilizados: i) os dados com medidas similares nos indivíduos – no presente estudo, os BLUP's dos clones nos ambientes; ii) critérios de partição com variáveis explicativas, isto é, variáveis com características ambientais – aqui, variáveis climáticas nos ambientes (Tabela 1).

Observações do primeiro conjunto de dados são agrupadas e testadas com base em similaridade de cada uma das variáveis explicativas do segundo conjunto de dados. A divisão que apresentar menor soma de quadrados dentro do grupo, e conseqüentemente maior entre grupos, é escolhida como a divisão dos dois nós principais, iniciando-se novamente com as demais variáveis, resultando, por sua vez, numa árvore completa. Posteriormente, realizou-se o corte da árvore conforme o critério da validação cruzada, o qual minimiza o erro quadrático médio da predição.

3. RESULTADOS

3.1. Estimativas dos parâmetros genéticos

Os efeitos de clones, idades e interação clones x idades na análise individual foram significativos para todos os locais (dados não apresentados). De modo semelhante, na análise conjunta, todos os efeitos do modelo foram significativos (Tabela A1 – Apêndice), o que nos permite afirmar a existência de interação G x A e, como evidenciado adiante, do tipo complexa, ou seja, com alteração no ranqueamento dos genótipos.

De maneira geral, o local 21-JAR se apresentou como local mais distinto dos demais, sendo o local que mais contribui para a interação genótipo x local, pois, é o

menos correlacionado genotipicamente em todas as idades (Figura 2). Por outro lado, os locais 9-DUE, 22-KLT, 33-DUR e 24-LWA são os mais correlacionados entre si (Figura 2), portanto, tais locais são os que menos contribuem para a interação G x A em todas as idades, uma vez que a correlação se mantém ao longo do desenvolvimento.

Com exceção dos locais 14-ELD, 31-VEE e 30-VMT, houve decréscimo linear das estimativas de herdabilidade ao longo do tempo (Tabela 3). O local 4-CEB foi o que proporcionou menor herdabilidade, nas três idades, o que implica em grande influência ambiental no fenótipo DAP, por outro lado, 21-JAR proporcionou maior estimativa de herdabilidade, indicando alta expressão do valor genotípico dos clones para o caráter DAP.

Tabela 3 – Herdabilidade ampla (h_g^2) e médias fenotípicas (μ) do caráter Diâmetro à Altura do Peito (DAP, cm), em 11 locais e em três idades de avaliações (números subscritos referentes às avaliações) em experimentos com eucaliptos em regiões tropicais do Brasil.

LOCAL	h_{g1}^2	h_{g2}^2	h_{g3}^2	μ_1	μ_2	μ_3
7 - CCO	0.424	0.361	0.251	7.23	12.63	14.85
4 - CEB	0.275	0.176	0.098	8.17	12.16	13.45
9 - DUE	0.454	0.394	0.313	7.44	11.82	14.79
33 - DUR	0.464	0.499	0.390	8.29	13.81	17.50
14 - ELD	0.410	0.236	0.340	6.62	11.52	14.61
15 - ITA	0.387	0.308	0.340	5.05	9.95	12.18
21 - JAR	0.739	0.664	0.617	5.93	8.71	9.26
22 - KLT	0.606	0.589	0.459	6.94	13.83	17.34
24 - LWA	0.582	0.488	0.405	7.75	12.70	15.74
31 - VEE	0.365	0.524	0.434	8.42	12.71	13.67
30 - VMT	0.429	0.358	0.403	6.47	11.03	12.64

número subscrito: "1" = Idade de 13 a 17 meses; número subscrito: "2" = Idade de 31 a 34 meses; número subscrito: "3" = Idade de 48 a 53 meses

3.2. Análise de fatores analíticos multiplicativos mistos e GGE biplot: Interação GxA

As comunalidades (correlação entre a variável (aqui, correspondente aos locais) e o fator comum a todos) do modelo fator analítico multiplicativo misto com

dois fatores retidos foram de alta magnitude, variando de 0,69 a 0,99 nas três idades, exceto para o local 30-VMT na idade 3, que foi de 0,59 (Tabela A2 – Apêndice). Isto significa que o modelo reduzido, com apenas dois fatores retidos, explicam de maneira satisfatória as variâncias genotípicas para cada ambiente, assim como as covariâncias entre eles. Além disso, a proporção da variação total explicada pelo modelo foi de 87, 84 e 83%, respectivamente para as idades 1, 2 e 3.

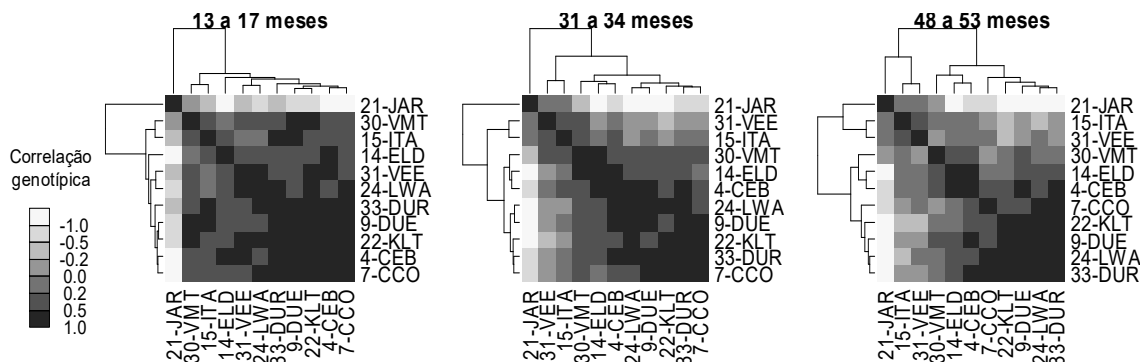


Figura 2 – Mapa de calor referente às correlações genotípicas entre 11 locais (Tabela 1) em três idades (Idade 1 – 13 a 17 meses; Idade 2 – 31 a 34 meses; Idade 3 – 48 a 53 meses) de avaliação do diâmetro à altura do peito (DAP) em 11 clones (Tabela 2) de *Eucalyptus* em ensaios multi-ambientes.

O primeiro fator concentrou gradualmente os locais mais produtivos (Tabela 3; mais observáveis nas idades 2 e 3 – eixo “x” da Figura 3), onde os mesmos apresentam menor deficiência hídrica e temperaturas mais amenas (Tabela 1). O segundo fator, por sua vez, está relacionado com um gradiente de locais mais quentes e maior deficiência hídrica (eixo “y” da Figura 3). No entanto, a temperatura possui um peso maior nesse fator, pois o local 21-JAR, altamente correlacionado com esse fator, possui temperatura elevada e aproximadamente metade de déficit hídrico dos locais retidos (Tabela 1 e Figura 3). Portanto, nomeamos o fator 1 de “produtividade” e o fator 2 de “estresse”.

O polígono do GGE biplot (Figura 3B e 3C), confrontando-se com MRT (Figura 7C) retrata a existência de três mega-ambientes, um formado pelos locais 22-KLT, 24-LWA e 33-DUR, um segundo formado por 9-DUE, 7-CCO, 4-CEB e 14-ELD, enquanto os locais 21-JAR, 31-VEE, 15-ITA e 30-VMT formam um terceiro

mega-ambiente evidente e, respectivamente, mais produtivos, produção intermediária e menos produtivos (Tabela 3). No entanto, na idade 1 apenas o local 21-JAR se diferencia dos demais (Figura 3A). Os clones R9, G7 e C3 são os que mais contribuem para a interação genótipo x local, uma vez que sofrem alteração no ranqueamento de genótipos entre os locais em todas as idades, os quais ficam sempre localizados na mesma região do polígono (Figura 3).

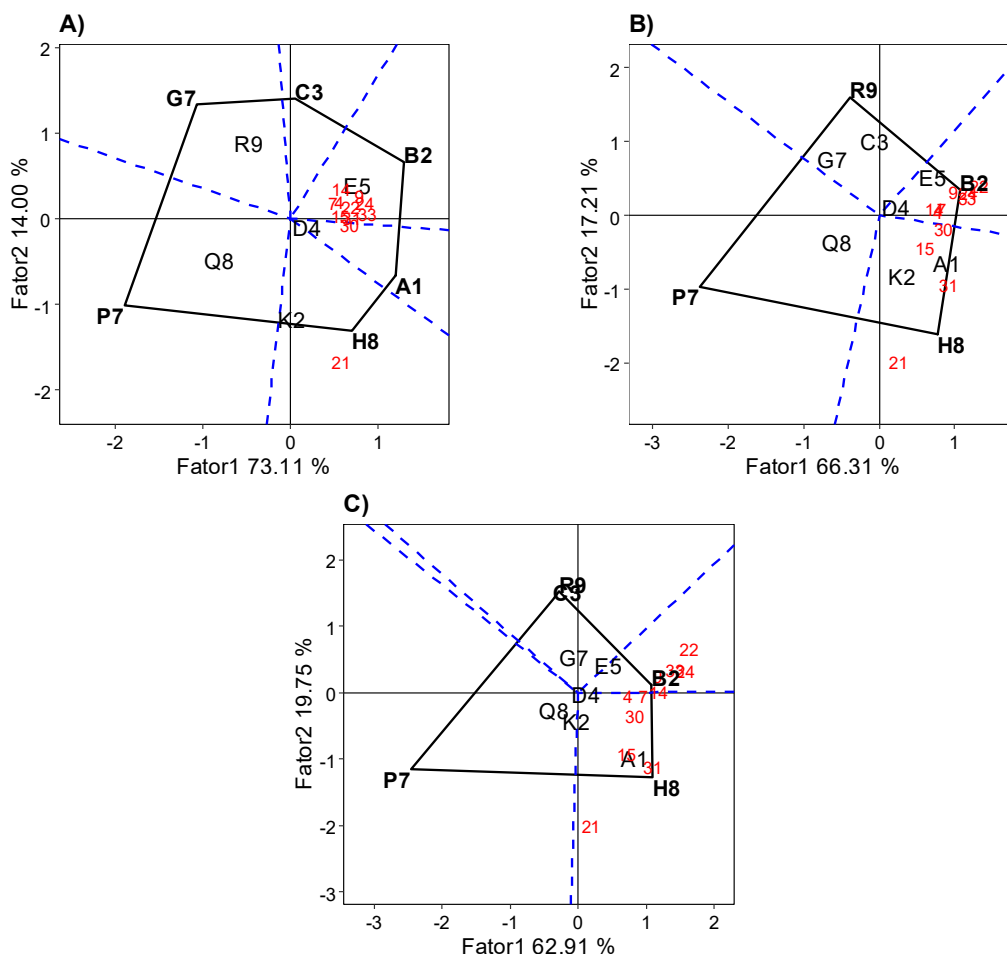


Figura 3 – Polígono de GGE-biplot (padrão “Which-won-where”) gerado a partir da Análise de Fatores sob Modelos Multiplicativos Mistos, considerando o caráter DAP de 11 clones (Tabela 2) de *Eucalyptus* e 11 locais (7 – CCO; 4 – CEB; 9 – DUE; 33 – DUR; 14 – ELD; 15 – ITA; 21 – JAR; 22 – KLT; 24 – LWA; - 31 – VEE; - 30 - VMT) nas idades de avaliações 1 (13 a 17 meses; Figura A), 2 (31 a 34 meses; Figura B) e 3 (48 a 53 meses; Figura C).

O clone H8 foi o mais adaptado às regiões mais restritivas (Figura 3), o que aparentemente traduz em tolerância ao estresse. Além disso, este clone foi o menos estável (comprimento da linha tracejada perpendicular ao eixo “x” – linha vermelha;

Figura 4) entre os mais produtivos e também o que mais contribui para interação genótipo x idade, com alteração de “*ranking*” e magnitude do valor genotípico ao longo do tempo (Figura 4 – A, B e C). O clone B2 foi o mais adaptado à região menos restritiva, ou seja, de maior potencial produtivo (fator 1). Este genótipo, na média dos ambientes, apesar de ser menos produtivo em relação ao H8 e aproximadamente igual ao A1 (Figura 4B e 4C), é o mais estável, uma vez que está entre os melhores na maioria dos locais. O clone A1 mostrou-se produtivo e tolerante ao estresse abiótico nas três idades (Figura 4), ao passo que, o clone P7 foi o pior em todas as regiões, porém, apresentou desempenho satisfatório no local 21-JAR, o que faz com que se apresente como instável na análise de média e estabilidade do GGE biplot (Figura 4). O clone D4 foi o mais estável nas três idades avaliadas (Figura 4).

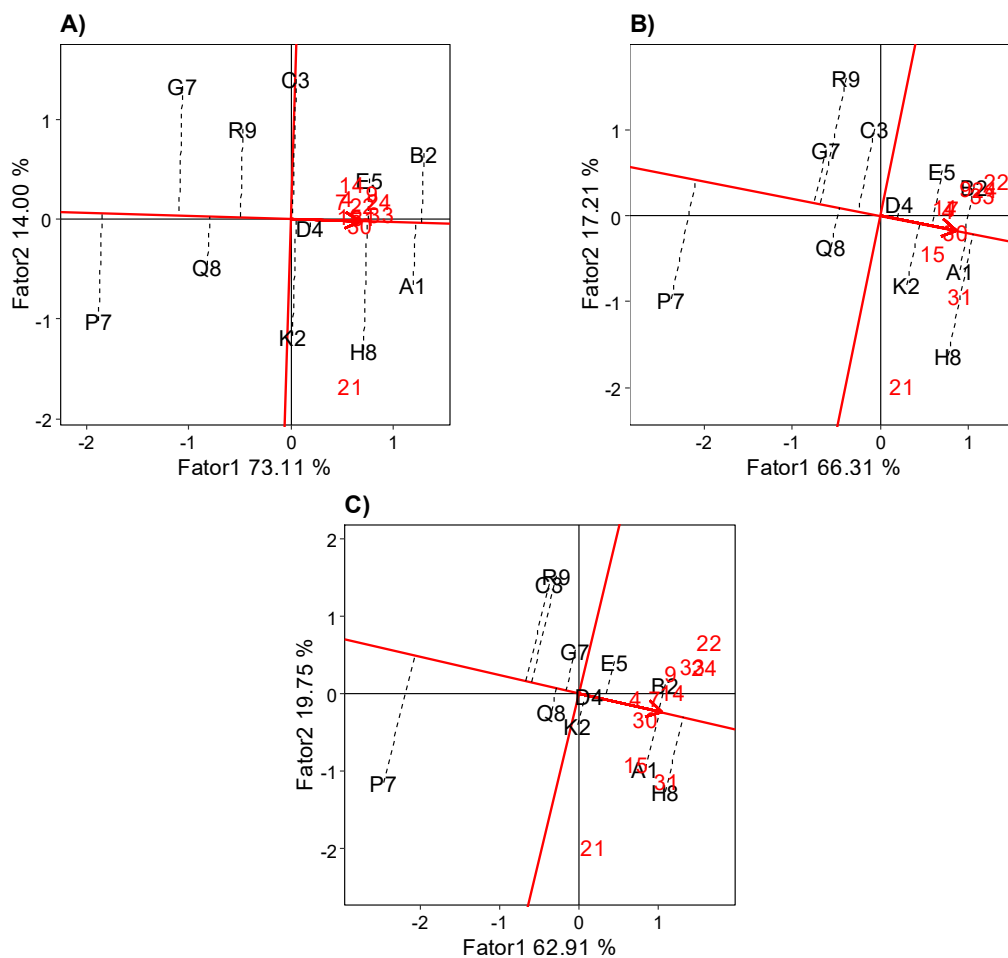


Figura 4 – Desempenho médio (BLUPs; eixo “x”) e estabilidade (comprimento da linha tracejada perpendicular ao eixo “x” – linha vermelha) com o GGE-

biplot gerado a partir da Análise de Fatores sob Modelos Multiplicativos Mistos, considerando o caráter DAP de 11 clones (Tabela 2) de *Eucalyptus* e 11 locais (7 – CCO; 4 – CEB; 9 – DUE; 33 – DUR; 14 – ELD; 15 – ITA; 21 – JAR; 22 – KLT; 24 – LWA; - 31 – VEE; - 30 - VMT) nas idades de avaliações 1 (13 a 17 meses; Figura A), 2 (31 a 34 meses; Figura B) e 3 (48 a 53 meses; Figura C).

De modo geral, com base na média genotípica ao longo dos ambientes, os clones H8, B2 e A1 são os mais produtivos, P7, C3, R9, G7 e Q8 os menos produtivos e, por fim, os genótipos E5, D4 e K2 são intermediários (Figura 4).

Na busca por um “ideótipo” (hipotético; centro do círculo marcado com a seta), com elevada produtividade, alta adaptabilidade e estabilidade, este se situa entre os clones B2 e A1 nas três idades de avaliação (Figura 5). Estes clones são os que mais se aproximam de um genótipo ideal, no entanto, o clone H8 é o que mais modifica seu comportamento em direção a um ideótipo ao longo do tempo (Figura 5).

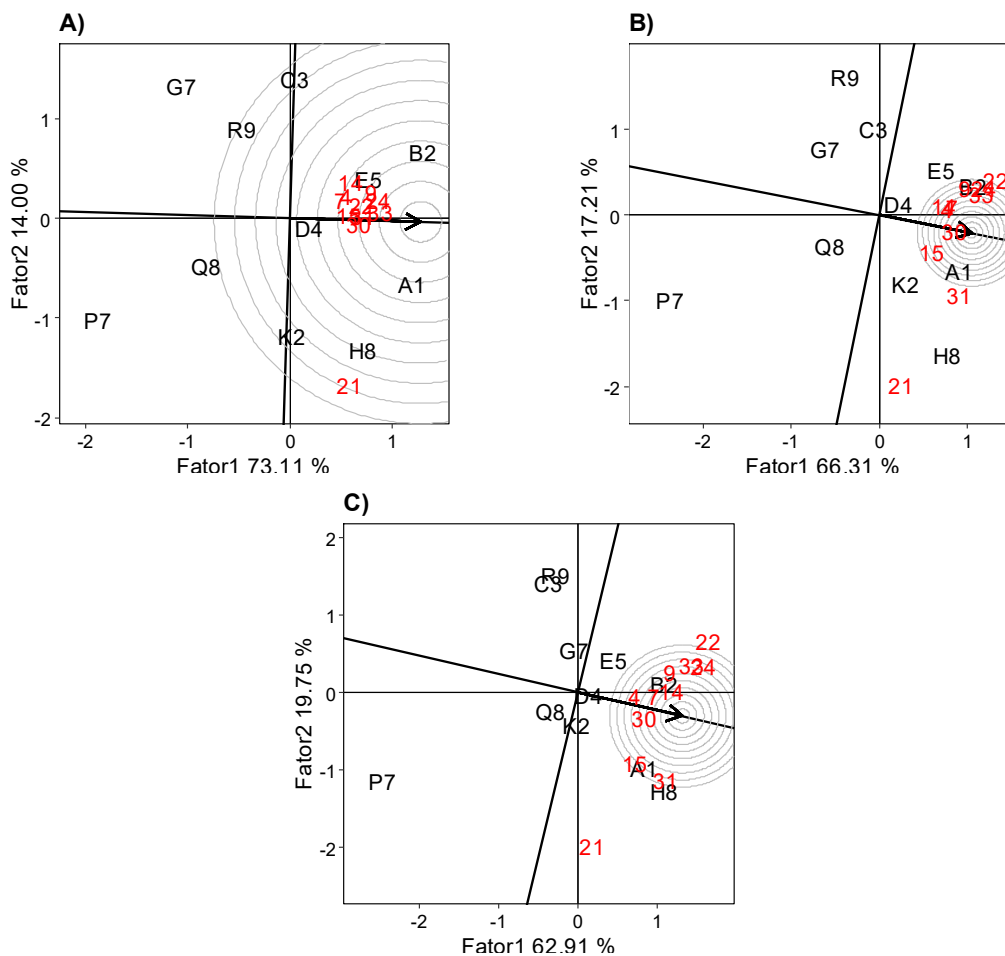


Figura 5 – Classificação de genótipos relativa a um “Ideótipo” (hipotético; centro do círculo marcado com a seta) com base no caráter DAP de 11 clones (Tabela 2) de *Eucalyptus* e 11 locais (7 – CCO; 4 – CEB; 9 – DUE; 33 – DUR; 14 – ELD; 15 – ITA; 21 – JAR; 22 – KLT; 24 – LWA; - 31 – VEE; - 30 - VMT) nas idades de avaliações 1 (13 a 17 meses; Figura A), 2 (31 a 34 meses; Figura B) e 3 (48 a 53 meses; Figura C).

Quanto aos ambientes, os locais 21-JAR e 22-KLT são os mais discriminantes de genótipos (Figura 6; comprimento do vetor a partir da origem), respectivamente para os mega-ambientes com estresse (Fator 2 – Figura 3) e alta produtividade (Fator 1 – Figura 3). Porém, na idade 1 apenas o local 21-JAR possui esta característica na idade mais precoce (Figura 6A). Em relação à representatividade dos locais, correspondente ao ângulo formado entre a linha (contínua vermelha) que passa pela origem do biplot em direção a um ambiente médio (Seta - Figura 6) e o vetor dos locais (linha tracejada), os locais 7-CCO, 4-CEB, 14-ELD e 30-VMT são os mais representativos ao longo do tempo (Figura 6 – B e C), porém, 4-CEB é o local menos discriminativo de genótipos (Figura 6C).

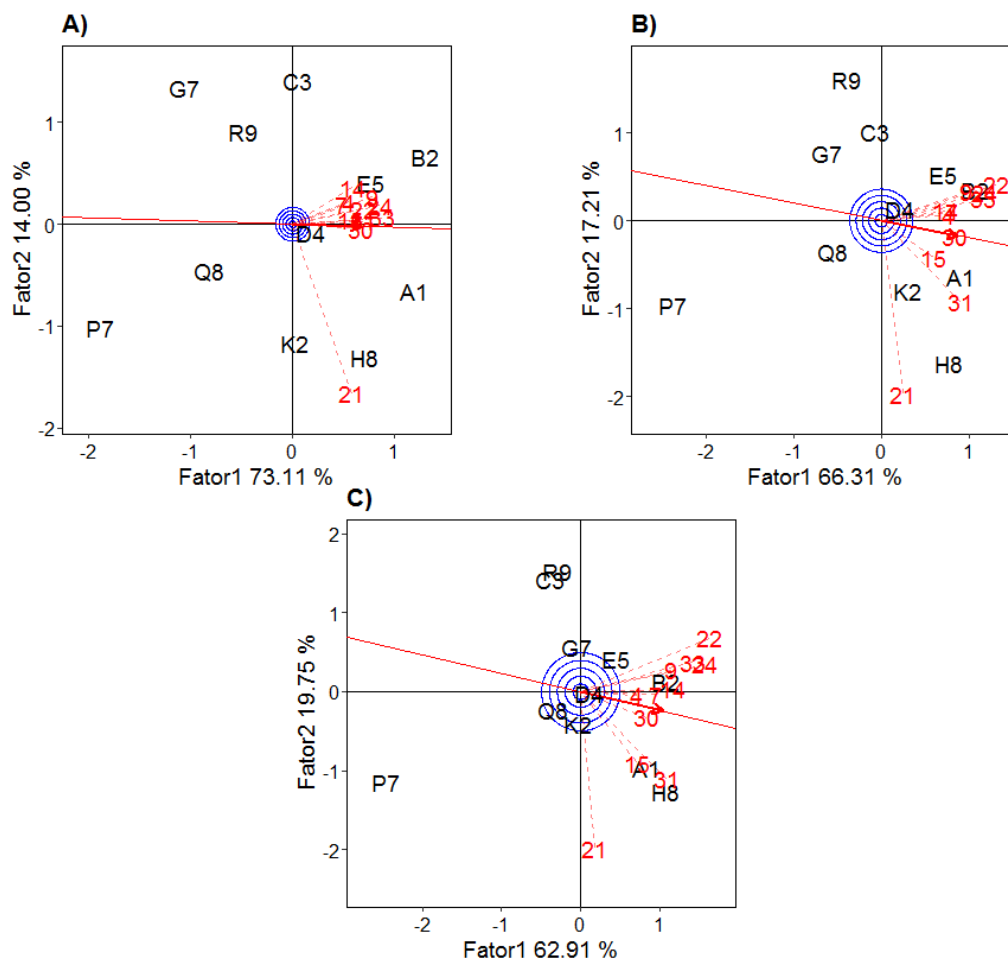


Figura 6 – Potencial dos ambientes quanto à discriminação (comprimento do vetor a partir da origem) e representatividade (ângulo formado entre a linha contínua vermelha (marcada com uma seta) que passa pela origem do biplot e o vetor dos locais (linha tracejada)) de genótipos com base no caráter DAP de 11 clones (Tabela 2) de *Eucalyptus* e 11 locais (7 – CCO; 4 – CEB; 9 – DUE; 33 – DUR; 14 – ELD; 15 – ITA; 21 – JAR; 22 – KLT; 24 – LWA; - 31 – VEE; - 30 - VMT) nas idades de avaliações 1 (13 a 17 meses; Figura A), 2 (31 a 34 meses; Figura B) e 3 (48 a 53 meses; Figura C).

3.3. Caracterização climática e agrupamento dos locais

A análise MRT separou grupos de locais segundo correlações genotípicas sob restrição de variáveis explicativas, ou seja, atribuindo a similaridade dentro de grupos à características climáticas mensuradas (tabela1). Os resultados da análise, com as divisões e grupos de locais encontram-se na Figura 7.

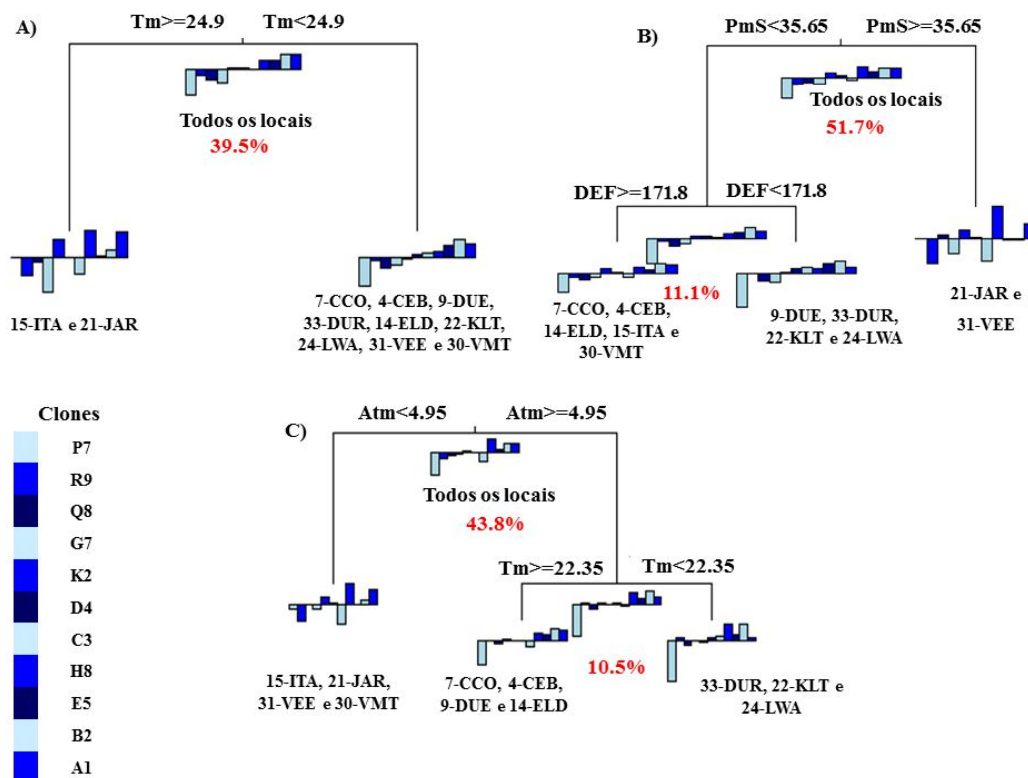


Figura 7 - Árvore de regressão multivariada de clones de *Eucalyptus* em três idades de avaliação (A: idade 1 – 13 a 17 meses; B: idade 2 – 31 a 34 meses; C: idade 3 – 48 a 53 meses) obtidas a partir dos valores genotípicos (BLUPs) em cada local (G x A), com agrupamento de locais sob restrição de variáveis climáticas (Tm = Temperatura média anual - °C; PmS = Precipitação média no período mais seco - mm; DEF = Deficiência hídrica no sistema solo-planta-atmosfera – mm ano⁻¹, obtido segundo o método de Thornthwaite e Mather (1955); Atm = Amplitude Térmica média anual). Abaixo de cada nó de agrupamento está o percentual da variação dos valores genotípicos explicados pela análise. Os histogramas representam o valor genotípico de cada clone, da esquerda para a direita (sentido horizontal), na mesma ordem de cima a baixo na legenda (sentido vertical).

Na idade 1 obteve-se dois grupos de locais, os quais foram divididos devido à temperatura média anual (Tm) (39,5% da variância total explicada). Como resultado, os locais 21-JAR e 15-ITA formam um grupo de locais com temperatura mais elevada e os demais locais outro grupo com temperatura menor (Figura 7A).

Na idade 2, houve divisão do nó principal pela precipitação média no período mais seco (PmS) (51,7% da variância total explicada) e uma subdivisão sob o critério da deficiência hídrica no sistema solo-planta-atmosfera (DEF, com 11,1% da variância total explicada) (Figura 7B). Desse modo, formaram-se três grupos: i) grupo com maior PmS, formado pelos locais 21-JAR e 31-VEE; ii) grupo com menor PmS, porém, locais considerados mais úmidos com pouca deficiência hídrica no período, formados pelos locais 9-DUE, 33-DUR, 22-KLT e 24-LWA; iii) grupo com menor PmS, porém, considerados locais mais secos, com maior deficiência hídrica no período, formado pelos locais 7-CCO, 4-CEB, 14-ELD, 15-ITA e 30-VMT.

Na idade 3, o nó principal foi dividido pela amplitude térmica média anual (Atm, com 43,8% da variância total explicada), seguido por uma subdivisão em nó secundário pela temperatura média anual (Tm, com 10,5% da variância total explicada) (Figura 7C). Assim, formam-se três grupos: i) grupo com menor amplitude térmica, ou seja, região mais quente com temperatura mais uniforme durante o período e formada pelos locais 15-ITA, 21-JAR, 31-VEE e 30-VMT; ii) grupo com maior amplitude térmica, porém, com Tm mais elevada, isto é, há épocas do ano que são muito quentes e outras com temperaturas bem menores, formado pelos locais 7-CCO, 4-CEB, 9-DUE e 14-ELD; iii) grupo com maior amplitude térmica, porém com Tm menor, ou seja, há épocas do ano que são muito frias e outras com temperaturas mais elevadas, formado pelos locais 33-DUR, 22-KLT e 24-LWA.

Os gráficos de barras presentes abaixo dos nós representam o desempenho médio (BLUP's) dos 11 clones nos grupos de locais formados (Figura 7). Abaixo do nó principal, os gráficos representam o desvio dos valores genotípicos ao longo de todos os locais. Portanto, as barras na parte inferior e na parte superior, representam genótipos com desempenho abaixo e acima da média dos locais, respectivamente. As barras dos grupos representam o desempenho dos genótipos dentro do grupo, em comparação ao desempenho médio em todos os locais. Sendo assim, pode ser observada a presença de interação G x A, mais acentuada para interação G x Local, pois, há desempenho diferenciado dos genótipos dentro de cada grupo comparado com o desempenho médio em todos os locais nas três idades (Figura 7). Quanto à interação G x idade, há locais com características conservadas ao longo das idades, por exemplo, 15-ITA sempre está presente no

grupo de locais mais quentes, enquanto 33-DUR, 22-KLT e 24-LWA em grupos de locais mais frios (Figura 7).

Em suma, ao longo do tempo evidencia-se a existência de três mega-ambientes (Figura 3C) separados por um gradiente de latitude sul com redução da produtividade em direção à linha do equador (Tabela 1 e Figura 1). Dentro dos mega-ambientes, os locais estão agrupados pela semelhança da condição climática, juntamente com o padrão de produtividade, em que a temperatura é a variável mais relacionada. Assim, o mega-ambiente nomeado aqui como “produtividade” localizado nas menores latitudes entre -24,23 a -22,73 (em graus), concentra os locais mais correlacionados entre si (Figura 3), mais produtivos e menos restritivos, com temperaturas mais amenas em relação aos demais locais (Tabela 1; Figura 7). Entre as latitudes -19,96 a -18,02, está o mega-ambiente “intermediário”, com média produtividade, temperaturas elevadas em algumas épocas do ano e mais amenas em outras. Por fim, nas maiores latitudes, de -17,32 a -0,84 está o mega-ambiente mais extremo, nomeado aqui como “estresse”, com menor produtividade e considerado o ambiente mais quente. Esses resultados evidenciam o efeito da latitude sobre a temperatura.

4. DISCUSSÃO

Os resultados do presente trabalho ratificam a existência de comportamento diferenciado entre clones de eucalipto durante o ciclo de desenvolvimento. Essas observações evidenciam a existência de diferentes normas de reação dos clones ao longo do desenvolvimento e também ao longo dos locais.

Pode-se observar que, entre as variáveis climáticas consideradas neste estudo, a temperatura mostrou-se mais relevante na diferenciação do desempenho dos genótipos ao longo dos ambientes, isto é, guiou a interação G x A. Esta observação foi relatada em outros estudos com espécies florestais (Gapare et al., 2015; Gray et al., 2016; Hamann et al., 2011), além disso, alta temperatura está relacionada com redução na taxa de crescimento de árvores em florestas tropicais (Slot e Winter, 2016; Vlam et al., 2014). De fato, o estresse térmico tem sido relacionado ao aumento da taxa de respiração e, conseqüentemente, reduzindo o

processo de captação de carbono durante a fotossíntese (Clark et al., 2013; Slot et al., 2013). Isto pode ser atribuído ao aumento do déficit de pressão de vapor (Wu et al., 2017), o que acarreta no fechamento estomático, visto que a temperatura tem influência ativa no comportamento da condutância estomática e, conseqüentemente, na captação de carbono (McKenzie et al., 2018), fato que dá suporte aos comentários anteriores.

A água é fator limitante para o crescimento e desenvolvimento das plantas, por isso, apesar da temperatura liderar essa discussão, não significa que a disponibilidade hídrica não explica as diferenças entre os ambientes, mas sim, que a temperatura foi mais sensível no padrão de agrupamento dos locais. Os plantios de eucalipto são altamente responsivos ao fornecimento de água (Otto et al., 2017), o que pode ser observado na idade 2, em que a precipitação média no período mais seco, nessa idade, guiou a diferenciação dos locais no presente estudo (Figura 7), evidenciando a influência da água no comportamento dos genótipos ao longo do desenvolvimento das árvores. Com efeito, espécies de *Eucalyptus* reduzem a área foliar em períodos prolongados de seca e apresentam resposta rápida de recuperação no início do aumento da disponibilidade hídrica, onde há maior taxa de crescimento do dossel em comparação aos períodos em que a disponibilidade de água é constante (Gow et al., 2018).

Temperatura e precipitação são variáveis correlacionadas, e como demonstrado por Binkley et al. (2017), há decréscimo na precipitação em média de 78 mm ano⁻¹ a cada 1 °C de aumento na temperatura em trabalho que engloba as áreas experimentais do presente estudo. Além disso, quando consideradas simultaneamente, precipitação e temperatura explicam a maior proporção da produtividade das árvores em florestas tropicais, comparativamente ao considerá-las de forma independente, em que há relação entre o aumento da temperatura com a redução da precipitação e da produtividade (Feng et al., 2018). Isto indica que o efeito da precipitação está confundido com a temperatura, ao passo que esta última direciona as diferenças climáticas entre os mega-ambientes aqui identificados, refletindo diretamente na produtividade, ao mesmo tempo em que influencia os regimes de chuva nessas regiões. Portanto, apesar da temperatura ter influencia direta na fisiologia das plantas, essa atua mais efetivamente de maneira indireta,

uma vez que define a disponibilidade hídrica de uma região, visto que os aspectos fisiológicos de espécies de *Eucalyptus* estão relacionados com o clima da região de origem, o qual é guiado pelo déficit de pressão de vapor (Bourne et al., 2017).

A tolerância ao estresse envolve muitos mecanismos da planta e, portanto, há muitos genes envolvidos na manifestação dessa característica (Khan et al., 2015). Da mesma forma para o DAP, que é uma característica poligênica, os genes de grande efeito contribuem pouco para a variação desse caráter (Tassinari et al., 2017). Por isso, tanto a tolerância ao estresse quanto o DAP são muito influenciados pelo ambiente. Isto significa que, entre os genótipos avaliados até os quatro anos de idade, os clones H8, A1 e B2, de modo geral, possuem conjuntos de genes e alelos mais adaptados às regiões de climas tropicais do Brasil (Alvares et al., 2013), o que indica um alto potencial desses clones também na idade de corte, uma vez que a correlação entre as idades juvenil-adulta em *Eucalyptus* é alta (Li et al., 2017; Massaro et al., 2010; Pinto et al., 2014).

O clone B2 possui alta adaptabilidade, com ótimo desempenho na região mais produtiva, ou seja, concentra genes que expressam o potencial produtivo daquele mega-ambiente, porém, não respondente da mesma forma na região mais restritiva. Este genótipo, também, é considerado o mais estável devido ao bom desempenho verificado na região intermediária (Figura 3). Evidencia-se, então, que o clone B2 é um genótipo menos tolerante ao estresse, com plantio recomendado apenas nas regiões mais produtivas e intermediárias, não descartando o seu uso potencial em programas de melhoramento genético nessas regiões.

O clone H8 é o mais adaptado à região mais restritiva e com rendimento satisfatório nos locais mais produtivos. Isto sugere que este genótipo pode contribuir com alelos potenciais em estratégias de melhoramento com objetivo de desenvolver genótipos tolerantes ao estresse e com bom desempenho produtivo. Este fato torna-se mais interessante ao considerar o atual cenário das mudanças climáticas, que projeta o aumento da temperatura global e conseqüentemente, a necessidade do movimento de genótipos para condições mais quentes e mais sujeitas a déficits hídricos, com isto, há a possibilidade de que um genótipo adaptado a uma região, não mais o seja em um período relativamente curto (Booth, 2013; Feng et al., 2018; Gray et al., 2016; Slot e Winter, 2016). Isto seria desastroso para qualquer programa

de melhoramento, pois oneraria com novos custos e tempo para o desenvolvimento de novos genótipos adaptados à nova condição ambiental. No mesmo raciocínio, o clone A1 é um genótipo intermediário entre B2 e H8, com desempenho satisfatório em todos os mega-ambientes, o que demonstra uma relativa plasticidade fenotípica, portanto, o que possui a melhor combinação gênica e alélica dentre os clones avaliados. Um ideótipo seria aquele situado entre os clones B2, H8 e A1 (Figura 5), isto é, que possua um conjunto genômico que englobe a plasticidade do A1, mas com o desempenho de H8 e B2 nos mega-ambientes de estresse e de potencial produtivo, respectivamente.

As correlações genotípicas entre os locais foram maiores nas idades mais precoces (Figura 2), reduzindo-se ao longo do tempo. Isto pode ser explicado pelo fato de que no início do desenvolvimento das árvores, os genótipos apresentam conjuntos gênicos responsáveis pela característica DAP que não se expressam ou estão menos ativos (CRUZ et al., 2012). A competição mais intensa entre plantas ao longo do tempo também pode ter contribuído para as menores correlações, uma vez que os recursos do meio tornam-se mais escassos, acarretando em maior desigualdade de tamanho das plantas (Sun et al., 2018). Acrescenta-se, também, a redução da taxa de sobrevivência ao longo do tempo, evento comum devido à alta vulnerabilidade da mortalidade de árvores nos povoamentos florestais (Allen et al., 2015). Como pode ser visto no polígono do GGE biplot, com exceção do local 21-JAR, os locais formam um único grupo na idade mais precoce (Figura 3A), mas há a formação de grupos característicos ao longo do tempo (Figura 3B e 3C). Isto indica que a interação genótipo x local vai se acentuando ao longo do tempo na medida em que a expressão genotípica dos clones tende a se estabilizar. De fato, foram encontradas baixa repetibilidade e acurácia seletiva reduzida em testes clonais de eucalipto com idade inferiores a dois anos (Araújo et al., 2015).

O local 21-JAR diferenciou-se dos demais já na idade mais precoce, sendo o menos correlacionado com os demais locais em todas as idades avaliadas. Isto pode ser devido à temperatura elevada associada à alta precipitação, caracterizando o local como quente e úmido, favorecendo a manifestação de pragas e doenças chaves na cultura do eucalipto no Brasil (Alfenas et al., 2009; Gonçalves et al., 2013); isto pode, também, explicar a alta taxa de mortalidade ocorrida neste local

(dados não apresentados). Interessantemente, esse local é o mais distante dos demais (Figura 1), correspondente ao padrão apresentado no polígono do GGE biplot (Figura 3), sendo também o local menos produtivo. Todos esses fatores refletem na alta herdabilidade no sentido amplo (h_g^2) apresentada neste local (Tabela 3), o que indica alta expressão do valor genotípico em 21-JAR e ressalta a superioridade do clone H8 e a plasticidade do A1. Ressalta-se, ainda, o clone P7 que, apesar de ser o menos produtivo, teve baixa mortalidade (dados não apresentados), o que indica a presença de genes e alelos que conferem a este genótipo uma alta capacidade adaptativa num sentido ecológico.

5. CONCLUSÕES

Os resultados obtidos nesse estudo permitem uma clara visão da dinâmica das diferentes normas de reações dos genótipos de *Eucalyptus* numa sequência de idades em diferentes locais no Brasil. Além da identificação da interação genótipo x local e genótipo x idade, podem ser estabelecidos limites em que ambientes são semelhantes, ou extremamente contrastantes. A temperatura mostrou-se a variável climática mais influente na divisão e agrupamento dos locais seguidos por um gradiente latitudinal em direção à linha do equador, o qual reflete na redução da produtividade, independentemente da idade avaliada. O local com condição climática mais adversa diferencia-se dos demais já na idade mais prematura, podendo ser útil para identificar genótipos tolerantes, assim como eliminar genótipos suscetíveis, possibilitando a seleção precoce. Estes resultados podem auxiliar futuros estudos na região tropical do Brasil, em que devido às mudanças climáticas, são projetadas temperaturas mais elevadas com déficits hídricos cada vez mais acentuados e auxiliar programas de melhoramento florestal a lidar com o efeito das alterações no clima na produtividade do eucalipto durante o desenvolvimento de suas estratégias de seleção.

Existem genótipos com alta adaptabilidade específica, com bom desempenho numa determinada região, mas que não respondem de forma adequada quando cultivados em locais contrastantes. Por outro lado, genótipos de adaptabilidade geral

apresentam produtividade intermediária, independentemente do local em que são cultivados.

6. REFERÊNCIAS

Abraf. **Anuário Estatístico ABRAF**. Brasília: ABRAF, 2013. 148 p. Disponível em: < <http://www.ipef.br/estatisticas/relatorios/anuario-abraf13-br.pdf> >. Acesso em: 10/11/2017.

Alfenas AC, Zauza AaV, Mafia RG, Assis TFD. **Clonagem e Doenças do Eucalipto**. 2. Viçosa: UFV, 2009. 500 p.

Allen CD, Breshears DD, McDowell NG. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. **Ecosphere**, v. 6, n. 8, p. 1-55, 2015. doi: <http://dx.doi.org/10.1890/ES15-00203.1>

Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JLD, Sparovek G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>

Apiolaza LA, Gilmour AR, Garrick DJ. Variance modelling of longitudinal height data from a *Pinus radiata* progeny test. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 30, n. 4, p. 645-654, 2000. Disponível em: < <https://search-proquest.ez87.periodicos.capes.gov.br/docview/230514513?accountid=8112> >.

Araújo MJ, Dias DC, Scarpinati EA, Paula RC. Número de repetições, de plantas por parcela e de avaliações para testes clonais de eucalipto. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 50, n. 10, p. 923-931, 2015. doi: <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-204X2015001000008>

Biegelmeyer P, Gulias-Gomes CC, Roso VM, Dionello NJL, Cardoso FF. Tick resistance genetic parameters and its correlations with production traits in Hereford and Braford cattle. **Livestock Science**, 2017. doi: <https://dx.doi.org/10.1016/j.livsci.2017.05.019>

Binkley D, Campoe OC, Alvares C, Carneiro RL, Cegatta Í, Stape JL. The interactions of climate, spacing and genetics on clonal Eucalyptus plantations across Brazil and Uruguay. **Forest Ecology and Management**, v. 405, p. 271-283, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.050>

Booth TH. Eucalypt plantations and climate change. **Forest Ecology and Management**, v. 301, p. 28-34, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2012.04.004>

Bourne AE, Creek D, Peters JM, Ellsworth DS, Choat B. Species climate range influences hydraulic and stomatal traits in Eucalyptus species. **Annals of botany**, v. 120, n. 1, p. 123-133, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcx020>

Clark DA, Clark DB, Oberbauer SF. Field-quantified responses of tropical rainforest aboveground productivity to increasing CO₂ and climatic stress, 1997–2009. **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, v. 118, n. 2, p. 783-794, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1002/jgrg.20067>

Cruz CD, Regazzi AJ, Carneiro PCS. **Modelos Biométricos Aplicados ao melhoramento Genético**. Viçosa: UFV, 2012. 514 p.

De'ath G. Multivariate regression trees: a new technique for modeling species–environment relationships. **Ecology**, v. 83, n. 4, p. 1105-1117, 2002. doi: [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1105:MRTANT\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1105:MRTANT]2.0.CO;2)

Fao. **Forest Products 2015**. Roma: Food and Agriculture Organization of the United Nations,, 2017. p. Disponível em: < <http://www.fao.org/3/a-i7304m.pdf> >. Acesso em: 20/01/2018.

Feitosa FLB, Olivieri BF, Aboujaoude C, Pereira ASC, De Lemos MVA, Chiaia HLJ, Berton MP, Peripolli E, Ferrinho AM, Mueller LF. Genetic correlation estimates between beef fatty acid profile with meat and carcass traits in Nellore cattle finished in feedlot. **Journal of applied genetics**, v. 58, n. 1, p. 123-132, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s13353-016-0360-7>

Feng X, Uriarte M, González G, Reed S, Thompson J, Zimmerman JK, Murphy L. Improving predictions of tropical forest response to climate change through integration of field studies and ecosystem modeling. **Global change biology**, v. 24, n. 1, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/gcb.13863>

Gapare WJ, Ivković M, Liepe KJ, Hamann A, Low CB. Drivers of genotype by environment interaction in radiata pine as indicated by multivariate regression trees. **Forest Ecology and Management**, v. 353, p. 21-29, 2015. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2015.05.027>

Garbuglio DD, Ferreira DF. FGGE method: description and application in data from maize cultivars. **Euphytica**, v. 204, n. 3, p. 723-737, 2015. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s10681-015-1375-6>

Gonçalves JLDM *et al.* Integrating genetic and silvicultural strategies to minimize abiotic and biotic constraints in Brazilian eucalypt plantations. **Forest Ecology and Management**, v. 301, p. 6-27, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.030>

Gow LJ, Barrett DJ, O'grady AP, Renzullo LJ, Phinn SR. Subsurface water-use strategies and physiological responses of subtropical eucalypt woodland vegetation under changing water-availability conditions. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 248, p. 348-360, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.10.005>

Gray LK, Hamann A, John S, Rweyongeza D, Barnhardt L, Thomas BR. Climate change risk management in tree improvement programs: selection and movement of genotypes. **Tree genetics & genomes**, v. 12, n. 2, p. 23, 2016. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s11295-016-0983-1>

Guo C, Ma L, Yuan S, Wang R. Morphological, physiological and anatomical traits of plant functional types in temperate grasslands along a large-scale aridity gradient in northeastern China. **Scientific reports**, v. 7, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1038/srep40900>

Hamann A, Gylander T, Chen P-Y. Developing seed zones and transfer guidelines with multivariate regression trees. **Tree Genetics & Genomes**, v. 7, n. 2, p. 399-408, 2011. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s11295-010-0341-7>

Hu X, Yan S, Li S. The influence of error variance variation on analysis of genotype stability in multi-environment trials. **Field Crops Research**, v. 156, p. 84-90, 2014. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2013.11.001>

Hu X, Yan S, Shen K. Heterogeneity of error variance and its influence on genotype comparison in multi-location trials. **Field Crops Research**, v. 149, p. 322-328, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2013.05.011>

Ibá. **Relatório anual**. São Paulo: Indústria Brasileira de Árvores, 2014. 100 p. Disponível em: < http://iba.org/images/shared/iba_2014_pt.pdf >. Acesso em: 21/04/2018.

Ibá. **Relatório anual**. São Paulo: Indústria Brasileira de Árvores, 2015. p. Disponível em: < http://iba.org/images/shared/iba_2015.pdf >. Acesso em: 21/04/2018.

Ibá. **Relatório anual**. São Paulo: Indústria Brasileira de Árvores, 2016. 100 p. Disponível em: < http://iba.org/images/shared/Biblioteca/IBA_RelatorioAnual2016_.pdf >. Acesso em: 21/04/2018.

Ibá. **Relatório anual**. São Paulo: Indústria Brasileira de Árvores, 2017. 80 p. Disponível em: < http://iba.org/images/shared/Biblioteca/IBA_RelatorioAnual2017.pdf >. Acesso em: 20/01/2018.

Inmet. INSTITUTO NACIONAL DE METEOROLOGIA. **Banco de Dados Meteorológicos para Ensino e Pesquisa**, Brasília - DF, 2017. Disponível em: < <http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=bdmep/bdmep> >.

Khan MS, Ahmad D, Khan MA. Utilization of genes encoding osmoprotectants in transgenic plants for enhanced abiotic stress tolerance. **Electronic Journal of Biotechnology**, v. 18, n. 4, p. 257-266, 2015. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ejbt.2015.04.002>

Li C, Weng Q, Chen J-B, Li M, Zhou C, Chen S, Zhou W, Guo D, Lu C, Chen J-C. Genetic parameters for growth and wood mechanical properties in *Eucalyptus cloeziana* F. Muell. **New Forests**, v. 48, n. 1, p. 33-49, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s11056-016-9554-4>

Malosetti M, Ribaut J-M, Van Eeuwijk FA. The statistical analysis of multi-environment data: modeling genotype-by-environment interaction and its genetic basis. **Frontiers in physiology**, v. 4, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s11295-016-1081-0>

Massaro RAM, Bonine CAV, Scarpinati EA, Paula RC. Viabilidade de aplicação da seleção precoce em testes clonais de *Eucalyptus* spp. **Ciência Florestal**, v. 20, n. 4, 2010. Disponível em: < <http://hdl.handle.net/1807/45101> >.

Mckenzie SM, Slater G, Kim S-T, Pisaric MF, Arain MA. Influence of seasonal temperature on tree-ring $\delta^{13}\text{C}$ in different-aged temperate pine forests. **Forest Ecology and Management**, v. 419, p. 197-205, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2018.03.042>

Misztal I, Tsuruta S, Strabel T, Auvray B, Druet T, Lee D. BLUPF90 and related programs (BGF90). In: **Proceedings of the 7th world congress on genetics applied to livestock production**, 2002, p. doi: <http://dx.doi.org/10.1101/116301>

Nuvunga J, Oliveira L, Pamplona A, Silva C, Lima R, Balestre M. Factor analysis using mixed models of multi-environment trials with different levels of unbalancing. **Genet. Mol. Res**, v. 14, p. 14262-14278, 2015. doi: <http://dx.doi.org/10.4238/2015.November.13.10>

Okeke UG, Akdemir D, Rabbi I, Kulakow P, Jannink J-L. Accuracies of univariate and multivariate genomic prediction models in African Cassava. **Genetics Selection Evolution**, v. 49, n. 88, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1186/s12711-017-0361-y>

Otto MSG, Vergani AR, Gonçalves AN, Silva SR, Vrechi A, Stape JL. Impact of water supply on stomatal conductance, light use efficiency and growth of tropical *Eucalyptus* plantation in Brazil. **Revista Ecologia e Nutrição Florestal-ENFLO**, v. 4, n. 3, p. 87-93, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.5902/2316980X24327>

Peixoto LS, Nunes JaR, Furtado DF. Factor analysis applied to the G+ GE matrix via REML/BLUP for multi-environment data. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 16, n. 1, p. 1-6, 2016. doi: <http://dx.doi.org/10.1590/1984-70332016v16n1a1>

Piepho H-P. Empirical best linear unbiased prediction in cultivar trials using factor-analytic variance-covariance structures. **TAG Theoretical and Applied Genetics**, v. 97, n. 1, p. 195-201, 1998. doi: <http://doi.org/10.1007/s001220050885>

Pinto DS, Resende RT, Mesquita A, Rosado AM, Cruz CD. Early selection in tests for growth traits of Eucalyptus urophylla clones test. **Scientia Forestalis**, v. 42, n. 102, p. 251-257, 2014.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**, 2016. Disponível em: < <https://www.R-project.org/> >.

Resende MDV, Thompson R. Factor analytic multiplicative mixed models in the analysis of multiple experiments. **Rev. Mat. Estat**, v. 22, n. 2, p. 31-52, 2004.

Slot M, Winter K. The effects of rising temperature on the ecophysiology of tropical forest trees. In. **Tropical Tree Physiology**. Springer, 2016. p. 385-412.

Slot M, Wright SJ, Kitajima K. Foliar respiration and its temperature sensitivity in trees and lianas: in situ measurements in the upper canopy of a tropical forest. **Tree Physiology**, v. 33, n. 5, p. 505-515, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/treephys/tpt026>

Smith A, Cullis B, Thompson R. Analyzing variety by environment data using multiplicative mixed models and adjustments for spatial field trend. **Biometrics**, v. 57, n. 4, p. 1138-1147, 2001. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.0006-341X.2001.01138.x>

Sun H, Diao S, Liu R, Forrester D, Soares A, Saito D, Dong R, Jiang J. Relationship between size inequality and stand productivity is modified by self-thinning, age, site and planting density in Sassafras tzumu plantations in central China. **Forest Ecology and Management**, v. 422, p. 199-206, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2009.05.037>

Tassinari R, Vilela MD, Fonseca F, Ferreira C, Keiko E, Bonfim O, Junior S. Regional heritability mapping and genome-wide association identify loci for complex growth, wood and disease resistance traits in Eucalyptus. **new phytologist**, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/nph.14266>

Thornthwaite CW, Mather JR. **The water balance**. Publications in Climatology. Centerton, NJ (EUA): Drexel Institute of Technology, 1955. 104 p.

Van Eeuwijk FA, Bustos-Korts DV, Malosetti M. What Should Students in Plant Breeding Know About the Statistical Aspects of Genotype× Environment Interactions? **Crop Science**, v. 56, n. 5, p. 2119-2140, 2016. doi: <http://dx.doi.org/10.2135/cropsci2015.06.0375>

Vlam M, Baker PJ, Bunyavejchewin S, Zuidema PA. Temperature and rainfall strongly drive temporal growth variation in Asian tropical forest trees. **Oecologia**, v. 174, n. 4, p. 1449-1461, 2014. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-013-2846-x>

Wu J, Guan K, Hayek M, Restrepo-Coupe N, Wiedemann KT, Xu X, Wehr R, Christoffersen BO, Miao G, Silva R. Partitioning controls on Amazon forest photosynthesis between environmental and biotic factors at hourly to interannual timescales. **Global change biology**, v. 23, n. 3, p. 1240-1257, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/gcb.13509>

Xavier A, Hall B, Hearst AA, Cherkauer KA, Rainey KM. Genetic Architecture of Phenomic-Enabled Canopy Coverage in Glycine max. **Genetics**, v. 206, n. 2, p. 1081-1089, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1534/genetics.116.198713>

Yan W, Hunt L, Sheng Q, Szlavnic Z. Cultivar evaluation and mega-environment investigation based on the GGE biplot. **Crop Science**, v. 40, n. 3, p. 597-605, 2000. doi: <http://dx.doi.org/10.2135/cropsci2000.403597x>

Zhang W, Hu J, Yang Y, Lin Y. One compound approach combining factor-analytic model with AMMI and GGE biplot to improve multi-environment trials analysis. **Journal of Forestry Research**, p. 1-8. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s11676-018-0846-8>

CAPÍTULO 3 - Constructos fisiológicos para clones de *Eucalyptus* submetidos a diferentes regimes hídricos em casa de vegetação e relação com o desempenho dos genótipos no campo

RESUMO - A deficiência hídrica é um dos principais responsáveis pela redução da produtividade florestal nos trópicos e, em resposta à mesma as árvores acionam mecanismos que lhe permitem lidar em maior ou menor grau com os efeitos danosos desse tipo de estresse. Diferenças na disponibilidade hídrica resultam em comportamentos distintos entre genótipos de *Eucalyptus* em condições controladas, assemelhando-se com as observações em campo. O projeto TECHS, busca por meio de conhecimentos adquiridos nas diversas áreas de estudo, caracterizações conclusivas do comportamento ecofisiológico dos principais materiais genéticos de *Eucalyptus* utilizados frente aos estresses bióticos e abióticos. O presente trabalho teve por objetivos analisar aspectos fisiológicos de nove clones do projeto TECHS por meio da Análise de Fatores Exploratória (AFE) e identificar constructos fisiológicos (variáveis latentes) com sentido biológico a fim de comparar o desempenho produtivo dos genótipos em diferentes ambientes no campo com dados de experimentos em vasos em casa de vegetação. Foram realizados dois experimentos (Exp1 e Exp2) na Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, da Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho” Câmpus de Jaboticabal (FCAV/UNESP). No Exp1 foi aplicada uma AFE para características biométricas e fisiológicas analisadas em nove genótipos de *Eucalyptus* cultivados sem (R1) e com restrição hídrica (R2). No Exp2 os mesmos genótipos foram submetidos à restrição hídrica progressiva e, posteriormente, avaliada a capacidade de sobrevivência. Foram obtidas seis constructos fisiológicos (variáveis latentes): Potencial de Produção de Biomassa (PP), Alocação de Carbono Sem Restrição Hídrica (ASRH) e Status Hídrico (SH) relacionadas com R1; Produção de Biomassa sob Restrição Hídrica (PRH), Alocação de Carbono Com Restrição Hídrica (ACRH) e Regulação Osmótica (RO) relacionadas a R2. Os clones demonstraram diferentes comportamentos relativos a esses constructos, o que permite inferir sobre as respostas fisiológicas frente à disponibilidade de água. Os clones avaliados demonstraram que são diferentes entre si, alguns em menor e outros em maior nível, expressando diferentes comportamentos para lidar com o déficit hídrico. Os resultados obtidos condizem parcialmente com as observações dos genótipos no campo, no entanto, permitiu traçar, com moderado nível de compreensão, algumas peculiaridades a respeito da variabilidade genética na fisiologia de genótipos de *Eucalyptus* oriundos de seleção em programas de melhoramento.

Palavras-chaves: Análise Multivariada; Déficit hídrico; Melhoramento Florestal;

CHAPTER 3 - Exploratory Factor Analysis in the identification of physiological constructs in *Eucalyptus* clones submitted to different greenhouse regimes and comparison with preliminary field results

ABSTRACT - Water deficiency is one of the main responsible for reducing forest productivity in the tropics and, in response to it, trees trigger mechanisms that allow it to cope more or less with the harmful effects of this type of stress. Differences in water availability result in distinct behaviors among *Eucalyptus* genotypes under controlled conditions, resembling field observations. The TECHS project seeks, through knowledge acquired in the different areas of study, conclusive characterization of the ecophysiological behavior of the main genetic materials of *Eucalyptus* used in relation to biotic and abiotic stresses. The objective of the present work was to analyze the physiological aspects of nine clones of the TECHS project through of the Exploratory Factor Analysis (EFA) and to identify physiological constructs (latent variables) with biological meaning in order to compare the productive performance of the genotypes in different environments in the field with experimental data in pots in a greenhouse. Two experiments (Exp1 and Exp2) were carried out at the Faculty of Agrarian and Veterinary Sciences, State University Paulista "Julio de Mesquita Filho" Campus of Jaboticabal (FCAV / UNESP). In Exp1 an EFA was applied for biometric and physiological characteristics analyzed in nine genotypes of *Eucalyptus* cultivated without (R1) and with water restriction (R2). In Exp2 the same genotypes were submitted to progressive water restriction and, subsequently, the survival capacity was evaluated. Six physiological constructs (latent variables) were obtained: Potential of Biomass Production (PP), Allocation of Carbon Without Water Restriction (ASRH) and Water Status (SH) related to R1; Production of Biomass under Water Restriction (PRH), Carbon Allocation with Water Restriction (ACRH) and Osmotic Regulation (RO) related to R2. The clones demonstrated different behaviors related to these constructs, which allows to infer about the physiological responses to the availability of water. The evaluated clones demonstrated that they are different from each other, some in smaller ones and others at a higher level, expressing different behaviors to deal with the water deficit. The results obtained partially correspond to the observations of the genotypes in the field, however, it allowed to draw, with moderate level of understanding, some peculiarities regarding the genetic variability in the physiology of *Eucalyptus* genotypes from selection in breeding programs.

Keywords: Multivariate Analysis, Forest Improvement, Water deficit

1. INTRODUÇÃO

Conforme previsões, assim como observado nos últimos anos, são esperadas que a intensidade e a duração dos períodos de seca aumentem em muitas regiões tropicais e subtropicais (Meir et al., 2015; Solomon et al., 2009). O déficit hídrico é uma preocupação constante dentro de qualquer sistema de produção agrícola, pois, a água é um fator ambiental limitante para que as culturas agronômicas e florestais atinjam seu máximo potencial produtivo.

O estresse hídrico, assim como o aumento da temperatura, é responsável pela redução do crescimento das árvores em florestas tropicais, no qual, evidencia-se diminuição no estoque de carbono nessas regiões (Feng et al., 2018) que, por sua vez, depende do balanço entre fotossíntese e respiração. Em resposta ao déficit hídrico, as árvores acionam mecanismos que lhe permitem lidar em maior ou menor grau com os efeitos danosos advindos desse tipo de estresse, tais como: redução no conteúdo relativo de água, diminuição do potencial hídrico, perda do turgor foliar, fechamento de estômatos, redução da expansão celular, redução da taxa crescimento, senescência foliar, mudança no tamanho e orientação das folhas, enrolamento das folhas, aumento do crescimento e profundidade radicular e redução da área foliar (Evans e Poorter, 2001; Farquhar et al., 1989; Flexas et al., 2006; Lawson e Blatt, 2014; Mendes et al., 2013; Santiago et al., 2018; Zhou et al., 2013). O ajustamento elástico e osmótico como resultado da alteração na concentração de açúcar, a ativação de mecanismos antioxidantes e o ajuste da condutividade hidráulica são outras adaptações consideradas importantes em árvores sujeitas ao estresse hídrico (Gleason et al., 2012; Hodecker et al., 2018; Kozlowski, 1992; Pratt e Jacobsen, 2017; Zhu et al., 2018).

Diferenças na disponibilidade hídrica refletem em comportamentos diferentes entre genótipos de *Eucalyptus* em condições de campo, onde plantas submetidas a maior quantidade de água são mais sensíveis ao aumento do déficit de pressão de vapor - DPV (Otto et al., 2016). Em avaliações precoces sob condições controladas de fornecimento de água, genótipos de eucalipto apresentaram comportamentos diferentes (Merchant et al., 2007; Silva, P. H. et al., 2016; Vellini et al., 2008), fato que atesta, além da influência do ambiente, que o desempenho dos genótipos de

eucalipto frente à restrição hídrica depende da constituição genética. Logo, a inserção de avaliações fisiológicas, com vista a encontrar relações com a produtividade dos genótipos frente à restrição hídrica, pode ser relevante nos programas de melhoramento com eucalipto; ou de outro modo, pode se tornar indispensável nas estratégias dos melhoristas, tendo em vista o alarmante cenário de mudanças climáticas que poderá afetar a adaptação dos genótipos nos plantios de eucalipto em todo o mundo (Booth, 2013).

Um fator importante que deve ser considerado é o efeito da interação G x A a que cada genótipo está sujeito (Malosetti et al., 2013), uma vez que as diferentes condições climáticas promovem alterações distintas nas respostas dos genótipos frente ao déficit hídrico. Isto vem acarretando em comportamento diferenciado de clones comerciais de *Eucalyptus* no território brasileiro (Binkley et al., 2017). Esses autores apresentaram os primeiros resultados do programa cooperativo sobre Tolerância de *Eucalyptus* Clonais aos Estresses Hídrico, Térmico e Biótico (TECHS). Este projeto foi elaborado em parceria com instituições de pesquisas e empresas florestais buscando por meio de conhecimentos adquiridos nas diversas áreas de estudo relacionados à fisiologia, hidrologia, nutrição, fitopatologia, entomologia, biotecnologia e melhoramento, as caracterizações conclusivas do comportamento ecofisiológico dos principais genótipos de *Eucalyptus* utilizados frente aos estresses bióticos e abióticos (Stape et al., 2014).

Foram selecionados 18 clones comerciais de *Eucalyptus* para serem estudados no âmbito do projeto TECHS, os quais foram analisados geneticamente via marcadores moleculares, com vistas a verificar o grau de parentesco e heterozigidade dos genótipos. Os resultados evidenciaram que os clones são distintos do ponto de vista genético, além de haver distinção em nível de espécies/híbridos e, por fim, houve coerência de maior heterozigidade nos materiais híbridos em comparação às espécies puras. Dentre as questões levantadas a respeito da produtividade dos futuros plantios de *Eucalyptus* a serem sanadas pelo projeto TECHS estão: i) que mecanismos ecofisiológicos têm os clones mais adaptados ao estresse hídrico? ii) identificados os mecanismos, é possível desenvolver protocolos ecofisiológicos capazes de classificar um grande número de indivíduos nos programas de melhoramento?

A Análise de Fatores Exploratória (AFE) é uma técnica descritiva multivariada, cujo objetivo é encontrar a estrutura subjacente em uma matriz de dados sob estudo e determinar o número e a natureza dos fatores (constructos ou variáveis latentes), que melhor representam um conjunto de variáveis observadas (Brown, 2014). Tais fatores serão de agora adiante referido como constructos. Um constructo retém quantidade suficiente de informações para explicar de maneira parcimoniosa a covariação existente entre um conjunto de variáveis mensuradas (Watkins, 2018). Ou seja, um constructo é uma variável não observável que influencia mais de uma medida observada e resulta da correlação entre elas (Brown, 2014). Ao utilizar a AFE, o pesquisador deve atentar-se para algumas decisões fundamentais, tais como, o tamanho da amostra analisada, o número de fatores a serem retidos, o método de extração dos dados e o método de rotação dos fatores, cada uma das quais afetam as soluções geradas (Gaskin e Happell, 2014).

Neste contexto, o presente trabalho teve por objetivos: i) verificar a eficiência da Análise de Fatores Exploratória na identificação de constructos fisiológicos (variáveis latentes) com sentido biológico no estudo sobre o efeito do déficit hídrico com genótipos de *Eucalyptus*; ii) identificar semelhanças e diferenças fisiológicas em nove clones do TECHS e atestar sobre os mecanismos para lidar com o déficit hídrico; iii) comparar os resultados obtidos em vasos em casa de vegetação com observações em campo, buscando relacionar as características fisiológicas dos genótipos e a produtividade dos mesmos nos diferentes ambientes

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Descrição do experimento

2.1.1. Caracterização física e climática do local – Experimento 1 (Exp1)

O Exp1 foi realizado em casa de vegetação pertencente ao Laboratório de Sementes e Melhoramento Florestal do Departamento de Produção Vegetal na Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, da Universidade Estadual Paulista “Julio

de Mesquita Filho” Câmpus de Jaboticabal (FCAV/UNESP). O local se situa no município de Jaboticabal – SP, cuja coordenada geográfica compreende 21°14'33"S de latitude e 48°17'55"O de longitude e 616 m de altitude. A implantação foi no início de fevereiro de 2017 e término ao final de maio do mesmo ano, totalizando 115 dias de experimento.

A casa de vegetação possui cobertura com filme de plástico transparente, revestida lateralmente com telas de sombreamento, pé-direito de 3,50 m e altura total de 5,0 m. A retenção de luz solar no interior da casa de vegetação em relação à parte externa é de aproximadamente 50%, conforme mensuração realizada com auxílio do sensor da câmara de luz do aparelho analisador de gases a infravermelho - IRGA (LCPro+ SYSTEM, ADC).

A temperatura no interior da estufa durante a condução do experimento variou com mínima de $19,5 \pm 2,0$ °C e máxima de $35,7 \pm 3,4$ °C. A umidade relativa teve variação com mínima de $31,8 \pm 14,3$ e máxima de $83,7 \pm 7,2$. Como resultado, a demanda atmosférica teve variação de déficit de pressão de vapor (DPV) diário de $0,4 \pm 0,2$ kPa a $4,1 \pm 1,4$ kPa, respectivamente nas horas de menor e maior demanda atmosférica do dia.

2.1.2. Preparação, implantação e condução

As plantas utilizadas consistiram de mudas de nove clones comerciais de eucalipto (Tabela 1) propagadas por mini estaquia provenientes da rede de pesquisas junto ao programa cooperativo sobre Tolerância de *Eucalyptus* Clonais aos Estresses Hídrico, Térmico e Biótico (TECHS) (Binkley et al., 2017). Foram utilizados vasos de plástico preenchidos com Latossolo Vermelho eutroférico típico, textura argilosa, A moderado, caulínítico-oxídico (LVef) (Andrioli e Centurion, 1999), proveniente de uma área da FCAV/UNESP. O solo foi previamente peneirado e adubado com base em resultados de análise da fertilidade de amostras enviadas para um laboratório especializado. A adubação foi feita com 0,0348 g de carbonato de magnésio, 0,1082 g de carbonato de cálcio e 1,25 g de superfosfato simples por dm^3 de solo, os quais foram misturados ao solo com auxílio de uma betoneira.

Para obtenção do volume de solo, inicialmente os vasos foram pesados (utilizando uma balança eletrônica digital) e padronizados com massa de 7 kg (equivalente a 6,35 dm³ de solo), prosseguindo-se com coleta de amostras aleatórias de modo a obter a densidade do solo.

Tabela 1 - Numeração, descrição dos clones, identificação de 9 genótipos de *Eucalyptus* e clima onde cada clone foi desenvolvido conforme classificação de Köppen descrita por Alvares et al., (2013)

Nº	CLONES	Genótipo	Clima da região de origem do clone
1	Q8	<i>E. grandis</i> x <i>sp</i>	Af
2	K2	<i>E. saligna</i>	Cfb
3	O6	<i>E. grandis</i>	Cfb
4	D4	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	Aw
5	C3	<i>E. grandis</i> x <i>E. camaldulensis</i>	As
6	P7	<i>E. urophylla</i> x <i>E. brassiana</i>	As
7	G7	<i>E. urophylla</i>	Cwa
8	A1	<i>E. urophylla</i> x <i>sp</i>	Cwa
9	B2	<i>E. urophylla</i> x <i>E. grandis</i>	Aw

Posteriormente, aferiu-se a umidade do solo com amostragem deformada pelo método gravimétrico (Reynolds, 1970). De posse da densidade e umidade médias de solo, obteve-se o volume de solo nos vasos derivados da seguinte expressão:

$$D_s = \frac{M_s}{V_t}$$

onde:

D_s = densidade do solo (kg .dm⁻³)

M_s = massa do solo seco (kg) = massa total – umidade do solo

V_t = volume total de solo seco (kg)

A irrigação foi realizada com base em percentuais da capacidade de campo/vaso (CC), considerada como a capacidade de retenção de água do solo nos vasos determinada em testes de laboratório. Para tal procedimento, foram retiradas amostras de solo dos vasos já preenchidos (500 g) e transferidos para um funil revestido por um filtro de papel e, posteriormente 500 mL de água foram adicionadas e filtradas numa proveta. Foram realizadas seis repetições e, a capacidade de retenção de água do solo foi medida por diferença entre o volume de água

adicionado e o filtrado, acrescido da umidade do solo aferida, como procedimento descrito acima. Logo após, as mudas foram transplantadas para os vasos e irrigadas com 100% da capacidade de campo para o “pegamento” das mesmas.

O experimento (Exp1) foi implantado em delineamento em blocos casualizados, com uma planta por parcela (vaso) e seis repetições arranjados em esquema de parcelas subdivididas com dois regimes de irrigação na parcela e nove genótipos de eucalipto (Tabela 1) na subparcela, totalizando 18 tratamentos. O regime 1 (R1), correspondeu a 60% da CC, que, segundo resultados de experimentos anteriormente realizados nas mesmas condições e locais, favorecem o desenvolvimento ótimo das plantas, evitam a perda de nutrientes por lixiviação e permite aeração para o sistema radicular, portanto, não limitando ou permitindo de maneira satisfatória a expressão do potencial produtivo dos genótipos (dados não apresentados). O regime 2 (R2), correspondente a 30% da CC, foi definido de modo a contrastar o R1 e tornar possível a verificação do efeito da restrição hídrica para o desenvolvimento das plantas, objeto de estudo do presente trabalho.

O início da aplicação dos regimes de irrigação ocorreu dez dias após o plantio das mudas, em que a evapotranspiração reduziu o volume de água nos vasos e permitiu o acerto dos R1 e R2, nas respectivas parcelas. Para garantir a manutenção dos regimes de irrigação, diariamente dois blocos eram pesados em balança eletrônica digital e, de acordo com suas médias calculava-se a irrigação necessária. Além disso, a cada sete dias todos os vasos eram pesados e tinham o acerto dos regimes de irrigação. Assim, a variação de água nos regimes de irrigação foi de, aproximadamente, 50-60% da CC para o R1 e de 20-30% no R2.

2.2. Avaliações biométricas

No início do Exp1 foram mensurados em todas as plantas o diâmetro do coleto (DIAM, mm), com o uso de um paquímetro digital e o número de folhas (NF). Aob final do experimento, foram analisadas novamente e os resultados foram expressos em termos de incremento absoluto entre as duas avaliações de cada característica. Além disso, ao final do Exp1, foi mensurada a área foliar das plantas (cm²), com um aparelho medidor de área foliar (Li-Cor 3100); massas secas de

folhas (MF, g), caules (MC, g) e raízes (MR, g); massa seca total (MT, g) por meio da soma de MF, MC e MR; as relações entre massas secas de folhas, caule e ramos e raízes, denominadas respectivamente como fração de massa de folhas (FF, %), fração de massa de caule e ramos (FC, %) e fração de massa de raízes (FR, %); e também foi determinada a razão raiz-parte aérea (RPA) das plantas. A área foliar específica (AE, $\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$) foi obtida da razão entre AF e MF. Para a obtenção das variáveis, ao final do Exp1, as plantas foram cortadas, separadas em folhas, caule e raízes, que, por sua vez, foram secas em estufa de secagem com circulação forçada de ar a 65°C , por aproximadamente 96 h, e, posteriormente, as partes foram pesadas separadamente em balança eletrônica de precisão.

2.3. Avaliações fisiológicas

Após 80 dias do início da aplicação dos regimes hídricos, foram realizadas três avaliações de potenciais hídricos antemanhã (Pa) e ao meio dia (Pd), por meio do método da câmara de pressão (Scholander et al., 1965), seguindo as orientações descritas por Turner (1981). Em cada avaliação foi utilizada uma folha por planta, do terço superior da copa, completamente expandida e saudável, num total de três repetições por tratamento.

Foram obtidos os valores dos potenciais hídricos no ponto de perda de turgor (Pt), pelo método da curva pressão-volume (Tyree e Hammel, 1972) com secagem em bancada e ajuste da curva segundo a rotina descrita por Schulte e Hinckley (1985), com auxílio da planilha eletrônica obtida de www.landflux.org/resources/PV_Curve_Fitting_5.6.xls. Simultaneamente a análise do Pt, foi avaliado o potencial osmótico em hidratação completa das folhas (Os) pelo método do osmômetro e congelamento-descongelamento de discos foliares (Callister et al., 2006; Kikuta e Ricther, 1992). As análises simultâneas de Pt e Os foram realizadas conforme procedimentos descritos por Bartlett et al. (2012a) e Arndt, Irawan e Sanders (2015).

Em período próximo às análises descritas acima, foram realizadas avaliações das taxas de assimilação líquida de CO_2 (A) e de condutância estomática (g_s) ao longo do dia, nos seguintes horários: 8-10 h, 11-12 h, 13-14 h e 15-16 h. Como

procedimento, foram amostradas folhas do terço superior das plantas, completamente expandidas e saudáveis, em quatro repetições por tratamento, nas quais foram analisadas, com um analisador de gases a infravermelho, portátil (LCPro+ SYSTEM, ADC) sob concentração de CO₂ ambiente ($400 \pm 10 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), PFD (densidade de fluxo de fótons fotossintéticos) de $1100 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e temperatura da folha mantida ambiente. As análises realizadas no horário 8-10 h foram consideradas como avaliações no pico fotossintético e, a *A* foi denominada taxa máxima de assimilação líquida de CO₂ (*A_{max}*), ao passo que *g_s* foi a condutância estomática no pico fotossintético (*g_{s,max}*).

As análises supracitadas foram realizadas utilizando-se uma única folha por planta, assim, visto que as plantas apresentam diferenças em relação à área foliar, tanto *A_{max}*, quanto *g_{s,max}* foram ponderadas pela característica AF. No momento das avaliações, em cada um dos horários a temperatura do ar e a umidade relativa, no interior da casa de vegetação, foram monitoradas com um termo higrômetro digital, de modo a calcular o déficit de pressão de vapor (DPV) máximo, mínimo e médio e traçar um gráfico com a variação do DPV ao longo das avaliações e confrontar com *A* e *g_s*.

Foram determinados os teores de açúcares solúveis totais (AST) pelo método da Antrona (Trevelyan e Harrison, 1952), por espectrofotometria a 630 nm, utilizando uma curva padrão de glicose ($100 \mu\text{g.mL}^{-1}$), com intervalo 0,1 a 1,0 mL. Para isso, ao final do Exp1 amostraram-se aleatoriamente folhas e raízes, que foram previamente lavadas e secas em estufa de secagem com circulação forçada de ar a 65 °C, por aproximadamente 96 h. O procedimento seguiu com a maceração das amostras em almofariz de porcelana com auxílio de um pistilo de mesmo material, em seguida, coletados e pesados 0,1 g de amostra e colocado em tubos de centrífuga de laboratório. Logo após, foram acrescentados 5 ml de etanol 80% aquecido e centrifugado por 10 min na rotação máxima, em seguida, coletou-se os sobrenadantes transferindo-os para tubos de ensaios realizando o procedimento em duplicata. O etanol foi evaporado numa chapa aquecedora, logo após foram adicionados 10 ml de água deionizada aos tubos e agitados no vortex.

Após a extração dos açúcares, dos tubos de ensaios foram pipetados 100 μl das amostras de folhas e 200 μl para raízes, transferidos para outros tubos, onde

foram acrescidos 1 ml de água deionizada e colocados em banho de gelo por cinco minutos. Após foram adicionados 3 ml de reativo de antrona, agitados no vortex, levados a banho Maria (90°C) por 10 min com posterior banho de gelo e realizado a leitura a 630 nm num espectrofotômetro. O teor de AST das folhas (ASF) e raízes (ASR) foi obtido por meio da curva padrão com solução padrão de açúcares.

Também ao fim do Exp1 foram avaliados os danos ao sistema de membranas (Da, %), ou perda da integridade do sistema de membranas, por meio da quantificação da condutividade elétrica da solução de embebição de discos foliares. Foram retirados quatro discos foliares de 1 cm de diâmetro, para cada um dos tratamentos com quatro repetições, os quais foram lavados superficialmente para eliminar possíveis impurezas e, posteriormente, colocados em 75 mL de água deionizada a 25 °C por 24 h, para determinação da condutividade elétrica (CE-24h) da solução. Posteriormente, a solução contendo os discos foliares foi fervida a 100°C, esfriada e avaliada a condutividade elétrica total da solução (CE-Total). O nível de danos ao sistema de membranas foi determinado pela relação entre os valores de CE-24h/CE-Total, expressa em porcentagem. Esse teste foi adaptado, com base no teste da integridade do sistema de membranas para determinação do vigor de sementes (Abdo e Paula, 2017; Vieira e Krzyzanowski, 1999).

Durante 15 dias consecutivos foram mensuradas as transpirações das plantas em todos os tratamentos. Para isso, os vasos foram vedados com plástico até a base do coleto das plantas, de modo que a água evaporada não fosse liberada para a atmosfera. A quantificação da transpiração foi realizada por pesagem dos vasos, ao meio dia e ao final da tarde, com o intuito de obter a transpiração no período da manhã (TM) e a transpiração no período da tarde (TT). Assim, a diferença entre os pesos dos vasos (somado o peso da água irrigada) no intervalo de uma pesagem à outra foi considerada a água liberada para a atmosfera por meio da transpiração das plantas. A evapotranspiração (Etc) de cada tratamento foi obtida como a soma das quantidades de água recebida diariamente.

2.4. Análise de sobrevivência

Paralelamente ao experimento supracitado (Exp1) foi realizado outro teste (Exp2) com o mesmo solo utilizado para o preenchimento dos vasos, portanto nas mesmas condições de preparo e adubação descrita no item 2.1. Neste experimento (Exp2), foram utilizados os mesmos genótipos (Tabela 1), com mudas de mesmo lote e procedências utilizadas no Exp1, as quais foram implantadas em vasos com capacidade de 20 dm³. O Exp2 foi realizado numa casa de vegetação similar à utilizada em Exp1, localizada no Horto Florestal da FCAV/UNESP – Câmpus de Jaboticabal, SP e implantado sob delineamento em blocos casualizados com uma planta por parcela (vaso) e 20 repetições. As plantas foram bem irrigadas com o mesmo volume de água em todos os vasos por 30 dias, cessando-se a irrigação a fim de observar a capacidade de sobrevivência dos clones à restrição hídrica progressiva (CS).

2.5. Análise de dados

Os dados coletados em Exp1 foram submetidos à análise diagnóstica de resíduos (Chatterjee e Hadi, 1986), com testes de homocedasticidade (Bartlett, 1937; Bartlett e Kendall, 1946; Brown e Forsythe, 1974; Levene, 1961), normalidade (Royston, 1995; Stephens, 1986) e verificação de presenças de valores discrepantes e/ou influentes. Na observância de violação de um dos pressupostos foram realizadas as pertinentes transformações (Box e Cox, 1964) e retirada de dados discrepantes.

Após análise diagnóstica (em Exp1) foi realizada uma análise de fatores por meio da obtenção da matriz de correlações entre as características analisadas. A matriz de correlações foi decomposta para a obtenção da matriz de carregamentos fatoriais pelo método dos resíduos minimizados (minres) (Harman e Jones, 1966) com restrição de modo a evitar a ocorrência dos casos “Heywood” (Harman e Fukuda, 1966). Para a determinação do número de fatores a serem retidos foram utilizados os métodos da análise paralela (AP) (Horn, 1965) e das médias mínimas parciais (MMP) (Velicer, 1976). Os fatores foram rotacionados por rotação oblíqua, que considera as correlações entre eles (Carroll, 1957). Por fim, para interpretação do relacionamento entre variáveis, clones e como eles se inter-relacionam, foram

criados gráficos biplots (Gabriel, 1971) com os constructos (variáveis latentes) nomeando os eixos de acordo com fundamento biológico que elas representam.

A avaliação da CS foi baseada no número médio de dias de sobrevivência das plantas após a interrupção da irrigação (NDS). Foram estimados os erros padrão da média, de modo que a sobreposição dos desvios sobre a média fosse considerada igualdade entre a CS. Todas as análises foram realizadas com o auxílio do *software* R (R Core Team, 2017).

3. RESULTADOS

Foram retidos três fatores (de agora adiante também denominados constructos fisiológicos) nas análises para ambos os regimes de irrigação (sem restrição - R1 e com restrição hídrica - R2), conforme os critérios da Análise Paralela (AP) e das Médias Mínimas Parciais (MMP) (Tabela 2). A porção de variância comum que os fatores retidos explicaram (Variância acumulada) foi de 87% e 83%, respectivamente para R1 e R2 (Tabela 2). Individualmente, a proporção de variância explicada pelos fatores 1, 2 e 3 foram respectivamente 43%, 28% e 16% para R1 e 39%, 26% e 18% em R2 (Tabela 2). As características potencial hídrico antemanhã (Pa), potencial hídrico em hidratação completa das folhas (Os) e potencial hídrico no ponto de perda de turgor (Pt), foram retiradas da análise de fatores no R1 por apresentarem baixa variância comum (comunalidade) compartilhada com as demais, repetindo-se a análise sem a presença dessas variáveis. De maneira similar, no R2, as características TT e A1 passaram pelos mesmos procedimentos e, além disso, o caráter MR apresentou altas cargas nos dois primeiros fatores, decidindo-se por excluí-la para melhorar a interpretação da análise (Hair et al., 2009).

No fator 1, em R1 ficaram retidas as características relacionadas à biomassa alocada pelas plantas (DM1, NF1, MF1, MC1, MR1 e MT1), a área foliar específica (AE1), e o nível de água evapotranspirada (Etc1) e transpirada (TM1 e TT1) (Tabela 2), por isso, foi nomeado como “Potencial de Produção de biomassa” (PP). Em R2 o resultado foi semelhante, porém, os açúcares solúveis totais nas folhas (ASF2) também compõe o fator 1 (Tabela 2). No entanto, no R2 as plantas foram

submetidas à restrição hídrica e, com isso o fator 1 em R2 foi nomeado “Produção de biomassa sob Restrição Hídrica” (PRH).

Tabela 2 –Carregamentos fatoriais estimados (rotacionados), comunalidades (c) e proporção da variância total e acumulada explicada pelos fatores retidos (também denominados neste trabalho de constructos fisiológicos) em análises de características biométricas e fisiológicas avaliadas em genótipos de Eucalyptus sem restrição (R1) e com restrição hídrica (R2).

R1	Fator1	Fator2	Fator3	c	R2	Fator1	Fator2	Fator3	c
Etc1	0,78	0,36	-0,15	0,86	Etc2	0,84	0,28	0,21	0,93
Pd1	0,33	0,22	0,77	0,80	Pa2	-0,09	-0,13	0,81	0,65
Dm1	0,85	0,08	0,21	0,78	Pd2	0,26	0,58	0,45	0,72
NF1	0,97	-0,11	0,13	0,91	Dm2	0,76	0,29	0,14	0,78
MF1	1,00	-0,12	0,18	0,98	NF2	0,97	-0,13	-0,16	0,93
MC1	0,95	0,06	-0,17	0,96	MF2	1,01	-0,12	-0,12	0,99
MR1	0,68	0,59	0,09	0,99	MC2	0,88	0,28	-0,20	0,94
MT1	0,98	0,05	0,04	0,98	MT2	1,00	0,00	-0,12	0,99
RPA1	0,00	0,98	0,00	0,97	RPA2	-0,06	0,92	0,12	0,86
FC1	0,12	0,24	-0,96	0,97	FC2	0,26	0,74	-0,29	0,71
FF1	-0,01	-0,97	0,28	0,96	FF2	-0,13	-0,97	0,04	0,99
FR1	-0,01	0,97	0,11	0,96	FR2	0,07	0,92	0,12	0,91
AF1	0,45	0,60	-0,13	0,67	AF2	0,43	0,26	-0,61	0,60
AE1	-0,96	0,27	-0,21	0,90	AE2	-0,94	0,13	-0,26	0,94
TM1	0,90	0,16	-0,21	0,95	TM2	0,87	0,23	0,05	0,88
TT1	0,75	-0,01	-0,34	0,71	gs2	-0,54	0,75	0,12	0,74
A1	-0,33	0,78	0,53	0,99	Da2	0,01	0,04	0,86	0,75
gs1	-0,53	0,58	0,30	0,63	Os2	0,00	0,51	0,69	0,81
Da1	0,23	0,08	0,79	0,69	Pt2	0,23	0,17	0,80	0,78
ASR1	-0,46	-0,71	0,18	0,87	ASR2	0,12	-0,64	0,50	0,59
ASF1	0,21	0,56	0,59	0,81	ASF2	0,86	-0,23	0,28	0,82
Proporção da variância	0,43	0,28	0,16		Proporção da variância	0,39	0,26	0,18	
Variância acumulada	0,43	0,71	0,87		Variância acumulada	0,39	0,64	0,83	

Etc = Evapotranspiração; Pa = potencial hídrico antemanhã; Pd = potencial hídrico ao meio dia; Dm = diâmetro do coleto; NF = número de folhas; MF = matéria seca de folhas; MC = matéria seca de caule e ramos; MR = matéria seca de raízes; MT = matéria seca total; RPA = razão raiz-parte aérea; FF = fração de matéria seca de folhas; FC = fração de matéria seca de caule e ramos; FR = fração de matéria seca de raízes; AF = área foliar; TM = transpiração no período da manhã; TT = transpiração no período da tarde; A = taxa máxima de assimilação líquida de CO₂; gs = condutância estomática no pico fotossintético; Da = dano ao sistema de membranas; OS = potencial osmótico no em hidratação completa; Pt = potencial hídrico no ponto de perda de turgor; ASR = açúcares solúveis totais nas raízes; ASF = açúcares solúveis totais nas folhas.

Obs: Os sufixos 1 e 2 localizados após as siglas das características da tabela se referem respectivamente aos regimes de irrigação R1 (bem irrigado) e R2 (com restrição hídrica).

Em R1, as características Razão Raiz-Parte Aérea (RPA), Fração de massa de Raiz (FR), Área Foliar (AF), taxa de assimilação líquida de CO₂ (A) e condutância estomática (g_s) tiveram cargas fatoriais altas e positivas no fator 2, ao passo que as características Fração de massa de Folhas (FF) e teor de Açúcares Solúveis nas Raízes (ASR) tiveram cargas negativas neste fator (Tabela 2).

O fator 2 está relacionado com a alocação de carbono, mais precisamente com a fração de biomassa direcionada abaixo ou acima do solo, assim, em R1 foi nomeado “Alocação de carbono Sem Restrição Hídrica” (ASRH). Em R2, o fator 2 apresentou o mesmo padrão de R1 e, além disso, está correlacionado com potencial hídrico ao meio dia (Pd2) mais negativo (houve inversão de sinal nos valores de entrada dos dados para análise) e com alocação de carbono em caule e ramos (Fração de massa de caule e ramos - FC2). Por isso, o fator 2 em R2 foi nomeado “Alocação de carbono Com Restrição Hídrica” (ACRH).

O fator 3, no R1, foi correlacionado com potencial hídrico ao meio dia (Pd1) mais negativo (houve inversão de sinal nos valores de entrada dos dados para análise, como comentário anterior), danos ao sistema de membranas (Da1) e teor de Açúcares Solúveis totais nas Folhas (ASF1), apresentado cargas positivas e, do mesmo modo, porém com cargas negativas, está relacionado com Fração de massa seca alocado no caule e ramos (FC1) (Tabela 2). Isso sugere uma relação com o “Status Hídrico” das plantas (SH), sendo esta sua nomeação. Para R2, por sua vez, no fator 3, possuem cargas altas positivas as características potencial hídrico antemanhã, dano de membranas de células foliares (Da2), potencial hídrico em hidratação completa das folhas (Os2) e potencial hídrico no ponto de perda de turgor (Pt2) ambos mais negativos (houve inversão de sinal nos valores de entrada dos dados para análise), enquanto o caráter Área foliar (AF2), possui carga mediana negativa (Tabela 2). Portanto em R2, o fator 3 além de estar relacionado com o status hídrico, dá indícios do status osmótico das plantas, sendo nomeado como “Regulação Osmótica” (RO) (Tabela 2). Em resumo, a Análise de Fatores Exploratória identificou seis constructos fisiológicos: 1. Potencial de Produção de biomassa (PP); 2. Produção de biomassa sob Restrição Hídrica (PRH); 3. Alocação de carbono Sem Restrição Hídrica (ASRH); 4. Alocação de carbono Com Restrição Hídrica (ACRH); 5. Status Hídrico (SH); 6. Regulação Osmótica (RO).

A resposta fisiológica dos clones quanto a A e g_s mensurados ao longo do dia (Figura 1a-d) foi mais diferenciada entre os genótipos em R1, onde demonstra maior amplitude e quedas menos acentuadas. Independentemente do regime de irrigação e do genótipo, tanto A como g_s decresceram à medida que houve aumento na demanda atmosférica (DPV; Figura 1e), porém, os clones A1 e P7 tiveram o pico de A quando se acentuava o aumento do DPV (Figura 1c). Com isso, os clones A1 e P7 possuem taxa máxima de assimilação líquida de CO_2 ($A_{\text{máx}}$) até o horário entre 10-11h, diferentemente dos demais cujo horário correspondente foi entre 9-10h. O DPV aumentou linearmente até o horário entre 13-14h, estabilizando-se e decrescendo entre 15-16h (Figura 1e). Neste ponto, de maneira geral, os clones amenizaram a queda ou aumentaram A e g_s em R1 (Figura 1 a, c) e, visivelmente em R2 o clone D4 aumentou A com o decréscimo de DPV (Figura 1d).

Os clones O6 e B2 são os que demonstraram maior Potencial de Produção de biomassa (PP), mantendo-se superior aos demais quando submetidos ao déficit hídrico (maior PRH) (Figuras 2 e 3). Contrariamente, o clone P7 foi o que teve menores PP e PRH (Figuras 2 e 3), seguidos por Q8 e A1, enquanto os clones D4, G7, K2 e C3 apresentaram desempenhos intermediários. Em relação à alocação de carbono sem (ASRH) e com restrição hídrica (ACRH), os clones mostraram ter estratégias diferentes quanto ao investimento do carbono assimilado acima ou abaixo do solo. Assim, sem restrição hídrica (ASRH), os clones G7, Q8 e A1 investiram mais carbono para raízes em relação aos demais clones, apresentando redução na alocação para folhas, estratégia inversa à adotada por P7, K2, D4 e O6 (Figuras 2 e 4).

Os clones mais relacionados com investimento em raízes para ASRH apresentaram maior A e g_s no período de máxima atividade fotossintética (8-10h – Figura 1c), enquanto aqueles que investiram mais em folhas acumularam Açúcares Solúveis nas Raízes (ASR; Figuras 2 e 4). Os clones C3 e B2 tiveram baixa relação com ASRH, respectivamente com maior e menor grau. No regime com limitação hídrica (R2), os clones que investiram mais carbono em raízes, também o fizeram para ramos, apresentando redução no potencial hídrico (Pd2) em período quente do dia e após horário de máxima atividade fotossintética, sendo esta a configuração do constructo ACRH. Quando submetidos à restrição hídrica, para os clones P7, O6,

D4, Q8 e A1 os direcionamentos para a alocação de carbono (ACRH) foram semelhantes à ASRH, no mesmo tempo em que B2 direcionou maior investimento em raízes, caule e ramos (Figura 2b).

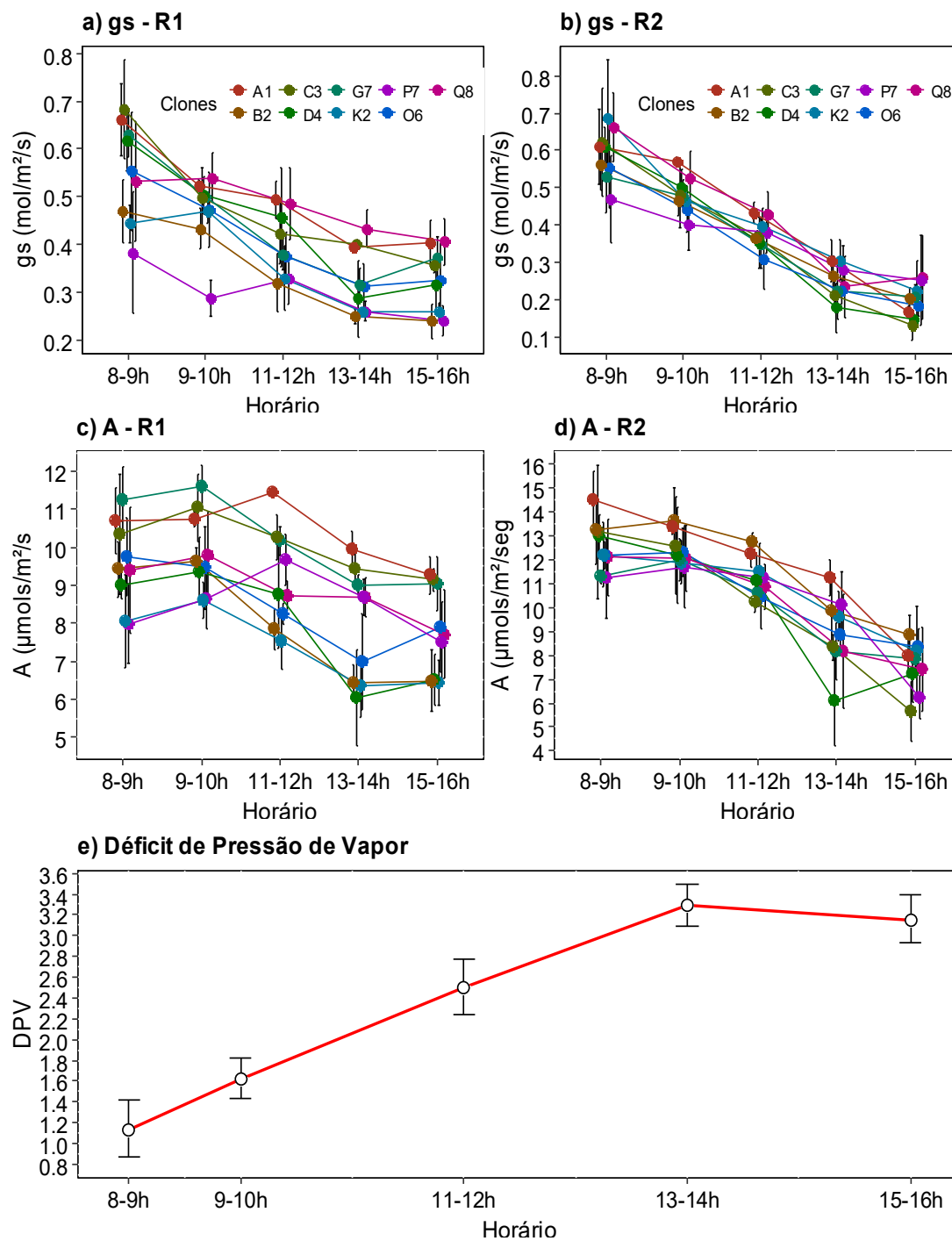


Figura 1 – Condutância estomática (gs ; a e b) e taxa de assimilação líquida de CO_2 (A ; c e d) ao longo do dia (em função do horário de avaliação) em clones de *Eucalyptus* bem irrigados (R1) e submetidos à restrição hídrica (R2), com os défcits de

pressão de vapor (DPV; e) médio (círculos marcadores entre as barras), mínimo (limite inferior da barra) e máximo (limite superior da barra) correspondente aos horários de avaliação.

Os clones G7 e K2 não tiveram relação com a estratégia de alocação de carbono acima ou abaixo do solo quando submetidos à restrição hídrica (próximos à origem do gráfico para o constructo ACRH – eixo y), diferentemente ao ocorrido sem restrição (ASRH) e, C3 exprimiou baixa relação tanto com alocação de carbono tanto sem (ASRH) como com (ACRH) restrição hídrica (Figuras 2 e 4).

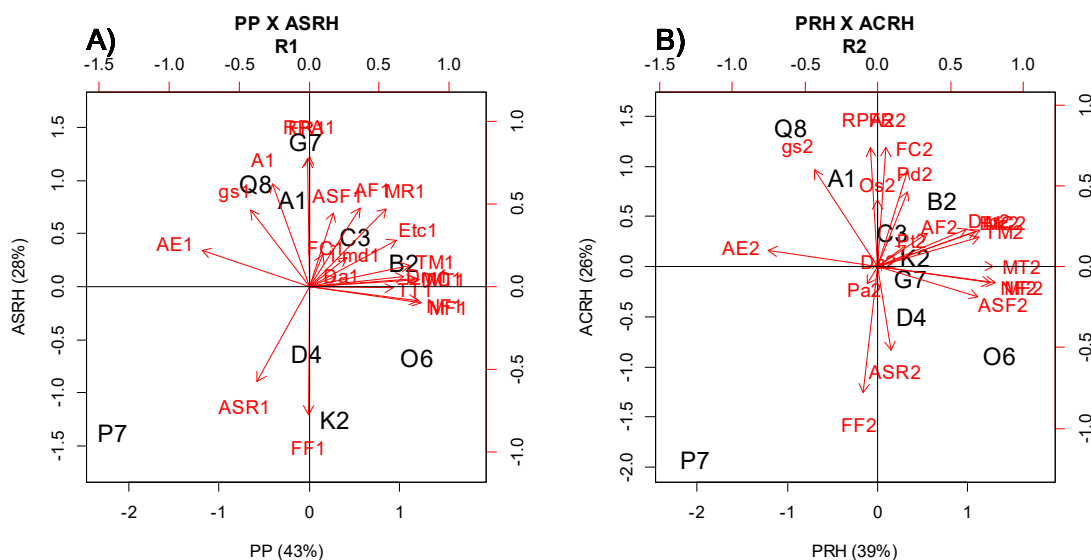


Figura 2 – Biplots de constructos fisiológicos (Fator1 – eixo x vs Fator2 – eixo y) obtidos na análise de fatores exploratória (AFE) com características biométricas e fisiológicas mensuradas em clones de Eucalyptus submetidos a regimes de irrigação sem restrição (R1; A) e com restrição hídrica (R2; B). Valores entre parênteses representam o percentual de variância explicada pelo constructo. As siglas identificadas com o par letra-número em preto são os clones e as siglas em vermelho são as características avaliadas (os números 1 e 2 na sequencia das siglas em vermelho são respectivamente a identificação dos regimes sem restrição (R1) e com restrição hídrica (R2)).

PP = Potencial de Produção de biomassa; ASRH = Alocação de carbono Sem Restrição Hídrica; PRH = Produção de biomassa sob restrição hídrica; ACRH = Alocação de carbono Com Restrição Hídrica.

Os clones G7 e C3, na observância do constructo fisiológico Status Hídrico (SH; fator 3 no R1), denotam menor estado de hidratação do tecido vegetal quando bem irrigadas, em contrapartida, Q8 destoa-se como o mais hidratado (Figuras 3 e

4). Os clones A1 e P7, e, O6, D4 e K2, foram mais e menos hidratados, respectivamente, porém em menor magnitude, enquanto B2 parece estar em estado intermediário quanto à hidratação (Figuras 3 e 4). K2, C3 e A1, nesta ordem, foram os clones mais relacionados com a regulação osmótica apresentando acúmulo de solutos nas folhas quando submetidos à restrição hídrica (valores positivos para RO), enquanto B2, Q8, O6 e P7 foram os que demonstraram baixas quantidades de solutos (valores negativos para RO) e, por fim, G7 e D4 não possuíram relação com este constructo (valores próximos de zero para RO) (Figuras 3 e 4).

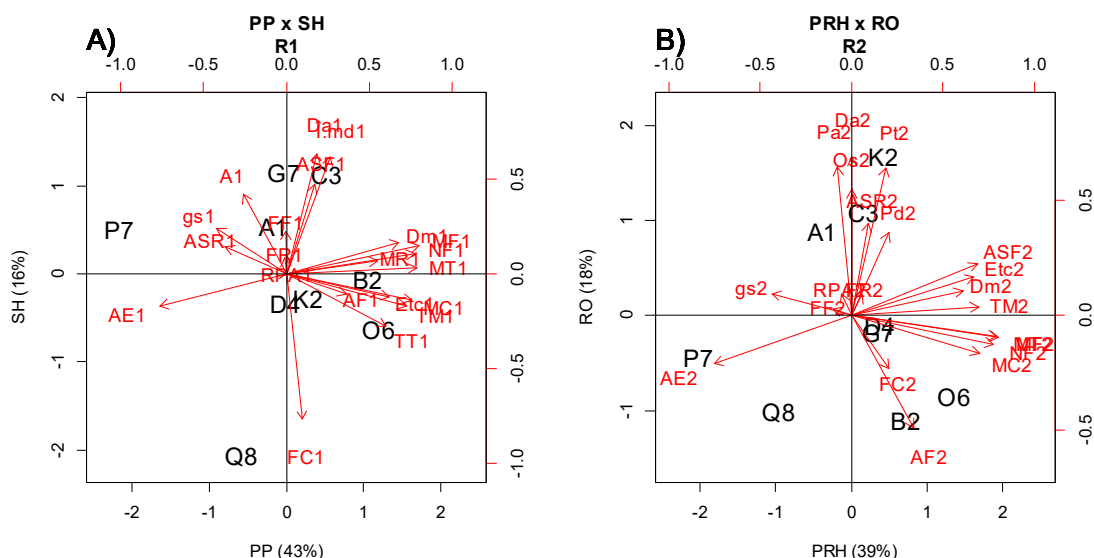


Figura 3 – Biplots de constructos fisiológicos (Fator1 – eixo x vs Fator3 – eixo y) obtidos na análise de fatores exploratória (AFE) com características biométricas e fisiológicas mensuradas em clones de *Eucalyptus* submetidos a regimes de irrigação sem restrição (R1; A) e com restrição hídrica (R2; B). Valores entre parênteses representam o percentual de variância explicada pelo constructo. As siglas identificadas com o par letra-número em preto são os clones e as siglas em vermelho são as características avaliadas (os números 1 e 2 na sequência das siglas em vermelho são respectivamente a identificação dos regimes bem irrigados (R1) e com restrição hídrica (R2)).

PP = Potencial de Produção de biomassa; SH = Status Hídrico; PRH = Produção de biomassa sob restrição hídrica; RO = Regulação Osmótica.

Na avaliação da capacidade de sobrevivência dos clones após suspensão total da irrigação (Exp2), o clone P7 foi o que sobreviveu por mais tempo (em média 25 dias), seguido por K2 (em média 21 dias) (Tabela 3). B2 e A1 foram os clones que sobreviveram menos tempo após a suspensão da irrigação e os demais clones

(G7, O6, D4 e C3) tiveram sobrevivência intermediária, em média de 20 dias (Tabela 3).

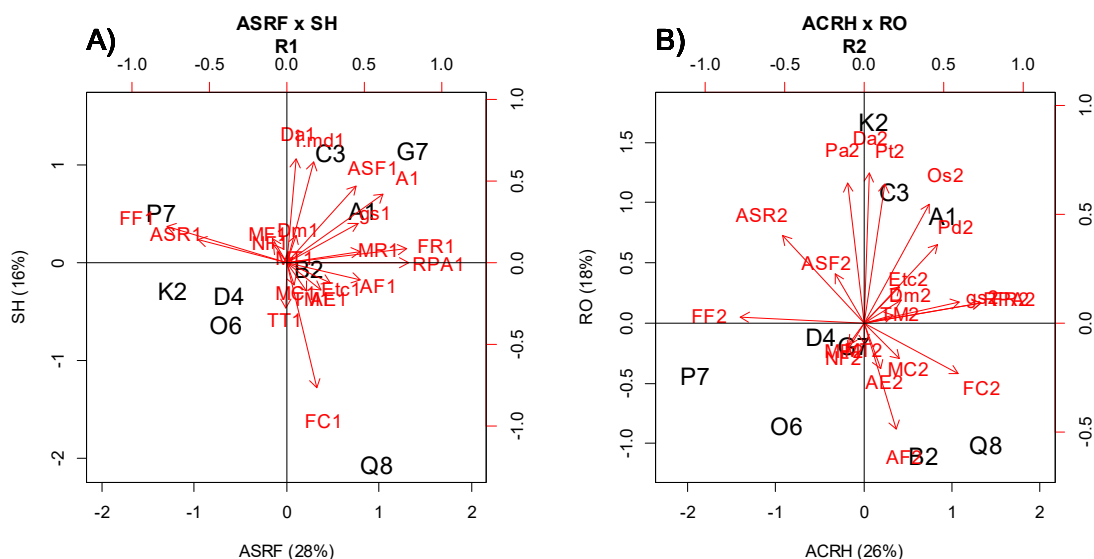


Figura 4 – Biplots de constructos fisiológicos (Fator2 – eixo x vs Fator3 – eixo y) obtidos na análise de fatores exploratória (AFE) com características biométricas e fisiológicas mensuradas em clones de *Eucalyptus* submetidos a regimes sem restrição (R1; A) e com restrição hídrica (R2; B). Valores entre parêntese representam o percentual de variância explicada pelo constructo. As siglas identificadas com o par letra-número em preto são os clones e as siglas em vermelho são as características avaliadas (os números 1 e 2 na sequência das siglas em vermelho são respectivamente a identificação dos regimes bem irrigados (R1) e com restrição hídrica (R2)).

ASRH = Alocação de carbono Sem Restrição Hídrica; SH = Status Hídrico; ACRH = Alocação de carbono Com Restrição Hídrica; RO = Regulação Osmótica.

Tabela 3 – Número de dias de sobrevivência das plantas após interrupção da irrigação (NDS), e a capacidade de sobrevivência de clones de *Eucalyptus* à restrição hídrica (CS), onde letras iguais representam sobreposição dos erros padrões em torno das médias.

Clone	NDS	CS
P7	25	a
K2	21	b
G7	20	c
O6	20	c
D4	20	c
C3	20	c
Q8	19	d
A1	18	e
B2	18	e

4. DISCUSSÃO

As características biométricas e fisiológicas avaliadas no presente estudo, no contexto da análise multivariada, permitiram a obtenção de constructos fisiológicos relacionados às estratégias manifestadas pelas plantas frente à disponibilidade hídrica, no qual se diferenciam geneticamente. Os constructos obtidos na AFE tanto para R1 quanto para R2, explicam alta proporção da variância total dos dados. O primeiro fator obtido na AFE retém a maior proporção da variância (Hair et al., 2009) e concentrou as características relacionadas à produção de biomassa pelas plantas tanto com, quanto sem restrição hídrica (Tabela 2). O constructo PP foi tido como base para percepção do potencial dos clones na produção de biomassa com disponibilidade hídrica, separando os mais produtivos (O6 e B2) dos que apresentaram produtividades intermediárias (C3, K2, D4 e G7) e menores produtividades (P7, Q8 e A1) (Figuras 1 e 2). Sob restrição hídrica, os clones tiveram desempenhos semelhantes, à quando sem restrição, quanto à produção de biomassa (constructo PRH). No entanto, o acúmulo de açúcares solúveis nas folhas parece ter importância preponderante para manutenção deste padrão. De fato, o carbono assimilado pelas plantas por meio da fotossíntese, dentre outras funções, pode ser alocado para crescimento, manutenção do metabolismo, proteção e turgor celular, assim como pode ser reservado para usos posteriores como carboidratos não estruturais, tendo, como formas principais, moléculas de amido, sacarose, glicose e frutose (Chapin III et al., 1990; Kozlowski, 1992; O'Brien et al., 2014). Os clones expressaram uma relação inversa quanto à alocação de carbono acima e abaixo do solo, isto é, quando produziram maior quantidade de biomassa na parte aérea, apresentaram menor produção de raízes e vice-versa. Os clones que alocaram mais carbono nas raízes tiveram relação com maior A e g_s no horário de máxima atividade fotossintética ($A_{máx}$, e $g_{smáx}$; Figura 1 a-d). Isto pode ser devido ao maior investimento em tecido xilemático, podendo aprimorar a capacidade das plantas na manutenção da condutividade hidráulica (Bourne et al., 2017). Condutividade hidráulica e capacidade fotossintética das folhas são características positivamente correlacionadas (A_{max} e g_s), uma vez que, a taxa máxima de fotossíntese é restringida pelo fornecimento vascular de água, isto é, pelo papel

central do xilema em suprir água para as folhas, que, por sua vez, perdem água pelos estômatos na medida em que assimilam CO₂ (Brodribb e Feild, 2000; Pratt e Jacobsen, 2017; Santiago et al., 2004).

Neste sentido, em relação ao constructo ACRH, os clones que priorizaram a alocação para raízes (A1, Q8 e B2), também expressaram maior fração de biomassa no caule e ramos (FC), o que amplia o aparato xilemático das plantas (Gleason et al., 2012), permitindo maior desempenho em assimilação de carbono nas horas mais favoráveis (período da manhã) e, como observado, reduz o potencial hídrico ao meio dia (Pd; Figuras 2 e 4). Isto pode estar relacionado com a eficiência hidráulica no xilema, em que a água 'perdida' durante a transpiração pode ser pronta e rapidamente repostada, minimizando o déficit hídrico foliar, mantendo a turgescência das células com a concomitante manutenção da abertura estomática e difusão de CO₂ para o interior dos cloroplastos (Pratt e Jacobsen, 2017). Sendo assim, o clone Q8 é o que apresenta maior eficiência hidráulica no xilema, pois é o mais hidratado (maior SH; Figura 3A) e com maior *gs* ao longo do dia (Figura 1a) quando bem irrigado. Com efeito, espécies crescendo em ambientes com alta disponibilidade hídrica e alto DPV, evitam alta tensão no xilema (queda de potencial hídrico), isto é, interrupção do fluxo hídrico, numa dada taxa de transpiração, reduzindo os riscos prejudiciais da cavitação (Gleason et al., 2013; Pita et al., 2003). Na sequência, A1 e B2 são os outros clones com eficiência hidráulica no xilema. O clone B2, apesar de aparente menor eficiência hidráulica (menor ACRH; Figura 2B) em relação a A1, e principalmente Q8, foi o mais eficiente na produção de biomassa (tanto sem (PP) quanto com (PRH) restrição hídrica), com baixa condutância estomática ao longo do dia (Figura 1a-b), o que indica maior Eficiência no Uso da Água (EUA) dentre eles (Farquhar et al., 1989; Lawson e Blatt, 2014; Strobl et al., 2017).

Por outro lado, os clones retidos no eixo negativo do constructo ACRH (P7, O6 e em menor magnitude D4; Figura 2B), investem menos carbono em raízes e mais em folhas. Esses clones parecem estar relacionados com segurança hidráulica, estratégia que permite as plantas manterem o metabolismo ativo e sobreviverem em ambientes de baixa disponibilidade hídrica (alta tensão no xilema), podendo lidar com algumas bolhas de gás dentro dos condutos xilemáticos numa dada tensão, isto é, suportar em maior nível o efeito do embolismo (Brodribb e Feild, 2000; Garzón et

al., 2018; Gleason et al., 2012; Gleason et al., 2016). Neste sentido, P7 seria o clone com maior segurança hidráulica (Figura 2B), fato que pode explicar a maior capacidade de sobrevivência (CS) dentre os clones avaliados (Tabela 3). P7 também foi o genótipo com maior Área foliar Específica (AE; Figuras 2 e 3), o que pode estar relacionado com a formação de tecido paliçádico menos espesso, com reflexo na redução do número de cloroplastos e na quantidade de enzimas fotossintetizantes, o que minimiza a capacidade fotossintética por unidade de área foliar (Evans e Poorter, 2001). De fato, P7 tem menor *gsmáx* em ambos os regimes de irrigação (Figura 1a-b), assim como está entre os clones que apresentaram menor *Amáx* (Figura 1c-d), o que resultou na menor produção de biomassa dentre os clones avaliados (PP e PRH; Figura 2). O clone O6, assemelhando-se a P7 está relacionado com a segurança hidráulica (apesar de menor proporção) e também possui baixa *gs* ao longo do dia (Figura 1a-b), no entanto, apresentou alta produção de biomassa. Essas observações indicam que, assim como B2, O6 aparenta alta EUA. Os genótipos G7 e K2 foram contrastantes quanto à alocação de carbono quando houve maior disponibilidade hídrica (ASRH; Figura 2A), no entanto apresentaram semelhança sob restrição (ACRH; Figura 2B), o que demonstra maior plasticidade para estes clones neste quesito.

O acúmulo de açúcares solúveis nas raízes demonstrou estar relacionado com a hipótese de segurança hidráulica. De fato, experimento com espécies arbóreas em casa de vegetação demonstrou que as espécies mais tolerantes à seca aumentaram a concentração de açúcares solúveis no caule e raiz, paralelamente ao decréscimo desses nas espécies não tolerantes (Maguire e Kobe, 2015). Os estoques de carboidratos realizados pelas plantas são inversamente relacionados com a tolerância à desidratação e, portanto, resistência à cavitação (Pratt e Jacobsen, 2017). Isto se deve ao fato das plantas converterem açúcares de cadeia complexa (amido e frutanos) em açúcares simples e, a fim de fornecer energia são transportadas das folhas para caules, estruturas reprodutivas e raízes (Hodecker et al., 2018; Ruan et al., 2010; Sevanto et al., 2014). Os clones que apresentaram maior eficiência hidráulica (Q8, A1 e B2), como comentário acima, também foram os que expressaram menor CS (Tabela 3), o que sugere que estes clones são os mais sensíveis à cavitação. A cavitação causa instabilidade no fluxo xilemático quando a

demanda hídrica ultrapassa o fornecimento de água e déficits tensionam o xilema além do ponto crítico de falha hidráulica e, com isso, causa a entrada de gases nos conduits funcionais durante a seca (Dixon e Joly, 1895; Pratt e Jacobsen, 2017). Os clones mais relacionados com alta eficiência hidráulica foram os que demonstraram menor relação com a hipótese de segurança, assim como a relação inversa mostrou-se verdadeira (Figuras 2B e 4B).

Esses resultados estão de acordo com o fato de que ainda não foram encontradas na natureza, em estudos realizados, espécies vegetais com ambas altas eficiência e segurança hidráulica no xilema (Gleason et al., 2016; Pratt e Jacobsen, 2017; Santiago et al., 2018). A principal explicação é que a eficiência é limitada pelo custo de obter segurança xilemática à cavitação. No entanto, foram encontradas muitas espécies com baixa segurança e baixa eficiência. Assim, poderia ser intuitivo que os clones próximo à origem em relação ao constructo ACRH (K2, G7, C3 e D4; Figura 2B) poderiam ter baixas eficiência e segurança hidráulica no xilema, o que explicaria a capacidade de sobrevivência (CS) intermediária (Tabela 3). No entanto, o clone K2 foi o segundo com maior CS, o que pode estar relacionado com o ajuste osmótico por aumentar a concentração de soluto na célula e manter o turgor celular (Hsiao et al., 1976; Munns, 1988; Turner, 2018). Com efeito, K2 foi o que demonstrou maior RO (Figuras 3B e 4B), relacionando-se com maior acúmulo de solutos na célula (maior dano de membranas - $\Delta\psi$ e potencial hídrico antemanhã - ψ_a mais negativo), com potencial hídrico no ponto de perda de turgor (ψ_t) e potencial osmótico hidratação completa das folhas (ψ_o) mais negativos, as quais são consideradas características indicadoras de tolerância à seca, portanto, relacionadas com a capacidade das plantas em tolerar condições de déficit hídrico (Bartlett et al., 2012b; Bartlett et al., 2014; Mart et al., 2016; Zhu et al., 2018). Em conformidade com isso, tem-se observado que espécies de *Eucalyptus* parecem acionar mecanismos de regulação osmótica como maneira de suportar a seca (Merchant et al., 2007; Zolfaghar et al., 2015). No entanto, o clone A1, apesar de estar relacionado com o constructo RO (Figuras 3B e 4B), teve baixa CS (Tabela 3), indicando que a hipótese de segurança hidráulica teve maior influência na sobrevivência das plantas do que RO.

Frequentemente o acúmulo de açúcares nos tecidos das plantas tem sido relacionado ao ajuste osmótico (Chaves et al., 2003; Hodecker et al., 2018; Nardini et al., 2011; O'Brien et al., 2014; Secchi e Zwieniecki, 2011; Sevanto et al., 2014; Turner, 2018). Entretanto, no presente estudo, tanto o acúmulo de Açúcares Solúveis nas Folhas (ASF) quanto nas raízes (ASR) não apresentaram relação com RO, o que provavelmente indica baixa contribuição com a osmolaridade, corroborando os resultados de Merchant et al. (2006), que observaram que os açúcares contribuíram com apenas 5-10% da osmolaridade total em espécies de *Eucalyptus*. Com isso, assim como o referido estudo, nossos resultados sugerem que o acúmulo de açúcares solúveis nas folhas e raízes observado é translocado no interior das plantas a fim de fornecer energia para reações metabólicas e lidar com o estresse abiótico, dado que, a habilidade de mobilizar açúcares pode influenciar a tolerância à seca (Chaves et al., 2003; Sala et al., 2010).

4.1. Implicações para o melhoramento e comparação com o desempenho no campo

Os genótipos avaliados demonstraram comportamentos diferentes, apresentando variações quanto aos constructos obtidos na análise de fatores exploratória. Assim, há desde clones que demonstraram maior relação com a hipótese de segurança hidráulica (P7, O6 e D4 em ordem decrescente quanto à magnitude da segurança) até aqueles que estão mais relacionados com a eficiência hidráulica (Q8, A1 e B2) e entre eles, genótipos que exprimiram maior eficiência no uso da água (B2 e O6), o que lhes permitiu maior capacidade de conversão do carbono assimilado em biomassa. Além disso, foram observados genótipos cuja estratégia de lidar com a seca está relacionada com o ajuste osmótico (K2 e C3), assim como genótipos que denotam maior plasticidade quanto à alocação e conversão de carbono em biomassa (K2 e G7). Estes genótipos são oriundos de seleção dentro de programas de melhoramento genético por diferentes empresas o que pode ser a causa dessa diversidade de comportamentos apresentada. Com isso, genes teriam sido selecionados de acordo com as estratégias adotadas em regiões alvo de implantação dos genótipos pelas empresas o que pode também

caracterizar uma forte interação G x A, onde o desempenho dos clones é regido pelas características locais, ou de outro modo, de acordo com os atributos ambientais (Malosetti et al., 2013).

As características mais diretamente relacionadas a aspectos fisiológicos das plantas demonstram ter um bom controle genético em eucalipto (Bourne et al., 2017; Hodecker et al., 2018; Kruse et al., 2018; Merchant et al., 2006; Pita et al., 2003; Silva et al., 2016; Yang et al., 2018). Esses estudos expõem a influencia das características fisiológicas relacionadas a relações hídricas (Bourne et al., 2017; Pita et al., 2003), fotossíntese (Silva et al., 2016; Yang et al., 2018) e acúmulo de carboidratos (Hodecker et al., 2018; Kruse et al., 2018) na variabilidade genética em eucalipto. Em comum acordo com esses estudos, o presente trabalho evidencia o potencial uso destas características num programa de melhoramento, a fim de obter genótipos mais tolerantes e adaptáveis às condições de déficit hídrico.

As diferentes respostas do eucalipto ao estresse por déficit hídrico além de variarem de acordo com a severidade e duração do estresse, variam com o material genético e estágio de desenvolvimento. No entanto, os achados na literatura, assim como os derivados do presente estudo, relatam resultados obtidos em fases jovens de desenvolvimento (mudas e/ou plantas jovens) e sob condições controladas, as quais dificultam a extrapolação dos resultados para condições de campo, onde o ritmo de desenvolvimento do estresse, as condições de luz, temperatura, competição por espaço e nutrientes são diferentes, assim como o período de escassez de água tende a ser mais prolongado com plantas mais velhas e estruturas morfofisiológicas diferentes (Hodecker et al., 2018; Poorter et al., 2016). Sendo assim, se tratando de uma análise exploratória, buscamos relacionar as interações G x A apresentadas no campo com possíveis processos fisiológicos identificados sob condições controladas, as quais, como descrito anteriormente, são passíveis de controle genético. Os clones analisados no presente estudo provêm do programa cooperativo sobre Tolerância de *Eucalyptus* Clonais aos Estresses Hídrico, Térmico e Biótico (TECHS), o qual se encontra brevemente descrito na introdução e detalhado em Binkley et al. (2017). Os autores expõem os resultados de quatro anos contendo os clones utilizados no presente trabalho ao longo de vários locais, resultando em diferentes condições ambientais. Com isso, para

comparação de nossos resultados com o desempenho no campo, a discussão a seguir será fundamentada nos resultados de Binkley et al. (2017). O ranking de produtividade média dos clones nos locais do TECHS se encontra na Figura 5.

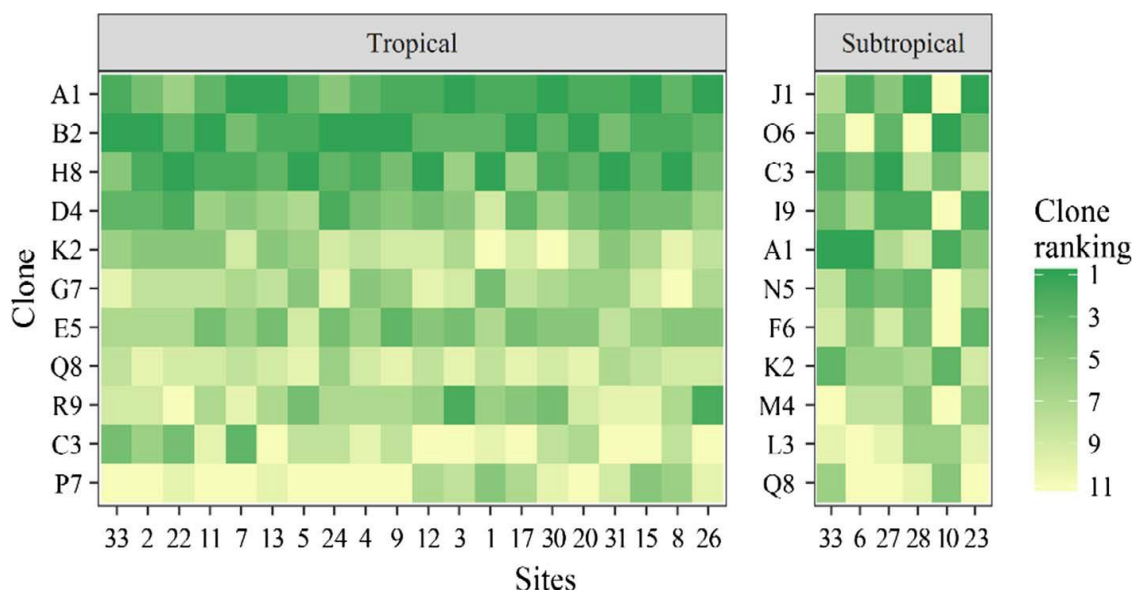


Figura 5 – Ranking de produtividade média ($\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{ano}^{-1}$) de 18 clones de *Eucalyptus* em 20 sítios de experimentação (Extraído de Binkley et al. (2017)). Os desempenhos dos clones estão em ordem decrescente do topo para baixo; A produtividade média dos locais ($\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{ano}^{-1}$) estão em ordem crescente da direita para a esquerda.

Os clones B2 e O6 foram os que apresentaram maior produção de biomassa, assim como exprimiram maior eficiência no uso da água em nosso trabalho. No campo, estes genótipos estão entre os clones do TECHS com maior produtividade média nos locais de clima tropical (o clone B2) e subtropical (o clone O6) (Figura 5). Isto pode ser devido às espécies arbóreas com rápida taxa de crescimento ter maior plasticidade, ajustando melhor sua morfologia para resistir às condições adversas (Maseda e Fernández, 2016). O clone O6, com capacidade de sobrevivência (CS) intermediária (Tabela 3), alto potencial de produção de biomassa sobre disponibilidade hídrica (Figura 2A) e, aparentemente, alta eficiência no uso da água, no campo parece corresponder a essas características quando avaliado em locais de clima subtropical com baixo déficit hídrico (Figura 5). O clone B2, no presente trabalho, demonstrou baixa CS (Tabela 3), relacionando-se com a alta eficiência

hidráulica, o que indicaria bom desempenho em climas mais úmidos e efeitos drásticos da cavitação com possível alta taxa de mortalidade em ambientes sujeitos à restrição hídrica (Bourne et al., 2017; Gleason et al., 2013). Compatível com esses indícios, Binkley et al. (2017) relatam que o clone B2 atingiu alta produtividade nos locais mais favoráveis e muito menor nos mais restritivos. No entanto, pouco se pode atestar sobre a capacidade de sobrevivência destes genótipos, uma vez que as avaliações no campo são em idades de meia rotação, podendo haver mudanças no desempenho dos clones até o corte das árvores. Além disso, não foram consideradas as parcelas com restrição hídrica nos resultados apresentados pelos pesquisadores, o que, se e quando considerado, poderão resultar nas mesmas observações do comentário anterior.

O clone P7, seguido por Q8, foram os genótipos com menor produção de biomassa com e sem restrição hídrica (Figura 2), condizente com os resultados no campo, onde apresentaram as menores produtividades médias nos locais de clima tropical (o clone P7) e subtropical (o clone Q8) (Figura 5). Q8 também foi avaliado nos locais tropicais estando entre os menos produtivos. O clone P7 foi o que demonstrou maior CS (Tabela 3) e, no campo apresentou alta sobrevivência em local com alta taxa de mortalidade (dados não apresentados), o que pode estar relacionado com a hipótese de segurança hidráulica apontada em nosso estudo. Por outro lado, Q8 expressou baixa CS (Tabela 3), mas, de maneira semelhante a B2, apresenta comportamento uniforme de desempenho no campo (Figura 5). Porém são válidos os mesmos comentários feitos para B2 em relação à sobrevivência dos clones. Contudo, o genótipo Q8, no clima subtropical (com baixo déficit hídrico) foi o menos produtivo, o que condiz com a baixa eficiência no uso da água observada em nosso estudo em casa de vegetação.

O genótipo C3 foi o terceiro de maior potencial de produção de biomassa (PP; Figura 2A) e, no campo, sob baixo déficit hídrico (locais subtropicais) esteve entre os mais produtivos (Figura 5). Quando submetido à restrição hídrica, na casa de vegetação, foi superado por outros clones (D4, G7 e K2; Figuras 2B e 3B) e, por fim, esteve entre os menos produtivos nos locais tropicais no campo (Figura 5). Este clone apresentou relação com a regulação osmótica (RO) e teve CS intermediária, contudo, de acordo com relatos de Binkley et al. (2017), a produtividade do clone C3

está relacionada com o padrão de distribuição da vespa da galha, demonstrando alta suscetibilidade à praga. Também foram observados sintomas da praga em algumas plantas em nosso trabalho, porém não foram computados os danos. Estas observações dificultam a avaliação de C3, assim como dificultam, também relacionar o mecanismo de regulação osmótica com o desempenho nos locais mais restritivos.

O clone K2 é o genótipo que aparenta maior regulação osmótica (Figuras 3B e 4B) além de exibir baixas eficiência e segurança hidráulica no xilema (conforme sugerido anteriormente aqui). Por sua vez, exibiu um nível intermediário quanto à produção de biomassa com e sem restrição hídrica na casa de vegetação (Figura 2), de maneira semelhante em relação ao ranking quanto à produtividade no campo na maioria dos locais de clima tropical (Figura 5). Porém, esta relação não foi observada nos locais com menor déficit hídrico (locais subtropicais), uma vez que nesses sítios ficou ranqueado como um dos menos produtivos. Segurança hidráulica e ajuste osmótico são mecanismos correlacionados (Zhu et al., 2018), o que torna contraditório os achados a respeito do genótipo K2 diante à restrição hídrica. Outra característica envolta ao clone K2 é a maior alocação de carbono nas folhas (FF; Figura 2A) quando submetido à boa disponibilidade de água, o que não ocorreu sob restrição hídrica (Figura 2B), de maneira semelhante ao observado para o clone G7. Este genótipo, por sua vez, teve desempenho semelhante ao clone K2 quanto à produção de biomassa e alocação de carbono, e também por estarem próximos, e de desempenho intermediário, no ranking de produtividade em locais tropicais (Figura 5). Entretanto, K2 foi melhor na maioria dos locais mais produtivos. K2 e G7 diferiram em nosso estudo apenas em relação à RO e, portanto, a divergência observada em K2 quanto à segurança vs RO pode estar relacionada com o fato de que há muitos genes envolvidos na expressão dos mecanismos das plantas em lidar com o estresse (Khan et al., 2015).

O clone D4, em nosso estudo, foi o que demonstrou maior plasticidade, demonstrando relação razoável com a hipótese de segurança hidráulica (eixo negativo de ACRH, conforme comentado anteriormente), também apresentou CS mediana e ficou sempre entre os intermediários quanto à produção de biomassa, independentemente do regime de irrigação (Figuras 2-4). Estas características podem estar relacionadas com o desempenho deste genótipo no campo, em que o

mesmo apresentou maior média de produtividade nos locais tropicais e o mais responsivo a temperaturas mais amenas e aumento da precipitação, conforme reportado por Binkley et al. (2017). Isto indica a presença de genes interessantes para serem utilizados em cruzamentos estratégicos num programa de melhoramento visando obter genótipos com maior plasticidade fenotípica.

Por fim, o clone A1 aponta a maior discrepância entre os resultados do presente estudo com as observações no campo. Este clone é tido pelas empresas como altamente adaptável aos ambientes de elevada temperatura e déficit hídrico, apresentando alta produtividade e rápido crescimento. Em nossos resultados ele se apresentou como o terceiro clone com menor produção de biomassa (em ambos os regimes hídricos), demonstrou relação com a RO, alta eficiência hidráulica e baixa relação com a hipótese de segurança hidráulica (Figuras 2-4), o que resultou em baixa capacidade de sobrevivência (Tabela 3). No entanto, foi o melhor no ranking quanto ao desempenho médio nos locais tropicais e intermediário nos subtropicais (Figura 5). Nossos resultados concordam parcialmente com os observados no campo. Contudo, pode auxiliar, com moderado nível de compreensão, a inferir sobre as peculiaridades da variabilidade genética para algumas características fisiológicas de genótipos que foram selecionados ao longo do tempo pelos programas de melhoramento de eucalipto no Brasil. A hipótese de segurança hidráulica apesar de se mostrar coerente com a CS, não se relacionou diretamente com a regulação osmótica, o que indica a necessidade de avaliação efetiva desta característica para o melhor entendimento desta relação. Além das variáveis incluídas em nosso estudo, outras características importantes (por exemplo, teor de amido (Maguire e Kobe, 2015), potencial hídrico e perda de condutividade hidráulica (Bourne et al., 2017; Pita et al., 2003), preenchimento do xilema para lidar com o embolismo (Klein, 2014; Klein et al., 2018), dinâmica dos carboidratos não estruturais em resposta ao déficit hídrico (Hodecker et al., 2018; Maguire e Kobe, 2015), níveis de espécies reativas de oxigênio (Barradas et al., 2018), entre outros) podem ser avaliadas na fase jovem em estudo acerca do déficit hídrico e, com isso, num processo de fenotipagem, ser utilizadas para relacionar com o desempenho dos genótipos no campo. Além disso, pode encorajar futuros estudos envolvendo abordagens com AFE ou outras técnicas multivariadas que possibilitem a inserção de variáveis

fisiológicas (como exemplo, as descritas acima) que permitem extrair informações relevantes em auxílio à pesquisa e também ao setor florestal.

5. CONCLUSÕES

A Análise de Fatores Exploratória demonstra ser eficiente na obtenção de constructos fisiológicos e com sentido biológico no estudo sobre o efeito do déficit hídrico com eucalipto e também identifica semelhanças e diferenças de caráter fisiológico entre clones. Neste sentido, os clones em estudo, demonstram que são diferentes entre si, alguns em menor e outros em maior nível, exprimindo diferentes comportamentos para lidar com o déficit hídrico. Os resultados obtidos condizem parcialmente com as observações dos genótipos em campo. No entanto, permitem traçar, com moderado nível de compreensão, algumas peculiaridades a respeito da variabilidade genética na fisiologia de genótipos de eucalipto oriundos de seleção em programas de melhoramento. De maneira geral, os constructos fisiológicos podem ser utilizados em ensaios preliminares num processo de fenotipagem. Sugerimos futuros estudos que envolvam abordagens multivariadas e que possibilitem a inserção de variáveis fisiológicas que permitem extrair informações relevantes em auxílio à pesquisa e ao setor florestal.

6. REFERÊNCIAS

Abdo MTVN, Paula RC. Electrical conductivity test for the determination of the physiological seed quality of *Croton floribundus* spreng-Euphorbiaceae. **INTERNATIONAL JOURNAL OF CURRENT RESEARCH**, v. 9, n. 07, p. 54414-54419, 2017.

Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JLD, Sparovek G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>

Andrioli I, Centurion J. Levantamento detalhado dos solos da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal. In: Congresso Brasileiro de Ciência do solo, 1999, p. 32.

Arndt SK, Irawan A, Sanders GJ. Apoplastic water fraction and rehydration techniques introduce significant errors in measurements of relative water content and osmotic potential in plant leaves. **Physiologia plantarum**, v. 155, n. 4, p. 355-368, 2015. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/ppl.12380>

Barradas C, Pinto G, Correia B, Castro B, Phillips A, Alves A. Drought× disease interaction in Eucalyptus globulus under Neofusicoccum eucalyptorum infection. **Plant Pathology**, v. 67, n. 1, p. 87-96, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/ppa.12703>

Bartlett MK, Scoffoni C, Ardy R, Zhang Y, Sun S, Cao K, Sack L. Rapid determination of comparative drought tolerance traits: using an osmometer to predict turgor loss point. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, n. 5, p. 880-888, 2012a. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00230.x>

Bartlett MK, Scoffoni C, Sack L. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. **Ecology Letters**, v. 15, n. 5, p. 393-405, 2012b. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01751.x>

Bartlett MK, Zhang Y, Kreidler N, Sun S, Ardy R, Cao K, Sack L. Global analysis of plasticity in turgor loss point, a key drought tolerance trait. **Ecology letters**, v. 17, n. 12, p. 1580-1590, 2014. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/ele.12374>

Bartlett MS. Properties of sufficiency and statistical tests. **Proc. R. Soc. Lond. A**, v. 160, n. 901, p. 268-282, 1937. doi: <http://dx.doi.org/10.1098/rspa.1937.0109>

Bartlett MS, Kendall D. The statistical analysis of variance-heterogeneity and the logarithmic transformation. **Supplement to the Journal of the Royal Statistical Society**, v. 8, n. 1, p. 128-138, 1946. Disponível em: <<https://www.jstor.org/stable/2983618>>. Acesso em: 23/07/2018.

Binkley D, Campoe OC, Alvares C, Carneiro RL, Cegatta Í, Stape JL. The interactions of climate, spacing and genetics on clonal Eucalyptus plantations across Brazil and Uruguay. **Forest Ecology and Management**, v. 405, p. 271-283, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.050>

Booth TH. Eucalypt plantations and climate change. **Forest Ecology and Management**, v. 301, p. 28-34, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2012.04.004>

Bourne AE, Creek D, Peters JM, Ellsworth DS, Choat B. Species climate range influences hydraulic and stomatal traits in Eucalyptus species. **Annals of botany**, v. 120, n. 1, p. 123-133, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcx020>

Box GE, Cox DR. An analysis of transformations. **Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)**, p. 211-252, 1964. Disponível em: <<https://www.jstor.org/stable/2984418>>. Acesso em: 23/07/2018.

Brodribb T, Feild T. Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. **Plant, Cell & Environment**, v. 23, n. 12, p. 1381-1388, 2000. doi: <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00647.x>

Brown MB, Forsythe AB. Robust tests for the equality of variances. **Journal of the American Statistical Association**, v. 69, n. 346, p. 364-367, 1974.

Brown TA. **Confirmatory factor analysis for applied research**. 2 ed. New York: Guilford Publications, 2014. p.

Callister AN, Arndt SK, Adams MA. Comparison of four methods for measuring osmotic potential of tree leaves. **Physiologia Plantarum**, v. 127, n. 3, p. 383-392, 2006. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00652.x>

Carroll JB. Biquartimin criterion for rotation to oblique simple structure in factor analysis. **Science**, 1957. doi: <http://dx.doi.org/10.1126/science.126.3283.1114>

Chapin lii FS, Schulze ED, Mooney HA. The ecology and economics of storage in plants. **Annual review of ecology and systematics**, v. 21, n. 1, p. 423-447, 1990. doi: <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.es.21.110190.002231>

Chatterjee S, Hadi AS. Influential observations, high leverage points, and outliers in linear regression. **Statistical Science**, p. 379-393, 1986. Disponível em: < <https://www.jstor.org/stable/2245477> >. Acesso em: 23/07/2018.

Chaves MM, Maroco JP, Pereira JS. Understanding plant responses to drought—from genes to the whole plant. **Functional plant biology**, v. 30, n. 3, p. 239-264, 2003. doi: <http://dx.doi.org/10.1071/FP02076>

Dixon HH, Joly J. On the ascent of sap. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B**, v. 186, p. 563-576, 1895. Disponível em: < <http://www.jstor.org/stable/91804> >. Acesso em: 18/07/2018.

Evans JR, Poorter H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. **Plant, Cell & Environment**, v. 24, n. 8, p. 755-767, 2001. doi: <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00724.x>

Farquhar GD, Ehleringer JR, Hubick KT. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. **Annual review of plant biology**, v. 40, n. 1, p. 503-537, 1989.

Feng X, Uriarte M, González G, Reed S, Thompson J, Zimmerman JK, Murphy L. Improving predictions of tropical forest response to climate change through integration of field studies and ecosystem modeling. **Global change biology**, v. 24, n. 1, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/gcb.13863>

Flexas J, Bota J, Galmes J, Medrano H, Ribas-Carbó M. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. **Physiologia Plantarum**, v. 127, n. 3, p. 343-352, 2006. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00621.x>

Gabriel KR. The biplot graphic display of matrices with application to principal component analysis. **Biometrika**, v. 58, n. 3, p. 453-467, 1971. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/biomet/58.3.453>

Garzón MB, Muñoz NG, Wigneron JP, Moisy C, Fernández-Manjarrés J, Delzon S. The legacy of water deficit on populations having experienced negative hydraulic safety margin. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, n. 3, p. 346-356, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/geb.12701>

Gaskin CJ, Happell B. On exploratory factor analysis: A review of recent evidence, an assessment of current practice, and recommendations for future use. **International journal of nursing studies**, v. 51, n. 3, p. 511-521, 2014. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ijnurstu.2013.10.005>

Gleason SM, Butler DW, Waryszak P. Shifts in leaf and stem hydraulic traits across aridity gradients in eastern Australia. **International Journal of Plant Sciences**, v. 174, n. 9, p. 1292-1301, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1086/673239>

Gleason SM, Butler DW, Ziemińska K, Waryszak P, Westoby M. Stem xylem conductivity is key to plant water balance across Australian angiosperm species. **Functional Ecology**, v. 26, n. 2, p. 343-352, 2012. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.01962.x>

Gleason SM, Westoby M, Jansen S, Choat B, Hacke UG, Pratt RB, Bhaskar R, Brodribb TJ, Bucci SJ, Cao KF. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. **New Phytologist**, v. 209, n. 1, p. 123-136, 2016. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/nph.13646>

Hair JF, Black WC, Babin BJ, Anderson RE, Tatham RL. **Análise multivariada de dados**. 6 ed.: Bookman Editora, 2009. 688 p.

Harman HH, Fukuda Y. Resolution of the Heywood case in the minres solution. **Psychometrika**, v. 31, n. 4, p. 563-571, 1966. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/BF02289525>

Harman HH, Jones WH. Factor analysis by minimizing residuals (minres). **Psychometrika**, v. 31, n. 3, p. 351-368, 1966. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/BF02289468>

Hodecker BER, Pita-Barbosa A, De Barros NF, Merchant A. Water availability preceding long-term drought defines the tolerance of Eucalyptus to water restriction. **New Forests**, v. 49, n. 2, p. 173-195, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s11056-017-9612-6>

Horn JL. A rationale and test for the number of factors in factor analysis. **Psychometrika**, v. 30, n. 2, p. 179-185, 1965. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/BF02289447>

Hsiao TC, Acevedo E, Fereres E, Henderson D. Water stress, growth and osmotic adjustment. **Phil. Trans. R. Soc. Lond. B**, v. 273, n. 927, p. 479-500, 1976.

Khan MS, Ahmad D, Khan MA. Utilization of genes encoding osmoprotectants in transgenic plants for enhanced abiotic stress tolerance. **Electronic Journal of Biotechnology**, v. 18, n. 4, p. 257-266, 2015. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ejbt.2015.04.002>

Kikuta SB, Richter H. Leaf discs or press saps? A comparison of techniques for the determination of osmotic potentials in freeze-thawed leaf material. **Journal of Experimental Botany**, v. 43, n. 8, p. 1039-1044, 1992. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/43.8.1039>

Klein T. The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. **Functional Ecology**, v. 28, n. 6, p. 1313-1320, 2014. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.12289>

Klein T, Zeppel MJ, Anderegg WR, Bloemen J, De Kauwe MG, Hudson P, Ruehr NK, Powell TL, Von Arx G, Nardini A. Xylem embolism refilling and resilience against drought-induced mortality in woody plants: processes and trade-offs. **Ecological Research**, p. 1-17, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s11284-018-1588-y>

Kozlowski TT. Carbohydrate sources and sinks in woody plants. **The Botanical Review**, v. 58, n. 2, p. 107-222, 1992. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/BF02858600>

Kruse J, Rennenberg H, Adams MA. Three physiological parameters capture variation in leaf respiration of *Eucalyptus grandis*, as elicited by short-term changes in ambient temperature, and differing nitrogen supply. **Plant, cell & environment**, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/pce.13162>

Lawson T, Blatt M. Stomatal size, speed and responsiveness impact on photosynthesis and water use efficiency. **Plant Physiology**, p. pp. 114.237107, 2014. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcx137>

Levene H. Robust tests for equality of variances. **Contributions to probability and statistics. Essays in honor of Harold Hotelling**, p. 279-292, 1961.

Maguire AJ, Kobe RK. Drought and shade deplete nonstructural carbohydrate reserves in seedlings of five temperate tree species. **Ecology and evolution**, v. 5, n. 23, p. 5711-5721, 2015. doi: <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.1819>

Malosetti M, Ribaut J-M, Van Eeuwijk FA. The statistical analysis of multi-environment data: modeling genotype-by-environment interaction and its genetic basis. **Frontiers in physiology**, v. 4, p. 44, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.3389/fphys.2013.00044>

Mart KB, Veneklaas EJ, Bramley H. Osmotic potential at full turgor: an easily measurable trait to help breeders select for drought tolerance in wheat. **Plant Breeding**, v. 135, n. 3, p. 279-285, 2016. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/pbr.12367>

Maseda PH, Fernández RJ. Growth potential limits drought morphological plasticity in seedlings from six Eucalyptus provenances. **Tree physiology**, v. 36, n. 2, p. 243-251, 2016. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/treephys/tpv137>

Meir P, Mencuccini M, Dewar RC. Drought-related tree mortality: addressing the gaps in understanding and prediction. **New Phytologist**, v. 207, n. 1, p. 28-33, 2015. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/nph.13382>

Mendes HSJ, Paula NF, Scarpinatti EA, Paula RC. Respostas fisiológicas de genótipos de Eucalyptus grandis x E. urophylla à disponibilidade hídrica e adubação potássica. **Cerne**, p. 603-611, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1590/S0104-77602013000400010>

Merchant A, Callister A, Arndt S, Tausz M, Adams M. Contrasting physiological responses of six Eucalyptus species to water deficit. **Annals of Botany**, v. 100, n. 7, p. 1507-1515, 2007. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcm234>

Merchant A, Tausz M, Arndt SK, Adams MA. Cyclitols and carbohydrates in leaves and roots of 13 Eucalyptus species suggest contrasting physiological responses to water deficit. **Plant, Cell & Environment**, v. 29, n. 11, p. 2017-2029, 2006. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01577.x>

Munns R. Why measure osmotic adjustment? **Functional Plant Biology**, v. 15, n. 6, p. 717-726, 1988. doi: <http://dx.doi.org/10.1071/PP9880717>

Nardini A, Gullo MaL, Salleo S. Refilling embolized xylem conduits: is it a matter of phloem unloading? **Plant Science**, v. 180, n. 4, p. 604-611, 2011. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.plantsci.2010.12.011>

O'Brien MJ, Leuzinger S, Philipson CD, Tay J, Hector A. Drought survival of tropical tree seedlings enhanced by non-structural carbohydrate levels. **Nature Climate Change**, v. 4, n. 8, p. 710, 2014. doi: <http://dx.doi.org/10.1038/NCLIMATE2281>

Otto MSG, Vergani AR, Gonçalves AN, Silva SR, Vrechi A, Stape JL. Impact of water supply on stomatal conductance, light use efficiency and growth of tropical Eucalyptus plantation in Brazil. **Revista Ecologia e Nutrição Florestal-ENFLO**, v. 4, n. 3, p. 87-93, 2016. doi: <http://dx.doi.org/10.5902/2316980X24327>

Pita P, Gascó A, Pardos JA. Xylem cavitation, leaf growth and leaf water potential in *Eucalyptus globulus* clones under well-watered and drought conditions. **Functional plant biology**, v. 30, n. 8, p. 891-899, 2003. doi: <http://dx.doi.org/10.1071/FP03055>

Poorter H, Fiorani F, Pieruschka R, Wojciechowski T, Putten WH, Kleyer M, Schurr U, Postma J. Pampered inside, pestered outside? Differences and similarities between plants growing in controlled conditions and in the field. **New Phytologist**, v. 212, n. 4, p. 838-855, 2016. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/nph.14243>

Pratt RB, Jacobsen AL. Conflicting demands on angiosperm xylem: Tradeoffs among storage, transport and biomechanics. **Plant, cell & environment**, v. 40, n. 6, p. 897-913, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/pce.12862>

R Core Team. **R: A language and environment for statistical computing**. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2017. p. Disponível em: < <https://www.R-project.org/> >.

Reynolds S. The gravimetric method of soil moisture determination. **J. Hydrol**, v. 11, p. 258-273, 1970. doi: [http://dx.doi.org/10.1016/0022-1694\(70\)90066-1](http://dx.doi.org/10.1016/0022-1694(70)90066-1)

Royston P. Remark AS R94: A remark on algorithm AS 181: The W-test for normality. **Journal of the Royal Statistical Society. Series C (Applied Statistics)**, v. 44, n. 4, p. 547-551, 1995. Disponível em: < <https://www.jstor.org/stable/2986146> >. Acesso em: 23/07/2018.

Ruan Y-L, Jin Y, Yang Y-J, Li G-J, Boyer JS. Sugar input, metabolism, and signaling mediated by invertase: roles in development, yield potential, and response to drought and heat. **Molecular Plant**, v. 3, n. 6, p. 942-955, 2010. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/mp/ssq044>

Sala A, Piper F, Hoch G. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. **New Phytologist**, v. 186, n. 2, p. 274-281, 2010.

Santiago LS, De Guzman ME, Baraloto C, Vogenberg JE, Brodie M, Hérault B, Fortunel C, Bonal D. Coordination and trade-offs among hydraulic safety, efficiency and drought avoidance traits in Amazonian rainforest canopy tree species. **New Phytologist**, v. 218, n. 3, p. 1015-1024, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/nph.15058>

Santiago LS, Goldstein G, Meinzer FC, Fisher JB, Machado K, Woodruff D, Jones T. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. **Oecologia**, v. 140, n. 4, p. 543-550, 2004. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-004-1624-1>

Scholander PF, Bradstreet ED, Hemmingsen E, Hammel H. Sap pressure in vascular plants: negative hydrostatic pressure can be measured in plants. **Science**, v. 148, n. 3668, p. 339-346, 1965.

Schulte P, Hinckley T. A comparison of pressure-volume curve data analysis techniques. **Journal of Experimental Botany**, v. 36, n. 10, p. 1590-1602, 1985. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/36.10.1590>

Secchi F, Zwieniecki MA. Sensing embolism in xylem vessels: the role of sucrose as a trigger for refilling. **Plant, Cell & Environment**, v. 34, n. 3, p. 514-524, 2011. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02259.x>

Sevanto S, McDowell NG, Dickman LT, Pangle R, Pockman WT. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. **Plant, cell & environment**, v. 37, n. 1, p. 153-161, 2014. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/pce.12141>

Silva PHM, Campoe OC, Paula RC, Lee DJ. Seedling growth and physiological responses of sixteen eucalypt taxa under controlled water regime. **Forests**, v. 7, n. 6, p. 110, 2016. doi: <http://dx.doi.org/10.3390/f7060110>

Solomon S, Plattner G-K, Knutti R, Friedlingstein P. Irreversible climate change due to carbon dioxide emissions. **Proceedings of the national academy of sciences**, v. 106, n. 6, p. 1704-1709, 2009. doi: 10.1073 <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0812721106>

Stape JL *et al.* Fatores hídricos e as decisões de silvicultura, de melhoramento e de proteção na eucaliptocultura: o programa TECHS. In: Encontro brasileiro de silvicultura, 2014, Campinas: **Encontro brasileiro de silvicultura** Curitiba: Embrapa Florestas, p. 81-98.

Stephens M. Tests Based on EDF Statistics. In: **Goodness-of-Fit Techniques**. New York: Marcel Dekker, 1986. p. 1-15.

Strobl S, Cueva E, Silva B, Knuesting J, Schorsch M, Scheibe R, Bendix J, Beck E. Water relations and photosynthetic water use efficiency as indicators of slow climate change effects on trees in a tropical mountain forest in South Ecuador. **Ecological Indicators**, v. 83, p. 550-558, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.12.021>

Trevelyan W, Harrison T. Dosagem de glicídeos totais pelo método de antrona. **J. Biochem**, v. 50, p. 292, 1952.

Turner NC. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. **Plant and soil**, v. 58, n. 1-3, p. 339-366, 1981.

Turner NC. Turgor maintenance by osmotic adjustment: 40 years of progress. **Journal of experimental botany**, v. 69, n. 13, p. 3223-3233, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/ery181>

Tyree M, Hammel H. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. **Journal of Experimental Botany**, v. 23, n. 1, p. 267-282, 1972.

Velicer WF. Determining the number of components from the matrix of partial correlations. **Psychometrika**, v. 41, n. 3, p. 321-327, 1976. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/BF02293557>

Vellini ALTT, Paula NF, Alves PLDCA, Pavani LC, Bonine CaV, Scarpinati EA, Paula RC. Respostas fisiológicas de diferentes clones de eucalipto sob diferentes regimes de irrigação. **Revista Árvore**, v. 32, n. 4, 2008. Disponível em: < <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=48813385006> >. Acesso em: 15/02/2018.

Vieira R, Krzyzanowski F. Teste de condutividade elétrica. In: Vigor de sementes: conceitos e testes. Londrina: ABRATES, 1999, p. 1-26.

Watkins MW. Exploratory factor analysis: A guide to best practice. **Journal of Black Psychology**, v. 44, n. 3, p. 219-246, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1177/0095798418771807>

Yang Y-J, Tong Y-G, Yu G-Y, Zhang S-B, Huang W. Photosynthetic characteristics explain the high growth rate for *Eucalyptus camaldulensis*: Implications for breeding strategy. **Industrial Crops and Products**, v. 124, p. 186-191, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.indcrop.2018.07.071>

Zhou S, Duursma RA, Medlyn BE, Kelly JW, Prentice IC. How should we model plant responses to drought? An analysis of stomatal and non-stomatal responses to water stress. **Agricultural and forest meteorology**, v. 182, p. 204-214, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.05.009>

Zhu S-D, Chen Y-J, Ye Q, He P-C, Liu H, Li R-H, Fu P-L, Jiang G-F, Cao K-F. Leaf turgor loss point is correlated with drought tolerance and leaf carbon economics traits. **Tree physiology**, v. 38, n. 5, p. 658-663, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/treephys/tpy047>

Zolfaghar S, Villalobos-Vega R, Cleverly J, Eamus D. Co-ordination among leaf water relations and xylem vulnerability to embolism of *Eucalyptus* trees growing along a depth-to-groundwater gradient. **Tree physiology**, v. 35, n. 7, p. 732-743, 2015. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/treephys/tpv039>

CAPÍTULO 4 - Parâmetros biométricos e fisiológicos no estudo da eficiência no uso da água em clones de *Eucalyptus* sob diferentes disponibilidades hídricas: um auxílio às estratégias de melhoramento

RESUMO - As florestas plantadas de eucalipto vêm enfrentando limitações para crescimento e ganhos em produtividade devido aos efeitos das variações climáticas. Estresses por déficit hídrico é um dos distúrbios mais impactantes, com isso, a boa adaptação das espécies de eucalipto no Brasil poderá sofrer mudanças em relação à vulnerabilidade dos genótipos nos locais de plantio, assim como em novas áreas de expansão. Para o desenvolvimento de florestas mais produtivas e homogêneas, apresentando alta sobrevivência, é necessário selecionar e utilizar genótipos mais tolerantes à seca e eficiente no uso da água. Por meio de avaliações de características biométricas e fisiológicas em genótipos de *Eucalyptus* sujeitos a diferentes disponibilidades hídricas, o presente trabalho buscou avaliar a eficiência no uso da água de nove clones ao nível de folhas e de planta inteira, assim como verificar a correspondência destas duas abordagens. Além disso, foi averiguado se os teores de açúcares nas plantas está relacionado com a disponibilidade hídrica e com a tolerância à seca dos genótipos, bem como buscou-se comparar os resultados obtidos com o comportamento dos genótipos em campo aos quatro anos de idade. Os resultados demonstraram que há diferenças entre eficiência no uso da água ao nível de folhas e de planta inteira. Assim, a eficiência no uso da água ao nível de planta inteira e a produção de biomassa total relacionaram-se com o desempenho dos clones no campo e indica que a alocação de biomassa para raízes deve ser considerada de maneira especial. O acúmulo de açúcares em folhas e raízes está relacionado com o mecanismo de ajuste osmótico. Por fim, o estudo de características biométricas e fisiológicas pode auxiliar nas estratégias de melhoramento de eucalipto.

Palavras-chave: açúcar, condutância estomática, déficit hídrico, fotossíntese, melhoramento genético

CHAPTER 4 - Biometric and physiological parameters in the study of the water use efficiency in *Eucalyptus* clones under different water functionalities: an aid to breeding strategies

ABSTRACT - *Eucalyptus* planted forests are facing constraints to growth and productivity gains due to the effects of climatic variations. Stress due to water deficit is one of the most shocking disturbances, so the good adaptation of eucalyptus species in Brazil may change with respect to the vulnerability of genotypes at planting sites, as well as in new areas of expansion. For the development of more productive and homogeneous forests with high survival, it is necessary to select and use more drought tolerant and water efficient genotypes. Through of biometric and physiological characteristics evaluations of *Eucalyptus* genotypes subject to different water availability, the present work sought to evaluate the water use efficiency of nine clones at leaf and whole plant level, as well as to verify the correspondence of these two approaches. In addition, it was investigated whether sugar content in plants is related to water availability and drought tolerance of the genotypes, as well as to compare the results obtained with the behavior of the genotypes in the field at four years of age. The results demonstrated that there are differences between water use efficiency at leaf and whole plant level. Thus, the water use efficiency at the whole plant level and the total biomass production were related to the performance of the clones in the field and indicates that the biomass allocation to roots should be considered in a special way. The accumulation of sugars in leaves and roots is related to osmotic adjustment mechanism. Finally, the study of biometric and physiological characteristics may aid in eucalyptus breeding strategies.

Key words: sugar, stomatal conductance, water deficit, photosynthesis, genetic improvement

1. INTRODUÇÃO

O crescimento e a produtividade das florestas em ambientes tropicais são diretamente influenciados pelas características climáticas sendo, dentre elas, a temperatura e precipitação são consideradas as principais (Feng et al., 2018). A frequência, intensidade e distribuição geográfica dos distúrbios causados pelas variações climáticas têm aumentado consideravelmente e, postula-se que o nível desses distúrbios tende a aumentar continuamente (Yousefpour et al., 2017). Logo, a alta adaptação de genótipos de eucalipto poderá sofrer mudanças em relação à vulnerabilidade desses nos locais de plantio, assim como em áreas de expansão das culturas (Booth, 2013; Gonçalves et al., 2013). O desenvolvimento de florestas plantadas de eucalipto com genótipos tolerantes à seca e mais eficientes no uso da água é um desafio e ao mesmo tempo uma oportunidade real, a ser enfrentado pelos melhoristas (Payn et al., 2015), o que estimula a elaboração de estratégias cada vez mais práticas e eficientes para seleção.

A obtenção de culturas com alta eficiência no uso da água (EUA) é uma questão importante no sentido de aumentar o fornecimento de água para uso doméstico e minimizar impactos ambientais (Wallace, 2000). Além disso, há um conflito ético e filosófico entre a distribuição e uso da água para a satisfação das necessidades do ser humano e para sustentar ecossistemas saudáveis (Wallace et al., 2003). O entendimento do uso e eficiência da água no nível de planta inteira (EUA_p) é o ideal para descrever efetivamente a relação água-carbono num nível organizacional significativo (Cernusak et al., 2007; Evans et al., 2013) e não apenas localizado num dado momento como quando a eficiência no uso da água é medida ao nível foliar (EUA_f) (Medrano et al., 2015).

A produção de biomassa relativa à quantidade de água consumida (considerando a evapotranspiração como consumo total de água) remete ao conceito tradicional de eficiência no uso da água ao nível de planta inteira (EUA_p) utilizada para a produção das culturas (Steduto et al., 2007; Medrano et al., 2015). Assim, alta EUA_p maximiza o crescimento das plantas, as quais respondem positivamente com maior potencial de captação de água do solo e permite maior desempenho em relação a plantas mais conservativas no uso da água (Salazar-

Tortosa et al., 2018). De outro modo, com baixa EUA, um solo com alta umidade pode não ser suficiente para compensar o estresse causado pelo aumento da temperatura num cenário de variações climáticas, intensificando o efeito da seca (Breshears et al., 2013).

Estas questões estão relacionadas com a habilidade de fechamento dos estômatos quando há aumento da demanda atmosférica (controle estomático), a qual varia entre as espécies (Liu et al., 2018). O controle estomático é tido como um mecanismo de resposta das plantas ao déficit hídrico, em que espécies que fecham os estômatos quando há baixa a moderada demanda atmosférica em detrimento da assimilação de carbono possuem maior segurança à falha hidráulica, enquanto espécies que mantêm por mais tempo os estômatos abertos possuem maior transpiração, portanto maior risco de falha hidráulica (McDowell et al., 2008). Durante a dessecação das folhas, o fechamento estomático usualmente se correlaciona com o ponto de perda de turgor (Ψ_{ppt}) das folhas e com o movimento de íons nas membranas das células guardas (Brodribb et al., 2003). O principal guia do Ψ_{ppt} é o potencial hídrico na saturação completa do tecido foliar (Ψ_n) concomitantemente com a relação entre a tolerância das plantas ao déficit hídrico (Bartlett et al., 2012; Bartlett et al., 2014; Mart et al., 2016).

Durante períodos prolongados de seca, são observados acúmulos de carboidratos não estruturais nas plantas (CNE) (Chapin III et al., 1990), que são utilizados como fonte de energia para o metabolismo e defesa da planta, manutenção do turgor celular e fotossíntese (McDowell, 2011). Porém, quando a seca é muito severa, o fechamento estomático acarreta na paralização da fotossíntese, com isso, as plantas utilizam os CNE estocados (Maguire e Kobe, 2015) e, com o esgotamento desses carboidratos as plantas podem morrer de “fome de carbono” (McDowell, 2011). De outro modo, as plantas podem sofrer embolismo no xilema, acarretando na falha hidráulica, visto que o transporte de água nas plantas e a produção e condução de carboidratos estão intimamente relacionados (Sevanto et al., 2014; Trifilò et al., 2017). O'Brien et al. (2014) sugeriram, ainda, que os CNE estão ainda relacionados com o potencial hídrico das plantas durante a seca, assim como Secchi e Zwieniecki (2011) e Savi et al. (2016) relataram sua participação no mecanismo das plantas em se recuperar do embolismo.

O padrão de alocação de biomassa entre os órgãos/partes das plantas variam com o tempo, idade e ambiente em que elas estão expostas (Poorter et al., 2012). Também foi observado que as características funcionais das plantas mudam de acordo com a ontogenia, tais como: o padrão de trocas gasosas (condutância estomática – g_s e taxa de assimilação de CO_2 – A); eficiência no uso da água e expansão foliar (Mediavilla e Escudero, 2003); a relação fonte-dreno de carbono (C) da vegetação e do solo (Zhou et al., 2015); a dinâmica de acúmulo e uso de carboidratos (Hartmann et al., 2018). No entanto, recomendado com certa cautela, foi concluído que os resultados baseados em características morfofisiológicas obtidos em plantas jovens ou na fase de mudas podem ser extrapolados para a idade adulta (Cornelissen et al., 2003; Poorter et al., 2016; Hartmann et al., 2018).

Por meio de avaliações de características biométricas e fisiológicas em nove clones de *Eucalyptus* sujeitos a diferentes disponibilidades hídricas, o presente trabalho teve por objetivos: i) avaliar a eficiência no uso da água dos genótipos ao nível de folhas e de planta inteira, assim como verificar a correspondência entre estas duas abordagens; ii) averiguar se o teor de açúcares nas plantas está relacionado com a disponibilidade hídrica e com a tolerância dos genótipos à seca; iii) comparar os resultados obtidos com o comportamento dos genótipos em campo aos quatro anos de idades em diferentes ambientes utilizando resultados da literatura; iv) averiguar se os resultados oriundos de experimentos em fase de mudas podem ser usados para traçar estratégias em programas de melhoramento com eucalipto.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Descrição do experimento

A caracterização física e climática do local assim como os detalhes da preparação e implantação do experimento encontra-se descritos, respectivamente, nos itens 2.1.1 e 2.1.2 no capítulo 3 do presente trabalho.

O experimento foi realizado em casa de vegetação com delineamento em blocos casualizados, uma planta por parcela (vaso) e seis repetições arranjados em esquema de parcelas subdivididas com três regimes hídricos na parcela e nove genótipos de eucalipto (Tabela 1) na subparcela, totalizando 27 tratamentos. O regime hídrico 1 (R1), foi submetido com 60% da capacidade de campo/vaso (CC) que, por sua vez, permite o desenvolvimento ótimo das plantas, evitando a lixiviação e permitindo a aeração para o sistema radicular, de acordo com resultados de experimentos anteriormente realizados nas mesmas condições e locais (dados não apresentados). No regime hídrico 2 (R2) foi aplicado 45% da CC, enquanto o regime hídrico 3 (R3) foi irrigado com 30% da CC, de modo a contrastar o R1 e tornar possível a verificação do efeito da restrição hídrica para o desenvolvimento das plantas, objeto de estudo do presente trabalho.

Tabela 1- Numeração, descrição dos clones, identificação de 9 genótipos de *Eucalyptus* e clima onde cada clone foi desenvolvido conforme classificação de Köppen descrita por Alvares et al., (2013)

Nº	CLONES	Genótipo	Clima da região de origem do clone
1	Q8	<i>E. grandis x sp</i>	Af
2	K2	<i>E. saligna</i>	Cfb
3	O6	<i>E. grandis</i>	Cfb
4	D4	<i>E. grandis x E. urophylla</i>	Aw
5	C3	<i>E. grandis x E. camaldulensis</i>	As
6	P7	<i>E. urophylla x E. brassiana</i>	As
7	G7	<i>E. urophylla</i>	Cwa
8	A1	<i>E. urophylla x sp</i>	Cwa
9	B2	<i>E. urophylla x E. grandis</i>	Aw

A aplicação dos regimes de irrigação iniciaram-se após dez dias da implantação, quando a evapotranspiração reduziu o volume de água nos vasos e permitiu o acerto de R1, R2 e R3, nas parcelas correspondentes. Para garantir a manutenção dos regimes de irrigação no experimento, diariamente dois blocos eram pesados numa balança eletrônica digital e, de acordo com suas médias calculava-se a irrigação necessária. Além disso, a cada sete dias todos os vasos eram pesados e tinham o acerto dos regimes de irrigação. Este procedimento garantiu uma variação aproximada de água nos regimes em 50-60% da CC para R1, 35-45% em R2 e 20-30% para R3, conforme observado na pesagem dos vasos.

2.2. Avaliações biométricas

Toda água irrigada diariamente em cada planta foi utilizada para a obtenção da evapotranspiração (Etc) de cada tratamento por meio da soma das quantidades de água recebida diariamente. Com isso, todas as características biométricas foram expressas como razão de litro de água evapotranspirada. As características, diâmetro do coleto (DIAM, mm) e número de folhas (NF) foram analisadas e expressas como incremento absoluto conforme descrição no item 2.2 do capítulo 3. Portanto, foram obtidas as características, incremento absoluto em diâmetro do coleto por litro de água evapotranspirada (DIAM, mm) e incremento absoluto em número de folhas por litro de água evapotranspirada (NF). De maneira semelhante, ao final do experimento, foi mensurada a área foliar por litro de água evapotranspirada (AF, cm²) com um aparelho medidor de área foliar (Li-Cor 3100); massas secas por litro de água evapotranspirada de folhas (MSF, g), caule e ramos (MSC, g) e raízes (MSR, g); massa seca total por litro de água evapotranspirada (MST, g) a partir da soma de MSF, MSC e MSR.

Para a obtenção das variáveis, ao final do experimento, as plantas foram cortadas, separadas em folhas, caule e raízes, que, por sua vez, foram secas em estufa de secagem com circulação forçada de ar a 65 °C por aproximadamente 96 h e, posteriormente as partes foram pesadas separadamente em balança eletrônica de precisão.

2.3. Avaliações fisiológicas

Foram avaliadas as seguintes características fisiológicas: potencial osmótico em hidratação completa (Ψ_{π}) pelo método do osmômetro e congelamento-descongelamento de discos foliares (KIKUTA e RICHTER, 1992; Callister et al., 2006); taxas de assimilação líquida de CO₂ (A) e de condutância estomática (g_s); teores de açúcares solúveis totais nas folhas (ASTF) e raízes (ASR) (Trevelyan e Harrison, 1952); transpiração no período da manhã (TM) e transpiração no período da tarde (TT). O detalhamento e procedimentos destas análises estão no item 2.3 do capítulo 3. No entanto, as avaliações das taxas de assimilação líquida de CO₂ (A) e

de condutância estomática (g_s) foram tomadas nos períodos do dia de máxima e de mínima atividade fotossintética. Assim, foram obtidas as taxas máxima (A_M) e mínima (A_m) de assimilação líquida de CO_2 e de condutâncias estomáticas máxima (gs_M) e mínima (gs_m).

Foram avaliados os teores de açúcares redutores das folhas (ARF) e raízes (ARR), por meio do método de Somogy-Nelson (Nelson, 1944; Somogyi, 1945), por espectrofotometria a 620 nm, utilizando-se uma curva padrão construída a partir de uma solução de glicose ($100 \mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$) com intervalo de 0,1 a 1,0 mL. Folhas e raízes foram amostradas aleatoriamente ao final do experimento, previamente lavadas e secas em estufa de secagem com circulação forçada de ar a 65°C por aproximadamente 96 h. Logo após, as amostras foram maceradas em almofariz de porcelana com auxílio de um pistilo de mesmo material, posteriormente, foram coletados e pesados 0,1 g de amostra transferindo-as para tubos de centrifuga de laboratório. Em seguida, foram acrescentados 5 mL de etanol 80% aquecido e centrifugado por 10 min na rotação máxima, coletando-se os sobrenadantes e transferindo-os para tubos de ensaios realizando o procedimento em duplicata. O etanol foi evaporado numa chapa aquecedora, logo após foram adicionados 10 mL de água deionizada aos tubos e agitados no vortex.

Na sequência da extração dos açúcares, dos tubos de ensaios foram pipetados $100 \mu\text{L}$ das amostras de folhas e $200 \mu\text{L}$ para raízes, transferidos para outros tubos, onde foram acrescentados 2 mL de água deionizada e 1 mL de reagente de Somogy. Os tubos foram colocados em banho-maria por 10 minutos, em seguida esfriados e acrescentados 1 mL de reagente de Nelson em cada tubo. Por fim, foram acrescentados 6 mL de água deionizada em cada tubo e aguardados 10 minutos antes de iniciar as leituras no espectrofotômetro a 620 nm. O teor de açúcares redutores das folhas (ARF) e raízes (ARR) foram obtidos por meio da curva padrão com solução padrão de açúcares.

A eficiência intrínseca no uso da água ao nível de folhas foi obtida pela razão entre taxas de assimilação líquida de CO_2 (A) e de condutância estomática (g_s) (A/g_s), analisados por um analisador de gases a infravermelho, portátil (LCPro+ SYSTEM, ADC), e, de agora adiante será referida somente como eficiência no uso da água ao nível de folhas. Este procedimento foi realizado em dois horários do dia,

no período de máxima atividade (8-10h) e de menor atividade fotossintética (13-16h). Portanto, as eficiências no uso da água ao nível de folhas nos períodos de máxima e de menor atividade fotossintética foram denominadas, respectivamente, de EUA_{fM} e EUA_{fm} . Ao nível de planta inteira a eficiência no uso da água (EUA_p) foi considerada como a quantidade de biomassa produzida (g) por litro de água evapotranspirada (MST).

2.4. Análise de sobrevivência

A capacidade de sobrevivência dos clones à restrição hídrica (CS) foi realizada por meio de experimento paralelo, com o mesmo solo, adubação e genótipos do mesmo lote e seu detalhamento está descrito no item 2.4 do capítulo 3 deste trabalho.

2.5. Análise de dados

Os dados coletados foram submetidos à análise diagnóstica de resíduos (Chatterjee e Hadi, 1986), com testes de homocedasticidade (Bartlett, 1937; Bartlett e Kendall, 1946; Levene, 1961; Brown e Forsythe, 1974), normalidade (Stephens, 1986; Royston, 1995) e verificação de presenças de valores discrepantes e/ou influentes. Na observância de violação de um dos pressupostos foram realizadas as pertinentes transformações (Box e Cox, 1964) e retirada de dados discrepantes.

Em seguida, realizou-se a análise de variância e o teste de comparações múltiplas (teste de Tukey, $\alpha = 0,05$). Os dados foram analisados sob esquema de parcela subdividida utilizando o seguinte modelo estatístico:

$$Y_{ijk} = \mu + b_k + r_j + \delta_{ik} + g_i + (rg)_{ji} + \varepsilon_{ijk}$$

Em que:

Y_{ijk} = valor observado para a variável em estudo no k-ésimo bloco, do i-ésimo genótipo sob o j-ésimo regime de irrigação;

μ = média geral;

b_k = efeito aleatório do k-ésimo bloco;

r_j = efeito fixo do j-ésimo regime de irrigação;

δ_{kj} = efeito residual das parcelas, caracterizado como componente do erro a;

g_i = efeito fixo do i-ésimo genótipo;

$(gr)_{ij}$ = efeito fixo da interação entre o i-ésimo genótipo no j-ésimo regime de irrigação;

ε_{ijk} = efeito residual das subparcelas, caracterizado como componente do erro b;

De posse da análise de variância, os clones foram comparados quanto à significância dos efeitos e interações e realizados os correspondentes desdobramentos.

3. RESULTADOS

Houve efeito significativo de clones para todos os caracteres sob estudo, o que demonstra diferenças no comportamento entre os genótipos para as características avaliadas (Tabelas 2 e 3). Do mesmo modo, exceto para o caráter taxa máxima de assimilação líquida de CO_2 (A_M), o efeito dos regimes de irrigação foi significativo sobre as demais características avaliadas (Tabelas 2 e 3). A interação Clone x Regime de irrigação foi significativa para algumas das características, necessitando, portanto, realizar-se o desdobramento a fim de estudar cada caso adequadamente (Tabelas 2, 3 e 4).

O padrão de classificação dos clones para a produção de biomassa total (dados não apresentados) não diferiu da massa seca total por litro de água evapotranspirada (MST). Nesse sentido, para as características biométricas, que, por sua vez, denotam a produção e alocação de biomassa nos diferentes compartimentos da planta, o clone P7 foi o menos produtivo para DIAM, NF, MSF, MSC e MSR, o que resultou em menor produção de biomassa total por litro de água evapotranspirada (MST; Tabela 2). Na sequência, o clone Q8 foi um dos menos produtivos, estando entre os que apresentaram os menores valores para essas características. Por outro lado, o clone O6 foi o que exprimiu maior MST, apresentando maior alocação de biomassa nas folhas (MSF), ao passo que B2 teve produção de biomassa total igual, porém, juntamente com os clones A1, G7 e C3

demostrou alta produção de biomassa nas raízes (MSR) (Tabela 2). O clone A1, no entanto, apresentou menor investimento na alocação de biomassa no caule e ramos (MSC) e folhas (MSF), conferindo a este clone menor MST em relação aos genótipos mais produtivos (Tabela 2). Os clones C3 e K2 foram os que manifestaram menor área foliar por litro de água evapotranspirada (AF), diferenciando-se dos genótipos G7 e B2, que, nesta ordem, apresentaram altos valores de AF. No entanto, os clones C3 e K2 possuem diferenças quanto à morfologia foliar, em que o primeiro apresentou folhas maiores em relação ao segundo, uma vez que possui menor NF com mesma área foliar (Tabela 2). O clone D4 possui potencial intermediário quanto à produção de biomassa, apresentando menor investimento em raízes, assim, ficou entre os clones com menor MSR.

Os clones apresentaram comportamento diferenciado quanto à algumas características fisiológicas frente aos regimes de irrigação, uma vez que a interação Clones x Regime de irrigação foi significativa para parte dessas características (Tabela 3). Porém, para A_M , EUA_{fM} , EUA_{fm} , ASTR, DIAM, NF, MSF, MSC, MSR, MST e AF a interação Clone x Regimes de Irrigação foi não significativa (Tabela 3). Interessante notar que o comportamento dos clones foi distinto quando consideradas as características A_M e A_m , por exemplo, em que para a primeira além de não haver efeito significativo do regime de irrigação e nem da interação C x RI, para a segunda, a interação significativa evidencia comportamento diferenciado entre os clones e dependente do regime de irrigação, necessitando estudar os efeitos de acordo com os desdobramentos correspondentes. O mesmo é válido para as características gs_M , gs_m , TM, TT, Ψ_{π} , ASTF e ARF (Tabela 3).

Os genótipos P7 e K2 (esse não diferiu estatisticamente de Q8 e A1), nesta ordem, exprimiram menor taxa de assimilação líquida de CO_2 (A_M) no período mais favorável do dia (8-10h) (Tabela 3), além disso, não apresentaram redução em gs_M quando diminuiu a disponibilidade hídrica (R1, R2 e R3) contrastando com os clones com maiores A_M (Tabela 4; Parte B).

Tabela 2 – Significância dos efeitos fixos (Teste F) e aleatórios (Teste de razão de verossimilhança – LRT), coeficiente de variação experimental (CV%), média geral e comparação múltipla entre clones de *Eucalyptus* e regimes de irrigação bem irrigados (R1), sob irrigação intermediária (R2) e com restrição hídrica (R3) para características diferentes características. evapotranspiração (ETP) e transpiração (período da manhã – TM e período da tarde – TT).

Fontes de Variação	ETP (mm)	DIAM (cm L ⁻¹)	NF	MSF (g L ⁻¹)	MSC (g L ⁻¹)	MSR (g L ⁻¹)	MST/EUA _p (g L ⁻¹)	AF (cm ² L ⁻¹)	TPM (L m ⁻²)	TPT (L.m ⁻²)
Teste F										
RI	***	***	***	***	**	**	***	***	***	***
CLONE	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
RI*CLONE	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	***
LRT	p-value	p-value	p-value	p-value	p-value	p-value	p-value	p-value	p-value	p-value
Bloco	1,00	0,18	0,01	0,25	0,02	0,07	0,13	0,11	0,15	0,79
Bloco*RI	0,05	0,09	1,00	0,01	0,02	0,01	0,03	0,02	2,0E-03	1,0E-03
CV%	3,83	12,74	14,20	12,18	10,69	16,0	10,70	11,10	1,04	10,04
Média	37,404	0,220	3,907	5,749	0,627	0,610	6,984	83,553	3,272	4,87E-04
Regimes de irrigação										
R1	46,53	0,180 C	3,35 C	4,88 C	0,57 B	0,52 B	5,97 C	75,38 B	7,0E-04	6,1E-04
R2	38,58	0,215 B	3,95 B	5,70 B	0,63 A	0,65 A	6,97 B	83,08 B	5,6E-04	5,3E-04
R3	27,10	0,264 A	4,42 A	6,67 A	0,68 A	0,66 A	8,01 A	92,20 A	3,9E-04	3,2E-04
Erro padrão	0,281	6,9E-03	0,122	0,191	0,0240	0,032	0,208	2,715	2,2E-05	2,0E-05
CLONES										
A1	37,79	0,220 abc	3,47 c	5,29 cd	0,56 d	0,73 a	6,60 cd	84,84 abcd	5,1E-04	4,6E-04
B2	38,80	0,248 a	4,41 b	6,18 b	0,71 ab	0,75 a	7,67 ab	88,08 ab	5,6E-04	5,0E-04
C3	38,03	0,220 abc	3,48 c	5,75 bc	0,63 cd	0,68 abc	7,02 bc	75,60 d	5,6E-04	5,3E-04
D4	36,99	0,215 bc	4,28 b	6,14 b	0,67 bc	0,54 d	7,35 bc	86,06 abc	5,5E-04	5,1E-04
G7	37,58	0,223 abc	4,70 ab	6,14 b	0,62 cd	0,70 ab	7,43 b	91,19 a	5,3E-04	4,8E-04
K2	37,22	0,240 ab	4,13 b	6,02 bc	0,67 bc	0,57 d	7,26 bc	76,40 cd	5,4E-04	4,8E-04
P7	33,94	0,182 d	2,38 d	4,24 e	0,38 e	0,31 e	4,93 e	82,91 abcd	4,7E-04	3,9E-04
O6	38,46	0,236 ab	5,03 a	7,02 a	0,77 a	0,62 bcd	8,40 a	85,81 abc	5,7E-04	5,2E-04
Q8	37,82	0,196 cd	3,28 c	4,98 d	0,63 cd	0,59 cd	6,20 d	81,10 bcd	5,5E-04	5,0E-04
Erro padrão	0,368	8,3E-03	0,165	0,219	0,026	0,034	0,243	3,021	2,3E-05	1,9E-05

ns = não significativo com $\alpha \geq 0,05$; * significativo com $\alpha \leq 0,05$; ** significativo com $\alpha \leq 0,01$; *** significativo com $\alpha \leq 0,001$; ETP - evapotranspiração (ETP); DIAM = Diâmetro do coleto (cm) por litro de água evapotranspirada; NF = Número de folhas por litro de água evapotranspirada; MSF = Massa seca de folhas (g) por litro de água evapotranspirada; MSC = Massa seca de caule (g) por litro de água evapotranspirada; MSR = Massa seca de raízes (g) por litro de água evapotranspirada; MST/EUA_p = Massa seca total (g) por litro de água evapotranspirada/Eficiência no Uso da Água no nível de planta inteira; AF = Área foliar (cm²) por litro de água evapotranspirada; TM - transpiração no período da manhã; TT – transpiração no período da tarde.

Tabela 3 – Significância dos efeitos fixos (Teste F) e aleatórios (Teste de razão de verossimilhança – LRT), coeficiente de variação experimental (CV%), média geral e comparação múltipla entre clones de *Eucalyptus* e regimes de irrigação bem irrigados (R1), irrigação intermediária (R2) e com restrição hídrica (R3) para características fisiológicas.

Fontes de Variação	ψ_{π} (MPa)	A_M ($\mu\text{mol CO}_2$.m ⁻² s ⁻¹)	g_{s_M} (mol H ₂ O .m ⁻² s ⁻¹)	EUA_M ($\mu\text{mol CO}_2$.m ⁻² .s ⁻¹)/ (mol H ₂ O.m ⁻² .s ⁻¹)	A_m ($\mu\text{mol CO}_2$.m ⁻² s ⁻¹)	g_{s_m} (mol H ₂ O .m ⁻² s ⁻¹)	EUA_m ($\mu\text{mol CO}_2$.m ⁻² .s ⁻¹)/ (mol H ₂ O.m ⁻² .s ⁻¹)	ASTF (mg g ⁻¹)	ASTR (mg g ⁻¹)	ARF (mg g ⁻¹)	ARR (mg g ⁻¹)
Teste F											
RI	*	ns	*	*	*	*	**	ns	*	ns	*
CLONE	***	***	***	***	***	***	*	***	*	**	**
RI*CLONE	*	ns	*	ns	*	***	ns	*	ns	*	ns
LRT	p-value	p-value	p-value	p-value	p-value	p-value	p-value	p-value	p-value	p-value	p-value
Bloco	0,40	0,20	0,05	0,84	0,24	0,21	0,40	0,70	0,02	0,85	0,07
Bloco*RI	0,20	5,0E-04	0,05	0,01	3,0E-03	0,02	0,50	1,00	1,00	0,01	1,00
CV%	11,43	17,66	23,30	17,45	22,47	31,65	19,89	16,41	42,16	17,75	30,39
Média	1,17	3,165	0,159	20,981	2,317	0,084	31,072	40,60	15,98	44,24	28,03
Regimes de irrigação											
R1	1,10	3,29 A	0,17	19,78 B	2,64	0,11	24,89 B	41,19	18,87 A	45,28	32,74 A
R2	NA	3,30 A	0,18	18,98 B	2,41	0,09	28,05 B	NA			
R3	1,24	2,90 A	0,12	24,18 A	1,91	0,05	40,28 A	40,01	13,08 B	43,20	23,32 B
Erro padrão	18,704	0,299	0,019	1,217	0,223	0,004	1,330	1,260	2,850	3,312	2,707
CLONES											
A1	1,26	3,17 bcd	0,16	20,24 bc	2,51	0,089	31,74 ab	42,01	12,77 ab	50,48	23,58 b
B2	1,24	3,68 ab	0,17	22,91 ab	2,51	0,086	31,57 ab	38,73	13,10 ab	47,78	25,30 b
C3	1,30	3,33 abc	0,17	20,33 bc	2,47	0,088	32,56 ab	50,48	16,93 ab	42,92	26,37 ab
D4	1,02	3,32 abc	0,18	18,87 c	2,10	0,084	29,38 b	38,66	20,28 ab	40,37	29,21 ab
G7	1,06	3,74 a	0,19	20,86 bc	2,80	0,100	30,83 ab	49,06	15,85 ab	51,51	28,08 ab
K2	1,35	2,65 de	0,14	19,64 bc	1,94	0,069	28,52 b	36,94	16,88 ab	38,45	33,50 ab
P7	1,10	2,32 e	0,09	25,50 a	1,93	0,059	36,07 a	32,13	22,87 a	40,36	39,67 a
O6	1,04	3,37 abc	0,17	21,53 bc	2,46	0,091	30,72 ab	44,64	14,60 ab	49,59	25,36 b
Q8	1,14	2,90 cd	0,16	18,95 c	2,13	0,088	28,25 b	32,73	10,52 b	36,73	21,19 b
Erro padrão	1,9E-05	0,284	0,019	1,118	0,215	0,089	1,690	2,610	3,540	3,784	3,792

ns = não significativo com $\alpha \geq 0,05$; * significativo com $\alpha \leq 0,05$; ** significativo com $\alpha \leq 0,01$; *** significativo com $\alpha \leq 0,001$; ψ_{π} = Potencial osmótico na saturação completa das folhas; A_M = taxa máxima de assimilação líquida de CO₂; g_{s_M} = Condutância estomática máxima; EUA_M = Eficiência no uso da água ao nível de folhas no horário de A_M ; A_m = taxa mínima de assimilação líquida de CO₂; g_{s_m} = Condutância estomática mínima; EUA_m = Eficiência no uso da água ao nível de folhas no horário de A_m ; ASTF = Teor de açúcares solúveis totais nas folhas; ASTR = Teor de açúcares solúveis totais nas raízes; ARF = Teor de açúcares redutores nas folhas; ARR = Teor de açúcares redutores nas raízes. NA = Não Avaliado.

Tabela 4 – Desdobramento da interação Clone x Regime de irrigação significativa ($\alpha \leq 0,05$) em experimento com clones de *Eucalyptus* para as características: evapotranspiração (ETP), condutância estomática máxima (gs_M) e mínima (gs_m), taxa de assimilação de CO₂ líquida mínima (A_m), transpiração no período da manhã (TM) e da tarde (TT), potencial osmótico na saturação completa (Ψ_π), teor de açúcares solúveis totais nas folhas (ASTF) e teor de açúcares redutores nas folhas (ARF). No desdobramento de clones dentro de regime de irrigação (Parte A), clones com médias seguidas de letras iguais não diferem entre si dentro do regime de irrigação considerado ao nível de significância com $\alpha \leq 0,05$. No regime de irrigação dentro de clones (Parte B), regimes de irrigação com médias seguidas de letras iguais não diferem entre si dentro do clone considerado ao nível de significância com $\alpha \leq 0,05$. Obs: NA = não avaliado

Parte A – Clones dentro de regime de irrigação																											
ETP (mm)		gs_M (mol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)		A_m (µmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)		gs_m (mol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)		TM (L m ⁻²)		TT (L m ⁻²)		$-\Psi_\pi$ (MPa)		ASTF (mg g ⁻¹)		ARF (mg g ⁻¹)											
R1																											
Clone	Médias	Clone	Médias	Clone	Médias	Clone	Médias	Clone	Médias	Clone	Médias	Clone	Médias	Clone	Médias	Clone	Médias	Clone	Médias								
B2	49,26	a	C3	0,208	a	G7	3,25	a	A1	0,134	a	B2	7,8E-04	a	D4	7,1E-04	a	C3	1,22	a	G7	57,22	a	A1	58,67	a	
O6	48,34	ab	D4	0,205	a	C3	3,22	ab	Q8	0,133	a	O6	7,7E-04	ab	C3	6,9E-04	a	K2	1,21	a	C3	54,36	ab	G7	56,62	a	
C3	47,57	abc	G7	0,204	a	A1	3,21	ab	C3	0,132	a	C3	7,5E-04	abc	O6	6,7E-04	ab	B2	1,16	a	A1	43,4	abc	B2	45,68	ab	
A1	47,08	abc	A1	0,194	ab	O6	2,72	abc	G7	0,124	ab	Q8	7,2E-04	abc	B2	6,6E-04	ab	P7	1,14	a	O6	41,41	bc	C3	45,60	ab	
Q8	46,95	abc	Q8	0,170	ab	Q8	2,58	abc	O6	0,118	ab	K2	7,0E-04	abc	Q8	6,5E-04	ab	Q8	1,12	a	B2	36,65	c	O6	45,24	ab	
G7	46,61	bc	B2	0,170	ab	B2	2,41	abc	D4	0,109	abc	G7	7,0E-04	abc	K2	6,3E-04	ab	A1	1,06	a	D4	35,89	c	P7	44,41	ab	
D4	45,78	bc	O6	0,169	ab	D4	2,28	bc	B2	0,091	abc	D4	6,9E-04	abc	A1	5,4E-04	abc	O6	1,05	a	Q8	35,52	c	D4	39,05	b	
K2	45,56	c	K2	0,142	bc	P7	2,07	c	K2	0,080	bc	P7	6,4E-04	bc	G7	5,1E-04	bc	G7	0,98	a	K2	33,7	c	Q8	37,52	b	
P7	41,65	d	P7	0,091	c	K2	1,98	c	P7	0,064	c	A1	6,2E-04	c	P7	4,4E-04	c	D4	0,93	a	P7	32,56	c	K2	34,73	b	
R2																											
Clone	Médias	Clone	Médias	Clone	Médias	Clone	Médias	Clone	Médias	Clone	Médias	Clone	Médias	Clone	Médias	Clone	Médias	Clone	Médias								
B2	39,75	a	G7	0,220	a	G7	2,97	a	G7	0,119	a	Q8	6,1E-04	a	O6	5,8E-04	a	O6	NA	O6	NA	O6	NA	O6	NA	O6	NA
O6	39,70	a	D4	0,217	a	B2	2,86	ab	B2	0,109	ab	D4	6,1E-04	a	C3	5,6E-04	a	C3	NA	C3	NA	C3	NA	C3	NA	C3	NA
Q8	39,66	a	O6	0,216	a	C3	2,62	ab	O6	0,105	ab	C3	6,0E-04	a	G7	5,4E-04	a	G7	NA	G7	NA	G7	NA	G7	NA	G7	NA
A1	39,26	a	B2	0,203	ab	O6	2,55	ab	D4	0,104	ab	O6	5,9E-04	a	A1	5,4E-04	a	A1	NA	A1	NA	A1	NA	A1	NA	A1	NA
C3	38,98	a	C3	0,181	ab	D4	2,42	ab	C3	0,094	ab	K2	5,8E-04	a	B2	5,4E-04	a	B2	NA	B2	NA	B2	NA	B2	NA	B2	NA
K2	38,76	a	Q8	0,172	ab	P7	2,13	ab	A1	0,078	ab	B2	5,6E-04	a	Q8	5,3E-04	a	Q8	NA	Q8	NA	Q8	NA	Q8	NA	Q8	NA
G7	38,64	a	K2	0,158	abc	A1	2,10	ab	Q8	0,073	ab	G7	5,5E-04	a	K2	5,1E-04	a	K2	NA	K2	NA	K2	NA	K2	NA	K2	NA
D4	37,86	a	A1	0,143	bc	Q8	2,05	ab	K2	0,070	b	A1	5,4E-04	a	D4	5,0E-04	a	D4	NA	D4	NA	D4	NA	D4	NA	D4	NA
P7	34,63	b	P7	0,105	c	K2	1,96	b	P7	0,064	b	P7	4,4E-04	b	P7	4,5E-04	a	P7	NA	P7	NA	P7	NA	P7	NA	P7	NA
R3																											
Clone	Médias	Clone	Médias	Clone	Médias	Clone	Médias	Clone	Médias	Clone	Médias	Clone	Médias	Clone	Médias	Clone	Médias	Clone	Médias								
C3	27,55	a	A1	0,137	a	B2	2,25	a	G7	0,059	a	O6	4,1E-04	a	G7	3,7E-04	a	K2	1,49	a	O6	47,88	a	O6	53,93	a	
G7	27,50	a	G7	0,136	a	A1	2,22	a	Q8	0,057	a	C3	4,0E-04	a	Q8	3,4E-04	a	A1	1,46	ab	C3	46,6	a	B2	49,87	ab	
B2	27,39	a	D4	0,133	a	G7	2,17	a	A1	0,057	a	B2	4,0E-04	a	C3	3,3E-04	a	C3	1,38	abc	D4	41,44	ab	G7	46,40	ab	
K2	27,35	a	Q8	0,132	a	O6	2,09	a	K2	0,056	a	D4	3,9E-04	a	D4	3,2E-04	a	B2	1,33	abc	G7	40,91	ab	A1	42,29	ab	
O6	27,33	a	B2	0,130	a	K2	1,87	a	B2	0,056	a	A1	3,9E-04	a	K2	3,2E-04	a	Q8	1,16	bcd	B2	40,81	ab	K2	42,16	ab	
D4	27,33	a	C3	0,127	a	Q8	1,76	a	P7	0,051	a	K2	3,8E-04	a	O6	3,2E-04	a	G7	1,15	cd	A1	40,62	ab	D4	41,69	ab	
A1	27,04	a	K2	0,122	a	P7	1,61	a	O6	0,050	a	G7	3,8E-04	a	A1	3,1E-04	a	D4	1,11	cd	K2	40,18	ab	C3	40,24	ab	
Q8	26,85	a	O6	0,121	a	D4	1,59	a	D4	0,040	a	P7	3,7E-04	a	B2	3,0E-04	a	P7	1,06	cd	P7	31,7	b	P7	36,31	b	
P7	25,53	a	P7	0,085	a	C3	1,59	a	C3	0,039	a	Q8	3,7E-04	a	P7	2,9E-04	a	O6	1,02	d	Q8	29,95	b	Q8	35,95	b	

continua...

Tabela 4 - continuação...

Parte B – Regime de irrigação dentro de clones																	
ETP (mm)		g_{SM} (mol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)		A_m (μ mol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)		g_{SM} (mol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)		TM (L m ⁻²)		TT (L m ⁻²)		$-\Psi_{\pi}$ (MPa)		ASTF (mg g ⁻¹)		ARF (mg g ⁻¹)	
A1																	
Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias
R1	47,08 a	R1	0,194 a	R1	3,21 a	R1	0,134 a	R1	6,2E-04 a	R2	5,4E-04 a	R3	1,46 a	R1	43,4 a	R1	58,67 a
R2	39,26 b	R2	0,143 ab	R3	2,22 b	R2	0,078 b	R2	5,4E-04 a	R1	5,4E-04 a	R1	1,06 b	R3	40,62 a	R3	42,29 b
R3	27,04 c	R3	0,137 b	R2	2,10 b	R3	0,057 b	R3	3,9E-04 b	R3	3,1E-04 b	R2	NA	R2	NA	R2	NA
B2																	
Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias
R1	49,26 a	R2	0,203 a	R2	2,86 a	R2	0,109 a	R1	7,8E-04 a	R1	6,6E-04 a	R3	1,33 a	R3	40,81 a	R3	49,87 a
R2	39,75 b	R1	0,170 ab	R1	2,41 a	R1	0,091 ab	R2	5,6E-04 b	R2	5,4E-04 b	R1	1,16 a	R1	36,65 a	R1	45,68 a
R3	27,39 c	R3	0,130 b	R3	2,25 a	R3	0,056 b	R3	4,0E-04 c	R3	3,0E-04 c	R2	NA	R2	NA	R2	NA
C3																	
Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias
R1	47,57 a	R1	0,208 a	R1	3,22 a	R1	0,132 a	R1	7,5E-04 a	R1	6,9E-04 a	R3	1,38 a	R1	54,36 a	R1	45,60 a
R2	38,98 b	R2	0,181 a	R2	2,62 a	R2	0,094 b	R2	6,0E-04 b	R2	5,6E-04 b	R1	1,22 a	R3	46,6 a	R3	40,24 a
R3	27,55 c	R3	0,127 b	R3	1,59 b	R3	0,039 c	R3	4,0E-04 c	R3	3,3E-04 c	R2	NA	R2	NA	R2	NA
D4																	
Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias
R1	45,78 a	R2	0,217 a	R2	2,42 a	R1	0,109 a	R1	6,9E-04 a	R1	7,1E-04 a	R3	1,11 a	R3	41,44 a	R3	41,69 a
R2	37,86 b	R1	0,205 a	R1	2,28 ab	R2	0,104 a	R2	6,1E-04 a	R2	5,0E-04 b	R1	0,93 b	R1	35,89 a	R1	39,05 a
R3	27,33 c	R3	0,133 b	R3	1,59 b	R3	0,040 b	R3	3,9E-04 b	R3	3,2E-04 c	R2	NA		NA		NA
G7																	
Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias
R1	46,61 a	R2	0,220 a	R1	3,25 a	R1	0,124 a	R1	7,0E-04 a	R2	5,4E-04 a	R3	1,15 a	R1	57,22 a	R1	56,62 a
R2	38,64 b	R1	0,204 a	R2	2,97 a	R2	0,119 a	R2	5,5E-04 b	R1	5,1E-04 a	R1	0,98 a	R3	40,91 b	R3	46,40 a
R3	27,50 c	R3	0,136 b	R3	2,17 b	R3	0,059 b	R3	3,8E-04 c	R3	3,7E-04 b	R2	NA	R2	NA	R2	NA
K2																	
Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias
R1	45,56 a	R2	0,158 a	R1	1,98 a	R1	0,080 a	R1	7,0E-04 a	R1	6,3E-04 a	R3	1,49 a	R3	40,18 a	R3	42,16 a
R2	38,76 b	R1	0,142 a	R2	1,96 a	R2	0,070 a	R2	5,8E-04 b	R2	5,1E-04 b	R1	1,21 b	R1	33,7 a	R1	34,73 a
R3	27,35 c	R3	0,122 a	R3	1,87 a	R3	0,056 a	R3	3,8E-04 c	R3	3,2E-04 c	R2	NA	R2	NA	R2	NA
P7																	
Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias
R1	41,65 a	R2	0,105 a	R2	2,13 a	R2	0,064 a	R1	6,4E-04 a	R2	4,5E-04 a	R1	1,14 a	R1	32,56 a	R1	44,41 a
R2	34,63 b	R1	0,091 a	R1	2,07 a	R1	0,064 a	R2	4,4E-04 b	R1	4,4E-04 a	R3	1,06 a	R3	31,7 a	R3	36,31 a
R3	25,53 c	R3	0,085 a	R3	1,61 a	R3	0,051 a	R3	3,7E-04 c	R3	2,9E-04 b	R2	NA	R2	NA	R2	NA
O6																	
Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias
R1	48,34 a	R2	0,216 a	R1	2,72 a	R1	0,118 a	R1	7,7E-04 a	R1	6,7E-04 a	R1	1,05 a	R3	47,88 a	R3	53,93 a
R2	39,70 b	R1	0,169 ab	R2	2,55 a	R2	0,105 a	R2	5,9E-04 b	R2	5,8E-04 a	R3	1,02 a	R1	41,41 a	R1	45,24 a
R3	27,33 c	R3	0,121 b	R3	2,09 a	R3	0,050 b	R3	4,1E-04 c	R3	3,2E-04 b	R2	NA	R2	NA	R2	NA
Q8																	
Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias	Regime	Médias
R1	46,95 a	R2	0,172 a	R1	2,58 a	R1	0,133 a	R1	7,2E-04 a	R1	6,5E-04 a	R3	1,16 a	R1	35,52 a	R1	37,52 a
R2	39,66 b	R1	0,170 a	R2	2,05 ab	R2	0,073 b	R2	6,1E-04 b	R2	5,3E-04 b	R1	1,12 a	R3	29,95 a	R3	35,95 a
R3	26,85 c	R3	0,132 a	R3	1,76 b	R3	0,057 b	R3	3,7E-04 c	R3	3,4E-04 c	R2	NA	R2	NA	R2	NA

Comportamento semelhante ocorreu no período menos favorável (13-16h) em R1 para A_m , gs_M e gs_m , porém, apenas K2 diferiu do clone com os maiores valores destas características (G7) em R2 e, os clones não diferiram em R3 (Tabela 4). Assim, enquanto alguns clones respondem mais diferentemente quanto à condutância estomática e taxa de assimilação de CO_2 quando há maior disponibilidade hídrica, outros possuem comportamento semelhante independente do regime de irrigação.

As baixas taxas de A e gs conferidas pelo clone P7, resultaram em alta eficiência no uso da água no nível de folhas, tanto no período mais favorável (EUA_{fM}) quanto no menos adequado do dia (EUA_{fm}), em que B2 não diferiu deste no primeiro período (Tabela 3). Os clones D4 e Q8 foram inferiores quanto à EUA_{fM} em relação aos genótipos mais eficientes (P7 e B2) e, os clones K2, D4 e Q8 apresentaram menores EUA_{fm} em relação à P7. O clone O6 foi o mais eficiente no uso da água ao nível de planta inteira (EUA_p ; correspondente aos maiores valores de MST) (Tabela 2). Porém, o clone B2 foi igual a O6 quanto à EUA_p , e, junto com G7 foram melhores em relação àqueles que tiveram menores EUA_p (P7, Q8 e A1). Os demais clones (G7, D4, K2 e C3) demonstraram níveis intermediários de EUA_p .

Os clones diferiram pouco entre si em relação ao caráter Ψ_n na condição de maior disponibilidade hídrica (R1), não havendo significância estatística, contudo, em R3 os clones K2 e A1 demonstram valores mais negativos para a característica em relação aos clones O6, P7, D4 e G7 (Tabela 4; Parte A). Os clones C3 e B2 diferiram daquele com Ψ_n menos negativo (O6) em R3, enquanto Q8 teve valores intermediários para a característica (Tabela 4; Parte A). Os genótipos A1, K2 e D4 reduziram o Ψ_n (mais negativo) quando submetidos à restrição hídrica (Tabela 4; Parte B).

Os clones G7 e C3, na maior disponibilidade hídrica (R1), apresentaram maior teor de açúcares solúveis totais nas folhas (ASTF) em relação aos genótipos P7, K2, Q8, D4 e B2, enquanto O6 e A1 conferiram níveis intermediários de ASTF neste regime (Tabela 4; Parte A). Em relação ao teor de açúcares redutores nas folhas (ARF), os clones A1 e G7 contêm níveis mais elevados em relação à K2, Q8 e D4 em R1 e, os demais clones (P7, O6, C3 e B2) com níveis intermediários de ARF (Tabela 4; Parte A). Em R3, por sua vez, Q8 e P7 têm menores teores de ASTF que

O6 e C3 e menores de ARF que O6. O clone G7 possui alta A_M (Tabela 3), além de elevadas A_m em R1(Tabela 4; parte A) e AF (Tabela 2), o que pôde acarretar no acúmulo de açúcares nas folhas (Tabela 4; parte A) quando submetido à maior disponibilidade hídrica, como resultado do processo fotossintético. No entanto, sob restrição hídrica houve redução significativa do teor de açúcares solúveis totais nas folhas (Tabela 4; Parte B). De maneira semelhante, o clone A1 teve redução de ARF no regime de menor disponibilidade hídrica (R3).

A avaliação da capacidade de sobrevivência dos clones à restrição hídrica (CS), onde os mesmos foram submetidos à suspensão total da irrigação, o clone P7 foi o que demonstrou maior tolerância (em média 25 dias de sobrevivência), seguido por K2 (em média 21 dias) (Tabela 3). B2 e A1 foram os clones que sobreviveram menos tempo após a suspensão da irrigação e, por fim, os clones G7, O6, D4 e C3 tiveram sobrevivência intermediária (em média 20 dias) (Tabela 5).

Tabela 5 – Número de dias de sobrevivência das plantas após interrupção da irrigação (NDS) e capacidade de sobrevivência de clones de *Eucalyptus* à restrição hídrica (CS), onde letras iguais representam sobreposição dos erros padrões em torno das médias.

Clone	NDS	CS
P7	25	a
K2	21	b
G7	20	c
O6	20	c
D4	20	c
C3	20	c
Q8	19	d
A1	18	e
B2	18	e

4. DISCUSSÃO

Os clones demonstraram ser diferentes quanto à alocação de biomassa e características fisiológicas, que pode estar relacionado com a habilidade dos mesmos em lidar com as diferentes disponibilidades hídricas. Neste contexto, a produção de biomassa acima e abaixo do solo é diferentemente afetada por

mudanças na quantidade de água disponível (Hsiao e Xu, 2000). A produção de biomassa relativa à quantidade de água consumida (considerando a evapotranspiração como consumo total de água) no presente estudo enfatiza o conceito tradicional da eficiência no uso da água ao nível de planta inteira (EUA_p) utilizada para a produção das culturas (Steduto et al., 2007; Medrano et al., 2015). Nesse sentido, de maneira geral, os genótipos foram eficientes no uso da água de maneira gradual conforme se restringia o regime de irrigação (Tabela 2). De fato, conforme observado anteriormente em outros estudos, a eficiência no uso da água tende a diminuir nas condições de maior disponibilidade hídrica (Fereres e Soriano, 2006; Egea et al., 2013). Nesse sentido, o clone O6 além de mais produtivo foi o mais eficiente no uso da água ao nível de planta inteira. O clone B2 atingiu EUA_p igual a O6 e foi mais eficiente no uso da água em relação aos genótipos P7, Q8 e A1 (Tabela 2). Dessa maneira os genótipos P7 e Q8 (esse não diferiu de A1) foram os menos produtivos e eficientes (Tabela 2).

No geral, a maior proporção de biomassa produzida pelos genótipos está concentrada nas folhas, diferentemente do padrão de crescimento do eucalipto na idade adulta. Porém, os clones se diferenciaram quanto à alocação de carbono acima ou abaixo do solo. Com isso, podem ser sublinhadas as diferenças entre os clones mais produtivos e eficientes no uso da água, em que o clone O6 possui um maior investimento na parte aérea, ao passo que B2 alocou biomassa nas raízes (Tabela 2). Isto pode ser reflexo do efeito da seleção nos programas de melhoramento, podendo ser evidenciado pelo comportamento no campo, onde o clone O6 é considerado adaptado para regiões subtropicais e B2 para climas tropicais (Binkley et al., 2017). Neste trabalho, os autores apresentaram o desempenho desses clones em diferentes ambientes aos quatro anos de idade e, mostraram que enquanto O6, em média, foi o melhor nas regiões de clima subtropical (baixo déficit hídrico) dentre os genótipos que eles avaliaram, o clone B2 foi o segundo melhor nos locais tropicais (alto déficit hídrico).

Estas relações podem ser explicadas pelo fato de que nos ambientes subtropicais, há maior disponibilidade hídrica no solo superficial e subsuperficialmente, além de menor demanda atmosférica, portanto exprime menor exigência do sistema radicular das plantas, onde a concentração das raízes finas em

menor profundidade possibilita maior investimento energético acima do solo (Christoffersen et al., 2014; Gow et al., 2018). O clone B2, neste contexto, apresenta maior investimento em raízes, o que confere alta capacidade de transporte de água e nutrientes do solo e maior plasticidade em lidar com alterações no volume hídrico (Maeght et al., 2013), característica importante no campo durante período de seca prolongado. Isto pode explicar os resultados referentes aos clones O6 e B2 no presente trabalho e indicar que suas adaptações às regiões subtropicais e tropicais, respectivamente, seja o resultado da seleção de genes oriundos da evolução em ambientes de diferentes pressões climáticas (Chen et al., 2013; Gu et al., 2014). Assim, é sugerido que genótipos de *Eucalyptus* mais adaptados às condições de menor disponibilidade hídrica investem mais em raízes do que aqueles adaptados a regiões úmidas e, estes, por sua vez, possuem maior investimento em folhas (Pinheiro et al., 2016).

O clone A1, apesar de menor MST em relação ao clone B2, foi equivalente a este quanto ao investimento em raízes (MSR; Tabela 2), o que demonstra que o clone A1, proporcionalmente priorizou a alocação de biomassa abaixo do solo. No campo, A1 foi superior, em média, a B2 quanto à produtividade ao longo dos locais tropicais e foi intermediário nas regiões subtropicais (Binkley et al., 2017). Estes resultados ilustram a importância do entendimento da dinâmica e funcionalidade das raízes frente aos ambientes cada vez mais sujeitos à restrição hídrica para o cultivo de eucalipto nas regiões tropicais, que, de fato vem sendo objetivos de estudos para a cultura (Laclau et al., 2013; Pinheiro et al., 2016; Pradier et al., 2017; Bordron et al., 2018; Germon et al., 2018).

Fazendo associação com o trabalho de Binkley et al. (2017), os genótipos com menor produção de biomassa e menos eficientes no uso da água ao nível de planta inteira (P7 e Q8), no campo foram os menos produtivos nas médias dos locais tropicais (P7) e subtropicais (Q8). Em nosso estudo estes genótipos foram diferentes em alguns aspectos, por exemplo, P7 possui os menores índices nas características fisiológicas medidas em nível foliar (A_m , gs_M e gs_m ; Tabela 4 – Parte A), enquanto Q8 investiu mais em caule e ramos (MSC) e raiz (MSR), apesar de não diferirem em DIAM (Tabela 2). Como resultado, é sugerido que o clone Q8 possui um aparato xilemático mais eficiente com capacidade de manter um fluxo hídrico maior em

relação a P7, uma vez que demonstrou maior ETP e TT quando houve maior disponibilidade hídrica (Tabela 4; Parte A). O clone P7, de outro modo, foi o que apresentou maior eficiência no uso da água no nível de folhas (EUA_{fM} e EUA_{fm}), contudo, na observância de seu baixo desempenho produtivo, tal eficiência pode ser considerada uma estratégia conservativa no uso da água (Li e Wang, 2003), o que elucida sua alta capacidade de sobrevivência à restrição hídrica (CS; Tabela 5). Isto pode explicar as diferenças desses clones no campo, em que Q8 foi superior a P7 em média nas regiões tropicais quando ambos foram avaliados nos mesmos locais.

Foram observadas algumas relações com as concentrações de açúcares e o comportamento dos clones. Neste contexto, o clone G7 com maior AF e atividade fotossintética em R1 apresentou altos teores de ASTF e ARF, porém, sofreu depleção significativa quando submetido à menor disponibilidade hídrica (Tabela 4; Parte B). Isto pode indicar que os açúcares participam ativamente na síntese de constituição da área foliar, fornecendo energia para o processo de expansão e manutenção da turgescência das células foliares (Chaves et al., 2003). De outra forma, a depleção de ASTF em R3 pode ser devida simplesmente à redução de todo conjunto fotossintético juntamente com a diminuição da área foliar (em níveis absolutos; resultado não apresentado). O clone G7 foi intermediário quanto à eficiência no uso da água, tanto ao nível de planta inteira (Tabela 2) como ao nível foliar (EUA_{fM} e EUA_{fm} ; Tabela 3), sendo, portanto intermediário quanto à produção de biomassa e, coincidentemente, no campo também demonstrou desempenho intermediário, na média dos locais tropicais, entre os clones avaliados. Adicionalmente, este genótipo apresentou capacidade de sobrevivência (CS) intermediária em nosso estudo.

Nesta mesma conjuntura, o clone P7, de maior CS, apresentou maiores teores de açúcares nas raízes (ASTR com $\alpha \geq 0,05$ e ARR com $\alpha \leq 0,05$) em relação àqueles com menor CS (B2, A1 e Q8). De fato, espécies arbóreas tem demonstrado aumento na concentração de açúcares nas raízes como mecanismo de tolerância ao déficit hídrico (Maguire e Kobe, 2015; Piper et al., 2017). O clone O6, por sua vez, apresentou níveis de ASTR e ARR semelhantes a B2, A1 e Q8 (Tabela 3). No entanto, teve maior CS em relação a esses (Tabela 5). Isto pode estar relacionado com maiores teores de açúcares nas folhas manifestadas por O6 no regime com

maior restrição hídrica (R3; Tabela 4 – Parte A) como estratégia de fornecer uma fonte de carbono nos períodos de seca (Sala et al., 2012). Além disso, é sugerido que os açúcares estão diretamente envolvidos na tolerância ao frio (Kozlowski, 1992; Dietze et al., 2014), o que pode contribuir para o bom desempenho do genótipo O6 no campo em locais subtropicais (Binkley et al., 2017), onde há ocorrência de baixas temperaturas durante o ano. Estas considerações ilustram o fato de que as moléculas de açúcares sintetizadas nas reações da fotossíntese possuem muitas funções no metabolismo das plantas. Assim, os açúcares podem ser utilizados como fonte de soluto para ajudar na regulação do balanço osmótico, na manutenção do potencial hídrico e do turgor celular, como fonte de carbono armazenado e liberado em períodos de baixa assimilação quando sujeita a condições adversas e fornecimento de energia (Chaves et al., 2003; Nardini et al., 2011; Secchi e Zwieniecki, 2011; O'Brien et al., 2014; Sevanto et al., 2014). Acrescidos a isto, servem como blocos de construção e transportadores de energia para a alocação de biomassa vegetal (Hartmann et al., 2018) e demonstrou participar do mecanismo da planta em lidar com o embolismo (Rodríguez-Calcerrada et al., 2017; Tomasella et al., 2017).

Os clones tiveram valores mais negativos para a característica Ψ_{π} quando submetidos sob restrição hídrica (Tabela 4; Parte A), onde K2 foi o genótipo que mais se diferenciou dos demais ($\alpha \geq 0,05$ para os clones A1, C3 e B2). Ψ_{π} é tido como o principal guia para o potencial hídrico no ponto de perda de turgor (Ψ_{ppt}), o qual demonstrou estar relacionado com a tolerância ao estresse por déficit hídrico das espécies vegetais (Bartlett et al., 2012; Bartlett et al., 2014) o que pode explicar a alta CS de K2 (Tabela 5). Adicionalmente, o clone K2, assim como A1 e D4, reduziram Ψ_{π} (mais negativo) em R3 de maneira significativa (Tabela 4; Parte B), o que evidencia a ocorrência do mecanismo de ajuste osmótico para estes genótipos. O ajuste osmótico permite a manutenção do turgor celular na ocorrência de seca severa, uma vez que há acúmulo de solutos nas células e redução do potencial hídrico (Turner, 2017, 2018). O mecanismo de ajuste osmótico pode também estar relacionado com a CS intermediária do clone D4, o que não o fez para A1 (baixa CS), demonstrando que outras estratégias foram mais importantes para a capacidade de sobrevivência dos clones à restrição hídrica. Por exemplo, D4, assim

como K2, tenderam a aumentar os níveis de açúcares nas folhas (apesar de não diferirem estatisticamente) quando submetidos à restrição hídrica, enquanto A1 tende a diminuir (Tabela 4; Parte B). Possivelmente outros solutos estão relacionados com a manifestação de ajuste osmótico em A1 e evidencia a atuação dos açúcares em outras funções da planta perante o estresse.

As características A_m , gs_M e gs_m tiveram redução gradual na medida em que houve redução na disponibilidade hídrica (Tabela 4; Parte A) e também foi observada diminuição da diferença entre os clones para o R3, condição na qual não houve diferenças significativas entre os genótipos. Isto reforça o efeito da água na atividade fotossintética das plantas, mantendo as células guardas turgidas de modo a ocorrer as trocas gasosas (Brodribb e Feild, 2000; Santiago et al., 2004). Nesse sentido, o clone D4 demonstrou bom controle estomático, uma vez que reduziu praticamente pela metade a condutância estomática no período de maior demanda atmosférica (redução de R1 para R3; Tabela 4 - Parte B) (McDowell et al., 2008).

Os resultados demonstraram que há diferenças entre eficiência no uso da água em nível de folha e de planta inteira, corroborando as conclusões recentes obtidas em estudo com espécies de *Pinus* (Salazar-Tortosa et al., 2018). Medrano et al. (2015) arguíram estas diferenças e colocaram como causas principais o fato de que a eficiência em nível de folhas sofre muitas variações ao longo do dia e estações do ano e, a eficiência em nível de planta inteira é muito dependente da transpiração noturna e da perda de carbono na respiração, principalmente a executada pelas raízes. De fato, em nível de planta inteira a eficiência no uso da água demonstrou ser mais realista e permitiu inferir com uma modesta clareza no desempenho dos genótipos no campo, enquanto em nível de folhas, expôs a eficiência no uso da água de uma maneira mais conservativa. Os clones que demonstraram maior alocação de biomassa nas raízes (B2 e A1) foram diferentes quanto à produção de biomassa, onde A1 foi menos produtivo, porém, no campo são os mais produtivos, considerando-se a média dos locais tropicais. O fato dos vasos restringirem a expansão e, conseqüentemente, uma das principais funcionalidades das raízes, isto é, transportar água e nutrientes do solo, provavelmente mascarou esta característica, o que pode explicar também a baixa CS destes genótipos (Tabela 5).

As discussões aqui apresentadas permitiram indagar sobre diferenças morfofisiológicas dos genótipos e podem ser úteis nas estratégias de programas de melhoramento com eucalipto. O padrão de alocação de carbono relativo à quantidade de água utilizada pode relacionar a produção de biomassa total (MST) e a eficiência no uso da água com o desempenho dos clones no campo e indica que a alocação de biomassa para raízes deve ser considerada. O ajuste osmótico vem sendo sugerido para uso futuro em programas de melhoramento genético para algumas culturas (Blum, 2017), e pelo procedimento mais prático pelo método do osmômetro em relação aos métodos tradicionais, pode ser utilizado de modo a identificar genótipos de eucalipto mais tolerantes ao déficit hídrico (Mart et al., 2016). O ajuste osmótico pode ser utilizado em conjunto com a genética molecular, uma vez que foram encontrados marcadores moleculares relacionados com o ajuste osmótico (Zhang et al., 1999). Os açúcares, como comentado anteriormente, demonstraram atuar em muitas funções nas plantas e permitem inferir sobre a tolerância ao estresse. No entanto, deve ser realizada em conjunto com outras características, pois o nível de açúcares é uma resposta a curto prazo das plantas e, além disso, varia demasiadamente com a ontogenia (Hartmann et al., 2018).

Em termos práticos, um ensaio complementar pode ser realizado a fim de identificar diferenças morfológicas e fisiológicas entre genótipos frente às diferentes disponibilidades hídricas, de modo a selecionar os mais tolerantes à seca e recomendá-los para as fases iniciais de implantação e crescimento. Adicionalmente, assim como relatado para o ajuste osmótico, pode-se e deve-se fazer uso da genética molecular, uma vez que o sequenciamento do genoma do *Eucalyptus grandis* (Myburg et al., 2014) e o desenvolvimento de uma plataforma de genotipagem de alta densidade com marcadores SNPs – EUChip60K (Silva-Junior et al., 2015), possibilitaram um avanço nos estudos genômicos com eucalipto.

5. CONCLUSÕES

A eficiência no uso da água ao nível de planta inteira diferiu da eficiência ao nível de folha e não devem ser consideradas equivalentes em estudos envoltos à tolerância de genótipos de eucalipto ao déficit hídrico. Assim, os clones mais

produtivos em termos de biomassa foram também os mais eficientes no uso da água ao nível de planta inteira, ao passo que ao nível de folhas, a eficiência no uso da água indicou o genótipo mais conservativo no uso da água. O acúmulo de açúcares em folhas e raízes demonstrou estar relacionado com a capacidade de tolerância ao déficit hídrico e também com o mecanismo de ajuste osmótico. Os resultados permitiram relacionar o desempenho dos genótipos em vasos com o observado no campo na idade de quatro anos, entretanto, para uma afirmação mais correta é necessário considerar as relações das características e não apenas isoladamente. Por fim, o estudo de características biométricas-fisiológicas pode auxiliar nas estratégias de melhoramento de eucalipto. Assim, ensaios complementares podem ser elaborados para detectar diferenças morfológicas e fisiológicas entre genótipos frente às condições diferenciadas de disponibilidade hídrica, de modo a selecionar genótipos tolerantes à seca e recomendá-los para as fases iniciais de implantação e crescimento.

6. REFERÊNCIAS

Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JLD, Sparovek G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>

Bartlett MK, Scoffoni C, Sack L. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. **Ecology Letters**, v. 15, n. 5, p. 393-405, 2012. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01751.x>

Bartlett MK, Zhang Y, Kreidler N, Sun S, Ardy R, Cao K, Sack L. Global analysis of plasticity in turgor loss point, a key drought tolerance trait. **Ecology letters**, v. 17, n. 12, p. 1580-1590, 2014. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/ele.12374>

Bartlett MS. Properties of sufficiency and statistical tests. **Proc. R. Soc. Lond. A**, v. 160, n. 901, p. 268-282, 1937. doi: <http://dx.doi.org/10.1098/rspa.1937.0109>

Bartlett MS, Kendall D. The statistical analysis of variance-heterogeneity and the logarithmic transformation. **Supplement to the Journal of the Royal Statistical Society**, v. 8, n. 1, p. 128-138, 1946. Disponível em: <<https://www.jstor.org/stable/2983618>>. Acesso em: 23/07/2018.

Binkley D, Campoe OC, Alvares C, Carneiro RL, Cegatta Í, Stape JL. The interactions of climate, spacing and genetics on clonal Eucalyptus plantations across Brazil and Uruguay. **Forest Ecology and Management**, v. 405, p. 271-283, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.050>

Blum A. Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production. **Plant, cell & environment**, v. 40, n. 1, p. 4-10, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/pce.12800>

Booth TH. Eucalypt plantations and climate change. **Forest Ecology and Management**, v. 301, p. 28-34, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2012.04.004>

Bordron B, Robin A, Oliveira IR, Guillemot J, Laclau J-P, Jourdan C, Nouvellon Y, Abreu-Junior CH, Trivelin PCO, Gonçalves JLM. Fertilization increases the functional specialization of fine roots in deep soil layers for young Eucalyptus grandis trees. **Forest Ecology and Management**, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2018.03.018>

Box GE, Cox DR. An analysis of transformations. **Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)**, p. 211-252, 1964. Disponível em: < <https://www.jstor.org/stable/2984418> >. Acesso em: 23/07/2018.

Breshears DD, Adams HD, Eamus D, McDowell N, Law DJ, Will RE, Williams AP, Zou CB. 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. doi: <http://dx.doi.org/10.3389/fpls.2013.00266>

Brodribb T, Feild T. Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. **Plant, Cell & Environment**, v. 23, n. 12, p. 1381-1388, 2000. doi: <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00647.x>

Brodribb T, Holbrook N, Edwards E, Gutierrez M. Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. **Plant, Cell & Environment**, v. 26, n. 3, p. 443-450, 2003. doi: <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.00975.x>

Brown MB, Forsythe AB. Robust tests for the equality of variances. **Journal of the American Statistical Association**, v. 69, n. 346, p. 364-367, 1974.

Callister AN, Arndt SK, Adams MA. Comparison of four methods for measuring osmotic potential of tree leaves. **Physiologia Plantarum**, v. 127, n. 3, p. 383-392, 2006. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00652.x>

Cernusak LA, Winter K, Aranda J, Turner BL, Marshall JD. Transpiration efficiency of a tropical pioneer tree (*Ficus insipida*) in relation to soil fertility. **Journal of Experimental Botany**, v. 58, n. 13, p. 3549-3566, 2007. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/erm201>

Chapin lii FS, Schulze ED, Mooney HA. The ecology and economics of storage in plants. **Annual review of ecology and systematics**, v. 21, n. 1, p. 423-447, 1990. doi: <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.es.21.110190.002231>

Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JLD, Sparovek G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>

Chatterjee S, Hadi AS. Influential observations, high leverage points, and outliers in linear regression. **Statistical Science**, p. 379-393, 1986. Disponível em: < <https://www.jstor.org/stable/2245477> >. Acesso em: 23/07/2018.

Chaves MM, Maroco JP, Pereira JS. Understanding plant responses to drought—from genes to the whole plant. **Functional plant biology**, v. 30, n. 3, p. 239-264, 2003. doi: <http://dx.doi.org/10.1071/FP02076>

Chen W, Zeng H, Eissenstat DM, Guo D. Variation of first-order root traits across climatic gradients and evolutionary trends in geological time. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, n. 7, p. 846-856, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/geb.12048>

Christoffersen BO, Restrepo-Coupe N, Arain MA, Baker IT, Cestaro BP, Ciais P, Fisher JB, Galbraith D, Guan X, Gulden L. Mechanisms of water supply and vegetation demand govern the seasonality and magnitude of evapotranspiration in Amazonia and Cerrado. **Agricultural and Forest meteorology**, v. 191, p. 33-50, 2014. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.02.008>

Cornelissen J, Cerabolini B, Castro-Díez P, Villar-Salvador P, Montserrat-Martí G, Puyravaud J, Maestro M, Werger M, Aerts R. Functional traits of woody plants: correspondence of species rankings between field adults and laboratory-grown seedlings? **Journal of Vegetation Science**, v. 14, n. 3, p. 311-322, 2003. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02157.x>

Dietze MC, Sala A, Carbone MS, Czimczik CI, Mantooth JA, Richardson AD, Vargas R. Nonstructural carbon in woody plants. **Annual review of plant biology**, v. 65, p. 667-687, 2014. doi: <http://dx.doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-040054>

Egea G, Nortes PA, Domingo R, Baille A, Pérez-Pastor A, González-Real MM. Almond agronomic response to long-term deficit irrigation applied since orchard establishment. **Irrigation science**, v. 31, n. 3, p. 445-454, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s00271-012-0322-8>

Evans TL, Mata-González R, Martin DW, Mclendon T, Noller JS. Growth, water productivity, and biomass allocation of Great Basin plants as affected by summer

watering. **Ecohydrology**, v. 6, n. 5, p. 713-721, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1002/eco.1292>

Feng X, Uriarte M, González G, Reed S, Thompson J, Zimmerman JK, Murphy L. Improving predictions of tropical forest response to climate change through integration of field studies and ecosystem modeling. **Global change biology**, v. 24, n. 1, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/gcb.13863>

Fereres E, Soriano MA. Deficit irrigation for reducing agricultural water use. **Journal of experimental botany**, v. 58, n. 2, p. 147-159, 2006. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/erl165>

Germon A, Guerrini IA, Bordron B, Bouillet J-P, Nouvellon Y, Moraes Gonçalves JL, Jourdan C, Paula RR, Laclau J-P. Consequences of mixing *Acacia mangium* and *Eucalyptus grandis* trees on soil exploration by fine-roots down to a depth of 17 m. **Plant and Soil**, v. 424, n. 1-2, p. 203-220, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s11104-017-3428-1>

Gonçalves JLM, Alvares CA, Higa AR, Silva LD, Alfenas AC, Stahl J, De Barros Ferraz SF, De Paula Lima W, Brancalion PHS, Hubner A. Integrating genetic and silvicultural strategies to minimize abiotic and biotic constraints in Brazilian eucalypt plantations. **Forest Ecology and Management**, v. 301, p. 6-27, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.030>

Gow LJ, Barrett DJ, O'grady AP, Renzullo LJ, Phinn SR. Subsurface water-use strategies and physiological responses of subtropical eucalypt woodland vegetation under changing water-availability conditions. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 248, p. 348-360, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.10.005>

Gu J, Xu Y, Dong X, Wang H, Wang Z. Root diameter variations explained by anatomy and phylogeny of 50 tropical and temperate tree species. **Tree physiology**, v. 34, n. 4, p. 415-425, 2014. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/treephys/tpu019>

Hartmann H, Adams HD, Hammond WM, Hoch G, Landhäusser SM, Wiley E, Zaehle S. Identifying differences in carbohydrate dynamics of seedlings and mature trees to improve carbon allocation in models for trees and forests. **Environmental and Experimental Botany**, v. 152, p. 7-18, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.03.011>

Hsiao TC, Xu LK. Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: biophysical analysis and relation to water transport. **Journal of experimental botany**, v. 51, n. 350, p. 1595-1616, 2000. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/jexbot/51.350.1595>

Kikuta SB, Richter H. Leaf discs or press saps? A comparison of techniques for the determination of osmotic potentials in freeze-thawed leaf material. **Journal of Experimental Botany**, v. 43, n. 8, p. 1039-1044, 1992. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/43.8.1039>

- Kozlowski T. Carbohydrate sources and sinks in woody plants. **The Botanical Review**, v. 58, n. 2, p. 107-222, 1992. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/BF02858600>
- Laclau J-P, Silva EaD, Rodrigues Lambais G, Bernoux M, Le Maire G, Stape JL, Bouillet J-P, Jourdan C, Nouvellon Y. Dynamics of soil exploration by fine roots down to a depth of 10 m throughout the entire rotation in Eucalyptus grandis plantations. **Frontiers in Plant Science**, v. 4, p. 243, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.3389/fpls.2013.00243>
- Levene H. Robust tests for equality of variances. **Contributions to probability and statistics. Essays in honor of Harold Hotelling**, p. 279-292, 1961.
- Li C, Wang K. Differences in drought responses of three contrasting Eucalyptus microtheca F. Muell. populations. **Forest ecology and management**, v. 179, n. 1-3, p. 377-385, 2003. doi: [http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00552-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00552-2)
- Liu C, He N, Zhang J, Li Y, Wang Q, Sack L, Yu G. Variation of stomatal traits from cold temperate to tropical forests and association with water use efficiency. **Functional Ecology**, v. 32, n. 1, p. 20-28, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.12973>
- Maeght J-L, Rewald B, Pierret A. How to study deep roots—and why it matters. **Frontiers in plant science**, v. 4, p. 299, 2013. doi: <http://dx.doi.org/10.3389/fpls.2013.00299>
- Maguire AJ, Kobe RK. Drought and shade deplete nonstructural carbohydrate reserves in seedlings of five temperate tree species. **Ecology and evolution**, v. 5, n. 23, p. 5711-5721, 2015. doi: <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.1819>
- Mart KB, Veneklaas EJ, Bramley H. Osmotic potential at full turgor: an easily measurable trait to help breeders select for drought tolerance in wheat. **Plant Breeding**, v. 135, n. 3, p. 279-285, 2016. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/pbr.12367>
- Mcdowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? **New phytologist**, v. 178, n. 4, p. 719-739, 2008. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x>
- Mcdowell NG. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. **Plant physiology**, v. 155, n. 3, p. 1051-1059, 2011. doi: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.110.170704>
- Mediavilla S, Escudero A. Mature trees versus seedlings: differences in leaf traits and gas exchange patterns in three co-occurring Mediterranean oaks. **Annals of Forest Science**, v. 60, n. 5, p. 455-460, 2003. doi: <http://dx.doi.org/10.1051/forest:2003038>

Medrano H, Tomás M, Martorell S, Flexas J, Hernández E, Rosselló J, Pou A, Escalona J-M, Bota J. From leaf to whole-plant water use efficiency (WUE) in complex canopies: limitations of leaf WUE as a selection target. **The Crop Journal**, v. 3, n. 3, p. 220-228, 2015. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.cj.2015.04.002>

Myburg AA, Grattapaglia D, Tuskan GA, Hellsten U, Hayes RD, Grimwood J, Jenkins J, Lindquist E, Tice H, Bauer D. The genome of *Eucalyptus grandis*. **Nature**, v. 510, n. 7505, p. 356, 2014. doi: <http://dx.doi.org/10.1038/nature13308>

Nardini A, Gullo MaL, Salleo S. Refilling embolized xylem conduits: is it a matter of phloem unloading? **Plant Science**, v. 180, n. 4, p. 604-611, 2011. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.plantsci.2010.12.011>

Nelson N. A photometric adaptation of the Somogyi method for the determination of glucose. **J. biol. Chem**, v. 153, n. 2, p. 375-380, 1944.

O'brien MJ, Leuzinger S, Philipson CD, Tay J, Hector A. Drought survival of tropical tree seedlings enhanced by non-structural carbohydrate levels. **Nature Climate Change**, v. 4, n. 8, p. 710, 2014. doi: <http://dx.doi.org/10.1038/NCLIMATE2281>

Payn T, Carnus J-M, Freer-Smith P, Kimberley M, Kollert W, Liu S, Orazio C, Rodriguez L, Silva LN, Wingfield MJ. Changes in planted forests and future global implications. **Forest Ecology and Management**, v. 352, p. 57-67, 2015. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2015.06.021>

Pinheiro RC, Deus Jr JC, Nouvellon Y, Campoe OC, Stape JL, Aló LL, Guerrini IA, Jourdan C, Laclau J-P. A fast exploration of very deep soil layers by *Eucalyptus* seedlings and clones in Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 366, p. 143-152, 2016. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2016.02.012>

Piper FI, Fajardo A, Hoch G. Single-provenance mature conifers show higher non-structural carbohydrate storage and reduced growth in a drier location. **Tree physiology**, v. 37, n. 8, p. 1001-1010, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/treephys/tpx061>

Poorter H, Fiorani F, Pieruschka R, Wojciechowski T, Putten WH, Kleyer M, Schurr U, Postma J. Pampered inside, pestered outside? Differences and similarities between plants growing in controlled conditions and in the field. **New Phytologist**, v. 212, n. 4, p. 838-855, 2016. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/nph.14243>

Poorter H, Niklas KJ, Reich PB, Oleksyn J, Poot P, Mommer L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. **New Phytologist**, v. 193, n. 1, p. 30-50, 2012. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x>

Pradier C, Hinsinger P, Laclau J-P, Bouillet J-P, Guerrini IA, Gonçalves JLM, Asensio V, Abreu-Junior CH, Jourdan C. Rainfall reduction impacts rhizosphere

biogeochemistry in eucalypts grown in a deep Ferralsol in Brazil. **Plant and soil**, v. 414, n. 1-2, p. 339-354, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s11104-016-3107-7>

Rodríguez-Calcerrada J, Li M, López R, Cano FJ, Oleksyn J, Atkin OK, Pita P, Aranda I, Gil L. Drought-induced shoot dieback starts with massive root xylem embolism and variable depletion of nonstructural carbohydrates in seedlings of two tree species. **New Phytologist**, v. 213, n. 2, p. 597-610, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/nph.14150>

Royston P. Remark AS R94: A remark on algorithm AS 181: The W-test for normality. **Journal of the Royal Statistical Society. Series C (Applied Statistics)**, v. 44, n. 4, p. 547-551, 1995. Disponível em: < <https://www.jstor.org/stable/2986146> >. Acesso em: 23/07/2018.

Sala A, Woodruff DR, Meinzer FC. Carbon dynamics in trees: feast or famine? **Tree physiology**, v. 32, n. 6, p. 764-775, 2012. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/treephys/tpr143>

Salazar-Tortosa D, Castro J, De Casas RR, Viñeola B, Sánchez-Cañete E, Villar-Salvador P. Gas exchange at whole plant level shows that a less conservative water use is linked to a higher performance in three ecologically distinct pine species. **Environmental Research Letters**, v. 13, n. 4, p. 045004, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1088/1748-9326/aab18f>

Santiago LS, Goldstein G, Meinzer FC, Fisher JB, Machado K, Woodruff D, Jones T. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. **Oecologia**, v. 140, n. 4, p. 543-550, 2004. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-004-1624-1>

Savi T, Casolo V, Luglio J, Bertuzzi S, Gullo MaL, Nardini A. Species-specific reversal of stem xylem embolism after a prolonged drought correlates to endpoint concentration of soluble sugars. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 106, p. 198-207, 2016. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.04.051>

Secchi F, Zwieniecki MA. Sensing embolism in xylem vessels: the role of sucrose as a trigger for refilling. **Plant, Cell & Environment**, v. 34, n. 3, p. 514-524, 2011. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02259.x>

Sevanto S, McDowell NG, Dickman LT, Pangle R, Pockman WT. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. **Plant, cell & environment**, v. 37, n. 1, p. 153-161, 2014. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/pce.12141>

Silva-Junior OB, Faria DA, Grattapaglia D. A flexible multi-species genome-wide 60K SNP chip developed from pooled resequencing of 240 Eucalyptus tree genomes

across 12 species. **New Phytologist**, v. 206, n. 4, p. 1527-1540, 2015. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/nph.13322>

Somogyi M. A new reagent for the determination of sugars. **Journal of Biological Chemistry**, v. 160, p. 61-68, 1945.

Steduto P, Hsiao TC, Fereres E. On the conservative behavior of biomass water productivity. **Irrigation Science**, v. 25, n. 3, p. 189-207, 2007. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s00271-007-0064-1>

Stephens M. Tests Based on EDF Statistics. In. **Goodness-of-Fit Techniques**. New York: Marcel Dekker, 1986. p. 1-15.

Tomasella M, Häberle K-H, Nardini A, Hesse B, Machlet A, Matyssek R. Post-drought hydraulic recovery is accompanied by non-structural carbohydrate depletion in the stem wood of Norway spruce saplings. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 14308, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1038/s41598-017-14645-w>

Trevelyan W, Harrison T. Dosagem de glicídeos totais pelo método de antrona. **J. Biochem**, v. 50, p. 292, 1952.

Trifilò P, Casolo V, Raimondo F, Petrusa E, Boscutti F, Gullo MaL, Nardini A. Effects of prolonged drought on stem non-structural carbohydrates content and post-drought hydraulic recovery in *Laurus nobilis* L.: The possible link between carbon starvation and hydraulic failure. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 120, p. 232-241, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.10.003>

Turner NC. Turgor maintenance by osmotic adjustment, an adaptive mechanism for coping with plant water deficits. **Plant, cell & environment**, v. 40, n. 1, p. 1-3, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/pce.12839>

Turner NC. Turgor maintenance by osmotic adjustment: 40 years of progress. **Journal of experimental botany**, v. 69, n. 13, p. 3223-3233, 2018. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/ery181>

Wallace J. Increasing agricultural water use efficiency to meet future food production. **Agriculture, ecosystems & environment**, v. 82, n. 1-3, p. 105-119, 2000. doi: [http://dx.doi.org/10.1016/S0167-8809\(00\)00220-6](http://dx.doi.org/10.1016/S0167-8809(00)00220-6)

Wallace JS, Acreman MC, Sullivan CA. The sharing of water between society and ecosystems: from conflict to catchment-based co-management. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 358, n. 1440, p. 2011-2026, 2003. doi: <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2003.1383>

Yousefpour R, Augustynczyk ALD, Hanewinkel M. Pertinence of reactive, active, and robust adaptation strategies in forest management under climate change. **Annals of Forest Science**, v. 74, n. 2, p. 40, 2017. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s13595-017-0640-3>

Zhang J, Nguyen HT, Blum A. Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. **Journal of Experimental Botany**, v. 50, n. 332, p. 291-302, 1999. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/50.332.291>

Zhou T, Shi P, Jia G, Dai Y, Zhao X, Shangguan W, Du L, Wu H, Luo Y. Age-dependent forest carbon sink: Estimation via inverse modeling. **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, v. 120, n. 12, p. 2473-2492, 2015. doi: <http://dx.doi.org/10.1002/2015JG002943>

CAPÍTULO 5 – Considerações finais

No presente trabalho foi observado que há forte interação G x A em clones de *Eucalyptus* utilizados para plantios comerciais no território brasileiro. Essa interação vai se acentuando ao longo do desenvolvimento das árvores em que a temperatura é a variável climática mais influente para identificar grupos de ambientes que afetam de maneira semelhante o desempenho dos genótipos. De outro modo, permitiu identificar os locais mais contrastantes quanto ao desempenho dos genótipos. Os resultados dos experimentos em casa de vegetação permitiram realizar inferências sobre algumas características biométricas e fisiológicas dos clones que podem responder alguns questionamentos a respeito do desempenho dos genótipos nos diferentes locais no campo. Esses resultados podem auxiliar as instituições de pesquisa e empresas do setor florestal na condução de seus programas de melhoramento, a fim de desenvolver genótipos que possam suportar as pressões climáticas de uma determinada região, alocando-os em locais que favoreçam seu desenvolvimento.

Alguns clones se destacaram tanto no campo quanto na casa de vegetação. Nesse sentido, o clone B2 é o mais adaptado em regiões menos restritivas, com baixo déficit hídrico e temperaturas mais amenas e demonstrou ser eficiente no transporte e uso da água. O clone A1 demonstrou plasticidade no campo, apresentando desempenho satisfatório, tanto nos ambientes mais restritivos quanto nos mais favoráveis. Isto pode estar relacionado com o alto investimento de carbono em raízes apresentado por este genótipo, o que lhe permite extrair água e nutrientes do solo nos períodos de escassez de água.

O clone D4 apresentou a maior estabilidade a qual teve pouca alteração ao longo dos anos e, na casa de vegetação demonstrou plasticidade frente ao regime de irrigação. Em ambas as avaliações o clone D4 expressou potencial produtivo intermediário, porém com boa capacidade para desenvolver em ambientes contrastantes.

O clone P7 foi o menos produtivo em todas as condições, contudo possui alta capacidade de sobrevivência, suportando por mais tempo o déficit hídrico e pressões ambientais dos locais mais restritivos. Além disso, o baixo potencial

produtivo revelado por este clone pode ser função do curto ciclo de rotação para o corte das árvores praticado pelas empresas, o que pode não condizer num longo período de tempo, tendo em vista que as condições ambientais podem se alterar devido ao cenário de mudanças climáticas.

Portanto, esses genótipos, em especial, podem preservar genes interessantes para as estratégias dos melhoristas na condução dos programas de melhoramento. Contudo, os resultados obtidos são de avaliações até os quatro anos, podendo haver alterações até o sexto ano, idade média para a exploração comercial das florestas de eucalipto.

APÊNDICE

Tabela A1 – Teste F e teste LRT respectivamente para os efeitos fixos (idade, local e interação idade x local) e aleatórios (clones, e interações local x clone, idade x clone e local x clone x idade) do modelo ajustado para o caráter DAP (cm) em ensaios multi-ambientes (METs) com eucalipto.

Teste F		
	F.value	Pr(>F)
idade	1782,99	< 2,2e-16 ***
local	42,39	< 2,2e-16 ***
idade x local	47,27	< 2,2e-16 ***
Análise de Deviance (Teste LRT)		
	Chi.sq	p.value
clone	30,9	3e-08 ***
local x clone	149,7	<2e-16 ***
idade x clone	28,6	9e-08 ***
local x clone x idade	1123	<2e-16 ***

***Nível de significância menor que 1%; Chi.sq = Estatística qui-quadrado (χ^2) correspondente à diferença entre os valores de -2Log L com e sem o efeito aleatório testado.

Tabela A2 - Carregamentos fatoriais (na escala de correlações - após rotação varimax) com dois fatores retidos, variância comum (comunalidades) e proporção acumulada para o caráter DAP em três idades (idade 1 – precoce; idade 2 – intermediária; idade 3 – adulta), em 11 locais experimentais com 11 clones de eucalipto.

	DAP	Fator 1	Fator 2	Comunalidades
IDADE 1	CCO	0,879	0,337	0,886
	CEB	0,902	0,361	0,944
	DUE	0,909	0,308	0,920
	DUR	0,966	0,068	0,938
	ELD	0,761	0,465	0,795
	ITA	0,861	0,057	0,744
	JAR	0,329	0,944	0,999
	KLT	0,952	0,205	0,948
	LWA	0,890	0,193	0,830
	VEE	0,883	0,036	0,781
	VMT	0,890	0,065	0,797
Proporção de variação acumulada		0,731	0,140	0,871
	DAP	Fator 1	Fator 2	Comunalidades
IDADE 2	CCO	0,893	0,109	0,809
	CEB	0,922	0,081	0,857
	DUE	0,910	0,310	0,924
	DUR	0,925	0,197	0,895
	ELD	0,832	0,128	0,709
	ITA	0,661	0,465	0,653
	JAR	0,124	0,970	0,955
	KLT	0,880	0,273	0,850
	LWA	0,914	0,242	0,894
	VEE	0,620	0,629	0,780
	VMT	0,907	0,193	0,860
Proporção de variação acumulada		0,66307	0,172	0,835
	DAP	Fator 1	Fator 2	Comunalidades
IDADE 3	CCO	0,898	0,032	0,808
	CEB	0,935	0,051	0,876
	DUE	0,926	0,221	0,906
	DUR	0,924	0,240	0,912
	ELD	0,833	0,025	0,694
	ITA	0,557	0,705	0,807
	JAR	0,085	0,947	0,905
	KLT	0,867	0,361	0,882
	LWA	0,921	0,204	0,890
	VEE	0,639	0,644	0,824
	VMT	0,714	0,280	0,589
Proporção de variação acumulada		0,629	0,19749	0,83