

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - UNESP
CÂMPUS DE JABOTICABAL**

**O MÉTODO DE SIMULAR O DÉFICIT HÍDRICO ALTERA A
CLASSIFICAÇÃO DE GENÓTIPOS DE EUCALIPTO
QUANTO À TOLERÂNCIA À SECA?**

Alexsandra Maciel Pereira
Engenheira Agrônoma

2024

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - UNESP
CÂMPUS DE JABOTICABAL**

**O MÉTODO DE SIMULAR O DÉFICIT HÍDRICO ALTERA
A CLASSIFICAÇÃO DE GENÓTIPOS DE EUCALIPTO
QUANTO À TOLERÂNCIA À SECA?**

**Alexsandra Maciel Pereira
Orientador: Prof. Dr. Rinaldo Cesar de Paula**

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

M152m Maciel Pereira, Alexsandra
O método de simular o déficit hídrico altera a classificação de genótipos de eucalipto quanto à tolerância a seca? / Alexsandra Maciel Pereira. -- Jaboticabal, 2024
72 p. : tabs., fotos

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal
Orientador: Rinaldo Cesar de Paula

1. Umidade do solo. 2. Estresse Hídrico. 3. Sobrevivência. 4. Eucalyptus sp. I. Título.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

Câmpus de Jaboticabal



CERTIFICADO DE APROVAÇÃO


TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: O MÉTODO DE SIMULAR O DÉFICIT HÍDRICO ALTERA A CLASSIFICAÇÃO DE GENÓTIPOS DE EUCALIPTO QUANTO À TOLERÂNCIA À SECA?

AUTORA: ALEXSANDRA MACIEL PEREIRA


ORIENTADOR: RINALDO CESAR DE PAULA

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Mestra em Agronomia (Genética e Melhoramento de Plantas), pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. RINALDO CESAR DE PAULA (Participação Virtual)
Departamento de Produção Vegetal / FCAV UNESP Jaboticabal

 Documento assinado digitalmente
RINALDO CESAR DE PAULA
Data: 01/08/2024 14:45:34-0300
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Prof. Dr. EVANDRO VAGNER TAMBARUSSI (Participação Virtual)
Departamento de Produção e Melhoramento Vegetal / FCA UNESP Botucatu

 Documento assinado digitalmente
EVANDRO VAGNER TAMBARUSSI
Data: 01/08/2024 11:38:47-0300
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Prof. Dr. GUSTAVO VITTI MÔRO (Participação Virtual)
Departamento de Produção Vegetal / FCAV UNESP Jaboticabal

 Documento assinado digitalmente
GUSTAVO VITTI MÔRO
Data: 01/08/2024 14:11:18-0300
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Jaboticabal, 01 de agosto de 2024

DADOS CURRICULARES DA AUTORA

ALEXSANDRA MACIEL PEREIRA- Nascida em Humaitá - Amazonas no dia 25 de fevereiro de 1996, filha de Regina Brito Maciel e Raimundo da Silva Pereira. Engenheira Agrônoma (2022) pela Universidade Federal do Amazonas (UFAM), campus Humaitá. Durante a graduação participou do NUPEAS (Núcleo de Pesquisa em Ambiente, Socioeconomia e Agroecologia) de 2019-2022, sendo bolsista em projetos de iniciação científica pela UFAM durante um ano e, por dois anos pela FAPEAM (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas); foi monitora na disciplina de Melhoramento Genético Animal. Em março de 2022 ingressou no curso de Pós-Graduação, nível de Mestrado, do Programa de Agronomia (Genética e Melhoramento de Plantas), na Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias (FCAV), campus de Jaboticabal - SP, sendo bolsista do CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) e orientada pelo Prof. Dr. Rinaldo Cesar de Paula.

“Pois eu bem sei os planos que estou projetando para vós, diz o Senhor; planos de paz, e não de mal, para vos dar um futuro e uma esperança.”

Jeremias 29;11

Dedico

Em memória do meu filho “Apolo” que partiu antes mesmo de vir ao mundo. Você permanece vivo em meu coração e em minhas lembranças. Mesmo que nossos dias juntos tenham sido poucos, sua breve presença deixou uma marca permanente em minha vida, que seu espírito encontre paz onde quer que esteja.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus primeiramente, por toda bondade, misericórdia, graça e cuidado que teve e tem para comigo durante todos os dias vivenciados neste processo chamado “Vida”. Sua presença tem sido minha força e orientação para o melhor caminho. Sou grata a Ti, Pai, por toda proteção.

Aos meus pais, Regina Brito e Raimundo da Silva, que sempre fizeram o possível e o impossível para me ajudar.

Ao meu orientador, professor Dr. Rinaldo Cesar de Paula, pelos ensinamentos, paciência e sua disponibilidade sempre em ajudar, também pelas contribuições profissionais e pessoais.

Ao professor Dr. André Bordinhon, minha profunda gratidão pelo seu constante incentivo e apoio. Sou grata por sua contribuição significativa em minha jornada acadêmica e pessoal.

Aos amigos, os quais tive o privilégio de conhecer durante esta jornada, Hortência Kardec, que desde o início se fez presente em diversos momentos, compartilhando ajuda, companhia e boas risadas; à Fishua Dango e Afonso Françony, que também desde o início estiveram presentes, prestando sempre ajuda e compartilhando grandes ensinamentos de vida; à Natáli Vidal, pela amizade, ajuda, companhia e boas risadas e à Izabelle Bailosa, Luana Ribeiro, Daniel Fiaes e Cibelle Gregório, pela boa amizade e pelos gestos de apoio que fizeram toda diferença em minha jornada.

Ao Paulo Gonçalves, pelo companheirismo, amizade, paciência, apoio e toda ajuda disponibilizada tanto na condução do meu projeto como também na vida pessoal.

À Bruna Zanatto e Arthur de Paula que desde o início da instalação do meu projeto, prestaram sempre ajuda, e estiveram presentes compartilhando bons momentos. Ao Anderson Rodrigues por toda ajuda prestada não somente no experimento como também na vida pessoal.

À Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias da Unesp, Câmpus de Jaboticabal, pela oportunidade de realizar o mestrado, pela infraestrutura oferecida e ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Genética e Melhoramento de

Plantas) e aos professores, por contribuírem com excelência para minha formação acadêmica.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudos durante o início do curso e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa para o término deste trabalho.

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

RESUMO	iii
ABSTRACT	v
1 INTRODUÇÃO	1
2 REVISÃO DE LITERATURA	3
2.1 Efeitos do estresse hídrico nos aspectos morfofisiológicos e bioquímicos das plantas	6
2.2 Estratégias de sobrevivência desenvolvidas pelas plantas e os impactos do estresse hídrico	8
3 HIPÓTESES	9
4 OBJETIVOS	9
5 MATERIAL E MÉTODOS	10
5.1 Genótipos e condição experimental	10
5.2 Experimento 1 - Crescimento de genótipos de eucalipto sob diferentes níveis de umidade do solo	11
5.2.1 Avaliações biométricas	12
5.2.1.1 Altura, diâmetro, número de folhas e área foliar	12
5.2.1.2 Matéria seca	12
5.2.2 Avaliações fisiológicas	12
5.2.2.1 Índice de conteúdo de clorofila e eficiência quântica do fotossistema II.....	12
5.2.2.2 Potencial hídrico e conteúdo relativo de água nas folhas	13
5.3 Experimento 2 – Alterações fisiológicas e bioquímicas em genótipos de eucalipto sob deficiência hídrica progressiva	14
5.3.1 Índice de conteúdo de clorofila, eficiência quântica do fotossistema II e potencial hídrico foliar.....	14
5.3.2 Conteúdo relativo de água nas folhas e danos às membranas.....	14
5.3.3 Avaliações bioquímicas	15
5.3.4 Capacidade de sobrevivência	15
5.4 Forma de análise dos dados	15
5.4.1 Experimento 1	15
5.4.2 Experimento 2	16

6 Resultados e Discussão	17
6.1 Experimento 1 - Crescimento de genótipos de eucalipto sob diferentes níveis de umidade do solo	17
6.1.1 Características de crescimento	17
6.1.2 Características fisiológicas e bioquímicas	29
6.2 Experimento 2 – Alterações fisiológicas e bioquímicas em genótipos de eucalipto sob deficiência hídrica progressiva	36
6.2.1 Capacidade de sobrevivência	42
6.2.2 Considerações sobre os dois experimentos	45
7 CONCLUSÕES	49
8 REFERÊNCIAS	49

O MÉTODO DE SIMULAR O DÉFICIT HÍDRICO ALTERA A CLASSIFICAÇÃO DE GENÓTIPOS DE EUCALIPTO QUANTO À TOLERÂNCIA À SECA?

RESUMO - O estresse causado por deficiência hídrica é um fator relevante para espécies vegetais de interesse econômico. A planta quando inserida em uma situação adversa, não possui a capacidade de se locomover para outro ambiente, porém a mesma irá produzir uma resposta ao estresse. Nesse sentido, o presente trabalho teve como objetivo avaliar as respostas de genótipos de eucalipto cultivados em vasos sob diferentes condições hídricas e verificar se essas respostas são relacionadas quando são adotados métodos distintos para simular o déficit hídrico. Para tanto, foram conduzidos dois experimentos. No primeiro foram avaliados caracteres de crescimento, bioquímicos e fisiológicos em plantas de eucalipto cultivadas em três níveis de umidade do solo: 70% (sem estresse), 50% (estresse moderado) e 30% (estresse severo). O delineamento experimental foi em blocos casualizados (DBC), em esquema fatorial 5 x 3 (5 genótipos x 3 níveis de umidade do solo) com 6 repetições. O experimento foi conduzido em vasos preenchidos com 7 kg de solo, em casa de vegetação. Para manutenção dos níveis de umidade do solo foi utilizado o método gravimétrico. O segundo experimento avaliou periodicamente alterações em características fisiológicas e bioquímicas de mudas de eucalipto após a suspensão da irrigação até a morte das plantas. O experimento foi conduzido em DBC, com 25 repetições de cada um dos genótipos usados no primeiro experimento. As mudas foram cultivadas em vasos preenchidos com 25 litros de solo e, após o plantio, passaram por um período de aclimação de aproximadamente, 78 dias, para posterior suspensão da irrigação. Os dados foram submetidos à análise de variância, teste de comparação de média e regressão *probit*. No experimento 1, observou-se redução no crescimento e acúmulo de massa seca em todos os genótipos com a redução da disponibilidade hídrica. As alterações nos caracteres fisiológicos (conteúdo relativo de água, potencial hídrico, índice de conteúdo de clorofila, eficiência quântica do fotossistema II, estabilidade de membranas) e bioquímicos (teores de açúcares redutores e solúveis totais em folhas e raízes) não apresentaram tendência definida, nem entre os genótipos e nem entre os regimes hídricos. Nesse experimento, de uma forma geral, os genótipos 1 e 5 apresentaram melhor desempenho sob baixa disponibilidade hídrica, os genótipos 2 e 3 apresentaram desempenho inferior e o genótipo 4, comportamento intermediário. No experimento 2, houve alterações

fisiológicas e bioquímicas nos genótipos à medida em que a deficiência hídrica progrediu. Quanto ao tempo em que as mudas sobreviveram, o genótipo 3 mostrou-se mais sensível que o genótipo 5, mas não houve diferenças marcantes entre os demais genótipos. Diante do exposto, os dois métodos de simular a deficiência hídrica mostraram-se relativamente consistentes em identificar o genótipo 5 como tolerante à baixa disponibilidade hídrica e o genótipo 3 como sensível.

Palavras - chaves: Umidade do solo; Estresse Hídrico; Sobrevivência, *Eucalyptus* sp.

DOES THE METHOD OF SIMULATING WATER DEFICIT CHANGE THE CLASSIFICATION OF EUCALYPTUS GENOTYPES IN REGARD TO DROUGHT TOLERANCE?

ABSTRACT - Water stress due to deficiency is a relevant factor for economically important plant species. When exposed to adverse conditions, plants cannot move to another environment but will produce a response to the stress. In this sense, the present study aimed to evaluate the responses of eucalyptus genotypes grown in pots under different water conditions and to verify if these responses are related when distinct methods are adopted to simulate water deficit. To this end, two experiments were conducted. The first evaluated growth, biochemical, and physiological traits in eucalyptus plants grown under three soil moisture levels: 70% (no stress), 50% (moderate stress), and 30% (severe stress). The experimental design was a randomized block (RBD) in a 5 x 3 factorial scheme (5 genotypes x 3 soil moisture levels) with 6 replications. The experiment was conducted in pots filled with 7 kg of soil in a greenhouse. The gravimetric method was used to maintain soil moisture levels. The second experiment periodically evaluated changes in physiological and biochemical characteristics of eucalyptus seedlings after irrigation was suspended until the plants died. The experiment was conducted in RBD with 25 replications of each genotype used in the first experiment. The seedlings were grown in pots filled with 25 liters of soil and, after planting, went through an acclimatization period of approximately 78 days, after which irrigation was suspended. Data were subjected to analysis of variance, mean comparison tests, and probit regression. In experiment 1, growth and dry mass accumulation decreased in all genotypes as water availability was reduced. Changes in physiological traits (relative water content, water potential, chlorophyll content index, quantum efficiency of photosystem II, membrane stability) and biochemical traits (contents of reducing and total soluble sugars in leaves and roots) did not show a defined trend, neither among genotypes nor among water regimes. In this experiment, overall, genotypes 1 and 5 performed better under low water availability, genotypes 2 and 3 showed poorer performance, and genotype 4 showed intermediate behavior. In experiment 2, physiological and biochemical changes occurred in the genotypes as water deficiency progressed. In terms of survival time, genotype 3 was more sensitive than genotype 5, but no marked differences were found among the other genotypes. Based on the above, the two methods of simulating

water deficiency were relatively consistent in identifying genotype 5 as tolerant to low water availability and genotype 3 as sensitive.

Keywords: Soil moisture; Water stress; Survival; *Eucalyptus* sp.

1 INTRODUÇÃO

O gênero *Eucalyptus* pertencente à família Myrtaceae, possui grande importância econômica para o Brasil, tendo em vista o seu uso para diferentes fins, como produção de carvão vegetal, papel e celulose, cosméticos, medicamentos, madeira para construção civil e móveis, dentre outros. A cultura, também, apresenta boa adaptação a diferentes condições edafoclimáticas, com bom desenvolvimento e crescimento rápido (Silva, 2013), o que tem possibilitado a expansão do cultivo em diferentes regiões do Brasil.

No Brasil, os estados de Minas Gerais, Mato Grosso do Sul e São Paulo destacam-se com as maiores áreas plantadas de florestas de eucalipto para fins industriais totalizando cerca de 4,3 milhões de ha (IBÁ, 2023). A área plantada com eucalipto no Brasil aumentou 38,6% nos últimos 10 anos, atingindo 7,6 milhões de ha em 2022, o que representa 76% da área cultivada com florestas comerciais no país (IBÁ, 2023). Contudo, boa parte desse aumento ocorreu em regiões com limitações hídricas e, ou térmicas à cultura, o que limita o desenvolvimento e a produtividade florestal (Vellini et al., 2008).

As mudanças climáticas têm sido observadas em todo o mundo como um possível problema que pode afetar a disponibilidade de água, não somente para a população humana, mas para o setor agropecuário como um todo. A baixa disponibilidade hídrica é considerada o fator mais limitante para o crescimento e desenvolvimento das plantas (Santana et al., 2008), pois estas necessitam de água para seus diversos processos metabólicos, sendo essencial para sua sobrevivência. Assim, compreender os mecanismos envolvidos na tolerância à seca, é fundamental para o desenvolvimento e seleção de genótipos com maior potencial frente às mudanças climáticas (Martins et al., 2020).

Os programas de melhoramento florestal têm continuamente buscado selecionar genótipos mais tolerantes ao déficit hídrico, o que é essencial para regiões de baixa disponibilidade hídrica. Porém, entender os processos fisiológicos, metabólicos e bioquímicos que as plantas desencadeiam em uma situação de déficit hídrico, tem sido um desafio. Entre as principais características que o melhoramento florestal busca, além das altas produtividade e qualidade dos produtos, estão aquelas relacionadas à resistência e, ou tolerância aos estresses bióticos e abióticos (Golle et al., 2009).

Em condições de estresse abiótico, as plantas podem ser afetadas em diversos aspectos, o que pode acarretar alterações generalizadas nos processos celulares. Várias respostas em situação de déficit hídrico podem ser desencadeadas, mas uma das respostas iniciais ao déficit hídrico é o fechamento dos estômatos, que é um dos primeiros sinais identificados na planta como resposta a uma situação adversa (Vellini et al., 2008). O fechamento estomático é uma resposta adaptativa das plantas em condições de seca (Shen et al., 2021). Os estômatos permitem que as plantas regulem o CO₂ e a perda de água, bem como o ajuste osmótico e crescimento das plantas em condições de déficit hídrico, assim reduzindo a transpiração e melhorando sua eficiência do uso da água (Haworth et al., 2021). Dessa forma, as plantas fecham seus estômatos para evitar a desidratação e o murchamento das folhas.

Outras alterações observadas em plantas sob deficiência hídrica, além do fechamento dos estômatos e da, conseqüente, redução da condutância estomática, são a diminuição da área foliar e do crescimento, número e tamanho alterados de folhas, maior expansão das raízes, realocação de matéria seca, senescência, diminuição da turgência celular e queda das folhas e atividades fotossintéticas (Abreu et al., 2022). Ainda de acordo com esses autores, em espécies florestais, os efeitos causados pelo estresse hídrico são ainda mais drásticos durante a fase de muda, pois afeta o estabelecimento em campo, reduzindo de maneira drástica o potencial de desenvolvimento e produtividade florestal.

A avaliação do sistema radicular também é importante sob estresse por deficiência hídrica, pois as raízes são capazes de detectar alterações nas condições do solo. Plantas com sistema radicular mais profundo têm maiores condições de buscar água nas camadas mais inferiores do solo e, com isso, apresentam maior tolerância ao déficit hídrico. Conseqüentemente, espera-se que as plantas apresentem aumento na extensão do tecido radicular em detrimento da parte aérea em condições de deficiência hídrica (Gray e Brady, 2016).

Contudo, a avaliação do sistema radicular em plantas sob deficiência hídrica cultivadas em vasos nem sempre proporciona resultados confiáveis, pois alguns trabalhos relatam a limitação que os vasos podem causar no desenvolvimento do sistema radicular, assim alterando o padrão de respostas quanto ao crescimento e a eficiência da absorção de água. Por outro lado, também, em condições de campo,

dada à profundidade do sistema radicular e à dificuldade de obtenção de amostras não deformadas das raízes, a análise do sistema radicular ainda é um gargalo em pesquisas com espécies arbóreas.

Algumas espécies de eucalipto desencadeiam diferentes respostas quando submetidas à deficiência hídrica. Por exemplo, *Eucalyptus camaldulensis* e *Eucalyptus saligna*, aprofundam o sistema radicular; ao passo que *Eucalyptus leucoxylon* e *Eucalyptus platypus* apresentam menor potencial osmótico e maior capacidade elástica da célula (White et al., 2000).

Com as variações climáticas observadas nos últimos anos, das quais destaca-se a redução na precipitação pluviométrica resultando em baixa disponibilidade hídrica para as plantas, torna-se oportuno o desenvolvimento de estudos voltados para caracterização de genótipos de eucalipto com maior tolerância a ambientes sujeitos ao déficit hídrico. Diante do exposto, de forma a subsidiar o entendimento do padrão de respostas do eucalipto à limitação hídrica, este estudo teve como objetivo avaliar alterações morfológicas, fisiológicas e bioquímicas em cinco clones de eucalipto cultivados em vasos sob diferentes condições de disponibilidade hídrica e verificar se essas respostas são relacionadas quando são adotados métodos distintos para simular o déficit hídrico.

Aliado a isso, busca-se avançar no processo de fenotipagem para tolerância à seca em eucalipto, ao identificar possíveis caracteres que possam ser usados em programas de melhoramento florestal cujo objetivo seja o desenvolvimento e a recomendação de genótipos para plantios em áreas sujeitas à baixa disponibilidade hídrica.

2 REVISÃO DE LITERATURA

O gênero *Eucalyptus* foi introduzido no Brasil, no final do século XIX. Originário da Austrália, Tasmânia e outras ilhas da Oceania, possui cerca de 800 espécies conhecidas. É um dos gêneros de madeira mais plantados em todo o mundo, ocupando mais de 25 milhões de hectares (Martins et al., 2022). É um dos principais responsáveis para o fornecimento de produtos madeireiros e não madeireiros em todo o mundo, o que resultou no aumento das plantações de eucalipto em áreas tropicais

e subtropicais (Legoas et al., 2023). A cultura não somente apresenta grande importância econômica, mas também social e ambiental para o Brasil. Em 1966, estima-se que no Brasil havia cerca de 400 mil hectares plantados com espécies do gênero *Eucalyptus* (Bertola, 2013; Santora et al., 2014), com uma produtividade média em torno de $10 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$. Em 2022, a área plantada superou 7,6 milhões de ha e uma produtividade média de $32,7 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ (IBÁ, 2023).

O Brasil, tem se apresentado com o maior potencial produtivo de plantio de eucalipto comparado a outros locais do mundo. Os estados de Minas Gerais, Mato Grosso do Sul e São Paulo destacam-se com as maiores áreas plantadas de florestas de eucalipto para fins industriais totalizando cerca de 4,3 milhões de ha (IBÁ, 2023). No Brasil, a área plantada com eucalipto aumentou 38,6% nos últimos 10 anos, atingindo 7,6 milhões de ha em 2022, o que representa 76% da área cultivada com florestas comerciais no país (IBÁ, 2023). Essa área é cultivada de forma intensiva, adotando-se alta tecnologia, obtendo-se uma variedade de produtos, gerando inúmeros benefícios diretos e indiretos (Elli et al., 2020).

O Brasil é destaque em investimentos na cultura do eucalipto, mas não é o único país a investir no seu cultivo. Muitos países possuem plantações comerciais e investimentos intensivos na silvicultura desse grupo de espécies. Apesar de apresentar uma ampla expansão pelo mundo, poucas espécies são usadas em larga escala. Entre as principais espécies utilizadas no Brasil do gênero *Eucalyptus*, encontra-se *Eucalyptus grandis*, que ocorre em duas grandes regiões da Austrália, ao norte de Nova Gales do Sul e ao Norte de Queensland e, que no Brasil se destaca pela sua alta produtividade volumétrica. Outra espécie de grande importância para o país é *E. urophylla* que, juntamente com *E. grandis*, são as espécies mais importantes e utilizadas no Brasil. *E. urophylla* possui boa capacidade para rebrota, relativa tolerância ao déficit hídrico e resistência ao fungo *Puccinia psidii*, agente causal da ferrugem do eucalipto. Do cruzamento entre genótipos dessas duas espécies resultaram os híbridos conhecidos como “*E. urograndis*” ou simplesmente “*Urograndis*”, que reúnem características de interesse das espécies parentais e apresentam grande importância para o setor florestal brasileiro (Silva et al., 2018).

A expansão do gênero *Eucalyptus* é decorrente de um conjunto de fatores que favorece seu plantio, como o crescimento rápido, alta produtividade e adaptação a

diferentes condições de clima e solo. Este gênero apresenta uma ampla versatilidade de aplicação, possuindo distintas finalidades como a produção de madeira para uso na produção de carvão, de celulose e papel, de móveis, assim, como para extração de óleos essenciais e aplicação na indústria farmacêutica e de cosméticos, dentre outros (IBÁ, 2023).

Embora os plantios de eucaliptos sejam espalhados por quase todo o território nacional, e à boa adaptabilidade da cultura em diferentes condições de cultivo, o eucalipto pode sofrer impactos expressivos com as mudanças climáticas, a exemplo da redução na disponibilidade de água para as plantas e na ocorrência de temperaturas extremas, o que impacta diretamente na produtividade florestal.

As preocupações com as incertezas e os impactos causados pelas mudanças climáticas sobre a produtividade do eucalipto são reais. A partir de dados publicados pela IBÁ (2023), pode-se verificar que a produtividade média do eucalipto no Brasil, está estagnada desde 2014, inclusive com ligeira queda no ano de 2022. Isto é devido, em parte, às mudanças climáticas citadas anteriormente, mas também à própria expansão da cultura para áreas naturalmente com maiores limitações ao cultivo florestal, assim como à ocorrência crescente de pragas e doenças.

Em estudo sobre os efeitos das mudanças climáticas sobre a produtividade dos plantios de eucalipto no Brasil, Elli et al. (2020) enfatizaram que as respostas da produtividade serão altamente específicas quanto ao local e genótipo, e serão influenciadas principalmente pelo aumento das temperaturas. Há relatos que as condições climáticas intensas podem afetar a expressão gênica e, conseqüentemente, o padrão fenotípico dos genótipos em todos os ambientes de modo que espécies que estavam adaptadas a um local podem deixar de ser adaptadas em função das variações nas condições de cultivo (Araujo, 2019).

As características de produtividade e qualidade do *Eucalyptus* no Brasil resultam do intenso e contínuo trabalho de melhoramento genético e da silvicultura. Os programas de melhoramento florestal têm continuamente buscado selecionar genótipos mais tolerantes ao déficit hídrico, o que é essencial para regiões de baixa disponibilidade hídrica. Estudos com genótipos de eucalipto submetidos à deficiência hídrica podem auxiliar no desenvolvimento de estratégias de seleção permitindo lidar com o efeito das mudanças climáticas na produtividade da cultura.

2.1 Efeitos do estresse hídrico nos aspectos morfofisiológicos e bioquímicos das plantas

As plantas estão sujeitas a diversos estresses ambientais, que causam grandes impactos a nível morfológico, fisiológico e bioquímico (Zareen et al., 2024). Dentre esses estresses ambientais, a seca é o que mais causa impactos na produção, no crescimento e desenvolvimento das plantas. Cerca de 80-95% da biomassa fresca das plantas é composta de água, a qual desempenha papel fundamental em vários processos fisiológicos (Seleiman et al., 2021). Por sua importância para o setor agrícola, acredita-se que a falta de água será a maior ameaça para a produtividade futura.

Para lidar com o estresse hídrico, as plantas desenvolvem muitos mecanismos como por exemplo, diminuição na expansão foliar e no número de folhas, redução do crescimento e produtividade, mudanças na fotossíntese, na regulação osmótica, na expressão de proteínas e produção de enzimas antioxidantes, aumento no comprimento, densidade e profundidade das raízes para absorver água com mais eficiência, dentre outras (Zia et al., 2021). Dessa forma, a capacidade das plantas em suportar e se adaptar aos efeitos do estresse hídrico pode variar entre as espécies, indicando diferenças em suas estratégias de crescimento e resistência (Zareen et al., 2024).

Sob o aspecto morfológico, as plantas podem responder ao estresse hídrico reduzindo o tamanho das folhas, promovendo o enrolamento das folhas, alterando a posição dos estômatos, coloração das folhas, induzindo a queda das folhas e modificando o ângulo das folhas (Zareen et al., 2024). A inibição do crescimento é uma das respostas mais comuns à restrição hídrica. Há uma forte correlação entre o crescimento e a disponibilidade de água, pois o aumento celular é mais afetado pelo déficit hídrico do que a divisão celular (Sleiman et al., 2024).

No aspecto bioquímico a limitação hídrica promove a diminuição da eficiência fotoquímica, aumenta a produção de espécies reativas de oxigênio (EROs), há acúmulo de prolina e de açúcares (Zareen et al., 2024). O acúmulo de solutos compatíveis, não tóxicos nas células, são importantes na tolerância à seca, pois atuam

como osmoprotetores (Santos et al., 2022). Esses compostos incluem os açúcares (glicose, frutose, sacarose, oligossacarídeos) e aminoácidos, a exemplo da prolina (Sato et al., 2024; Santos et al., 2022; Zia et al., 2021).

A nível fisiológico, as plantas emitem respostas como o fechamento dos estômatos, redução da eficiência fotossintética, alterações na integridade da parede celular, redução da taxa de transpiração, aumento da temperatura interna do corpo, redução do CO₂ (Zareen et al., 2024). Os mecanismos que as plantas desenvolvem para ajustar à seca não envolvem somente os processos fisiológicos e bioquímicos, mas também ocorrem a nível de células, tecidos, órgãos e toda a planta (Condon, 2020; Leakey et al., 2019; Tardieu et al., 2018).

Diversos estudos têm sido realizados para identificar as alterações fisiológicas e morfológicas causadas pela baixa disponibilidade hídrica em *Eucalyptus*. Segundo Otto et al. (2013), entender os fatores que influenciam nas respostas fisiológicas do eucalipto podem ajudar no planejamento, quanto ao local dos plantios e na seleção de genótipos, bem como na escolha do manejo adequado para povoamentos instalados em ambientes com restrições hídricas.

Devido a importância dessa cultura para o setor florestal, é essencial entender sua fisiologia, principalmente sua relação com a água, pois a disponibilidade hídrica é um dos principais limitadores da produção florestal. Desse modo, a identificação de genótipos para serem implantados em condições de deficiência hídrica no solo é um desafio para o setor florestal.

García et al. (2023) analisaram as respostas morfológicas, fisiológicas e de equilíbrio de carbono em dez genótipos de eucalipto sob regimes hídricos contrastantes em condições de viveiro. Os resultados do estudo indicaram, que o estresse hídrico reduziu significativamente o crescimento e a atividade fisiológica de todos os genótipos avaliados. Estes mesmos autores sugerem que as avaliações fisiológicas realizadas em mudas durante a fase jovem podem permitir a seleção de genótipos para locais com riscos de disponibilidade hídrica.

2.2 Estratégias de sobrevivência desenvolvidas pelas plantas e os impactos do estresse hídrico

Toda planta quando imposta a um tipo de estresse emite respostas distintas, assim não havendo um padrão claro de respostas estabelecidas. Dentre as estratégias desenvolvidas pelas plantas para sobreviverem em condições de estresse hídrico, temos a capacidade de evitar, escapar e tolerar a seca (Gupta et al., 2020).

Na evitação, a planta mantém maior teor de água nos tecidos e previne os danos aos tecidos (Basu et al., 2016). A regulação dos estômatos é o principal mecanismo da resposta de evitação à seca. No escape, a planta encurta o seu ciclo de desenvolvimento, de forma a completar o ciclo antes que o estresse se torne severo o bastante para provocar danos (Basu et al., 2016). Por fim, a tolerância está associada à capacidade da planta manter sua sobrevivência, suportando baixo teor de água no tecido por meio de características adaptativas (Basu et al., 2016). A tolerância à seca é um fenômeno oneroso para as plantas, pois elas gastam quantidades enormes de energia para lidar com isso (Santos et al., 2022)

Apesar das consequências que o déficit hídrico pode causar no desempenho das plantas, elas podem responder a vários graus de estresse, desde o leve ao mais severo. O déficit hídrico moderado causa nas plantas alterações morfológicas e fisiológicas significativas, enquanto o déficit severo é capaz de causar a morte da planta (Santos et al., 2022). O entendimento dos mecanismos desenvolvidos pelas plantas para lidar com o estresse hídrico pode ser usado para selecionar plantas resistentes à seca, porém as respostas das plantas à condição de seca são complexas e envolvem diversos processos que vão desde as adaptações morfológicas até respostas moleculares (Garcia et al., 2023).

A identificação dessas características de tolerância ao estresse hídrico em árvores jovens pode ajudar na redução da incerteza da sobrevivência e produtividade dos eucaliptos em regiões onde as alterações climáticas têm aumentado a frequência ou intensidade dos períodos de seca (Garcia et al., 2023). Muller et al. (2020), em estudo conduzido com clones de eucalipto para avaliação da tolerância à seca, verificaram que os clones moderadamente sensíveis em condições de campo, demonstraram redução na maioria dos caracteres fisiológicos.

O desenvolvimento de genótipos resistentes e com alto rendimento, mesmo sob condições de seca, é cada vez mais desejado. Contudo, os desafios impostos mediante a ocorrência de estresses abióticos, são constantes e crescentes ao ambiente e à agricultura. Condições ambientais diversas, mas principalmente adversas, podem afetar de forma expressiva a produtividade das plantas (Mareri et al., 2022), comprometendo o fornecimento de alimentos, fibras e proteínas, de uma forma geral, colocando em risco não apenas a segurança alimentar, mas a população humana e animal como um todo.

3 HIPÓTESES

- i) Genótipos de eucalipto apresentam mecanismos diferenciados de resposta ao déficit hídrico;
- ii) O padrão de respostas de genótipos de eucalipto não se altera com a forma de simular o déficit hídrico.

4 OBJETIVOS

- i) Avaliar alterações de caracteres de crescimento, fisiológicos e bioquímicos em genótipos de eucalipto cultivados em condições diferenciadas de disponibilidade hídrica no solo e relacionar essas alterações com a tolerância ao estresse hídrico;
- ii) Avaliar o padrão de respostas de genótipos de eucalipto submetidos a duas formas de simular o estresse hídrico;
- iii) Avançar no processo de fenotipagem para tolerância à seca em eucalipto, buscando-se identificar possíveis caracteres que possam ser usados em programas de melhoramento florestal cujo objetivo seja a o desenvolvimento e a recomendação de genótipos para plantios em áreas sujeitas à baixa disponibilidade hídrica.

5 MATERIAL E MÉTODOS

Este estudo foi desenvolvido em dois experimentos, utilizando cinco genótipos de eucalipto, denominados G1, G2, G3, G4 e G5. Os experimentos foram conduzidos em casa de vegetação na Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, da Universidade Estadual Paulista (FCAV/Unesp), Campus de Jaboticabal, em Jaboticabal-São Paulo.

5.1 Genótipos e condição experimental

Para os dois experimentos foram usadas mudas de cinco genótipos de eucalipto, obtidas pelo processo de miniestaquia, com idade aproximada de 100 dias, cuja caracterização inicial por época da instalação dos experimentos encontra-se na Tabela 1

Tabela 1. Caracterização das mudas dos cinco genótipos de eucalipto no momento da instalação dos experimentos.

Espécie ou Híbrido	Genótipo	Altura (cm)	Diâmetro do coleto (cm)	Número de folhas
<i>E. urophylla</i> x <i>E. grandis</i>	G1	16,95 ± 0,64	3,57 ± 0,15	9,83 ± 0,92
<i>E. urophylla</i>	G2	14,40 ± 1,20	3,49 ± 0,26	9,20 ± 0,52
<i>E. urophylla</i> x <i>E. grandis</i>	G3	14,78 ± 0,40	3,02 ± 0,13	13,44 ± 0,64
<i>E. grandis</i>	G4	21,82 ± 1,40	3,28 ± 0,16	8,32 ± 0,43
<i>E. urophylla</i> x <i>E. grandis</i>	G5	23,48 ± 0,66	3,05 ± 0,13	9,68 ± 0,36

Foram obtidos os valores médios de temperatura (°C) e umidade relativa do ar (%) durante o período experimental, de acordo com dados obtidos a partir do acervo da área de Agrometeorologia do Departamento de Engenharia e Ciências Exatas, da Universidade Estadual Paulista, Câmpus de Jaboticabal (Figura 1).

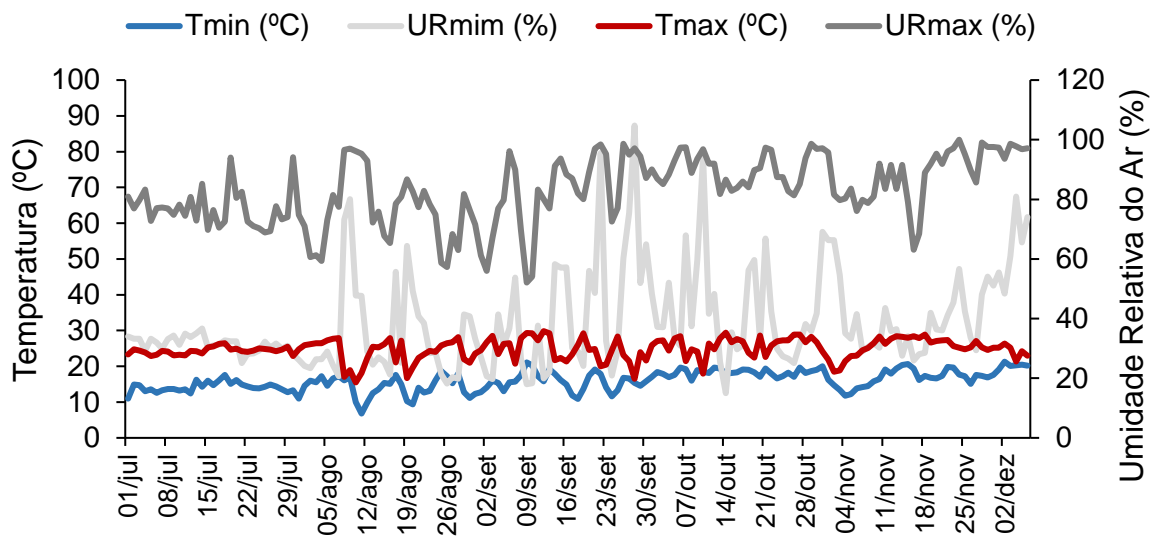


Figura 1. Temperatura máxima (Tmax), temperatura mínima (Tmin), umidade relativa do ar máxima (URmax) e umidade relativa do ar mínima (URmin) entre os meses de julho e dezembro de 2022. Fonte: Estação Agroclimatológica Departamento de Ciência Exatas da FCAV-UNESP – Campus Jaboticabal.

5.2 Experimento 1 - Crescimento de genótipos de eucalipto sob diferentes níveis de umidade do solo

Esse experimento foi conduzido no período de julho a dezembro de 2022. As mudas dos cinco genótipos de eucalipto foram submetidas a três níveis de umidade do solo: 70% (sem estresse hídrico), 50% (estresse hídrico moderado) e 30% (estresse hídrico severo). O delineamento foi em blocos casualizados (DBC), no esquema fatorial 5 x 3 (cinco genótipos e três níveis de umidade do solo) com 6 repetições, totalizando 90 plantas.

As mudas foram plantadas em vasos preenchidos com 7 kg de uma amostra de solo da região de Jaboticabal, classificado como Latossolo Vermelho eutroférico típico, textura argilosa, A moderado, caulínítico-oxídico (LVef) (Andrioli e Centurion, 1999), que foi devidamente corrigido e adubado de acordo com a análise química para fins de fertilidade.

Os níveis de umidade do solo foram monitorados pelo processo gravimétrico, mediante a pesagem do conjunto vaso+solo+planta. Para o controle da umidade do solo, diariamente eram pesados dois blocos aleatórios e realizado o ajuste de todos

os vasos para o nível de umidade correspondente e, a cada sete dias todos os vasos eram pesados e a umidade corrigida para os níveis de umidade de 30%, 50% e 70%, conforme o tratamento.

5.2.1 Avaliações biométricas

5.2.1.1 Altura, diâmetro, número de folhas e área foliar

A altura foi mensurada em todas as plantas com uma régua graduada (mm), considerando o comprimento desde a base do caule até a base da última folha; o diâmetro foi avaliado com o uso de um paquímetro digital (0,001 mm), rente ao solo. O número de folhas foi contabilizado manualmente, e ao final do experimento foi determinado a área foliar total (cm²) com o auxílio de um aparelho medidor de área foliar (Li-Cor 3100).

5.2.1.2 Matéria seca

Ao final do experimento, foi determinada a matéria seca dos componentes da planta (raízes, folhas, caule+ramos e massa seca total). Os componentes da planta foram separados, acondicionados em sacos de papel, e submetidos à secagem em estufa a 65 °C até a massa constante, com determinação da massa em balança analítica (0,0001 g). Também, obteve-se a relação raiz/parte aérea (R/PA), pela divisão dos valores de massa seca de raízes pela massa seca da parte aérea (massa seca de folhas + massa seca de caule+ramos).

5.2.2 Avaliações fisiológicas

5.2.2.1 Índice de conteúdo de clorofila e eficiência quântica do fotossistema II

Foram determinados o índice de conteúdo de clorofila (ICC), com o uso do clorofilômetro portátil Opti-Sciences, modelo CCM-200 e a eficiência quântica do

fotossistema II, pela relação entre a fluorescência variável e a fluorescência máxima (Fv/Fm), com um fluorômetro portátil Opti-Sciences, modelo OS- 30p.

As avaliações do índice de conteúdo de clorofila e da eficiência fotoquímica foram realizadas entre 8 e 11:00 h, em folhas amostradas no terço médio da planta em quatro repetições por tratamento.

5.2.2.2 Potencial hídrico e conteúdo relativo de água nas folhas

O potencial hídrico no antemanhã (Ψ_{am}) e ao meio-dia (Ψ_{md}) foi realizado em quatro repetições por tratamento, com uma câmara de pressão (Scholander et al., 1965). Ao final do experimento foi mensurado o conteúdo relativo de água nas folhas (CRA), conforme método de Catsky (1974). Foram retiradas folhas inteiras de cada tratamento, identificadas e determinadas a massa fresca em balança analítica (0,0001g). Em seguida as folhas foram imersas em água e acondicionadas em uma B.O.D a 10 °C por 24 h. Após isso, as folhas foram retiradas, secas superficialmente com um papel toalha e determinada a massa saturada em balança analítica. Essas folhas foram, então, colocadas para secar em uma estufa a 65 °C por 48 h para posterior, determinação da massa seca em balança analítica. A partir dos valores de massa fresca, massa saturada e massa seca foi determinado o CRA pela expressão:

$$CRA(\%) = \frac{\text{Massa fresca} - \text{Massa seca}}{\text{Massa saturada} - \text{Massa seca}} \times 100$$

Avaliações bioquímicas: teores de açúcares solúveis totais e de açúcares redutores em folhas e raízes. Os teores de açúcares solúveis totais em folhas e raízes, foram determinados pelo método de Somogyi-Nelson (1944-1945), por espectrofotometria a 620 nm, e os teores de açúcares redutores pelo método da Antrona (Trevelyan e Harrison, 1952) por meio de espectrofotometria a 630 nm. Em ambas as determinações, foi utilizada uma curva padrão de glicose (100 $\mu\text{g mL}^{-1}$), com intervalo entre 0,1 a 1,0 ml.

5.3 Experimento 2 – Alterações fisiológicas e bioquímicas em genótipos de eucalipto sob deficiência hídrica progressiva

Esse experimento foi conduzido no período de julho a setembro de 2022, em que as mudas dos cinco genótipos de eucalipto foram plantadas em vasos, preenchidos com 25 litros de uma amostra do mesmo solo usado no Experimento 1. Foram usadas 25 plantas por genótipo, totalizando 125 plantas no experimento. Inicialmente as mudas foram irrigadas diariamente para garantir o pleno estabelecimento e sobrevivência das mesmas e, após 78 dias do plantio foi suspensa a irrigação, realizando-se as avaliações descritas a seguir até detectada a morte de todas as plantas do experimento.

5.3.1 Índice de conteúdo de clorofila, eficiência quântica do fotossistema II e potencial hídrico foliar

O Índice de conteúdo de clorofila (ICC) e eficiência quântica do fotossistema II (Fv/Fm) foram determinados, entre 8 e 11 horas, aos 1, 3, 6, 8 e 10 dias após a suspensão da irrigação em 10 plantas de cada genótipo. Os valores de ICC e Fv/Fm foram obtidos por meio dos mesmos equipamentos descritos na avaliação do primeiro experimento. O potencial hídrico foi determinado, entre 6 e 7 h, após 1, 3, 6 e 9 dias da suspensão da irrigação em 4 repetições por tratamento, a partir de coleta de pequenos ramos com folhas, usando uma câmara de pressão para determinação do potencial hídrico (Scholander et al., 1965).

5.3.2 Conteúdo relativo de água nas folhas e danos às membranas

O conteúdo relativo de água nas folhas (CRA) foi mensurado conforme procedimento descrito para o Experimento 1 e os danos ao sistema de membranas (Danos), mediante a quantificação do extravasamento celular conforme descrito em Mendes (2015). As avaliações do CRA e dos danos à membrana foram realizadas entre 6:00 e 8:00 h, a partir de coleta de amostras de folhas em quatro repetições de

cada tratamento. A determinação do CRA e dos Danos ocorreram aos 3, 6 e 9 dias após a suspensão da irrigação.

5.3.3 Avaliações bioquímicas

Foram determinados os teores de açúcares solúveis totais (AST) e de açúcares redutores em folhas (ARF), após 1, 7, 8 e 9 dias da suspensão da irrigação, conforme procedimentos descritos para o experimento 1.

5.3.4 Capacidade de sobrevivência

Após a irrigação ser suspensa em todo o experimento, diariamente foi monitorando a sobrevivência das plantas até constatada a morte das mesmas. Os dados foram expressos em número médio de dias para completa mortalidade.

5.4 Forma de análise dos dados

5.4.1 Experimento 1

Os dados foram submetidos à análise de variância, Teste F e as médias comparadas pelo teste de Tukey ($p < 0,01$ e $p < 0,05$), sendo processadas no programa AgroEstat (Barbosa e Maldonado Júnior, 2015).

Por meio do método proposto por Fageria e Kluthcouski (1980) adaptado, os genótipos foram classificados quanto à produtividade e sensibilidade à deficiência hídrica, por meio de uma representação gráfica onde o eixo das abscissas (x) representa a eficiência no uso da água pela média da característica de cada genótipo no menor nível de umidade do solo (regime hídrico 1 - 30% de umidade do solo), e o eixo (y) representa a resposta à escassez de água obtida pela diferença da característica entre os dois regimes hídricos extremos (RH3 – 70% de umidade do solo e RH1 – 30% de umidade do solo). O ponto de origem dos eixos (interseção) é a eficiência média e a resposta média dos genótipos. Assim, os genótipos localizados acima e à direita são classificados como eficientes e sensíveis; acima e à esquerda

como não eficientes e sensíveis; abaixo e à esquerda como não eficientes e tolerantes e abaixo e à direita como eficientes e tolerantes. Essa análise foi realizada para os seguintes caracteres: altura, diâmetro do coleto, número de folhas, área foliar, massa seca de folhas, massa seca de caule+ramos e massa de raízes.

Os dados foram, ainda, analisados pela alteração percentual numa dada característica proporcionada por um regime de menor disponibilidade hídrica em relação ao(s) regime(s) de maior disponibilidade hídrica.

Para altura, diâmetro do coleto e número de folhas foram, também, calculados o incremento relativo (IR), pelo do uso da seguinte expressão:

$$IR(\%) = \frac{VC_{final} - VC_{inicial}}{VC_{inicial}} \times 100$$

Em que VC_{final}: é o valor da característica (altura, diâmetro do coleto e número de folhas) no final do experimento; VC_{inicial}: o valor da característica (altura, diâmetro do coleto e número de folhas) no início do experimento.

5.4.2 Experimento 2

Os dados do experimento 2, também foram submetidos à análise de variância, Teste F e comparadas as médias pelo teste de Tukey ($p < 0,01$ e $p < 0,05$), sendo processadas no programa AgroEstat (Barbosa e Maldonado Júnior, 2015). Adicionalmente, os dados de mortalidade ao longo do tempo foram ajustados utilizando o modelo Probit no programa Excel. O teste χ^2 a 5% de probabilidade foi usado para medir o ajuste dos dados ao modelo gerado pelo Probit. Foram estimados para cada híbrido os coeficientes angulares (b), os valores do tempo letal médio (TL5, TL50, TL95 e TL99 - tempo estimado para 5%, 50%, 95% e 99% de mortalidade das plantas, respectivamente) e o intervalo de confiança (IC) a 95% de probabilidade dos TL5, TL50, TL95 e TL99 estimados. A sobreposição do IC foi interpretada como igualdade de tratamentos. Calculou-se, ainda, o índice de sincronização da mortalidade ou de incerteza, dado pela entropia informacional (E, em bits), assim como o tempo médio para mortalidade (TMM, em dias) conforme descrito em Santana e Ranal (2004).

6 RESULTADOS E DISCUSSÃO

6.1 Experimento 1 - Crescimento de genótipos de eucalipto sob diferentes níveis de umidade do solo

6.1.1 Características de crescimento

A interação Genótipos x Regimes Hídricos (G x RH) foi significativa ($P < 0,05$) para a maioria dos caracteres avaliados, à exceção do diâmetro do coleto (DC) e número de folhas por planta (NF). De forma isolada, o efeito de Genótipos foi não significativo ($P > 0,05$) apenas para razão raiz/parte aérea (R/PA) e o efeito dos Regimes Hídricos foi significativo para todos os caracteres (Figuras 2 e 3). Esses resultados indicam o comportamento diferenciado dos genótipos frente aos regimes hídricos para a maioria dos caracteres avaliados, bem como diferenças entre genótipos e a influência da umidade do solo no desempenho das mudas de eucalipto, resultando em exigências e respostas distintas dos genótipos frente à disponibilidade hídrica.

De uma forma geral, os genótipos responderam positivamente ao aumento da disponibilidade hídrica no solo, com os maiores valores de altura, diâmetro do coleto, número de folhas, área foliar e massa seca dos componentes da planta (folhas, caule+ramos, raízes e total) observados sob 70% da capacidade máxima de retenção de água pelo solo (CMRA), e os menores valores observados sob a menor disponibilidade hídrica, ou seja, sob 30% da CMRA. O regime hídrico de 50% de retenção de água pelo solo, em geral, possibilitou desempenho intermediário dos genótipos para os caracteres acima (Figuras 2 e 3).

O genótipo 5 destaca-se por apresentar maior altura no regime hídrico de 30 e 70% da capacidade máxima de retenção de água pelo solo e, juntamente com o genótipo 2, no regime hídrico intermediário de 50% da CMRA. Por outro lado, o genótipo 5 está entre os de menor diâmetro do coleto, número de folhas, área foliar e massa seca dos componentes da planta (Figuras 2 e 3). Os genótipos 1, 3 e 4 estão entre os que apresentam menor desempenho em altura, independentemente do regime hídrico, ou seja, mesmo com uma disponibilidade de água adequada não

apresentaram crescimento satisfatório, sendo esta uma desvantagem em questão de produtividade, logo que a altura é um padrão de produção importante.

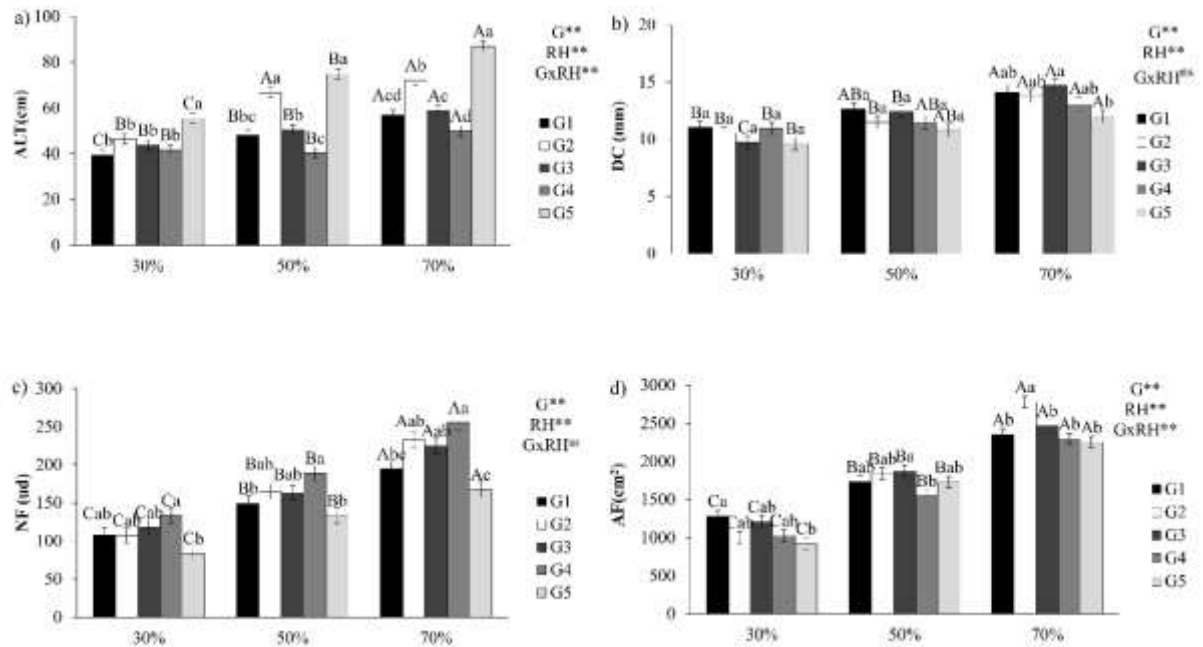


Figura 2. Altura (ALT, cm), diâmetro do coleto (DC, mm), número de folhas (NF, ud) e área foliar (AF, cm²) em plantas de cinco genótipos de eucalipto, submetidas a três regimes hídricos: 30%, 50% e 70% da capacidade máxima de retenção de água pelo solo. (Letras maiúsculas comparam Regime Hídricos dentro de Genótipos e letras minúsculas comparam Genótipos dentro de Regimes Hídricos. Médias seguidas por uma mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey (P>0,05) **: valor significativo (P<0,01). ns: valor não significativo (P>0,05).

O crescimento das plantas pode ser comprometido em situação de deficiência hídrica, uma vez que a ausência de água afeta os processos de alongamento e divisão celular. Sol et al. (2020) observaram em seu estudo que o estresse hídrico inibiu de forma significativa o crescimento das plantas, o que também foi constatado neste trabalho. A diminuição do crescimento é atribuída ao estresse hídrico, que reduz a abertura dos estômatos, limitando a absorção de CO₂ e, conseqüentemente, reduzindo a atividade fotossintética (Osakabe et al., 2014). A seca pode afetar todas as fases do desenvolvimento da planta, acima quanto abaixo do solo.

Os genótipos não diferiram entre si quanto ao diâmetro do coleto nos regimes hídricos de 30 e 50% da capacidade máxima de retenção de água, mas sob 70% de

umidade do solo, o genótipo 5 apresentou desempenho inferior ao genótipo 3, não havendo diferenças entre os demais genótipos (Figura 2b).

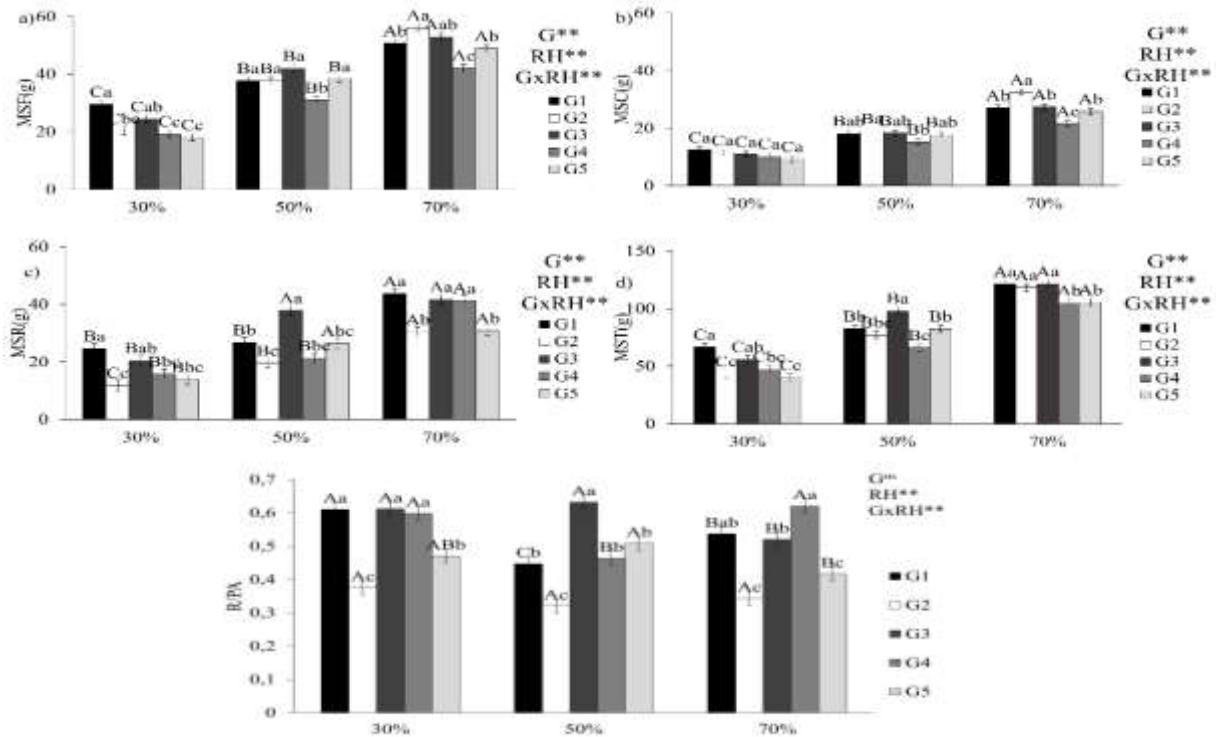


Figura 3. Massa seca de folhas (MSF, g), massa seca de raízes (MSR, g), massa seca do caule + ramos (MSC, g), massa seca total (MST, g), razão raiz/parte aérea (R/PA) em plantas de cinco genótipos de eucalipto, submetidas a três regimes hídricos: 30%, 50% e 70% da capacidade máxima de retenção de água pelo solo. (Letras maiúsculas comparam Regime Hídricos dentro de Genótipos e letras minúsculas comparam Genótipos dentro de Regimes Hídricos. Médias seguidas por uma mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P > 0,05$) ** ($P < 0,01$). ns: valor não significativo.

Altura e diâmetro são características consideradas como padrão na produção e podem ser afetadas de forma direta pela deficiência hídrica. É o que se observa no regime hídrico de 30% da capacidade máxima de retenção de água, em comparação ao regime hídrico de 70%, em que houve redução significativa não apenas em altura e diâmetro do coleto, mas também para os demais caracteres de crescimento e acúmulo de biomassa. A redução do crescimento tem sido sugerida como uma estratégia adaptativa para a sobrevivência da planta sob condições de estresse, pois permite que as plantas redirecionem recursos assimilados e energia, para enfrentar o estresse ou para manter o crescimento das raízes, melhorando a aquisição de água

(Chaves e Oliveira, 2004). A menor taxa de crescimento, diminui a demanda por água o que pode contribuir para uma sobrevivência mais longa em ambientes com períodos prolongados de restrição hídrica. Janssen et al. (2019) descrevem o paradoxo existente entre segurança e eficiência hidráulica do xilema e abordam outros mecanismos que evitam a perda excessiva de água, mas que comprometem o acúmulo de biomassa vegetal.

O genótipo 5 apresentou menor número de folhas comparado ao genótipo 4, sob 30% da capacidade máxima de retenção de água pelo solo, não havendo diferenças entre os demais genótipos nesse regime hídrico. Sob 50 e 70% de retenção de água pelo solo, os genótipos 1 e 5 apresentaram desempenho inferior ao genótipo 4, sendo que o genótipo 5 também apresentou número reduzido de folhas em relação aos genótipos 2 e 3 (Figura 2c). Silva et al. (2021) observaram que os genótipos de feijão-caupi em estudo, apresentaram maior sensibilidade, principalmente para o comprimento da parte aérea e número de folhas.

Em nosso trabalho, observamos uma redução acentuada no número de folhas no regime mais restritivo, ou seja, com déficit hídrico mais elevado, em comparação ao regime de maior disponibilidade hídrica. A redução do número de folhas por planta pode ser atribuída a queda de folhas, como estratégia de sobrevivência das plantas reduzindo a perda de água por transpiração e aumentar a eficiência do uso da água em resposta ao estresse hídrico (Freitas et al., 2021)

Sob 30% de umidade do solo, o genótipo 5 apresentou área foliar inferior ao genótipo 1, sem diferenças entre os demais genótipos. A 50% da retenção de água pelo solo, o genótipo 4 apresentou área foliar inferior ao genótipo 3, também sem diferenças os demais genótipos, e sob 70% de retenção de água pelo solo, o genótipo 2 (Figura 2d), apresentou área foliar superior aos demais genótipos, os quais não diferiram entre si.

Assim, percebe-se que a área foliar apresentou comportamento diferente ao observado para o número de folhas frente à disponibilidade hídrica, uma vez que nem sempre o genótipo com maior número de folhas, apresentou a maior área foliar. Isso indica que a formação de folhas e expansão foliar são processos distintos, além de serem genótipos-específicos, ou seja, há genótipos que apresentam elevado número

de folhas, porém de menor tamanho, resultando em área foliar inferior, a exemplo do genótipo 4.

Durante o desenvolvimento das folhas, a disponibilidade de água é importante para a expansão celular. Assim, a área foliar de plantas sob estresse hídrico pode ser reduzida devido à limitação na expansão foliar, além do encolhimento de folhas já expandidas, resultado da perda de água (Feller, 2016). O déficit hídrico, é capaz de causar redução na fotossíntese, diminuindo tanto a área foliar quanto a taxa fotossintética. Esses fatores são também determinantes da quantidade de carbono acumulado pelas plantas pelo fato de que uma área foliar reduzida pode levar a menor interceptação de radiação luminosa, contribuindo para a redução da taxa fotossintética e da condutância estomática, que leva ao menor influxo de CO₂ para o interior dos cloroplastos. Além disso, a área foliar pode estar diretamente relacionada à produção, uma vez que as folhas são fonte de fotoassimilados para o desenvolvimento das raízes que desempenha um papel importante na resistência ao déficit hídrico (Silva et al., 2021).

As folhas foram o órgão da planta com o maior acúmulo de massa seca, seguidas pelas raízes, e, por último, por caule+ramos. De fato, na fase de mudas, as plantas investem proporcionalmente mais energia na produção de folhas, em detrimento de outros compartimentos, de forma que estas também são as características mais sensíveis ao déficit hídrico. Os genótipos 2 e 5, de forma geral, apresentaram menor massa seca de raízes, independentemente do regime hídrico. Por outro lado, os genótipos 1 e 3 são os de maior massa seca de raízes (Figura 3).

Os genótipos submetidos ao regime de 30% da capacidade de campo foram seriamente afetados, quanto a massa seca dos componentes da planta, em comparação com o observado no regime de maior disponibilidade hídrica (70%). Rasheed et al. (2021) também observaram reduções na massa seca de folhas, caule e raízes, sob o estresse hídrico severo (40%), em comparação ao controle. A menor matéria seca observada sob condições de estresse hídrico pode ser atribuída à redução da taxa fotossintética das plantas, causada pelo fechamento estomático. Uma vez que a baixa taxa fotossintética, juntamente com o menor número de folhas por planta sob condições de estresse, pode resultar em uma diminuição de

fotoassimilados produzidos, por sua vez, reduz o acúmulo de matéria seca em diferentes tecidos vegetais (Silva et al., 2021).

Em relação raiz/parte aérea (R/PA) sob o regime hídrico mais restritivo (30% de umidade do solo), os genótipos 1, 3 e 4 apresentaram as maiores médias, diferindo dos genótipos 2 e 5, sendo que o genótipo 5 também apresentou maior R/PA que o genótipo 2. No regime intermediário (50% de umidade do solo), o genótipo 3 apresentou maior relação raiz/parte aérea, enquanto os genótipos 1, 4 e 5 não diferiram entre si, mas apresentaram maior R/PA que o genótipo 2. Sob o regime de maior disponibilidade hídrica (70% de umidade do solo), o genótipo 4 apresentou maior R/PA que os genótipos 2, 3 e 5; sendo que os genótipos 2 e 5, também, apresentaram menor R/PA que os genótipos 1 e 3 (Figura 3).

As raízes são os primeiros órgãos a detectar mudanças na umidade do solo e se adaptam a essas variações de maneira morfológica, anatômica e molecular. A relação raiz/parte aérea (R/PA), com base na massa de matéria seca, é uma característica importante em estudos de adaptação à seca, pois está ligada ao sistema radicular (Cao et al., 2013). Em situações de estresse hídrico, as plantas geralmente apresentam maior relação R/PA como mecanismo de sobrevivência, buscando água em camadas mais profundas do solo (Xu et al., 2015).

O genótipo 2, porém, manteve valores baixos de R/PA, como também menor acúmulo de massa seca radicular, o que sugere uma estratégia ineficiente para ambientes com limitações hídrica. Em contrapartida, os genótipos 1, 3 e 4 apresentaram uma maior razão raiz/parte aérea em condição mais estressante, sugerindo possíveis estratégias eficientes para sobrevivência em ambientes adversos, semelhante aos achados de Silva et al. (2014) em híbridos tolerantes de *E. urograndis*.

Em estudo com genótipos de *Eucalyptus globulus* contrastantes quanto à tolerância à seca, Costa e Silva et al. (2004) verificaram, em experimento em vasos, que o clone tolerante apresentou maior investimento no desenvolvimento das raízes em condições adequadas de disponibilidade hídrica e manteve o crescimento do sistema radicular por um período maior que o clone sensível em condições de deficiência hídrica, otimizando a relação entre a área de transpiração e de absorção, explicando sua maior resistência à seca. Esses autores ressaltam ainda, que em campo, onde o volume de solo não é limitante ao desenvolvimento das raízes, os

benefícios de um maior investimento no sistema radicular em condições de seca são ainda maiores, pela maior absorção de água.

Diversos trabalhos como os de Noia Júnior et al. (2020), Reis et al. (2021), Yang et al. (2021) observaram que a baixa disponibilidade hídrica é capaz de promover menor crescimento e desenvolvimento das plantas, manifestando-se em menor altura, área foliar, número de folhas, diâmetro do caule e massa seca das plantas, conforme também observado neste estudo.

Uma outra forma de visualizar os resultados é por meio da alteração percentual de cada caráter em regimes hídricos distintos (Tabela 2). Neste caso, considerando-se que o regime hídrico adequado ao crescimento das plantas seja o de maior disponibilidade hídrica e o mais restritivo seja o de menor disponibilidade hídrica, pode-se obter as reduções (valores negativos) ou possíveis acréscimos (valores positivos) em cada caráter e genótipo ao adotar um regime hídrico ou outro. Assim, percebe-se, em geral, que as alterações foram maiores em altura comparativamente ao diâmetro do coleto, à exceção do genótipo 3 com maiores reduções em diâmetro; e em área foliar comparativamente ao número de folhas, indicando que a expansão foliar foi mais prejudicada que a formação de folhas novas.

Observou-se que as alterações na produção de biomassa foram superiores às observadas nos demais caracteres, porém próximas entre si, mas com diferenças entre os genótipos. De uma forma geral, os genótipos 2 e 5 apresentaram maiores alterações no regime hídrico mais restritivo; o genótipo 1, com menor alteração sob menor disponibilidade hídrica e os genótipos 3 e 4 com comportamento intermediário sob baixa disponibilidade de água no solo. Num primeiro momento, pode-se considerar que G2 e G5 sejam considerados mais sensíveis à baixa disponibilidade hídrica, que G1 seja o mais tolerante ao déficit hídrico e os genótipos 3 e 4 com comportamento intermediário. Contudo, maiores reduções no crescimento e no acúmulo de massa seca podem ser vantajosas, principalmente, se a redução na disponibilidade hídrica se acentuar, aumentando a sua severidade, ou estender no tempo, aumentando a duração do estresse. Isso porque, menor crescimento pode significar menor demanda hídrica pela planta de forma a garantir a sobrevivência por mais tempo. Se, por outro lado, a deficiência hídrica não se acentuar, seja em duração

e, ou severidade, maiores reduções de crescimento indicam genótipos mais sensíveis à redução na disponibilidade hídrica.

Tabela 2. Alterações (%) em altura (ALT), diâmetro do coleto (DC), número de folhas (NF), área foliar (AF), massa seca de caule + ramos (MSCR), massa seca de folhas (MSF), massa seca de raízes (MSR) e massa seca total (MST) em genótipos de eucalipto nos regimes de umidade do solo (US) de 50 e 30% em relação ao de 70% (respectivamente, 70-50% e 70-30%) e de 30% em relação ao de 50% (50-30%).

Genótipo	US	ALT	DC	NF	AF	MSCR	MSF	MSR	MST
G1	70-50%	-15.2 ¹	-10.5	-23.1	-26.3	-33.0	-25.6	-38.8	-32.0
	70-30%	-30.6	-22.1	-44.4	-45.6	-54.0	-41.8	-43.6	-45.2
	50-30%	-18.2	-12.9	-27.7	-26.1	-31.4	-21.8	-7.8	-19.3
G2	70-50%	-7.4	-16.6	-29.1	-33.9	-41.5	-33.1	-35.5	-34.6
	70-30%	-35.5	-23.4	-53.8	-63.9	-64.9	-64.0	-61.1	-63.2
	50-30%	-30.4	-8.1	-34.9	-45.4	-40.0	-46.2	-39.8	-43.8
G3	70-50%	-14.1	-15.5	-27.6	-23.9	-33.4	-20.6	-9.3	-19.3
	70-30%	-25.6	-33.6	-47.6	-51.0	-60.0	-53.9	-51.0	-54.1
	50-30%	-13.4	-21.5	-27.6	-35.6	-40.0	-41.9	-45.9	-43.1
G4	70-50%	-19.2	-12.3	-26.0	-32.6	-29.5	-26.5	-48.3	-37.2
	70-30%	-16.5	-16.1	-47.7	-55.3	-52.7	-54.3	-61.7	-55.0
	50-30%	3.3	-4.4	-29.3	-33.7	-32.9	-37.8	-25.9	-28.2
G5	70-50%	-13.9	-10.2	-20.3	-23.3	-30.9	-21.4	-14.6	-21.8
	70-30%	-36.3	-19.9	-50.0	-59.1	-64.2	-63.0	-55.2	-62.2
	50-30%	-26.0	-10.8	-37.3	-46.7	-48.2	-52.9	-47.6	-51.7

¹(-) valores negativos significam redução e valores positivos significam acréscimo na característica em relação ao regime hídrico em comparação

A redução na disponibilidade hídrica de 70% para 50% da capacidade máxima de retenção de água no solo, proporcionou reduções expressivas em alguns caracteres e genótipos, a exemplo do genótipo 2 para diâmetro do coleto, número de folhas e área foliar, massa seca de caule+ramos e massa seca de folhas e do genótipo 4 para altura, massa seca de raízes e massa seca total (Tabela 2). Isso demonstra que 50% de umidade no solo é suficiente para proporcionar estresse hídrico moderado em plantas de eucalipto. Por outro lado, 30% de umidade do solo proporciona estresse hídrico severo, com reduções, também, expressivas mesmo quando se considera o nível intermediário de umidade do solo (50% de umidade).

Condições muito limitantes ao crescimento das plantas podem fazer com que o desempenho dos genótipos seja semelhante, dificultando a discriminação de genótipos promissores para condições de baixa disponibilidade hídrica (Silva et al., 2014). Nesse sentido, as alterações observadas entre os regimes de 70 e 50%, em geral, foram inferiores àquelas observadas entre 50 e 30% de umidade do solo, indicando que 30% de umidade do solo é uma condição bastante restritiva ao crescimento de mudas de eucalipto.

Como apenas a redução percentual não é suficiente para recomendar genótipos como tolerantes ou sensíveis à seca, pois o desempenho e produtividade não foram, propriamente, considerados, outras formas de abordagem tornam-se necessárias. Assim, por meio do diagrama de produtividade e sensibilidade ao estresse hídrico, é possível a identificação de materiais mais produtivos e tolerantes à seca. A produtividade refere-se ao desempenho dos genótipos sob a condição estressante, em que genótipos com desempenho superior à média de uma dada característica nessa condição são considerados como “produtivos” e aqueles com desempenho inferior à média como “não produtivos”; a sensibilidade, por outro lado, indica a redução em cada característica proporcionada pela deficiência hídrica (30% de umidade do solo) em relação à condição considerada ideal (70% de umidade do solo).

Assim, genótipos que foram mais afetados pela deficiência hídrica, ou seja, cuja redução supera a média das reduções de todos os genótipos são considerados “sensíveis” à seca, ao passo que aqueles que apresentaram redução inferior à média das reduções são considerados como “tolerantes”.

Dessa forma tem-se quatro grupos de classificação dos genótipos sob influência do estresse hídrico (Figura 4): os não produtivos e sensíveis (NP/S), que estão localizados no quadrante superior à esquerda; os produtivos e sensíveis (P/S), localizados no quadrante superior à direita; os não produtivos e tolerantes (NP/T), localizados no quadrante inferior à esquerda e os produtivos e tolerantes (P/T), localizados no quadrante inferior à direita. Esses últimos seriam os genótipos desejáveis, pois além de produzirem acima da média sob estresse, teriam redução inferior à média nessa condição comparativamente à condição não estressante.

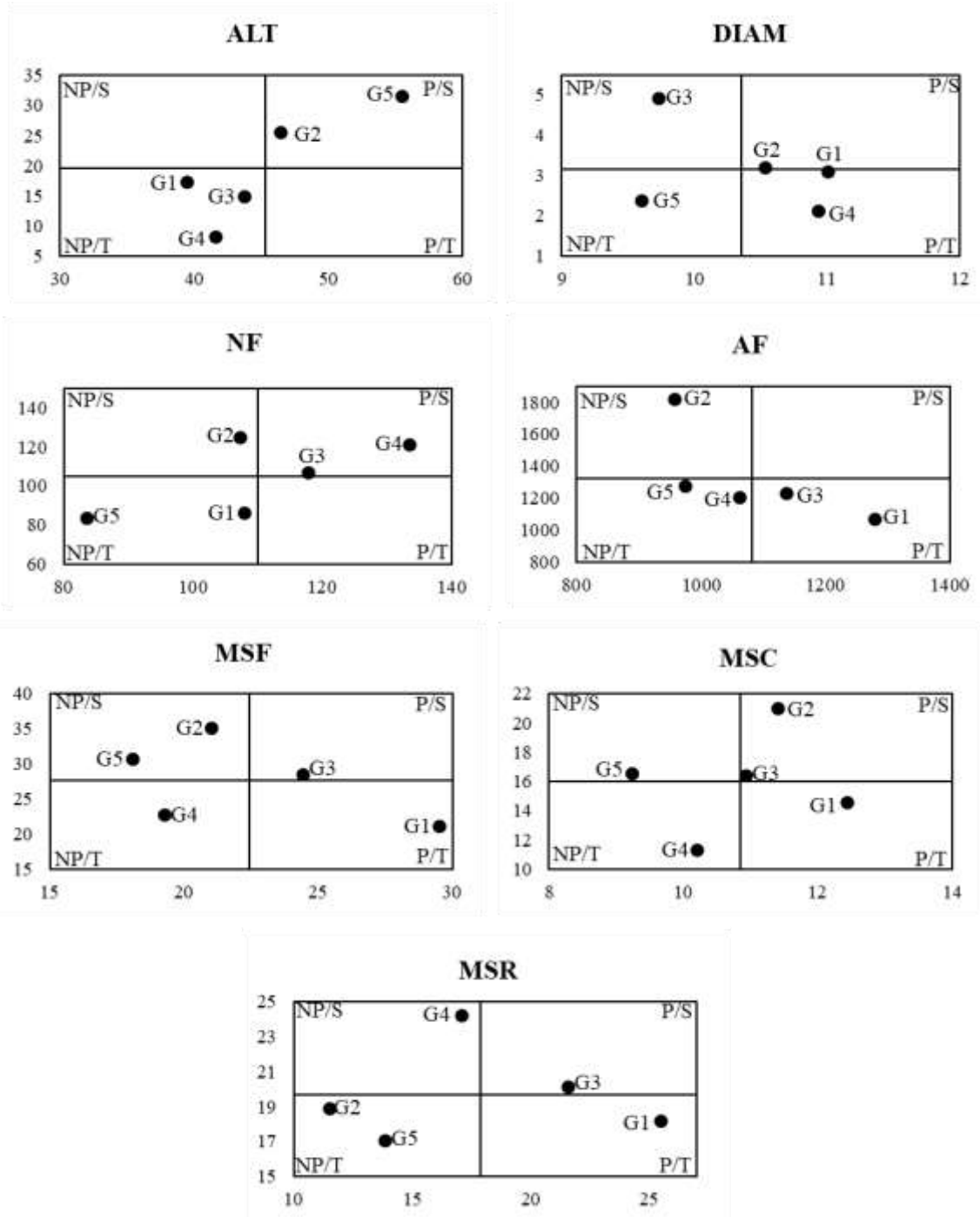


Figura 4. Classificação de cinco genótipos de *Eucalyptus* spp. cultivados em três regimes hídricos: Produtivos e sensíveis (P/S); não produtivos e sensíveis (NP/S); produtivos e tolerantes (P/T) e não produtivos e tolerantes (NP/T) com base na altura (ALT, cm), diâmetro (DIAM, cm), número de folhas (NF), área foliar (AF, cm²), massa seca de folhas (MSF, g planta⁻¹), massa seca de caule (MSC, g planta⁻¹) e massa seca de raízes (MSR, g planta⁻¹).

Como não produtivos e sensíveis ao déficit hídrico (NP/S) temos os genótipos 3 para diâmetro, 2 para número de folhas e área foliar, 2 e 5 para massa seca de folhas, 5 para massa seca de caule e 4 para massa seca de raízes. Produtivos, porém sensíveis (P/S) ao déficit hídrico foram os genótipos 2 e 5 para altura, 2 para diâmetro, 3 e 4 para número de folhas, o 3 para massa seca de folhas e de raízes e 2 e 3 para massa seca de caule.

Genótipos não produtivos e tolerantes ao déficit hídrico (NP/T) foram o 1, 3 e 4 para altura, o genótipo 5 para diâmetro, os genótipos 1 e 5 para número de folhas, 4 e 5 para área foliar, 4 para massa seca de folhas e de caule e 2 e 5 para massa seca de raízes e, por último como produtivos e tolerantes ao déficit hídrico (P/T) temos o 1 e 4 para diâmetro, 1 e 3 para área foliar e o 1 para massa seca de folhas, de caule e de raízes (Figura 4).

Os genótipos classificados como NP/T, embora não sejam altamente produtivos, podem ser úteis em ambientes com condições hídricas desfavoráveis, assim como podem ser usados em programas de hibridação para cruzamento com genótipos P/S. Genótipos classificados como NP/S são os menos desejáveis pois têm baixa produtividade e são sensíveis à redução na disponibilidade hídrica, como é o caso do genótipo 2, com esse comportamento para alguns caracteres. Os genótipos P/S são importantes, pois mesmo sendo sensíveis, ou seja, com alta redução numa determinada característica quando cultivado sob estresse, eles ainda conseguem desenvolver boa produtividade. Uma questão que surge nesse grupo é se esses genótipos ainda se manterão produtivos se o estresse se tornar mais severo.

Os genótipos mais visados nos programas de melhoramento são aqueles classificados como P/T, pois produzem acima da média sob estresse e perdem pouco nessa condição. Contudo, deve-se atentar se esses genótipos P/T são produtivos também sob condições adequadas de disponibilidade hídrica, pois em muitas situações os genótipos P/T tendem a ser, também, aqueles que pouco produzem numa condição ideal de cultivo.

Como os genótipos apresentavam padrões de tamanho diferentes quando da instalação dos experimentos (Tabela 1), buscou-se avaliar o desempenho dos mesmos nos diferentes regimes hídricos em termos de incremento relativo (Figura 5).

Os genótipos 3, 4 e 5 apresentaram maior incremento relativo de altura (IR-ALT), diferindo estatisticamente dos genótipos 1 e 2 no nível de menor disponibilidade hídrica (30% de umidade do solo).

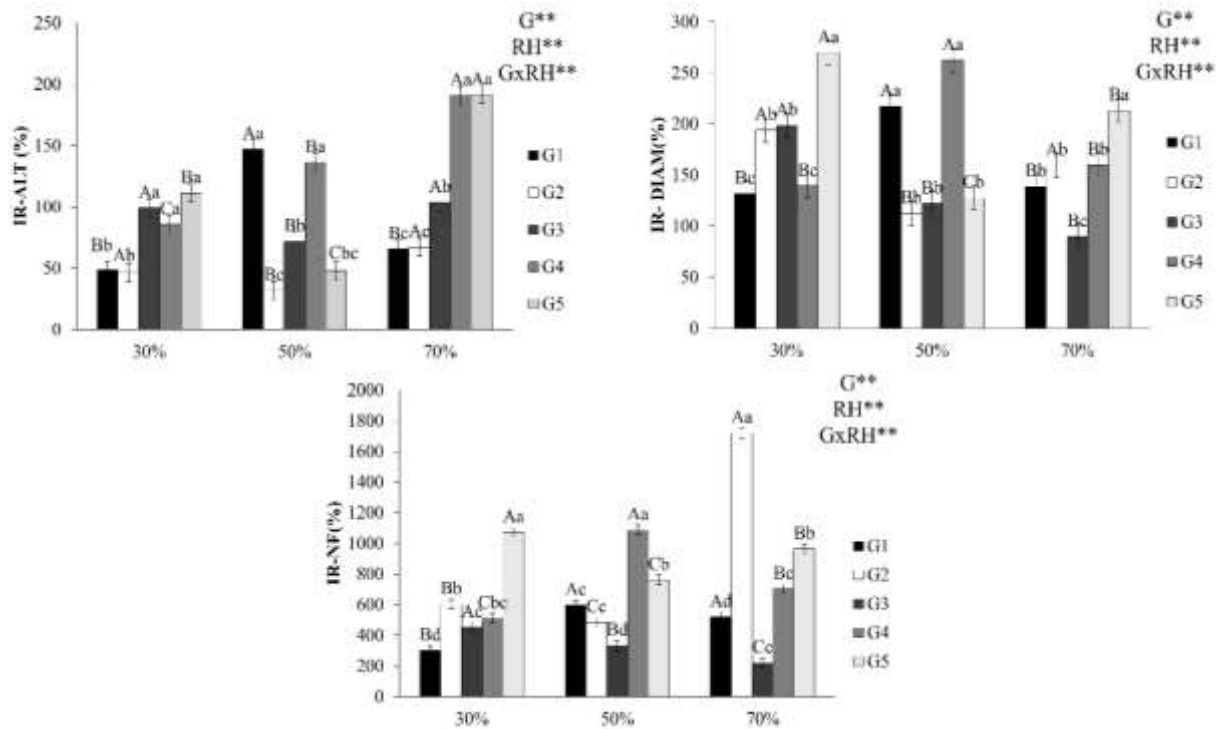


Figura 5. Incremento relativo em altura (IR-ALT), diâmetro (IR-DIAM), número de folhas (IR-NF), dos cinco genótipos de eucalipto cultivados sob três níveis de umidade do solo. (Letras maiúsculas comparam Regimes Hídricos dentro de Genótipos e letras minúsculas comparam Genótipos dentro de Regimes Hídricos. Medias seguidas por uma mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P > 0,05$) **: valor significativo ($P < 0,01$) ns: valor não significativo ($P > 0,05$).

Sob nível intermediário de disponibilidade hídrica (50% de umidade do solo), os genótipos 1 e 4 obtiveram maior incremento de IR – ALT, o genótipo 2 apresentou menor incremento relativo, mas não diferiu estatisticamente do genótipo 5. Os genótipos 4 e 5 apresentaram maior incremento relativo de altura, diferindo dos demais genótipos que apresentaram valores abaixo ou intermediários de IR-ALT sob maior disponibilidade hídrica.

Os valores de incremento relativo do diâmetro (IR-DIAM), sob a menor disponibilidade hídrica, indicam que o genótipo 5 foi o que obteve melhor desempenho, enquanto os genótipos com baixo desempenho foram os genótipos 1 e 4 e os genótipos 2 e 3 apresentam valores intermediários. De forma diferente aconteceu no nível intermediário de disponibilidade hídrica (50% de umidade do solo), em que os genótipos 1 e 4 apresentaram os maiores IR-DIAM, superando os demais genótipos que, por outro lado não diferiram entre si. Sob maior disponibilidade hídrica o genótipo 5 obteve maior IR-DIAM e o genótipo 3 o menor; os demais genótipos apresentaram comportamento intermediário (Figura 5).

Para o incremento relativo de número de folhas, o genótipo 5 novamente apresentou maior média em relação aos outros genótipos e o genótipo 1 o menor incremento relativo, quando cultivados sob menor disponibilidade hídrica.

Sob 50% de umidade do solo, o genótipo 4 apresentou o maior IR-NF, diferindo dos demais genótipos e o genótipo 3 apresentou IR-NF inferior. No regime hídrico de maior disponibilidade hídrica, o genótipo 2 obteve o melhor desempenho e o genótipo 3 foi inferior a todos os genótipos (Figura 5).

Assim, os genótipos apresentaram comportamentos distintos para cada característica avaliada em relação ao incremento relativo, nos diferentes regimes hídricos. Porém, de uma forma geral e, considerando-se todos os resultados obtidos nesse experimento, pode-se classificar como de melhores desempenhos sob baixa disponibilidade hídrica no solo os genótipos 1 e 5 e, como de desempenhos inferiores, os genótipos 2 e 3; e o genótipo 4 apresentou comportamento intermediário à disponibilidade hídrica

6.1.2 Características fisiológicas e bioquímicas

A interação Genótipos x Regimes Hídricos (GxRH) foi significativa ($P < 0,05$) para a maioria dos caracteres avaliados, à exceção da eficiência fotoquímica (Fv/Fm). De forma isolada, o efeito de Genótipos foi não significativo ($P > 0,05$) para potencial hídrico foliar ao meio-dia (Ψ_{md}), conteúdo relativo de água nas folhas (CRA) e Fv/Fm, e o efeito dos Regimes Hídricos foi não significativo apenas para Fv/Fm (Figuras 6 a 9).

O potencial hídrico no antemanhã não diferenciou os genótipos nos regimes hídricos mais restritivo e intermediário (Figura 6). Sob maior disponibilidade hídrica (70% de umidade do solo), no entanto, os genótipos 2 e 4 apresentaram maior potencial hídrico que os genótipos 1 e 3, sendo que o genótipo 2 também apresentou maior potencial hídrico que o genótipo 5. O genótipo 2 apresentou menor potencial hídrico no regime de 30% comparativamente ao regime hídrico de 70%. De forma geral, os maiores potenciais hídricos foram observados no regime hídrico intermediário (50% de umidade do solo).

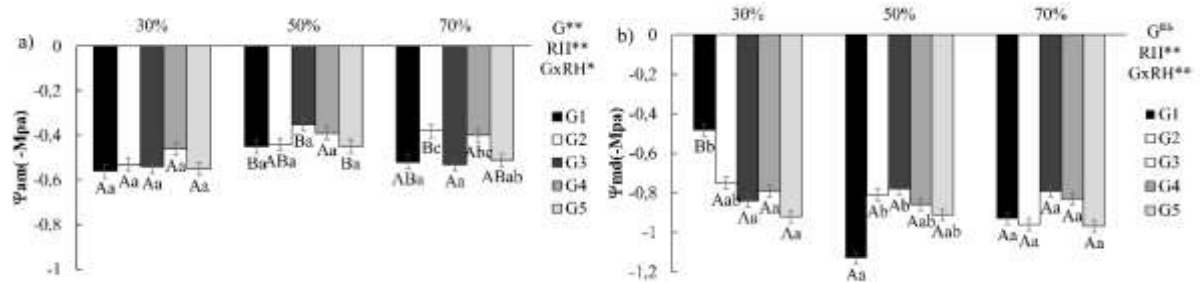


Figura 6. Potencial hídrico foliar no antemanhã (Ψ_{am} , MPa) e potencial hídrico foliar ao meio-dia (Ψ_{md} , MPa), em genótipos de eucalipto submetidos a três regimes hídricos: 30%, 50% e 70% da capacidade máxima de retenção de água pelo solo. (Letras maiúsculas comparam Regimes Hídricos dentro de Genótipos e letras minúsculas comparam Genótipos dentro de Regimes Hídricos. Medias seguidas por uma mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P > 0,05$) ** e *: valor significativo ($P < 0,01$ e $P < 0,05$, respectivamente). ns: valor não significativo ($P > 0,05$)).

Ao meio-dia, de forma oposta ao observado para o período na antemanhã, o potencial hídrico (Ψ_{md}) possibilitou diferenciar os genótipos nos regimes hídricos mais restritivo e intermediário, não havendo diferenças entre os genótipos sob maior disponibilidade hídrica (Figura 6). No regime hídrico de 30% de umidade do solo, portanto, mais restritivo às plantas, o genótipo 1 manteve-se mais hidratado, com maior potencial hídrico que os genótipos 3, 4 e 5; porém no regime hídrico intermediário, esse mesmo genótipo apresentou menor potencial hídrico que os genótipos 2 e 3. Isto pode indicar maior segurança hidráulica do genótipo 1, pois sob condições mais limitantes de água, o mesmo consegue manter um melhor status hídrico ao meio-dia, período de maior demanda hídrica (Figura 6). Este genótipo também está entre os de maior acúmulo de biomassa nos diferentes compartimentos

da planta (Figura 3) sob menor disponibilidade hídrica e, também, é um dos que apresentaram menor redução no crescimento e acúmulo de biomassa (Tabela 2).

O conteúdo relativo de água nas folhas (CRA) foi inferior a 90% em todos os regimes hídricos e genótipos (Figura 7). Contudo, não houve grandes diferenças entre os genótipos em cada regime hídrico, sendo que no regime hídrico mais restritivo (30% de água), o genótipo 1 apresentou menor CRA que os genótipos 2 e 4, sem diferenças entre os demais genótipos. No regime hídrico intermediário (50% de umidade) não houve diferenças entre os genótipos e no regime hídrico de maior disponibilidade hídrica (70% de retenção de água) o genótipo 3 apresentou menor CRA que o genótipo 5. O genótipo 3 apresentou menor CRA sob maior disponibilidade hídrica em relação ao regime hídrico de 50% e o genótipo 1, o menor CRA (76%) no regime mais restritivo (30% de umidade) em relação aos outros dois regimes hídricos.

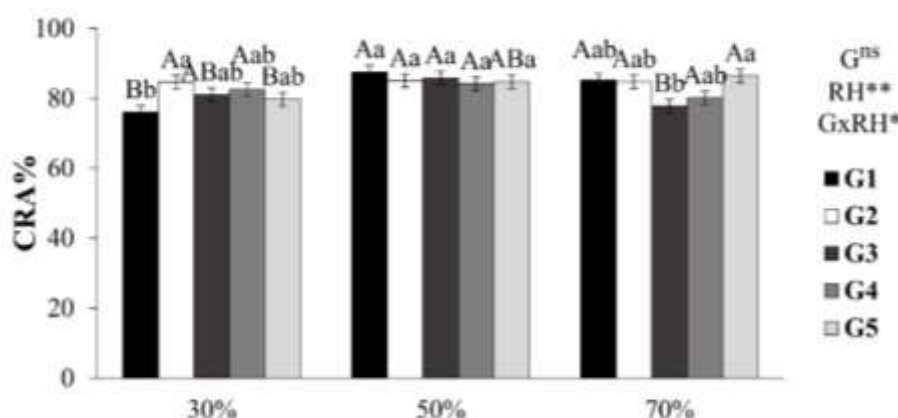


Figura 7. Conteúdo relativo de água (CRA, %) em genótipos de eucalipto submetidos a três regimes hídricos: 30%, 50% e 70% da capacidade máxima de retenção de água pelo solo. (Letras maiúsculas comparam Regime Hídricos dentro de Genótipos e letras minúsculas comparam Genótipos dentro de Regimes Hídricos. Médias seguidas por uma mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P > 0,05$) ** e *: valor significativo ($P < 0,01$ e $P < 0,05$, respectivamente) ^{ns}: valor não significativo ($P > 0,05$)).

Sob estresse hídrico espera-se, de uma forma geral, redução no CRA, mas a intensidade de redução nesse caráter pode indicar maior ou menor tolerância de um determinado genótipo à baixa disponibilidade hídrica. Nesse sentido, Askari e Ehsanzadeh (2015) mencionam que genótipos tolerantes à seca apresentam menor redução no CRA sob deficiência hídrica, comparativamente a genótipos mais

sensíveis. Isso ocorre, de acordo com Kazemi et al. (2018), porque esses genótipos podem possuir algumas características adaptativas que possibilitam manter a água nas folhas ou proteger as células contra estresse oxidativo.

O conteúdo relativo de água indica o estado hídrico das plantas e, dada a simplicidade de avaliação e de interpretação dos resultados, assim como pela relativa correlação com a produtividade, o mesmo tem sido indicado como uma ferramenta útil na seleção de genótipos tolerantes à deficiência hídrica (Kazemi et al., 2018; Malika et al., 2019), fato, contudo, não evidenciado neste estudo pois o mesmo não se mostrou sensível às variações de umidade no solo. Espindola et al. (2024), observaram em estudo com *L. corniculatus* sob diferentes níveis de umidade do solo, que o CRA não apresentou alteração quando as plantas passaram de condições hídricas favoráveis para desfavoráveis.

Os maiores valores médios de índices de conteúdo de clorofila (ICC) foram observados sob menor disponibilidade hídrica (Figura 8a). O genótipo 5 apresentou maior ICC que os demais genótipos a 30 e a 70% de umidade do solo; a 50% de retenção de água pelo solo o menor ICC foi observado no genótipo 3, sem diferenças entre os demais genótipos.

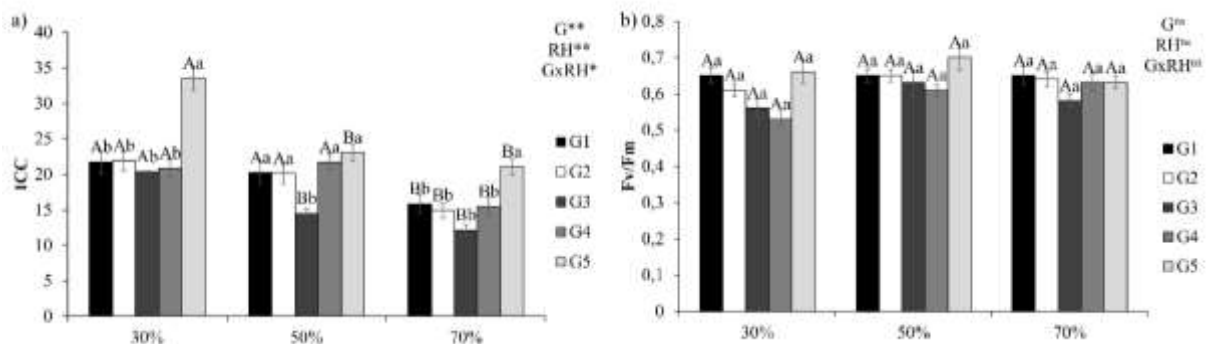


Figura 8. Índice de Conteúdo de Clorofila (ICC) e eficiência quântica do fotossistema II (Fv/Fm) em genótipos de eucalipto, submetidos a três regimes hídricos: 30%, 50% e 70% da capacidade máxima de retenção de água pelo solo. (Letras maiúsculas comparam Regimes Hídricos dentro de Genótipos e letras minúsculas comparam Genótipos dentro de Regimes Hídricos. Medias seguidas por uma mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P > 0,05$) ** e *: valor significativo ($P < 0,01$ e $P < 0,05$, respectivamente) ns: valor não significativo ($P > 0,05$)).

O uso do índice de conteúdo de clorofila em estudos de déficit hídrico é devido à correlação existente entre o teor de nitrogênio, teor de clorofila e a coloração verde das folhas. As clorofilas são os pigmentos responsáveis pela cor verde das plantas que possuem na sua estrutura átomos de nitrogênio. O suprimento inadequado de nitrogênio causa redução no conteúdo de clorofila, assim como a deficiência hídrica e, conseqüentemente, na intensidade do verde da planta (Moura et al., 2016).

Assim, a redução do índice de conteúdo de clorofila nas plantas cultivadas nos maiores níveis de umidade do solo durante o período experimental, provavelmente ocorreu devido a maior diluição do nitrogênio no tecido foliar decorrente do maior crescimento das plantas nessa condição. Esses resultados corroboram os obtidos por González-Espindola et al. (2024) que observaram alterações no índice de clorofila em plantas submetidas a diferentes níveis de umidade no solo, onde os teores de clorofila foram maiores no tratamento com déficit hídrico. Esses mesmos autores sugerem que essas mudanças são parte das respostas adaptativas da planta ao estresse hídrico, possivelmente ajustando seus processos fisiológicos para se manter sob condições desfavoráveis. Esses resultados são consistentes com os obtidos nos estudos de Valadares et al. (2014), com mudas de eucalipto, e os obtidos por Moura et al. (2016), com mudas de *Jatropha curcas* (pinhão-manso) e, também, podem justificar, em parte, os menores valores de F_v/F_m observados sob 30% de umidade do solo (Figura 8).

Não houve diferenças entre os genótipos e, ou regimes hídricos para a eficiência fotossintética (F_v/F_m). Contudo, os valores obtidos, entre 0,59 e 0,66 (Figura 8b), estão abaixo do que é considerado normal, entre 0,75 e 0,85, podendo indicar a ocorrência de danos oxidativos no centro de reação do fotossistema II. Valadares et al. (2014), também, observaram que o valor do rendimento fotoquímico máximo do fotossistema II (F_v/F_m) não diferenciou os genótipos de eucalipto sob estresse hídrico. Outros autores encontraram resultados diferentes, em que o déficit hídrico ocasionou redução nos valores de F_v/F_m em *Eucalyptus grandis*, *Eucalyptus urophylla*, *Eucalyptus camaldulensis*, *Eucalyptus torelliana* e *Eucalyptus phaeotrica*, sendo que *E. camaldulensis* foi a espécie mais sensível a fotoinibição (Lima et al., 2003).

A eficiência fotoquímica depende da intensidade de luz incidente sobre as plantas e como o experimento foi conduzido em casa de vegetação, a redução da radiação que chega às plantas pode ter afetado os resultados obtidos (Rascher et al., 2000). Vale ressaltar que a eficiência quântica do fotossistema II, dada pela relação F_v/F_m , tem sido alvo de críticas e discussões quanto à validade do seu uso como indicador de tolerância à seca, uma vez que tem sido observado que essa característica tem sido útil apenas para espécies com maior sensibilidade à seca ou que tenha sido desidratada intensamente (Banks, 2018).

Os teores de açúcares solúveis totais e redutores foram menores nas raízes em relação às folhas (Figura 9). Sob 30% e 50% de umidade do solo, o genótipo 2 apresentou maior acúmulo de açúcares solúveis totais nas folhas (ASTF) em relação aos demais genótipos, mas sob 70% de umidade do solo, esse genótipo, juntamente com os genótipos 3, 4 e 5, apresentaram os menores teores de ASTF. O genótipo 1 que apresentou menor teor de ASTF que o genótipo 2 sob o menor regime hídrico de 30%, de umidade, apresentou o maior teor de ASTF sob a maior disponibilidade hídrica. De uma forma geral, pequenas diferenças nos teores de ASTF ocorreram nos genótipos frente ao regime hídrico.

Para os teores de açúcares solúveis totais nas raízes (ASTR), sob 30% de umidade do solo, não houve diferença entre os genótipos. Sob 50% de umidade do solo, o G4 apresentou maior teor de ASTR, e a 70% de umidade esteve entre os genótipos com maior teor de ASTR. À exceção do genótipo 4, em que o maior teor de ASTR ocorreu no regime hídrico intermediário (50% de umidade do solo), os demais genótipos apresentaram maior teor de ASTR sob 30% de umidade do solo, apesar do genótipo 1 não ter apresentado diferenças entre os regimes hídricos.

Os teores de açúcares redutores nas folhas (ARF) evidenciam maiores diferenças entre os genótipos dos que entre os regimes hídricos, sendo os genótipos 2 e 3, os de menores valores médios (Figura 9). Isto, também, ocorreu, de uma forma geral, com os teores de açúcares redutores nas raízes (ARR), apesar de nesse caso, os menores teores terem sido observados no regime hídrico de 50% de umidade do solo.

Assim, de forma geral, os genótipos não apresentaram comportamento consistente quanto ao acúmulo desses açúcares nos diferentes regimes hídricos, bem

como não é possível afirmar que houve acúmulo desses sob a menor disponibilidade hídrica. Isso contrasta com estudos anteriores que relacionam o acúmulo de açúcares em plantas sob estresse hídrico, com um possível mecanismo de ajustamento osmótico. Também, em mudas de pinhão-manso não foram observados acúmulo de solutos orgânicos em plantas sob deficiência hídrica (Moura et al., 2016) de forma semelhante ao observado por Maguire e Kobe (2015) com cinco espécies arbóreas de clima temperado. Contudo, esses autores observaram que o conteúdo de carboidratos não-estruturais aumentou com a seca apenas para as espécies tolerantes, o que sugere que algumas espécies esgotam todo o carbono armazenado em resposta ao estresse imposto.

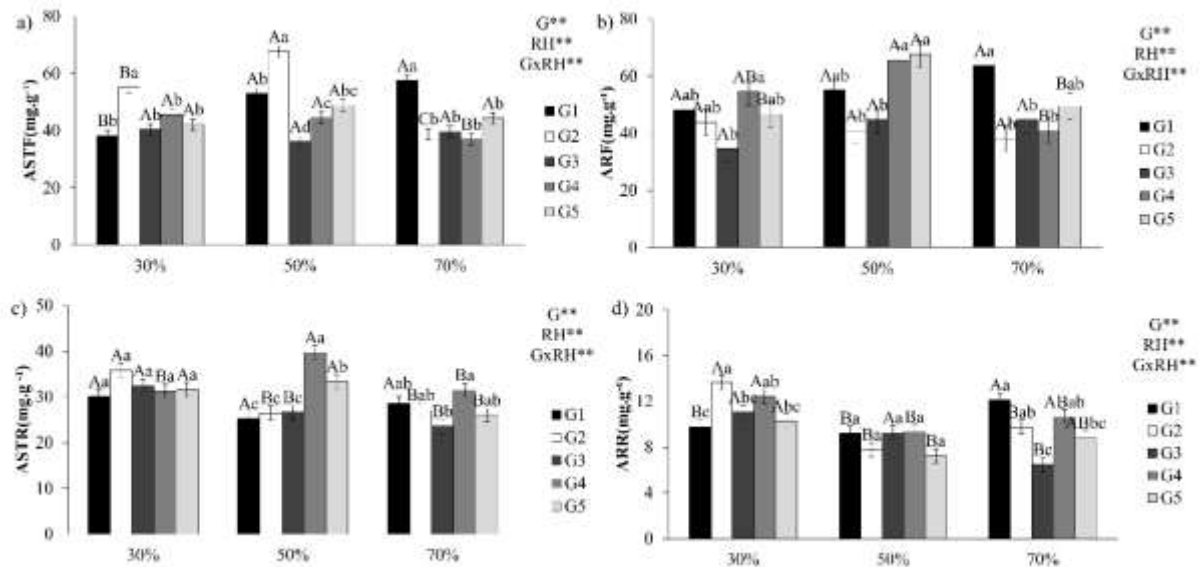


Figura 9. Teores de açúcares solúveis totais em folhas (ASTF, mg.g⁻¹), açúcares redutores em folhas (ARF, mg.g⁻¹), açúcares solúveis totais em raízes (ASTR, mg.g⁻¹) e açúcares redutores em raízes (ARR, mg.g⁻¹) em genótipos de eucalipto submetidos a três regimes hídricos: 30%, 50% e 70% da capacidade máxima de retenção de água pelo solo. (Letras maiúsculas comparam Regimes Hídricos dentro de Genótipos e letras minúsculas comparam Genótipos dentro de Regimes Hídricos. Medias seguidas por uma mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey (P>0,05) **: valor significativo (P<0,01) ns: valor não significativo (P>0,05).

Os açúcares redutores (glicose e frutose, especialmente), os não redutores (sacarose) e o amido, são os principais carboidratos não estruturais acumulados em

caules e folhas. A glicose, a frutose e a sacarose constituem os açúcares solúveis totais. Os carboidratos não estruturais acumulados nas plantas quando submetidas a longos períodos de seca, são utilizados como fonte de energia para o metabolismo e defesa da planta, para manutenção do turgor celular e fotossíntese (McDowell, 2011). Sob seca severa, o fechamento estomático desencadeia o fenômeno de paralização da fotossíntese e, nessa condição, as plantas utilizam os carboidratos armazenados (Maguire e Kobe, 2015) e, com o esgotamento desses carboidratos, as plantas podem morrer de “fome de carbono” (McDowell, 2011). Dessa forma, foi possível observar nesse trabalho que não há um padrão claro de como a concentração de açúcares se relaciona com o regime hídrico bem como a variação dessas concentrações entre os genótipos.

6.2 Experimento 2 – Alterações fisiológicas e bioquímicas em genótipos de eucalipto sob deficiência hídrica progressiva

Após a suspensão da irrigação e com a progressão da deficiência hídrica, houve redução no conteúdo de água nas folhas (CRA), mas sem diferenças significativas entre os genótipos até o sexto dia de suspensão da irrigação. Contudo, após o 9º dia da suspensão da irrigação, o CRA nas folhas reduziu em todos os genótipos e possibilitou diferenças entre os mesmos. Nesse período, o genótipo 1 e 3 apresentaram os menores CRA, ao passo que o genótipo 4 apresentou maiores valores de CRA em relação aos genótipos 1, 3 e 5 (Figura 10a).

Até o terceiro dia após a suspensão da irrigação todos os genótipos mantiveram o CRA acima de 90%, indicando um bom estado hídrico. Após seis dias da suspensão da rega, o conteúdo de água nas folhas caiu, mas sem diferenças entre os genótipos, ainda, indicando um bom estado hídrico das plantas. Após 9 dias da suspensão da irrigação, todos os genótipos foram afetados pela restrição hídrica, apresentando reduções significativas no CRA, porém os genótipos 1 e 3 foram os mais afetados em comparação aos demais genótipos.

O conteúdo relativo de água tem sido uma ferramenta útil para avaliar o estresse hídrico em plantas. É uma medida expressa em porcentagem (%), utilizada para estimar a quantidade de água nas folhas, permitindo determinar a tolerância das

plantas à seca (Strabeli et al., 2019). Conforme ressaltado, todos os genótipos, após 9 dias de suspensão da rega, apresentaram reduções expressivas no CRA. Reis et al. (2021), em seu estudo, também observaram reduções no conteúdo relativo de água em clones de eucalipto submetidos à restrição hídrica. Também, Fernandes et al. (2015) observaram que todos os clones de eucalipto submetidos a deficiência hídrica, apresentaram reduções no CRA, com valor médio de 67,78%.

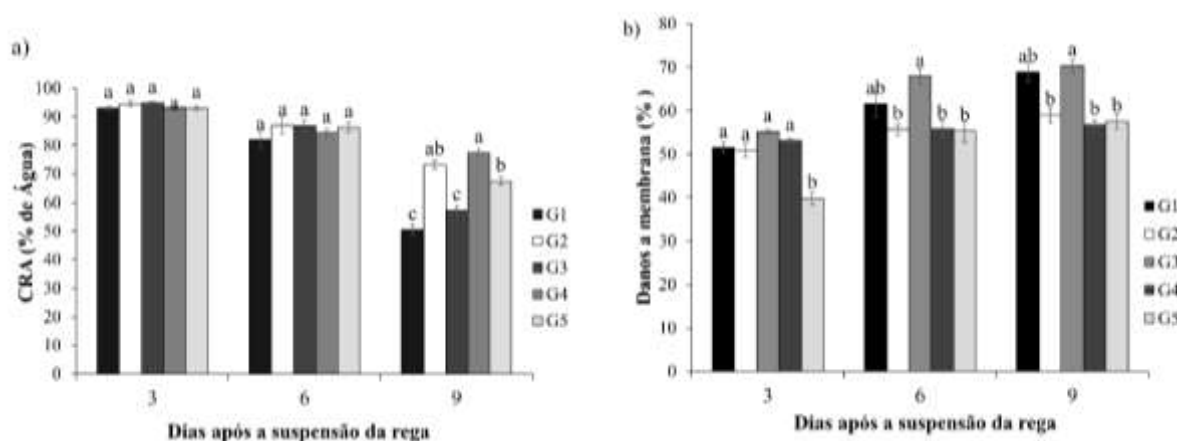


Figura 10. Conteúdo relativo de água em folhas (CRA, %) e Danos a membrana (Danos, %) em cinco genótipos de eucalipto submetidos à seca progressiva. Medias seguidas por uma mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P > 0,05$ **).

Conforme mencionado, as reduções mais expressivas ocorreram a partir do 9º dia, no entanto, o genótipo 1 foi o mais afetado, apresentando 50% de conteúdo de água, indicando ser um clone com menor estado hídrico e de baixa capacidade de conservação de água, também com possível comprometimento no seu metabolismo. Smit e Singels (2006), considera que valores abaixo de 75% de CRA podem limitar as atividades fisiológicas da planta. O teor relativo de água é considerado um parâmetro que reflete o metabolismo da planta sendo um forte preditor para o comportamento de clones submetidos a diferentes regimes hídricos, possibilitando, assim, a identificação dos mais produtivos e tolerantes.

Até o terceiro dia após a suspensão da irrigação, o nível de danos a membranas, avaliado por meio do índice de extravasamento de eletrólitos, foi menor no genótipo 5 em relação aos demais genótipos. A partir desse dia, os danos ao sistema de membranas aumentaram com o passar do tempo após a suspensão da

irrigação, com o genótipo 3 apresentando maiores danos ao sistema de membranas comparativamente aos genótipos 2, 4 e 5 (Figura 10b). O extravasamento de eletrólitos pode ser induzido por uma série de fatores estressantes, tais como salinidade, seca, alta acidez do solo, estresse oxidativo, calor, encharcamento e na maioria das vezes o vazamento de eletrólitos é acompanhado por acúmulo de espécies reativas de oxigênio (ERO) (Demidchik et al., 2014). Apesar de sua importância fisiológica e correlação com a tolerância ao estresse, os mecanismos de extravasamento de eletrólitos estão longe de serem compreendidos (Demidchik et al., 2014). A considerar os resultados aqui obtidos, o genótipo 3 mostrou-se mais sensível à seca progressiva apresentando maiores danos ao sistema de membranas. Abid et al. (2018) observaram diminuição no índice de estabilidade da membrana celular e um aumento nas lesões da membrana, sob condições de estresse hídrico severo em comparação com o estresse moderado.

Os valores médios de eficiência quântica do fotossistema II permaneceram dentro da faixa considerada normal, até o sexto dia após a deficiência hídrica progressiva. Após 8 dias da suspensão da irrigação os valores de F_v/F_m passaram a reduzir, mas nada que indicasse valores de um possível dano ao sistema fotossintético. Após 11 dias sem irrigação, com a mortalidade de algumas plantas, foi possível realizar as avaliações de F_v/F_m apenas para os genótipos 2, 4 e 5, contudo, para esses genótipos as plantas sobreviventes encontravam-se, aparentemente, saudáveis e bem hidratadas e com valores considerados normais de fluorescência de clorofila (Figura 11a).

Os genótipos sobreviventes até o décimo primeiro dia não apresentaram redução significativa na relação de F_v/F_m que fosse capaz de indicar danos ao aparato fotossintético. Resultados semelhantes foram encontrados por Scalon et al. (2020) ao avaliarem a relação F_v/F_m em mudas de *Caryocar brasiliense* sob déficit hídrico, após 12 dias de suspensão da irrigação. Por outro lado, diversos autores relatam alterações na relação F_v/F_m em plantas submetidas ao estresse hídrico, sugerindo que essas alterações podem intensificar os processos foto-inibitórios. No entanto, Silva et al. (2018) mencionam que essas alterações somente ocorreriam em plantas sensíveis ao estresse hídrico, conforme observado em cultivares de cana de açúcar submetidas ao estresse hídrico. Reis et al. (2021) também ressaltaram que

apenas três clones de eucalipto não diminuíram a Fv/Fm, apontando assim que este parâmetro aparentemente apresenta-se útil apenas para espécies sensíveis à seca ou em situação de desidratação severa, sendo inadequado para a caracterizar genótipos tolerantes.

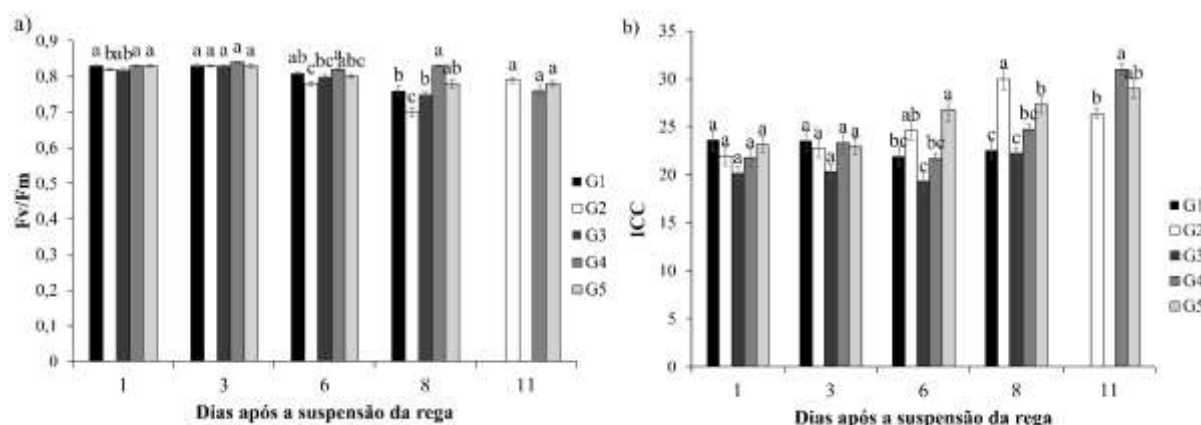


Figura 11. Eficiência quântica do fotossistema II (Fv/Fm) e índice de conteúdo de clorofila (ICC) em genótipos de eucalipto, submetidos à seca progressiva. Medias seguidas por uma mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P > 0,05$).

Os valores de ICC (Figura 11b) apresentaram diferenças não significativas entre os genótipos após 1 e 3 dias da suspensão da irrigação. As diferenças entre os genótipos ficaram mais evidentes com a progressão da seca, após 6, 8 e 11 dias da suspensão da irrigação. Após 6 dias da suspensão da irrigação, o genótipo 5 apresentou ICC maior que G1, G3 e G4, assim como G2 apresentou maior ICC que G3; após 8 dias da suspensão da irrigação o genótipo G2 apresentou ICC superior aos demais, e G1 e G3 os menores valores de ICC e com 11 dias da suspensão da irrigação, com apenas três genótipos sobreviventes, G4 apresentou maior ICC que G2. Autores como Dias (2011), Gonçalves et al. (2010), Jangpromma et al. (2010) e Vieira et al. (2014), relataram diminuição do conteúdo de clorofila em plantas submetidas ao estresse hídrico, o que de fato não foi possível observar nos resultados aqui encontrados. Hailemichael et al. (2016) observaram que a avaliação do conteúdo de clorofila não foi um bom indicativo de estresse hídrico na cultura da videira.

O potencial hídrico avaliado aos 3 e 6 dias após a suspensão da rega não evidenciou diferenças entre os genótipos e nem a ocorrência de estresse hídrico até esse momento. Contudo, 9 dias após a suspensão da irrigação, observou-se que o potencial hídrico do genótipo G1 foi menor que o observado em G2 e G3, evidenciando melhor estado hídrico nesses dois últimos genótipos em relação ao primeiro (Figura 12). Os baixos valores de potencial hídrico registrados após 9 dias da suspensão da irrigação confirmam a baixa disponibilidade hídrica no solo para as plantas. De fato, várias plantas já haviam morrido após esse período, e parte das plantas sobreviventes encontravam-se relativamente desidratadas.

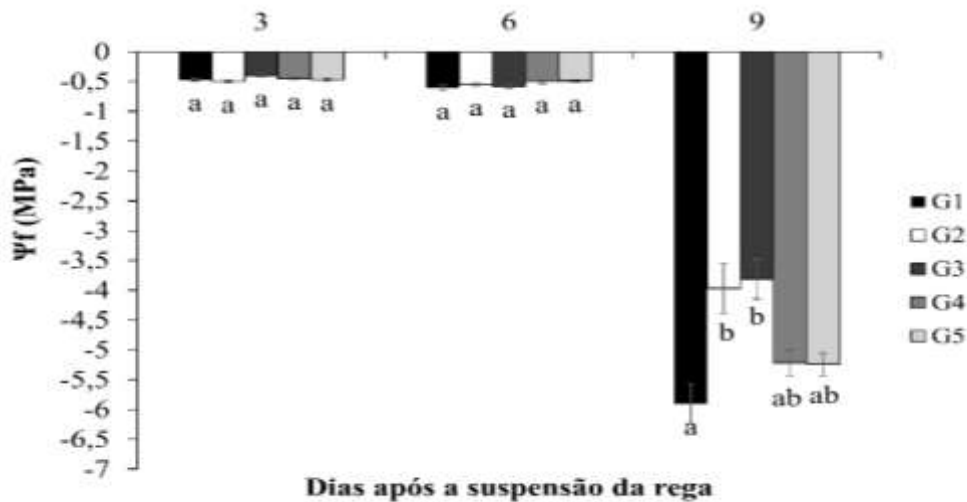


Figura 12. Potencial hídrico (Ψ_f , MPa) em genótipos de eucalipto, submetidos à seca progressiva. Medias seguidas por uma mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P > 0,05$).

Gonçalves et al. (2009), em estudo com plantas jovens de *C. guianensis*, observaram valores de -0,7 MPa em plantas irrigadas e -3,4 MPa em não irrigadas. Potencial hídrico foliar próximo de -1,5 MPa é considerado crítico (Isminio, 2016). Valores de Ψ_w próximo ou inferiores a -1,5 MPa foram notados a partir do nono dia de suspensão da rega em todos os genótipos, sendo evidenciado menores valores de Ψ_w para o genótipo 1, que também apresentou maior redução de teor de água e também maiores danos a membrana a partir do 9º dia de suspensão da rega. Quando as plantas atingem esse ponto crítico, essas podem sofrer danos irreversíveis, o que frequentemente resulta na morte das mesmas.

De uma forma geral, observa-se um aumento gradativo nas concentrações de açúcares redutores nas folhas (ARR) com a progressão da seca, mas com comportamento divergente entre os genótipos. O genótipo 2 pouco alterou o teor de ARR até 9 dias após a suspensão da irrigação, diferentemente dos genótipos 1, 4 e 5 (Figura 13a). Para os açúcares solúveis o comportamento foi diferente do observado para os açúcares redutores, com ligeira redução com a progressão da deficiência hídrica, notadamente a partir do 8º dia após a suspensão da irrigação (Figura 13b).

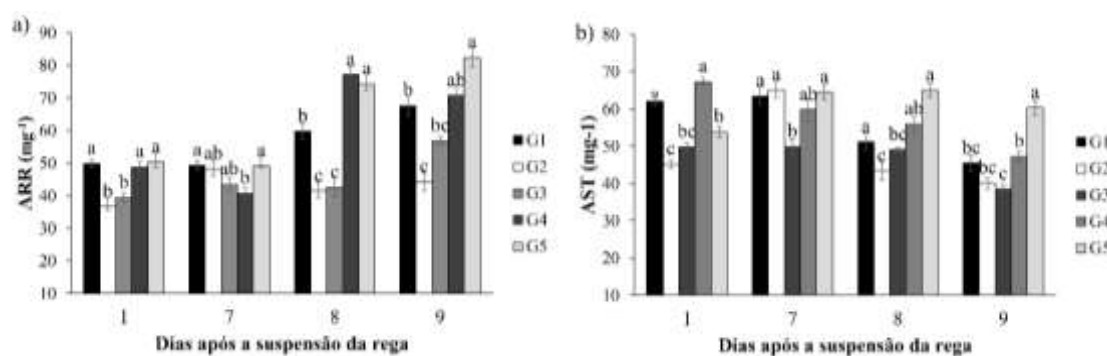


Figura 13. Teores de açúcares redutores (ARR, mg.g^{-1}) e de açúcares solúveis totais em folhas (ASTF, mg.g^{-1}) de cinco genótipos de eucalipto submetidos à seca progressiva.

Diversos trabalhos relatam aumento nos teores de açúcares quando plantas são submetidas à escassez de água. Esse acúmulo de açúcares atua como osmoprotetor, melhorando a capacidade da planta em absorver e reter água (Khanna et al., 2023). Yang et al. (2021) mencionam que esse acúmulo de açúcares alivia os danos causados pela restrição hídrica até certo ponto, e que a melhoria na capacidade de tolerância das plantas à seca seria apenas temporária, pois, se o estresse hídrico for intenso, a planta não terá capacidade de manter seus processos fisiológicos.

Sendo assim, o estresse hídrico poderá causar um efeito oposto, como ocorreu para os genótipos (Figura 13) com a progressão da suspensão da irrigação, em que houve indicativos de redução nos teores de açúcares solúveis totais. As baixas concentrações de AST são um dos efeitos adversos causados pelo déficit hídrico, pois as plantas tendem a diminuir a produção de fotoassimilados e consumir aqueles que já foram armazenados (Yang et al., 2021). No estudo com *Maclura pomifera*, Khaleghi (2019) observou que os teores de carboidratos solúveis aumentaram na fase inicial

do estresse hídrico, mas foram reduzidos após 22 dias de estresse hídrico severo, fato semelhante ao observado no presente estudo.

6.2.1 Capacidade de sobrevivência

Após três dias de suspensão da irrigação os genótipos passaram a evidenciar sintomas de murcha, sendo registrado as primeiras plantas mortas no experimento pertencentes aos genótipos 1, 2 e 3; os genótipos 4 e 5 começaram a apresentar plantas mortas após 4 dias. O tempo médio para a mortalidade das plantas (TMM) ao final do experimento variou entre 6,28 para o genótipo 3 e 7,80 dias para o genótipo 5, ao passo que os genótipos 1, 2 e 4 apresentaram em média cerca de 7 dias de sobrevivência (Figura 14). Com 12 dias após a suspensão da irrigação, todas as plantas dos genótipos G1 e G3, estavam visualmente mortas; para G4 isso ocorreu com 14 dias e para G2 e G5 com 15 dias após a suspensão da irrigação. Os genótipos G5, G3 e G2 apresentaram maior irregularidade quanto à mortalidade, conforme pode ser verificado pelos maiores valores do índice de incerteza/sincronização para a mortalidade, ou de entropia (E).

Por esse índice, quanto menor o valor mais uniforme é a mortalidade das plantas, conforme pode ser verificado para o genótipo G4 com $E = 2,58$. No caso específico de G4 isso ocorreu pois o mesmo apresentou 60% de mortalidade em apenas 2 dias, aos 5 e 6 dias após a suspensão da irrigação, com 7 e 8 plantas mortas, respectivamente (Figura 14). Com base nessas informações, observa-se a tendência de comportamento dos genótipos em relação a progressão da seca, em que o genótipo 5 apresentou um tempo maior de sobrevivência, enquanto os genótipos 1, 2 e 4 apresentaram comportamento intermediário e o genótipo 3 foi o que apresentou menor tempo médio de sobrevivência, ou seja, foi o mais sensível à deficiência hídrica (Figura 14).

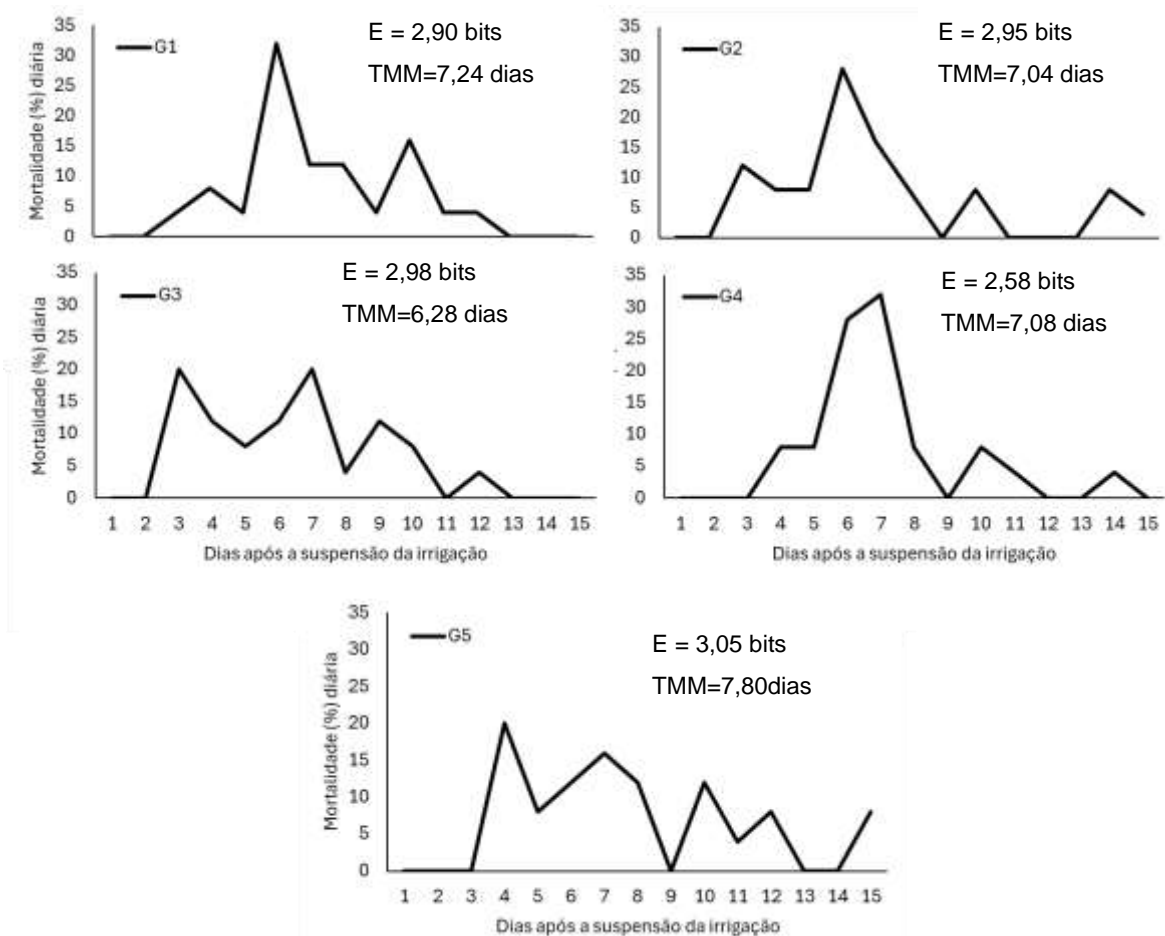


Figura 14. Mortalidade (%) diária de plantas de cinco genótipos de eucalipto após a suspensão da irrigação. E - Índice de sincronização (ou de incerteza) da mortalidade (Entropia, bits) e TMM – Tempo médio para mortalidade (dias)

A partir da análise *Probit* obteve-se o tempo médio estimado para obter 5%, 50%, 95% e 99% de plantas mortas no experimento para os cinco genótipos estudados (Tabela 3). Com base no coeficiente angular da equação ajustada (b), o genótipo G2 apresentou mortalidade mais irregular em relação aos demais genótipos, conforme comentado anteriormente, seguido pelo G5 e G3; G1 e G4 foram os genótipos de mortalidade mais bem distribuída ao longo do tempo, com os maiores valores de coeficiente angular. Isso porque, o coeficiente angular da curva de mortalidade é inverso ao desvio padrão da distribuição da mortalidade. Assim, maiores coeficientes angulares indicam menor variação na mortalidade das plantas de um mesmo genótipo ao longo do tempo, ou por outro lado, maior uniformidade ou sincronização na mortalidade.

Tabela 3. Coeficiente angular ($b \pm$ erro padrão (EPM)), tempo letal (TL) para ocorrência de 5%, 50%, 95% e 99% de mortalidade das plantas dos cinco genótipos de eucalipto após a suspensão da irrigação.

	G1	G2	G3	G4	G5
$b \pm$ EPM	6,17 \pm 0,42 3,40	4,28 \pm 0,29 2,41	4,84 \pm 0,67 2,34	6,67 \pm 0,50 3,57	4,52 \pm 0,20 2,82
TL_5%	(2,93-3,95) 6,28	(1,92-3,01) 5,82	(1,75-3,12) 5,12	(2,97-4,30) 6,30	(2,45-3,23) 6,52
TL_50%	(5,79-6,81) 11,60	(5,28-6,41) 14,07	(4,52-5,78) 11,19	(5,76-6,91) 11,12	(6,17-6,89) 15,07
TL_95%	(10,09-13,35) 14,96	(12,28-16,13) 20,29	(9,35-13,39) 15,47	(10,03-12,33) 14,07	(13,86-16,39) 21,33
TL_99%	(12,46-17,97)	(16,75-24,59)	(12,02-19,92)	(12,22-16,20)	(18,91-24,06)

Após 15 dias da suspensão da irrigação, todas as plantas encontravam-se mortas, devido à seca progressiva. Quando as plantas são submetidas a uma redução progressiva de água no solo, estas passam a perder a turgidez celular. Portanto, a menor turgidez, faz com que a planta tenha menor expansão celular, inibindo seu crescimento e expansão foliar. Quando o déficit hídrico é prolongado, ocorre senescência e abscisão foliar, que resulta em menor fotossíntese e menor produção de biomassa. O crescimento, a produtividade e capacidade de sobrevivência das plantas são fortemente afetadas pelas mudanças climáticas que causam um aumento constante na intensidade e frequência de diferentes estresses abióticos, incluindo a seca, temperaturas extremas e inundações (Zandalinas et al., 2022).

O tempo demandado após a suspensão da irrigação para que ocorresse 5% de mortalidade das plantas, foram semelhantes entre os genótipos, em torno de 3 dias. Contudo, diferenças entre genótipos começam a surgir ao aumentar o percentual de mortalidade. Nesse sentido, o tempo necessário para ocorrência de 50% de mortalidade (TL-50%) é menor no genótipo G3 em relação ao observado para G5 e G1. Para 95% de mortalidade o genótipo G5 demanda mais tempo que os genótipos G1, G3 e G4, mas não mais que G2. E, por fim, para a mortalidade quase que completa de todas as plantas, o TL-99% é maior em G5 e G2, em relação a G4, e em G5 esse tempo também é superior ao observado para G1. Diante disso, e considerando-se o tempo demandado para a morte das plantas de cada genótipo, pode-se considerar que G5 não difere de G2, mas é mais tolerante ao déficit hídrico que G1, G3 e G4 e que G4 apresentou maior uniformidade na mortalidade das plantas e, também, menor tempo de sobrevivência que G2.

6.2.2 Considerações sobre os dois experimentos

A deficiência hídrica, causada pela baixa disponibilidade hídrica no solo, tem sido cada vez mais recorrente na Silvicultura brasileira. Eventos climáticos mais intensos e estressantes, como temperaturas extremas (baixas e, ou altas) e menor precipitação pluviométrica são preocupações atuais no setor agrícola como um todo. Diante disso, estudos para entender melhor as consequências às plantas de fatores abióticos estressantes ganharam importância em anos recentes (Paula et al., 2022). De acordo com esses autores, a maioria dos experimentos sobre deficiência hídrica em espécies florestais simula o estresse, ou por ciclos sucessivos de suspensão da irrigação, ou pela aplicação de níveis diferenciados de umidade no solo ou, por intervalos entre ciclos de irrigação ou, ainda, pela suspensão definitiva da irrigação até a morte das plantas.

Cada um desses métodos apresenta vantagens e desvantagens, e as características avaliadas devem ser cuidadosamente planejadas e definidas, para representar adequadamente o fenômeno que se deseja medir. Nesse sentido, citam esses autores, com a suspensão da irrigação até a morte das plantas, as características de crescimento têm importância secundária, ao passo que as alterações fisiológicas e, ou, bioquímicas são mais adequadas.

No experimento 01, em que foram avaliados o desempenho dos cinco genótipos de eucalipto sob três níveis de umidade do solo, observou-se que todas as características avaliadas quanto ao crescimento foram afetadas de forma negativa pelo regime hídrico de 30%, sendo este considerado o mais restritivo ao desenvolvimento dos cinco genótipos. O regime de 50% proporcionou desempenho intermediário no crescimento e desenvolvimento dos genótipos, e o regime de maior disponibilidade (70% de umidade do solo), foi o que proporcionou melhor desempenho para todas as características avaliadas quanto ao crescimento.

No experimento 02, quando os genótipos foram submetidos à seca progressiva pela suspensão da irrigação, observou-se que a mortalidade das mudas ocorreu entre 3 e 15 dias após a suspensão da irrigação, sendo o genótipo 5 o que apresentou o maior tempo médio de sobrevivência, e o genótipo 3 o menor tempo médio de sobrevivência, enquanto os genótipos 1, 2 e 4 apresentaram tempo de sobrevivência

relativamente próximos. Com o aumento dos dias após a suspensão da irrigação, ou seja, à medida em que a umidade do solo reduzia e, conseqüentemente, a deficiência hídrica aumentava, ocorreu redução no conteúdo relativo de água, aumento no ICC, redução na Fv/Fm, aumento nas concentrações de açúcares redutores e redução nos teores de açúcares solúveis totais nas folhas e alterações no potencial hídrico nos cinco genótipos.

Nos dois experimentos, o CRA, os teores de açúcares, potencial hídrico, Fv/Fm e ICC evidenciaram comportamento diferente dos genótipos. Por exemplo, no experimento 01 os teores de açúcares redutores e solúveis nas folhas e raízes não evidenciaram um possível ajustamento osmótico dos genótipos sob déficit hídrico; já no experimento 02 os genótipos apresentaram um possível mecanismo de ajustamento osmótico quando submetidos à seca progressiva, com aumento nas concentrações de açúcares redutores nas folhas, porém, reduzindo os teores de açúcares solúveis. Aumento no índice do conteúdo de clorofila (ICC) nos genótipos submetidos a deficiência hídrica foi observado nos dois experimentos, mas para a relação Fv/Fm não houve grandes diferenças entre os genótipos ou entre as condições hídricas nos dois experimentos; por outro lado, o potencial hídrico no experimento 02 apresentou redução expressiva com a progressão da seca, o que não ocorreu no experimento 01 mesmo nos menores níveis de umidade do solo.

No experimento 01, a classificação dos genótipos quanto à tolerância ou sensibilidade ao estresse hídrico variou em relação as características avaliadas, por exemplo, genótipos classificados como de bom desempenho em altura, não foram os mesmos que apresentaram melhor desempenho em diâmetro. Mas, de forma geral, o genótipo 3 foi considerado um genótipo não tolerante para diversas características avaliadas, apresentando reduções expressivas em diâmetro nos regimes hídricos mais restritivos, assim como também menor incremento relativo em número de folhas e diâmetro e sua classificação a partir do diagrama de produtividade e sensibilidade ao estresse hídrico, para a maioria das características avaliadas, foi como um genótipo produtivo, porém sensível à baixa disponibilidade hídrica. No experimento 02, este mesmo genótipo foi o que apresentou menor tempo médio de sobrevivência à seca progressiva, ou seja, um genótipo que apresenta baixa tolerância à seca. O genótipo 5 apesar de apresentar alterações expressivas no percentual de cada caráter

nos regimes hídricos mais restritivos, foi um genótipo classificado a partir do diagrama de produtividade e sensibilidade como um genótipo não produtivo, mas tolerante quanto ao crescimento em altura, diâmetro, número de folhas, área foliar e massa seca de raízes. Este mesmo genótipo sob seca progressiva no experimento 02, apresentou maior tempo médio de sobrevivência, sendo um genótipo que apresentou comportamento tolerante à seca. Os genótipos 1 e 4 apresentam possíveis mecanismos de tolerância à deficiência hídrica, pois apresentaram tempos médios de sobrevivência próximos aos observados para os genótipos 2 e 5 e foram classificados como produtivos e tolerantes para algumas características.

Assim, de uma forma geral, considerando-se os dois experimentos nota-se resultados parcialmente concordantes. No Experimento 1, em que os cinco genótipos de eucalipto foram submetidos a três níveis de umidade no solo (30%, 50% e 70% da capacidade máxima de retenção de água pelo solo), os genótipos podem ser classificados quanto à tolerância a menor disponibilidade hídrica na seguinte ordem: $G5 > G1 > G4 > G3 > G2$. Porém essa classificação se altera um pouco, dependendo de como os resultados são avaliados se em valores absolutos, como incremento relativo ou como redução em relação à condição considerada mais adequada (p. ex., 70% de umidade do solo). Por outro lado, no Experimento 2, em que houve a suspensão da irrigação até constatada a morte de todas as plantas, G5 apresentou maior tempo de sobrevivência que G1 e G4, assim como G2 também superou G4 para obtenção de 100% de mortalidade. Importante notar que G5 mostrou-se tolerante nos dois experimentos e G3 sensível a baixa disponibilidade hídrica, também, nos dois experimentos. Por outro lado, G2 que se mostrou sensível no Experimento 1 por ter apresentado as maiores alterações entre os dois regimes hídricos extremos, está entre os de maior tempo de sobrevivência no segundo experimento, em geral, não diferindo de G5.

Diante disso, surge o seguinte questionamento: o que faz com que genótipos sejam classificados de forma contrastante em dois experimentos que visam avaliar o mesmo fenômeno, qual seja, a tolerância ao estresse hídrico. Para responder a essa questão, consideremos o genótipo G2 como exemplo. No Experimento 1, esse genótipo apresentou as maiores reduções no crescimento no menor nível de disponibilidade hídrica e, pelo conceito de tolerância adotado naquele experimento,

esse genótipo mostra-se como sensível ao estresse hídrico. No segundo experimento esse genótipo apresentou o segundo maior tempo de sobrevivência, em termos absolutos.

No segundo experimento o estresse hídrico é mais severo e de maior duração que o aplicado no experimento 1 onde, mesmo no menor nível de umidade do solo, não houve mortalidade de plantas. Diante disso, a maior redução no crescimento de G2 no experimento 1 pode ser interpretado como uma consequência da limitação que o pequeno volume dos vasos impõe ao sistema radicular e ao crescimento de genótipos mais vigorosos e, assim, a maior redução no crescimento nessa condição pode ser considerada como uma estratégia adotada por genótipos mais tolerantes para garantir sobrevivência por mais tempo, caso o estresse aumente ou perdure por mais tempo, por exemplo. No experimento 2, não houve tempo suficiente para ocasionar redução no crescimento, mas os genótipos mais tolerantes apresentam maior tempo de sobrevivência. A longo prazo, maior tempo de sobrevivência sob seca mais severa é uma característica desejável.

Por outro lado, um genótipo menos plástico, ou seja, que manifesta pouca alteração em regimes hídricos distintos, associado a altas produtividades, pode se comportar como mais sensível à seca progressiva por manter, por exemplo, maior número de folhas, maior área foliar, dentre outras características que favoreçam a maior perda de água e, conseqüentemente, maior desidratação sob seca progressiva e prolongada. Mas, sob níveis controlados de umidade do solo, o mesmo não apresentará alteração expressiva. Esses resultados estão em concordância com duas estratégias que as plantas podem manifestar durante um evento de seca, que é tolerar a desidratação ou evitar a desidratação, as quais envolvem processos distintos. Evitar ou retardar a desidratação compreende estratégias para prevenir a perda de água, como a deposição de ceras nas folhas, melhor controle estomático e movimento de folhas, redução no número e tamanho de folhas, maior aprofundamento do sistema radicular (Chaves et al., 2003). Os mecanismos associados à essa estratégia visam manter o crescimento e a produtividade (Santana-Vieira et al., 2016; Neves et al., 2017).

A tolerância à desidratação envolve mecanismos para evitar danos celulares causados pela perda de água, como síntese de proteínas e ajustamento osmótico pela

maior produção de solutos osmoprotetores, alterações metabólicas e desintoxicação de espécies reativas de oxigênio. As plantas que adotam essa estratégia, visam a sobrevivência e, em geral, apresentam baixa produtividade, fechamento estomático, baixa perda de água, baixa absorção de CO₂ (Santana-Vieira et al., 2016; Neves et al., 2017).

7 CONCLUSÕES

No experimento 1, observou-se redução no crescimento e acúmulo de massa seca em todos os genótipos com a redução da disponibilidade hídrica. As alterações nos caracteres fisiológicos (conteúdo relativo e água, potencial hídrico, índice de conteúdo de clorofila, eficiência quântica do fotossistema II, estabilidade de membranas) e bioquímicos (teores de açúcares redutores e solúveis totais em folhas e raízes) não apresentaram tendência definida, nem entre os genótipos e nem entre os regimes hídricos. Nesse experimento, de uma forma geral, os genótipos 1 e 5 apresentaram melhor desempenho sob baixa disponibilidade hídrica, os genótipos 2 e 3 apresentaram desempenho inferior e o genótipo 4 apresentou comportamento intermediário à redução da disponibilidade hídrica no solo.

No experimento 2, houve alterações fisiológicas e bioquímicas nos genótipos à medida em que a deficiência hídrica progrediu, mas sem tendência clara entre os genótipos ao longo dos dias após a suspensão da irrigação. Quanto ao tempo em que as mudas sobreviveram, o genótipo 3 mostrou-se mais sensível que o genótipo 5, mas não houve diferenças marcantes entre os demais genótipos.

Os dois métodos de simular a deficiência hídrica, por diferentes níveis de umidade do solo ou por suspensão da irrigação até constatação da morte das plantas, mostraram-se relativamente consistentes em identificar o genótipo 5 como tolerante à baixa disponibilidade hídrica e o genótipo 3 como sensível à deficiência hídrica.

8 REFERÊNCIAS

Abid M, Ali S, Qi LK, Zahoor R, Tian Z, Jiang D, Dai T (2018). Physiological and biochemical changes during drought and recovery periods at tillering and jointing stages in wheat (*Triticum aestivum* L.). **Scientific reports**, 8(1), 4615.

Abreu MC, Soares AAV, de Freitas CH, Martins FB (2022) Transpiration and growth responses by *Eucalyptus* species to progressive soil drying. **Journal of Forestry Research**, 1529–1543. <https://doi.org/10.1007/s11676-021-01448-z>.

Andrioli I, Centurion J (1999) Levantamento detalhado dos solos da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal. In.: CONGRESSO BRASILEIRO DE CIÊNCIA DO SOLO. **Anais**. Brasília: SBCS, p. 32.

Askari E, Ehsanzadeh P (2015) Drought stress mitigation by foliar application of salicylic acid and their interactive effects on physiological characteristics of fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.) genotypes. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 37, n.4, 14p. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1007/s11738-014-1762-y>>. Acesso em: 06 fev. 2024.

Araujo MJ, de Paula RC, Campo OC, Carneiro RL (2019) Adaptability and stability of eucalypt clones at different ages across environmental gradients in Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 454, p. 117631. Disponível em: <<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112719312216>>. Acesso em: 13 dez. 2023.

Banks JM (2018) Chlorophyll fluorescence as a tool to identify drought stress in Acer genotypes. **Environmental and Experimental Botany**, v. 155, p. 118–127. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.06.022>>. Acesso em: 18 jan. 2024.

Barbosa JC, Maldonado JW (2015) AgroEstat - **Sistema para análises estatísticas de ensaios agrônômicos**. Jaboticabal: FCAV/UNESP. 396 p.

Basu S, Ramegowda V, Kumar A, Pereira A (2016) Plant adaptation to drought stress. **F1000Research**. Disponível em: <<https://doi.org/10.12688/f1000research.7678.1>>. Acesso em 28 ago. 2024.

Bertola A (2013) Eucalipto - 100 anos de Brasil - “Falem mal, mas continuem falando de mim!”. **Setor de Inventário Florestal**.

Cao X, Chen C, Zhang D, Shu B, Xiao J, Xia R (2013) Influence of nutrient deficiency on root architecture and root hair morphology of trifoliolate orange (*Poncirus trifoliata* L. Raf.) seedlings under sand culture. **Sci. Hortic.** 162, 100–105.

Catsky J (1974) Water saturation deficit (relative water content). In: SLAVIK, B. (Ed). *Methods of studying plant water relations*. Berlin: **Springer-Verlag**. p. 136-154.

Chaves MM, Maroco JP, Pereira JS (2003) Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant. **Functional Plant Biology**, v. 30, n. 3, p. 239-264.

Chaves MM, Oliveira MM (2004). Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. **Journal of experimental botany**, 55(407), 2365-2384.

Condon AG (2020). Drying times: plant traits to improve crop water use efficiency and yield. *Journal of Experimental Botany*, 71(7), 2239-2252.

Costa e Silva F, Shvalena A, Maroco JP, Almeida MH, Chaves MM, Pereira JS (2004) Responses to water stress in two *Eucalyptus globulus* clones differing in drought tolerance. **Tree Physiology**, v. 24, p. 1165-1172.

Demidchik V, Straltsova D, Medvedev SS, Pozhvanov GA, Sokolik A, Yurin V (2014) Stress-induced electrolyte leakage: the role of K⁺-permeable channels and involvement in programmed cell death and metabolic adjustment. **Journal of experimental botany**, 65(5), 1259-1270.

Elli EF, Sentelhas PC, Huth N, Carneiro RL, Alvares CA (2020) Gauging the effects of climate variability on *Eucalyptus* plantations productivity across Brazil: A process-based modelling approach. **Ecological Indicators**, Volume 114, 106325, ISSN 1470-160X, <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106325>.

Fageria ND, Kluthcouski J (1980) Metodologia para avaliação de cultivares de arroz e feijão para condições adversas de solo. Brasília: EMBRAPA/CNPAP. 22 p.

Feller, U. (2016). Drought stress and carbon assimilation in a warming climate: Reversible and irreversible impacts. **Journal of plant physiology**, 203, 84-94.

Fernandes ET, Cairo PAR, Novaes ABD (2015). Respostas fisiológicas de clones de eucalipto cultivados em casa de vegetação sob deficiência hídrica. **Ciência Rural**, 45, 29-34.

Freitas MAMD, Lins HA, Souza MDF, Carneiro GDOP, Mendonça V, Silva DV (2021) Water deficit on growth and physiological indicators of *Bidens pilosa* L. and *Bidens subalternans* DC. **Revista Caatinga**, 34(2), 388-397.

García LY, Rubilar R, Valverde JC, Emhart, Bascuñan, Medina A, Bozo D (2023) Resposta morfológica, fisiológica e de balanço de carbono de genótipos *de eucalipto* sob estresse hídrico. **Novas Florestas** 55, 441–457 <https://doi.org/10.1007/s11056-023-09985-7>

Golle DP, Reiniger LRS, Curti AR, Bevilacqua CB (2009). Melhoramento florestal: ênfase na aplicação da biotecnologia. **Ciência Rural**, 39, 1607-1614.

Gonçalves JF de C, Silva CEM da, Guimarães DG (2009) Fotossíntese e potencial hídrico foliar de plantas jovens de andiroba submetidas à deficiência hídrica e à reidratação. **Pesquisa agropecuária brasileira**. Jan;44(1):8–14. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2009000100002>

Gonçalves ER, Ferreira VM, Silva JV, Endres L, Barbosa TP, Duarte WG (2010) Trocas gasosas e fluorescência da clorofila em variedades de cana-de-açúcar submetidas à deficiência hídrica. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, PB, v. 14, n. 4, p. 378– 386.

González-Espíndola LÁ, Pedroza-Sandoval A, Trejo-Calzada R, Jacobo-Salcedo MdR, García de los Santos G, Quezada-Rivera JJ. (2024) Relative Water Content, Chlorophyll Index, and Photosynthetic Pigments on *Lotus corniculatus* L. in Response to Water Deficit. **Plants**. 13(7):961. <https://doi.org/10.3390/plants13070961>

Gray SB, Brady SM (2016) Plant developmental responses to climate change. **Developmental Biology**. Volume 419, Issue 1, Pages 64-77, ISSN 0012-1606, <https://doi.org/10.1016/j.ydbio>.

Gupta A, Medina AR, Delgado AIC (2020) A fisiologia das respostas das plantas à seca. **Ciência** 368,266-269. Doi:10.1126/science.aaz761.

Hailemichael G, Catalina A, Gonzalez, MR, Martin P (2016). Relações entre o estado hídrico, o conteúdo de clorofila foliar e o desempenho fotossintético em vinhedos de Tempranillo. **South African Journal of Enology and Viticulture** , 37 (2), 149-156. Acesso em 07 de julho de 2024. http://www.scielo.org.za/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S2224-79042016000200006&lng=en&tlng=en.

Haworth M, Marino G, Loreto F, Centritto M (2021) Integrando fisiologia e morfologia estomática: evolução do controle estomático e desenvolvimento de culturas futuras. **Oecologia** 197, 867–883 (2021).<https://doi.org/10.1007/s00442-021-04857-3>

IBÁ (INDÚSTRIA BRASILEIRA DE ÁRVORES). **Relatório Anual 2023**. 91 p. Disponível em: <<https://www.iba.org/datafiles/publicacoes/relatorios/relatorio-anual-iba2023-r.pdf>>. Acesso em: 06 fev. 2024.

Isminio PL. Estresse hídrico em genótipos de *Theobroma cacao* L. em resposta à adubação potássica. 2016. 76 f. Tese (Doutorado em Solos e Nutrição de Plantas) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 2016

Jangpromma N, Kitthaisong S, Lomthaisong K, Daduang S, Jaisil P, Thammasirirak S (2010). A proteomics analysis of drought stress-responsive proteins as biomarker for drought-tolerant sugarcane cultivars.

Janssen TA, Holtta T, Fleischer K, Naudts K, Dolman H (2020) Wood allocation trade-offs between fiber wall, fiber lumen, and axial parenchyma drive drought resistance in neotropical trees. **Plant, Cell and Environment**, v. 43, p.965–980, 2019. Disponível em: <<https://online.library.wiley.com/doi/epdf/10.1111/pce.13687>>. Acesso em: 28 fev. 2024.

Kazemi H, Mortazavian SMM, Javid MG (2018) Breeding cumin landraces (*Cuminum cyminum* L.) for drought tolerance based on physiological and genetical traits. **Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants**, v. 9, p. 78–90. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.jarmap.2018.03.001>>. Acesso em: 05 dez. 2023.

Khaleghi A, Naderi R, Brunetti C, Maserti BE, Babalar M (2019) Morphological, physiochemical and antioxidant responses of *Maclura pomifera* to drought stress. **Entific Rep.** 2019, 9, 19250.

Khanna K, Ohri P, Bhardwaj R (2023) Decoding Sugar Regulation and Homeostasis in Plants: Cracking Functional Roles Under Stresses. **J Plant Growth Regul** **42**, 4797–4817. <https://doi.org/10.1007/s00344-022-10727-w>

Leakey AD, Ferguson JN, Pignon CP, Wu A, Jin Z, Hammer GL, Lobell DB (2019) Water use efficiency as a constraint and target for improving the resilience and productivity of C3 and C4 crops. **Annual review of plant biology**, 70(1), 781-808.

Legoas RC, Filho MT, Laclau JP, Chaix G (2023) Potassium fertilization enhances xylem plasticity and growth recovery of *Eucalyptus grandis* trees in response to drastic changes in water availability, **Forest Ecology and Management**. Volume 528,120656, ISSN 0378-1127, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120656>.

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

Maguire AJ, Kobe RK (2015) Drought and shade deplete nonstructural carbohydrate reserves in seedlings of five temperate tree species. **Ecology and Evolution**, v. 5, p. 5711-5721. Disponível em: <<https://doi.org/10.1002/ece3.1819>>. Acesso em: 18 dez. 2023.

Malika LY, Deshabandu KSHT, Costa WAJM, Ekanayake S, Herath S, Weerakoon WMW (2019) Physiological traits determining tolerance to intermittent drought in the *Capsicum annuum* complex. **Scientia Horticulturae**, v. 246, p. 21–33. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.10.047>>. Acesso em: 02 mar. 2024.

Martins RS, Faria JMR, Rossini BC, Marino CL, Santos LD, José AC (2020) Proteomic analyses unraveling water stress response in two *Eucalyptus* species originating from contrasting environments for aridity. **Molecular Biology Reports**, v. 47, n. 7, p. 5191-5205. Disponível em: < <http://dx.doi.org/10.1007/s11033-020-05594-1>>. Acesso em: 29 fev. 2024.

Mareri L, Parrotta L, Cai G (2022) Environmental Stress and Plants. **International Journal of Molecular Sciences**. 23(10):5416. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/ijms23105416>. Acesso em: 26 ago. 2024

Mcdowell NG (2011) Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. **Plant Physiology**, v. 155, p. 1051-1059, 2011. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1104/pp.110.170704>>. Acesso em: 04 mar. 2024.

Mendes HSJ (2015) **Fenotipagem para estudos de estudos de tolerância à deficiência hídrica em eucalipto**. 66 f. Tese (Doutorado em Agronomia - Genética e Melhoramento de Plantas) – Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, “Julio de Mesquita Filho”, 2015.

Müller C, Hodecker BER, De Barros NF, Merchant A (2020). Uma abordagem fisiológica para pré-seleção de clones *de eucalipto* resistentes à seca. **iForest** 13: 16-23. - doi: 10.3832/ifor3185-012

Moura AR, Nogueira RJM, Silva JA, Lima TV (2016) Relações hídricas e solutos orgânicos em plantas jovens de *Jatropha curcas* L. sob diferentes regimes hídricos. **Ciência Florestal**, v. 26, n. 2, p. 345-354. Disponível em: <<https://doi.org/10.5902/1980509822735>>. Acesso em: 06 jun. 2023.

Nelson NA (1944) Photometric adaptation of the Somogyi method for the determination of glucose. **Journal of Biological Chemistry**, v. 153, p. 375-380.

Neves DM, Almeida LAH, Santana-Vieira DDS, Freschi L, Ferreira CF, Soares Filho WS, Costa MGC, Micheli F, Coelho Filho MA, Gesteira ADS (2017) Recurrent water deficit causes epigenetic and hormonal changes in citrus plants. **Scientific reports**, v.7, n.1, p. 1-11. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41598-017-14161-x>. Acesso em: 03 jul. 2024.

Nóia Júnior RDS, Amaral GC, Pezzopane JEM, Fonseca MDS, Câmara da Silva AP, Xavier TMT (2020). Ecophysiological acclimatization to cyclic water stress in *Eucalyptus*. **Journal of Forestry Research**, 31(3), 797-806.

Otto MSG, Vergani AR, Gonçalves NA, Vrechi A, Silva RS, Stape JL (2013) Fotossíntese, condutância estomática e produtividade de clones de *Eucalyptus* sob diferentes condições edafoclimáticas. **Revista Árvore**, v. 37, n. 3, p. 431-439.

Osakabe Y, Osakabe K, Shinozaki, K, Tran LSP (2014). Response of plants to water stress. **Frontiers in plant science**, 5, 86.

Paula RC, Paula NF, Marino CL (2022). Melhoramento de Espécies Perenes para Estresses Abióticos. In: Fritsche-Neto R, Borém A (Org.). **Melhoramento de plantas para estresses abióticos**. 2ª ed. Viçosa, MG: Editora UFV, p. 281-312.

Rascher U, Liebig M, Lüttge U (2000) Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field. **Plant, Cell and Environment**, v. 23, p. 1397-1405. Disponível em: <<https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00650.x>>. Acesso em: 04 dez. 2023.

Rasheed F, Gondal A, Kudus KA, Zafar Z, Nawaz MF, Khan WR, Abdullah M, Ibrahim FH, Depardieu C, Pazi AMM, et al (2021) Effects of Soil Water Deficit on Three Tree Species of the Arid Environment: Variations in Growth, Physiology, and Antioxidant Enzyme Activities. *Sustainability*. 13(6):3336. <https://doi.org/10.3390/su13063336>

Reis LAC, de Oliveira JA, dos Santos Farnese, F., Rosado AM, Reis LAC (2021). Chlorophyll fluorescence and water content parameters are good biomarkers for selecting drought tolerant eucalyptus clones. **Forest Ecology and Management**, 481, 118682.

Santana RC, Barros NF, Leite HG, Comerford NB, Novais RF (2008) Estimativa de biomassa de plantios de eucalipto no Brasil. **Revista Árvore**, v. 32, n. 4, p. 697-706.

Santana DG, Ranal MA. Análise da germinação – um enfoque estatístico. Brasília: Editora Universidade de Brasília, 2004. 248p.

Santana-Vieira DDS, Freschi L, Almeida LAH, Moraes DHS, Neves DM, Santos LM, Bertolde FZ, Soares Filho WS, Coelho Filho MA, Gesteira AS (2016) Survival strategies of citrus rootstocks subjected to drought. **Scientific Reports**, v.6, p.1-12. Disponível em: <<https://doi.org/10.1038/srep38775>>. Acesso em 03 jul. 2024

Santos, TB, Alessandra FR, Silvia G HS, Ilara GFB, Douglas SD (2022) Respostas fisiológicas à seca, salinidade e estresse térmico nas plantas: uma revisão. 1: 113-135. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/stresses2010009>. Acesso em 26 ago. 2024

Sato H, Mizoi, J, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K (2024) Complex plant responses to drought and heat stress under climate change. **Plant J**. 117, 1873–1892. <https://doi.org/10.1111/tpj.16612>

Santora E, Penteado JF, Júnior ICGR (2014) Cultivo de eucalipto em propriedades rurais: Diversificação da produção e renda. 1. ed. Brasília: **Embrapa Florestas**. v. 1

Scalon S de PQ, Kodama FM, Dresch DM, Pereira ZV, Mussury RM, Scalon LQ (2020) Gas Exchange in Caryocar Brasiliense Cambess Seedlings in Water Deficit Conditions. **Floresta Ambient**. 2020;27(2):e20170520. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/2179-8087.052017>

Seleiman MF, Al-Suhaibani N, Ali N, Akmal M, Alotaibi M, Refay Y, Dindaroglu T, Abdul-Wajid HH, Battaglia ML (2021) Drought Stress Impacts on Plants and Different Approaches to Alleviate Its Adverse Effects. **Plants** (Basel). Jan 28;10(2):259. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/plants10020259>. Acesso em 26 ago. 2024

Silva CD. Híbridos de eucalipto sob diferentes regimes hídricos em vasos e crescimento no campo. 2013. 57 f. Tese (Doutorado em Agronomia - Genética e Melhoramento de Plantas) – Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, “Julio de Mesquita Filho”, 2013.

Silva CD, Nascimento JS, Scarpinati EA, Paula RC (2014) Classification of *Eucalyptus urograndis* hybrids under different water availability based on biometric traits. **Forest Systems**, v. 23, p. 209-215. Disponível em: < <https://doi.org/10.5424/fs/2014232-03528>>. Acesso em: 14 set 2023.

Silva MDA, Pincelli RP, Barbosa ADM (2018). Water stress effects on chlorophyll fluorescence and chlorophyll content in sugarcane cultivars with contrasting tolerance. **Bioscience Journal**, 34(1), 75-87.

Silva PHM, Paula RC, Moraes MLT (2018). Melhoramento de Populações de Eucaliptos. IPEF, Piracicaba.108p.

Silva JDS, Costa RSD, Tomaz FLDS, Bezerra AE, Mesquita RO (2021) Mechanisms of tolerance to water deficit and physiological responses to rehydration in cowpea. **Revista Ciência Agronômica**, 52, e20207198.

Shen C, Zhang Y, Li Q, Liu SJ, He F, An Y, Zhou Y, Liu C, Yin W, Xia X (2021). PdGNC confers drought tolerance by mediating stomatal closure resulting from NO and H₂O₂ production via the direct regulation of PdHXK1 expression in *Populus*. **New Phytol.** 230, 1868–1882. doi: 10.1111/nph.17301

Smit, MA, Singels A (2006). The response of sugarcane canopy development to water stress. **Field Crops Research**, 98(2-3), 91-97.

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

Scholander PF, Hammel, HT, Bradstreet, ED, Hemmingsen EA (1965) Sap pressure in vascular plants. **Science** 148:339-346.

Strabeli TF, Fiorio PR., Alvares CA, Nakai ES (2020) Conteúdo relativo de água afeta o comportamento espectral de folhas de *Eucalyptus* spp. *Scientia Forestalis*, 48(128), e3326. <https://doi.org/10.18671/scifor.v48n128.25>

Tardieu F, Simonneau T, Muller B (2018) The physiological basis of drought tolerance in crop plants: a scenario-dependent probabilistic approach. **Annual review of plant biology**, 69(1), 733-759.

Trevelyan W, Harrison T. (1952) Dosagem de glicídios totais pelo método de antrona. **Journal of Biochemistry** 50:292.

Valadares J, Paula NF, Paula RC (2014) Physiological changes in *Eucalyptus* hybrids under different irrigation regimes. **Ciência Agronômica**, v. 45, p. 805-814. Disponível em: <<https://doi.org/10.1590/S1806-66902014000400019>>. Acesso em: 28 jan. 2024.

Vellini ALTT, Paula NF, Alves PLCAA, Pavani LC, Bonine CAV, Scarpinati EA, Paula RC (2008) Respostas fisiológicas de diferentes clones de eucalipto sob diferentes regimes de irrigação. **Revista Árvore**, v. 32, n. 4, p. 651-663.

Vieira GHS, Mantovani EC, Sediya GC, Delazari FT (2014). Indicadores morfo-fisiológicos do estresse hídrico para a cultura da cana-de-açúcar em função de lâminas de irrigação. **Biosci. j.**(Online), 65-75.

White DA, Turner NC, Galbraith, JH (2000) Leaf water relations and stomatal behavior of four allopatric Eucalyptus species planted in Mediterranean southwestern Australia. **Tree Physiology**, Oxford, v. 20, p. 1157-1165.

Xu W, Cui K, Xu A, Nie L, Huang J, Peng S (2015) Drought stress condition increases root to shoot ratio via alteration of carbohydrate partitioning and enzymatic activity in rice seedlings. **Acta physiologiae plantarum**, 37, 1-11.

Yang X, Lu M, Wang Y, Wang Y, Liu Z, Chen S (2021) Response Mechanism of Plants to Drought Stress. **Horticulturae**, 7(3), 50. <https://doi.org/10.3390/horticulturae7030050>.

Zandalinas SI, Balfagón D, Cadenas AG, Mittler R (2022) Plant responses to climate change: metabolic changes under combined abiotic stresses, **Journal of Experimental Botany**, Volume 73, Issue 11, 2, Pages 3339–3354, <https://doi.org/10.1093/jxb/erac073>

Zareen S, Ali A, Yun DJ (2024) Significance of ABA Biosynthesis in Plant Adaptation to Drought Stress. **J. Plant Biol.** 67, 175–184. <https://doi.org/10.1007/s12374-024-09425-9>

Zia R, Nawaz MS, Siddique MJ, Hakim S, Imran A (2021) Plant survival under drought stress: Implications, adaptive responses, and integrated rhizosphere management strategy for stress mitigation. **Microbiological research**, 242, 126626. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126626>