

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

**PARÂMETROS FISIOLÓGICOS COMO INDICADORES DE TOLERÂNCIA À
SECA EM CLONES DE *Eucalyptus* spp.**

José Luiz Ferraresso Conti Junior

Engenheiro Florestal

JABOTICABAL – SÃO PAULO – BRASIL

2019

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

**PARÂMETROS FISIOLÓGICOS COMO INDICADORES DE TOLERÂNCIA À
SECA EM CLONES DE *Eucalyptus* spp.**

José Luiz Ferraresso Conti Junior

Orientador: Prof. Dr. Rinaldo Cesar de Paula

Coorientador: Prof. Dr. Robert M. Hubbard

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

JABOTICABAL – SÃO PAULO – BRASIL

2019

C762p

Conti Junior, José Luiz Ferraresso

Parâmetros fisiológicos como indicadores de tolerância à seca em clones de *Eucalyptus* spp / José Luiz Ferraresso Conti Junior. -- Jaboticabal, 2019

33 p. : tabs., mapas

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal

Orientador: Rinaldo Cesar de Paula

Coorientador: Robert March Hubbard

1. *Eucalyptus*. 2. Estresse hídrico. 3. Ecofisiologia. 4. Melhoramento Genético. I. Título.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

Câmpus de Jaboticabal



CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: PARÂMETROS FISIOLÓGICOS COMO INDICADORES DE TOLERÂNCIA À SECA EM CLONES DE *Eucalyptus* spp.

AUTOR: JOSÉ LUIZ FERRARESSO CONTI JUNIOR

ORIENTADOR: RINALDO CESAR DE PAULA

COORIENTADOR: ROBERTO MARSH HUBBARD

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

Prof. Dr. ROBERTO MARSH HUBBARD (Skype) 
United State Forest Service Rocky Mountain Research Station / Fort Collins/CO

Prof. Dr. OTÁVIO CAMARGO CAMPOE (Skype) 
Ciências Florestais / Universidade Federal de Lavras

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

Jaboticabal, 18 de junho de 2019

DADOS CURRICULARES DO AUTOR

JOSÉ LUIZ FERRARESSO CONTI JUNIOR - nasceu em 27 de fevereiro de 1986 em Serra Negra (SP). Em 2010 formou-se em Engenharia Florestal pela Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” (ESALQ/USP). No mesmo ano iniciou carreira profissional como Engenheiro de P&D na ArborGen Tecnologia Florestal, atuando nas áreas de pesquisa, melhoramento, biotecnologia, regulatório e experimentação.

Concluiu, em 2012, especialização em Manejo de Solo e Nutrição de Plantas pela ESALQ/USP e, em 2014, especialização em Biotecnologia e Melhoramento Florestal pela Universidade de Concepción, Chile. Atualmente está finalizando o curso de mestrado em Agronomia (Genética e Melhoramento de Plantas) na Universidade Estadual Paulista – UNESP, Jaboticabal SP, sob orientação do Prof. Dr. Rinaldo Cesar de Paula e coorientação do Prof. Dr. Robert M. Hubbard.

"Quando ouvir uma voz dentro de você
dizendo 'você não pode pintar', então
pinte, com toda sua força e de todas as
formas que puder, e a voz será
silenciada"

(Van Gogh)

DEDICATÓRIA

A meus familiares em especial meus pais Marilda e José Luiz por toda educação e ensinamentos de vida;

A Isabela, minha amiga, parceira, namorada e esposa.

AGRADECIMENTOS

À Isabela, pelo tempo abdicado para que eu pudesse finalizar mais uma importante etapa da minha caminhada.

Ao Professor Rinaldo Cesar de Paula, que além de orientação mostrou companheirismo e paciência ao longo do desenvolvimento deste trabalho. Ao final, ficam os ensinamentos e aprendizados pelo tempo convivido juntos.

Ao Professor Robert M. Hubbard, pelo ensinamento, oportunidade e principalmente pela confiança no desenvolvimento deste trabalho.

À ArborGen Tecnologia Florestal, em especial à Ana Gabriela Monnerat Carvalho, pelo apoio e compreensão nos momentos de minha ausência do trabalho e, principalmente, por viabilizar este mestrado; e Gabriela Brigatti Chaves pela revisão deste documento.

À todas empresas e pessoas participantes do Programa Cooperativo TECHS/IPEF, nas pessoas de Rafaela Lorenzato Carneiro (IPEF), Gabriela Moreira (International Paper), Ana Paula Andrade (Vallourec), Marco Figura (Klabin) e Tulio Barroso e Davi Duarte (ESALQ) por auxiliarem nas atividades de campo e viabilizar recursos.

Aos escaladores Edison e Cardoso que não mediram esforços e trabalho para coletar as amostras necessárias para realização deste estudo.

A todos os colegas do laboratório, principalmente Márcio José de Araújo e Willian de Medeiros Silva, estudantes de pós-graduação da UNESP Jaboticabal, pelo apoio, ajuda e amizade que adquirimos neste período.

A todos que de alguma forma colaboraram para execução deste trabalho, muito obrigado!

SUMÁRIO

RESUMO	i
SUMMARY	ii
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	3
2.1. Estresse hídrico em Plantas	3
2.2. Potencial hídrico (Ψ_w).....	5
2.3. Ponto de perda de turgor foliar ($\pi_{t p}$) e Potencial osmótico (π_o).....	7
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	10
3.1. Área Experimental e Tratamentos	10
3.2. Variáveis climáticas	11
3.3. Inventário e Produtividade.....	12
3.4. Potencial hídrico (Ψ_w).....	12
3.5. Ponto de perda de turgor foliar ($\pi_{t p}$) e potencial osmótico no ponto de saturação (π_{o-pv}) utilizando a técnica da curva pressão-volume.....	13
3.6. Potencial osmótico no ponto de saturação (π_{o-osm}) utilizando um osmômetro....	13
3.7. Análises Estatísticas	14
4. RESULTADOS.....	15
4.1. Caracterização Climática dos Sítios	15
4.2. Produtividade dos clones	16
4.3. Parâmetros Fisiológicos	17
4.3.1. Potencial hídrico (Ψ_w)	17
4.3.2. Ponto de perda de turgor foliar ($\pi_{t p}$) e potencial osmótico no ponto de saturação (π_{o-pv} e π_{o-osm}).....	19
5. DISCUSSÃO.....	23
6. CONCLUSÃO.....	27
7. REFERÊNCIAS.....	28

PARÂMETROS FISIOLÓGICOS COMO INDICADORES DE TOLERÂNCIA À SECA EM CLONES DE *Eucalyptus* spp.

RESUMO - Dentre os principais atributos do sucesso de qualquer empreendimento florestal está a escolha correta dos genótipos a serem utilizados. Portanto, identificar parâmetros fisiológicos que contribuam para a tolerância à seca em clones de *Eucalyptus* é fundamental para melhorias no processo de seleção e identificação de clones em respostas as mudanças climáticas. O trabalho avaliou o potencial hídrico foliar (Ψ_w) e o ponto de perda de turgor foliar ($\pi_{típ}$) em 5 clones de *Eucalyptus* (A1, *E. urophylla*; B2, *E. urophylla* x *E. grandis*; C3, *E. grandis* x *E. camaldulensis*; K2, *E. saligna*; e P7, *E. urophylla* x *E. brassiana*), em condições de campo aos 5 anos, em 3 sítios (20-IPB, 22-KLT e 30-VMT) do projeto TECHS, em duas estações do ano (seca e chuvosa), com ou sem exclusão parcial das chuvas. Esses cenários, por apresentarem ampla variabilidade em precipitação e evapotranspiração, permitem relacionar os parâmetros fisiológicos avaliados com o grau de tolerância dos genótipos ao déficit hídrico. Como esperado, sítios com menor déficit hídrico apresentaram as maiores produtividades para todos os clones avaliados e, conseqüentemente, maiores valores de Ψ_w e $\pi_{típ}$ (menor estresse hídrico). No entanto, em cada local, houve variação significativa entre os clones e, conseqüentemente, possibilidade de seleção. O clone A1 mostrou-se produtivo ($IMA5 = 54,5 \text{ m}^3.\text{ha}^{-1}$) e tolerante ($\Psi_{md} = 1,91 \text{ MPa}$), o clone B2 adaptado em regiões menos restritivas e o P7 menos produtivo em todos os sítios avaliados ($IMA5 = 26,1 \text{ m}^3.\text{ha}^{-1}$), contudo com alta capacidade de sobrevivência ($\pi_{típ} = 2,42 \text{ MPa}$) em condições secas, suportando o déficit hídrico. Dada a significância de Ψ_w e $\pi_{típ}$ em estimar adaptações ao déficit hídrico, ambos têm potencial de utilização nos programas de melhoramento para identificação de clones tolerantes à seca.

Palavras-chave: *Eucalyptus*, estresse hídrico, ecofisiologia; melhoramento florestal.

PHYSIOLOGICAL PARAMETERS AS INDICATORS OF DRY TOLERANCE IN *Eucalyptus* spp CLONES.

SUMMARY - The correct choice of which genotypes to plant is the main success attribute of any forest enterprise. Therefore, identifying physiological parameters that contribute to drought tolerance in *Eucalyptus* clones is fundamental for improvements in the selection and identification of clones in response to climate change. The work evaluated leaf water potential (Ψ_w) and turgor loss point (π_{tlp}) in 5 *Eucalyptus* clones (A1, *E. urophylla*; B2, *E. urophylla* x *E. grandis*; C3, *E. grandis* x *E. camaldulensis*; K2, *E. saligna*; e P7, *E. urophylla* x *E. brassiana*), at 3 TECHS sites (20-IPB, 22-KLT and 30-VMT), in two seasons (dry and rainy), with or without partial exclusion of rainfall. These scenarios present a wide variability in precipitation and evapotranspiration, thus allow to relate the physiological parameters evaluated with the genotypes tolerant to water deficit. As expected, sites with lower water deficit had the highest yields for all evaluated clones and consequently higher values of Ψ_w and π_{tlp} (lower water stress). However, at each site, there was significant variation between clones, and consequently possibility of selection. Clone A1 showed to be productive ($IMA5 = 54,5 \text{ m}^3.\text{ha}^{-1}$) and tolerant ($\Psi_{md} = 1,91 \text{ MPa}$), clone B2 adapted in less restrictive regions and P7 less productive in all the evaluated sites ($IMA5 = 26,1 \text{ m}^3.\text{ha}^{-1}$), however it has high survival capacity ($\pi_{tlp} = 2,42 \text{ MPa}$), supporting water deficit. Given the significance of Ψ_w and π_{tlp} in estimating drought adaptations, both have significant potential in breeding programs to identify drought tolerant clones.

Key words: *Eucalyptus*, water stress, ecophysiology; forest breeding.

1. INTRODUÇÃO

Em 2016, dos 7,84 milhões de hectares de florestas plantadas no Brasil, 5,67 milhões eram ocupados com *Eucalyptus* (IBÁ, 2017), o que coloca o país em lugar de destaque entre os que cultivam essa essência florestal. A cultura encontra-se implantada em todas as regiões brasileiras, e presente na maioria dos estados. Dada essa dispersão geográfica, os efeitos de diferentes condições fisiográficas, edáficas e climáticas no crescimento do eucalipto são marcantes, fazendo com que a produtividade das plantações de eucalipto no país varie de 25 a 60 m³.ha⁻¹.ano⁻¹ (Gonçalves et al., 2013).

Dentre os estresses ambientais a que os cultivos de *Eucalyptus* estão sujeitos, o estresse hídrico destaca-se como o mais limitante à produtividade em regiões tropicais (Ryan et al., 2010), após corrigidas as limitações nutricionais e garantida a sanidade dos plantios. Além disso, estudos sobre variações climáticas indicam, para a maior parte do Brasil, aumento de temperatura e redução de chuvas (Chou et al., 2014). Esse fenômeno pode comprometer o sucesso das plantações de *Eucalyptus* as quais estão se expandindo e migrando para áreas mais secas e sem conhecimento silvicultural adequado para o correto manejo destas plantações.

Dessa forma, a busca por genótipos que se adaptem aos novos ambientes e que sejam mais eficientes na produção de madeira com baixo consumo de água (White et al., 2016) são fundamentais para o sucesso do empreendimento florestal no cenário atual. No entanto, a perda de água é uma inevitável consequência no processo de fotossíntese, devido ao movimento da água do solo para o conjunto de folhas no processo fundamental de fixação de carbono (Larcher, 2006).

Para o entendimento da tolerância de diferentes genótipos ao estresse hídrico é preciso conhecimento e trabalho multidisciplinar. Claramente, a tolerância à seca não é uma característica simples, mas onde mecanismos trabalham isoladamente ou em conjunto para evitar ou tolerar períodos de déficit hídrico (Nepomuceno et al., 2001). Compreender como esses eventos são, e como interagem entre si, será essencial no desenvolvimento de novas variedades mais tolerantes a períodos de seca (Bianchi et al., 2016).

Alguns parâmetros ecofisiológicos que podem gerar respostas com relação aos mecanismos de manutenção de água na planta são a determinação do potencial hídrico foliar (Ψ_w) e do potencial osmótico no ponto de saturação (π_o), indicadores do grau de hidratação de uma planta, e do ponto de perda do turgor foliar ($\pi_{t\text{lp}}$), indicador do potencial hídrico em que as células da folha se tornam flácidas (Lambers, 2008; Bartlett et al., 2012a). Esses parâmetros são considerados clássicos no estudo e entendimento do “*status*” hídrico da planta, trazendo impactos na estrutura celular, integridade, metabolismo e performance da planta e, conseqüentemente, alvos de diversos estudos para conhecer padrões fisiológicos de tolerância à seca em várias espécies (Morgan, 1984; Bartlett et al., 2012a; Mart et al., 2016; Zandalinas et al., 2018), inclusive *Eucalyptus* (Tatagiba et al., 2007; Hakamada et al., 2017; Araújo, 2018).

O projeto TECHS - Tolerância de *Eucalyptus* Clonais aos Estresses Hídricos, Térmicos e Bióticos (Binkley et al., 2017), tem como um de seus objetivos o estudo dos estresses ambientais que afetam negativamente a produtividade do gênero *Eucalyptus*, e busca entender quais as respostas fisiológicas que atuam nos estresses hídricos e térmicos. Após o entendimento de tais respostas pode-se direcionar as implicações nas estratégias para melhorar a seleção clonal para ambientes de cultivo específicos em todo o Brasil.

Com base no exposto, o objetivo desse trabalho foi avaliar, em campo, em três locais de implantação do Projeto TECHS, o potencial hídrico e o ponto de perda do turgor foliar, como parâmetros fisiológicos associados ao estado hídrico das plantas e relacionar esses parâmetros com a tolerância dos genótipos ao déficit hídrico.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1. Estresse Hídrico em Plantas

Estresse em plantas é um desvio significativo das condições ótimas para o desenvolvimento, e induz mudanças e respostas em todos os níveis funcionais do organismo, as quais são reversíveis a princípio, mas podem se tornar permanentes (Larcher, 2006). Dentre os estresses em plantas, o estresse hídrico devido, principalmente, à falta de água (déficit), é a principal causa da redução significativa de produtividade, seja em espécies agrícolas ou florestais (Stape et al., 2004; Bergamaschi et al., 2006; Morando et al., 2014; Zonta et al., 2017).

O déficit hídrico afeta características relacionadas à anatomia, morfologia, fisiologia e bioquímica das plantas (Turner e Kramer, 1980). A principal razão disso é que a água desempenha papéis essenciais nas plantas como constituinte, solvente, reagente em vários processos químicos e na manutenção da turgidez (Taiz e Zeiger, 2017). Sua importância é resultado de numerosas propriedades únicas, a maioria das quais se origina do fato de que suas moléculas são organizadas em uma estrutura definida, unida por ligações de hidrogênio. Além disso, a água ligada a proteínas, paredes celulares e outras superfícies hidrofílicas tem efeitos importantes em atividades fisiológicas das plantas (Lambers, 2008), o que também, reflete em sua importância ecológica, de tal forma que a distribuição das plantas na superfície da Terra é controlada pela disponibilidade de água, desde que a temperatura não limite o crescimento (Devlin, 1976).

O déficit hídrico ocorre quando o conteúdo de água de um tecido ou célula está em quantidade inferior ao mais alto conteúdo exibido no estado de hidratação (Taiz e Zeiger, 2017). De forma prática, sempre que a necessidade hídrica da cultura supera a oferta hídrica do sistema, pode-se considerar uma situação de deficiência hídrica. Contudo, ao longo dos anos, as plantas adaptaram-se às novas condições climáticas e estabeleceram meios para o desenvolvimento em resposta à escassez de água. Plantas que não desenvolveram estruturas anatômicas e mecanismos fisiológicos adaptados às novas condições do planeta desapareceram, ao longo dos tempos (Porto, 1987). Por isso, é de suma importância entender como as plantas respondem ao déficit

hídrico para implementação de estratégias nos programas de melhoramento florestal visando melhor adaptação ao meio e, conseqüentemente, maior produtividade.

Na literatura, o retardamento da desidratação, a tolerância à desidratação e o escape da seca são algumas estratégias utilizadas e conhecidas das plantas em situações de falta de água, de forma a mantê-las fisiologicamente ativas. Esses mecanismos são apresentados com detalhes por Santos e Carlesso (1998), Whitehead e Beadle (2004) e Bianchi et al. (2016). Segundo esses autores, na linha de retardamento da desidratação, pode-se citar o desenvolvimento de raízes mais profundas e redução na perda de água, por meio de controle estomático, redução no tamanho e, ou queda de folhas, para prevenir a tensão produzida pelo déficit hídrico. Como mecanismos de tolerância à desidratação, tem-se o ajuste osmótico, elasticidade celular, biossíntese de proteínas, redução da condutividade hidráulica e aumento da resistência à cavitação, que permitem suportar o estresse. Ou seja, as plantas são sistemas biológicos complexos abrangendo milhares de genes, proteínas, moléculas reguladoras, agentes de sinalização e compostos químicos diferentes, que estabelecem centenas de rotas e redes interligadas (Taiz e Zeiger, 2017) sob condições normais, ou adversas, ajustando-se homeostaticamente para minimizar os impactos negativos do estresse.

Por isso, uma resposta fisiológica específica ao déficit hídrico representa, na realidade, a combinação de eventos que foram ativados pela percepção do sinal de estresse (Bianchi et al., 2016), o que dificulta, ou até mesmo impossibilita, extrapolar respostas isoladas de fatores de estresse quando os mesmos ocorrem de forma combinada, pois as plantas têm respostas únicas quando expostas a fatores estressantes (Mittler, 2006).

As pesquisas buscam um entendimento mais completo das respostas das plantas ao déficit hídrico. Para isto, necessita-se de um programa amplo, multidisciplinar, que aborde os elementos de meteorologia, física do solo, agronomia, melhoramento genético, fisiologia e o conhecimento do crescimento e desenvolvimento das plantas (Santos e Carlesso, 1998), dentre outros aspectos, de forma a se obter elementos que possam contribuir para uma solução comum no entendimento da resposta das plantas ao déficit hídrico.

Diversos parâmetros fisiológicos envolvidos nas respostas do *Eucalyptus* ao estresse por déficit hídrico têm sido estudados ao redor do mundo (Battaglia et al., 1998; Dye et al., 2004; Merchant et al., 2007; Hubbard et al., 2010, Hakamada et al., 2017). Dentre esses parâmetros, o potencial hídrico foliar e o ponto de perda de turgor foliar são importantes pois estão diretamente envolvidos nas relações planta-água (Taiz e Zeiger, 2017). Entender esses parâmetros, bem como as suas interações, é fundamental para o conhecimento de mecanismos que levam as plantas a se adaptarem à baixa disponibilidade hídrica.

2.2. Potencial hídrico (Ψ_w)

O estado hídrico das plantas, geralmente, é descrito em termos de potencial hídrico porque é fisicamente definido e permite que os experimentos sejam facilmente repetidos (Kramer e Boyer, 1995). O conceito de potencial hídrico (Ψ_w) é de grande importância para a compreensão das relações hídricas nas plantas e entre estas e o meio exterior (solo e atmosfera). Por definição, Ψ_w é a medida da capacidade das moléculas de água de se moverem livremente em solução, ou seja, a energia livre que as moléculas de água possuem para realizar trabalho (Taiz e Zeiger, 2017). Comumente, o potencial hídrico é apresentado em unidade de pressão (1 bar = 0,987 atm = 0,1 MPa).

Na maioria dos sistemas biológicos, o movimento de água no xilema das plantas deve-se às diferenças de Ψ_w entre os compartimentos das plantas, ou seja, cada compartimento apresenta um estado termodinâmico da água que é derivada da energia livre das moléculas de água que são capazes de realizar trabalho, deste modo, a água sempre caminha de um compartimento de maior potencial para um de menor potencial hídrico (Larcher, 2006).

Por ser utilizado para verificar o estado hídrico da planta em um determinado momento, sofre influência dos processos bióticos (transpiração, condutividade hidráulica, condutância estomática) e abióticos (umidade do solo, déficit de pressão de vapor, radiação), sendo considerada uma medida integradora desses fatores (Lambers, 2008). Por isso, a regulação do potencial hídrico da planta é importante não apenas por seu papel na determinação das respostas da planta à seca e a outros fatores de estresse, mas também por sua

influência nos processos metabólicos, incluindo o crescimento das plantas através da expansão celular impulsionada pelo turgor (Slayter e Taylor, 1960). Este papel central explica porque, desde o desenvolvimento da câmara de pressão por Scholander et al. (1965), o potencial hídrico tornou-se uma das variáveis mais frequentemente mensuradas em fisiologia e ecologia vegetal de plantas.

O potencial hídrico da água (Ψ_w) pode ser influenciado por quatro principais fatores: concentração de solutos (Ψ_s), pressão (Ψ_p), forças de superfície (Ψ_m) e gravidade (Ψ_g). A contribuição de cada uma dessas forças dependerá da parte do sistema analisada. Em se tratando de transporte de água em células vegetais, considera-se apenas o Ψ_s e Ψ_p (Taiz e Zeiger, 2017).

Por convenção, o estado de referência ou potencial hídrico padrão foi estabelecido como zero. Assim, os fatores acima podem aumentar ou diminuir o potencial hídrico. Em geral, o Ψ_w é negativo, indicando que as forças que reduzem a energia livre da água prevalecem sobre as que aumentam (Hopkins, 2000).

Utilizando-se valores típicos de Ψ_w para os diversos compartimentos envolvidos (solo, raiz, caule, folha e atmosfera), observam-se valores diferentes para cada compartimento que pode ser estudado em termos de demanda hídrica (Taiz e Zeiger, 2017). Valores encontrados na literatura para potencial hídrico foliar variam da ordem de 0,0 a -12 MPa, para as mais diferentes espécies cultivadas (Martínez-Vilalta et al., 2014). Para *Eucalyptus*, Hakamada et al. (2017) encontraram valores médios de potencial hídrico antemanhã (Ψ_{pd} – momento de maior turgidez da planta) de -0,25 MPa e -1,7 MPa e potencial hídrico ao meio dia (Ψ_{md} – momento de maior exigência hídrica) de -1,4 MPa e -2,7 MPa, nas estações chuvosa e seca, respectivamente.

Presume-se que, em condições de déficit hídrico, a condutância estomática diminua a ponto de evitar que o potencial hídrico da folha desça abaixo de níveis considerados críticos para a estabilidade do sistema de transporte de água (Oren et al., 1999), evitando a completa dessecação e morte da planta (Tyree e Zimmermann 2002). O nível mínimo que o potencial hídrico pode atingir durante os horários de transpiração intensa depende tanto de fatores genéticos como de fatores ambientais (Costa e Marengo, 2007). Nota-se que espécies mais tolerantes ao déficit hídrico apresentam potenciais hídricos mais

negativos comparados a plantas não tolerantes, ou seja, suportam maiores tensões da coluna de água no xilema, evitando a formação de bolhas, um fenômeno conhecido como cavitação ou embolia (Taiz e Zeiger, 2017).

Diversos autores estudaram o potencial hídrico foliar em *Eucalyptus* (White et al., 2000; Tatagiba et al., 2007; Hakamada et al., 2017) sob diferentes condições de disponibilidade hídrica com o objetivo de identificar interações com a produção de biomassa, a tolerância ao déficit hídrico e a eficiência do uso da água. Ou seja, o Ψ_w é um parâmetro robusto e de determinação relativamente fácil.

2.3. Ponto de perda de turgor foliar (π_{tlp}) e potencial osmótico (π_o)

O ponto de perda de turgor foliar (π_{tlp}) é classicamente medido em estudos de tolerância à seca, sendo considerado um dos principais parâmetros foliares relativos à composição celular e propriedades estruturais (Taiz e Zeiger, 2017).

Fisiologicamente, π_{tlp} (medido em MPa) representa o Ψ_w no momento que a turgescência foliar é perdida, acarretando murcha celular e, conseqüentemente, o fechamento dos estômatos, cessando as trocas gasosas e comprometendo o crescimento (Larcher, 2006). A partir desse ponto, o Ψ_w foliar iguala ao potencial osmótico e subseqüentes diminuições do Ψ_w foliar devem-se ao aumento da concentração osmótica. Também, o π_{tlp} representa o menor potencial hídrico do solo em que as plantas não conseguem absorver água e recupera-se do murchamento (Bartlett, 2014).

Como o π_{tlp} representa, tanto a secura foliar quanto a do solo em que o murchamento celular é induzido, é considerada como uma valiosa característica que mais diretamente quantifica plantas tolerantes à seca. Ou seja, plantas com π_{tlp} mais negativo permanecem túrgidas em potenciais de água mais negativos e tendem a manter processos críticos, como condutância hidráulica foliar, condutância estomática e troca gasosa fotossintética, sob condições mais secas (Brodribb et al., 2003; Bartlett et al., 2012a). Assim, um valor mais negativo para π_{tlp} contribui para maior tolerância à seca a nível foliar e, portanto, tolerância à seca em nível de planta. Com isso, o π_{tlp} quantifica a habilidade da planta em tolerar a seca e não em evitar a seca.

Bartlett et al. (2012a) argumentaram que o ponto de perda do turgor, também, está fortemente relacionado à distribuição de espécies em relação ao suprimento de água nos biomas. Em análise global, avaliando 10 biomas, foi observado valores de π_{tlp} variando de -1,2 MPa a -3,0 MPa de ambientes mais úmidos para ambientes mais secos, respectivamente. Especificamente, em árvores tropicais da floresta Amazônica, Marechaux et al. (2015) apresentaram valores de π_{tlp} variando de -1,4 a -3,2 MPa. Esta faixa provavelmente corresponde, em parte, à adaptação e aclimação para secas ocasionalmente extremas durante a estação seca. Para *Eucalyptus*, White et al. (2000) encontraram valores de π_{tlp} de -3,9 MPa para *E. platypus* aos 10 anos, na época seca e Bourne et al. (2017) observaram π_{tlp} mais negativo em espécies sub-úmidas (*E. crebra* = -2,99 MPa) do que úmidas (*E. saligna* = -2,50 MPa e *E. grandis* = -2,34 MPa) aos 5 anos.

Tipicamente o π_{tlp} é obtido a partir de um gráfico do potencial hídrico foliar plotado contra os valores relativos de água do tecido (Jones et al., 1981), conhecido como curva pressão-volume (P-V). É mecanicamente relacionado a outros parâmetros da curva P-V: potencial osmótico, ou o potencial hídrico produzido pela concentração de soluto na célula na hidratação máxima (π_o ; em MPa); módulo de elasticidade da parede celular (ϵ ; em MPa) e a fração apoplástica, ou a proporção de água encontrada fora do protoplasma celular (a_f) (Bartlett et al., 2012b). Ou seja, espera-se que alterações no π_{tlp} sejam decorrentes das variações desses parâmetros para alcançar um π_{tlp} suficientemente negativo em função da disponibilidade hídrica do ambiente.

Apesar de todas as características estarem relacionadas, Bartlett et al. (2012b) mostraram que o π_{tlp} é impulsionado principalmente pelas diferenças em π_o , decorrentes de mudanças na concentração de soluto no simplástico (ajustamento osmótico), ao invés de ϵ e a_f .

No entanto, o método da curva P-V para determinação do π_{tlp} e π_o é um processo altamente demorado, quando envolve grande número de amostras (árvores/espécies). Com o objetivo de identificar um método mais eficiente e acurado de determinar o π_o e, consequentemente, de estimar o π_{tlp} , foram desenvolvidos métodos alternativos por diversos autores (Wenkert, 1980; Morgan, 1992; Callister et al., 2006). Bartlett et al. (2012b) compararam alguns métodos e observaram que medições obtidas através de um osmômetro

(dispositivo para medir a força osmótica de uma solução) conseguem estimar com precisão o π_o e apresentam vantagens sobre o método da curva P-V: 1) as medições necessitam, aproximadamente, de 10 a 15 min por amostra (indivíduo/folha), ou seja, uma redução de 95% do tempo comparado com a curva P-V e 2) é mais viável para espécies com folhas frágeis ou suculentas, ou folhas com pequenos ou nenhum pecíolo. Isso possibilita acessar um número suficiente de repetições para determinação confiável da tolerância à seca em diversas espécies.

A nível foliar, π_o mais negativo aumenta a capacidade celular em manter a turgescência, mesmo com quantidades baixas de água na folha (White et al., 2000; Bartlett et al., 2012a); e π_{tlp} e π_o mais negativos também permitem os estômatos a permanecerem abertos a baixos potenciais hídricos (Bourne et al., 2017).

Dessa forma, π_{tlp} e π_o , independentemente do método utilizado, são parâmetros chaves para estimar adaptações ao estresse hídrico e podem ser usados como indicadores para a seleção de novos genótipos tolerantes à seca.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Área Experimental e Tratamentos

O programa TECHS - Tolerância de *Eucalyptus* Clonais aos Estresses Hídricos, Térmicos e Bióticos (Binkley, et al., 2017) utiliza uma rede de 36 sítios experimentais, distribuídos do norte do Pará (Brasil) até o Uruguai. É composto por um total de 18 clones, com manipulação do regime hídrico e do espaçamento de plantio, capturando uma ampla variabilidade em termos de precipitação, evapotranspiração e potencial produtivo.

Dentre os 36 sítios do TECHS, foram selecionados três sítios tropicais para a realização do estudo (Figura 1) localizados em Mogi-Guaçu/SP (20-IPB), em Telêmaco Borba/PR (22-KLT) e em Bocaiúva/MG (30-VMT), com precipitação média de 1300, 1600 e 700 mm, respectivamente (Alvares et al., 2013).

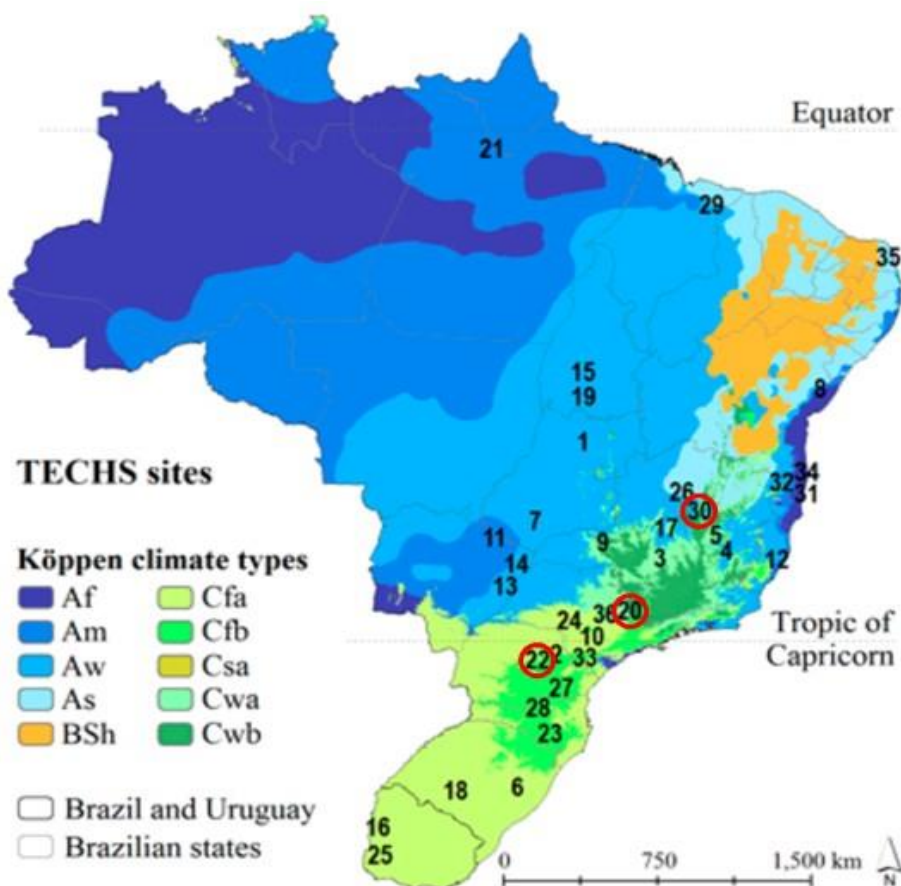


Figura 1. Localização dos 36 sítios do projeto de pesquisa TECHS. As áreas circuladas indicam os sítios selecionados para o estudo.

Os experimentos foram implantados no início de 2013, no espaçamento de 3m x 3m, seguindo as recomendações de manejo de cada empresa (preparo de área e fertilização).

Os sítios selecionados contêm 11 clones de eucalipto, sendo quatro classificados como intermediários e plásticos (tipo P), quatro clones tropicais e de regiões úmidas (tipo U) e três clones tropicais e de regiões secas (tipo S). Para o presente estudo, foram selecionados cinco dos 11 clones: A1 - *E. urophylla* (P); B2 - *E. urophylla* x *E. grandis* (U); C3 - *E. grandis* x *E. camaldulensis* (S); K2 - *E. saligna* (U) e P7 - *E. urophylla* x *E. brassiana* (S), no intuito de avaliar genótipos divergentes para ampliar o alcance dos resultados.

Cada clone foi submetido a dois tratamentos de disponibilidade hídrica: 1) sem exclusão de chuva – ou seja, 100% da precipitação local e 2) com exclusão de chuva - 30% de exclusão da chuva, mediante o uso de lonas de plástico recobrando uma área correspondente a 30% do espaçamento na entrelinha de plantio. Devido a questões operacionais na instalação do experimento no sítio 22-KLT, os clones C3 e P7 não possuem o tratamento com exclusão de chuva.

As avaliações foram realizadas em duas estações do ano de 2017 (chuvosa: entre janeiro e fevereiro e seca: entre agosto e setembro) quando as plantas estavam com idade de 5 e 5,5 anos, respectivamente.

Desta forma, cada variável avaliada é composta da combinação entre clone (A1, B2, C3, K2, P7), disponibilidade hídrica (sem e com exclusão de chuva) e estação (chuvosa e seca), em cada sítio (20-IPB, 22-KLT e 30-VMT). Assim, buscou-se capturar a variabilidade dos clones e locais de plantio, em situações diferentes de disponibilidade hídrica.

3.2. Variáveis climáticas

Dados climáticos de temperatura, umidade, radiação fotossinteticamente ativa e precipitação foram coletados em escala horária de estações meteorológicas próprias (empresa) e/ou governamentais (INMET - Instituto Nacional de Meteorologia) próximas aos sítios experimentais nos meses de avaliação. Para auxiliar na interpretação dos resultados provenientes do estudo, foram determinados os seguintes dados derivados a partir de cada dado diário:

excedente e déficit hídrico acumulado, e déficit de pressão de vapor da atmosfera.

3.3. Inventário e Produtividade

Todas as árvores das parcelas foram mensuradas. Os dados de inventário foram obtidos através da base de dados do programa TECHS. As avaliações incluem o diâmetro à altura do peito (DAP, tomado a 1,30 m do solo), altura total e mortalidade. De posse dos valores, obteve-se o volume de madeira por clone ($\text{m}^3.\text{ha}^{-1}$), utilizando as equações desenvolvidas por Mattos (2015). A partir do volume de madeira, obteve-se o incremento volumétrico médio anual (IMA), dividindo-se o valor do volume de madeira pela respectiva idade do teste.

3.4. Potencial hídrico (Ψ_w)

Em cada uma das condições avaliadas foi mensurado o potencial hídrico foliar (Ψ_w), utilizando uma câmara de pressão P.M.S. InstrumentCo – USA (Scholander et al., 1965).

Para determinar o Ψ_w foram selecionadas quatro árvores médias por tratamento. Com auxílio de escaladores treinados, foram coletadas três folhas de cada árvore selecionada, em ramos localizados no terço médio da copa, face norte, sendo estas bem formadas e totalmente expandidas. As amostras de folhas foram cortadas na inserção do pecíolo e, para evitar a desidratação, foram conduzidas imediatamente para a estação onde estava a câmara de pressão para realização das avaliações.

As medições foram efetuadas em dois horários predefinidos, entre 3 e 5 h (Ψ_{pd} – potencial hídrico antemanhã) e entre 11 e 14 h (Ψ_{md} – potencial hídrico ao meio dia), a fim de obter a variação do potencial hídrico no momento de maior turgidez da planta e no momento de maior exigência hídrica, respectivamente. Também foi calculada a diferença entre os potenciais Ψ_{pd} e Ψ_{md} , a fim de evidenciar a margem de segurança hidráulica dos clones (Ψ_{δ}) relacionados ao comportamento anisohídrico e isohídrico, conforme relatado por Johnson et al. (2018).

3.5. Ponto de Perda de Turgor Foliar ($\pi_{t\text{lp}}$) e Potencial Osmótico no Ponto de Saturação ($\pi_{o\text{-pv}}$) Utilizando a Técnica da Curva Pressão-Volume

O ponto de perda de turgor foliar ($\pi_{t\text{lp}}$) e o potencial osmótico no ponto de saturação ($\pi_{o\text{-pv}}$) foram estimados através da curva pressão-volume (P-V), ou seja, relação existente entre o inverso do potencial hídrico foliar em função do teor relativo de água na folha (Tyree e Hammel, 1972). Para a obtenção das curvas P-V, foi determinado o teor relativo de água (TRA) e o potencial hídrico da folha em vários intervalos de tempo (Bartlett et al., 2012a; Cheung et al., 1975) e utilizada a planilha PV_Curve_Fitting_5.6.xls (Landflux.org) para os cálculos.

Um ramo com folhas foi coletado nas mesmas árvores amostradas para o potencial hídrico (Ψ_w), exceto no clone K2 por problemas técnicos. Cada ramo foi identificado e colocado em ambiente escuro, acondicionado em espumas de retenção de água por 4 a 8 horas (Arndt et al., 2015) a fim de garantir a reidratação total do material, e conduzido ao laboratório para análises.

No laboratório, uma folha totalmente expandida e saudável foi selecionada e pesada em balança analítica para determinação da massa da folha túrgida. Em seguida foi mensurado o Ψ_w . Posteriormente, as folhas foram expostas ao ar, em intervalos de tempo gradativamente maiores, para permitir a perda de água natural dos tecidos. Esse procedimento foi aplicado em todas as amostras, sendo toda a sequência repetida por várias vezes até ser atingido o potencial hídrico de -3,0 MPa, ou inferior. Ao final, as amostras foram secas em estufa a 70 °C por 48h para determinação de massa seca e cálculo do teor relativo de água (TRA).

3.6. Potencial Osmótico no Ponto de Saturação ($\pi_{o\text{-osm}}$) Utilizando um Osmômetro

Como o método de determinação de $\pi_{t\text{lp}}$ e $\pi_{o\text{-pv}}$ através da curva P-V demanda muito tempo para analisar poucas amostras, foi avaliado um método mais eficiente e rápido para determinação do potencial osmótico no ponto de saturação através de um osmômetro ($\pi_{o\text{-osm}}$). Para isto, utilizou-se um osmômetro (VAPRO® Vapor Pressure Osmometer – modelo 5600), que fornece

a molalidade e, então, esses valores foram transformados em MPa ($1000 \text{ mmol/kg} = 2,5 \text{ MPa}$).

Uma folha completamente expandida foi amostrada, adjacente à folha selecionada para determinação dos parâmetros da curva P-V. Desta folha, usando-se uma broca de 10 mm de diâmetro, foi coletado um disco de folha, centralizado entre a nervura principal e a margem da folha. Esses discos foram imersos em nitrogênio líquido por 1 minuto e, posteriormente, puncionados por 10 vezes com uma pinça de ponta afiada para facilitar a evaporação através da cutícula (Bartlett et al., 2012b). Em seguida, o disco foi imediatamente colocado na câmara do osmômetro para leitura. Uma medição foi registrada aproximadamente a cada 2 minutos até atingir o valor constante entre as medidas (variação $<0,01 \text{ mmol/kg}$), totalizando no máximo 10 medições.

Os dados de potencial osmótico no ponto de saturação, obtidos por meio do osmômetro ($\pi_{0\text{-osm}}$) foram comparados com aqueles obtidos pelo método da curva P-V ($\pi_{0\text{-pv}}$), associando-os com os dados de ponto de perda de turgor foliar (π_{tlp}), a fim de comparar os resultados e correlacionar os métodos.

3.7. Análises Estatísticas

As análises dos dados foram realizadas utilizando o software R versão 3.30 (R Core Team, 2017). Todos os dados foram testados para homocedasticidade, normalidade e homogeneidade de variância (pacote base stats, lmerTest e lsmeans). Os dados foram submetidos à análise de variância utilizando-se o teste F ($p < 0,05$) e, nos casos de significância, foi aplicado o teste Tukey ($p < 0,05$) para comparação de médias entre tratamentos. Na ocorrência de interação significativa entre os fatores estudados, procedeu-se aos desdobramentos necessários. Todas as análises foram realizadas separadamente por local.

4. RESULTADOS

4.1. Caracterização Climática dos Sítios

Uma caracterização de cada um dos três sítios analisados aponta para diferenças climáticas no período de avaliação entre os locais, no entanto, são padrões climáticos típicos de longo prazo, sem secas ou chuvas extremas (Tabela 1). No ano de avaliação os sítios podem ser caracterizados de acordo com a classificação de Köppen em Cwa (20-IPB), Csa (22-KLT) e Bsh (30-VMT).

Tabela 1. Variáveis climáticas nos três sítios do estudo para cada estação avaliada.

Local	Estação	Tmed	Tmin	Tmax	PPT	Exc	Def	Qleaf	DPV
		°C			mm			MJ.m ⁻² .h ⁻¹	KPa
20-IPB	Chuvosa	24.6	19.4	32.2	281.6	13.4	0.0	3.6	2.89
	Seca	21.0	12.7	31.9	75.6	78.1	-17.1	2.9	4.68
22-KLT	Chuvosa	22.2	18.4	27.9	188.2	37.7	0.0	3.8	2.64
	Seca	19.6	13.0	27.3	141.6	17.3	0.0	3.1	3.31
30-VMT	Chuvosa	23.2	18.9	30.2	199.6	0.0	-12.1	3.3	1.84
	Seca	19.7	12.5	27.2	0.0	0.0	-47.2	3.1	2.59

Tmed = Temperatura média; Tmin = Temperatura mínima do mês mais frio; Tmax = Temperatura máxima do mês mais quente; PPT = Precipitação acumulada; Exc = Excedente hídrico acumulado nos meses de avaliação; Def = Déficit hídrico acumulado nos meses de avaliação; Qleaf = radiação fotossinteticamente ativa máxima durante os dias de avaliação; DPV = déficit de pressão de vapor máximo durante os dias de avaliação.

Nos meses de avaliação, não foi observado déficit hídrico no sítio 22-KLT. No entanto, os sítios 20-IPB e 30-VMT apresentaram um déficit de -17,1 mm e -47,2 mm na estação seca, respectivamente, demonstrando que a precipitação pluviométrica foi menor que a demanda hídrica do sistema.

Os valores de radiação fotossinteticamente ativa (Q_{leaf}) e déficit de pressão de vapor (DPV) variaram de acordo com o esperado em cada um dos sítios nos dias de avaliação, ou seja, atingindo valores máximos próximos ao meio-dia.

Dessa forma, com base nos dados observados, pode-se afirmar que a disponibilidade hídrica dos sítios decresce no sentido 22-KLT > 20-IPB > 30-VMT.

4.2. Produtividade dos Clones

A produtividade de cada clone varia substancialmente entre os sítios, de acordo, entre outros fatores, com a disponibilidade hídrica (Tabela 2).

Tabela 2. Incremento volumétrico médio anual ($\text{m}^3.\text{ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$) e mortalidade de plantas (%) aos cinco anos de idade para cinco clones de *Eucalyptus* submetidos a 100% da disponibilidade hídrica local (Sem Exc) e com redução de 30% do volume de chuvas (Com Exc).

Clone	— Disp. Hídrica	Incremento Médio Anual ($\text{m}^3.\text{ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$)			Mortalidade (%)		
		22-KLT	20-IPB	30-VMT	22-KLT	20-IPB	30-VMT
A1	Com Exc	68.7	56.0	29.8	1.3	2.5	0.0
	Sem Exc	70.8	62.2	38.8	3.8	2.5	0.0
B2	Com Exc	72.7	55.0	18.3	1.3	0.0	36.3
	Sem Exc	90.7	65.6	29.3	1.3	0.0	10.0
C3	Com Exc	-	34.9	19.0	-	0.0	1.3
	Sem Exc	71.0	41.9	20.7	0.0	0.0	1.3
K2	Com Exc	61.1	33.0	11.0	0.0	8.8	61.3
	Sem Exc	71.4	43.6	15.7	5.0	3.8	57.5
P7	Com Exc	-	26.5	18.2	-	8.8	0.0
	Sem Exc	34.3	30.5	20.9	3.8	6.3	0.0
Média		67.6	44.9	22.2	2.1	3.3	16.8

O gradiente ambiental gerou uma variação de 3 vezes na produção de madeira (22,2 a 67,6 $\text{m}^3.\text{ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$, média dos sítios e disponibilidade hídrica para os cinco clones avaliados aos 5 anos). A exclusão de chuva reduziu em média 22% a produtividade dos clones avaliados para todos os sítios avaliados, sendo mais drástica a perda (31%) no sítio 30-VMT (menor disponibilidade hídrica).

O clone A1 foi um dos mais produtivos (54,4 $\text{m}^3.\text{ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$) nos 3 sítios avaliados. O clone P7 foi o menos produtivo (26,1 $\text{m}^3.\text{ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$) e apresentou a menor diferença entre os três sítios avaliados. A maior e menor produtividade (90,7 $\text{m}^3.\text{ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$ e 11,0 $\text{m}^3.\text{ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$) foram observadas no clone B2, no sítio 22-KLT sem exclusão de chuva, e no clone K2, no sítio 30-VMT com exclusão de chuva, respectivamente.

Durante todo o experimento não foram relatados problemas por estresses bióticos ou abióticos (desconsiderando a disponibilidade hídrica), levando a assumir que a mortalidade de plantas ocorreu devido ao déficit hídrico. A

mortalidade de plantas acompanhou o gradiente de disponibilidade hídrica, apresentando 2,1%, 3,3% e 16,8% nos sítios 22-KLT > 20-IPB > 30-VMT, respectivamente. As maiores mortalidades foram observadas nos clones K2 e B2 no sítio 30-VMT.

4.3. Parâmetros Fisiológicos

4.3.1. Potencial hídrico (Ψ_w)

No sítio 22-KLT, foram observados os valores menos negativos de Ψ_{pd} , Ψ_{md} não havendo diferença estatística entre os tratamentos, independentemente das estações, disponibilidade hídrica e clones avaliados (Figura 2).

Para os sítios 20-IPB e 30-VMT foram observadas algumas diferenças entre as variáveis.

A condição hídrica (com/sem exclusão de chuvas) não proporcionou diferenças significativas ($p > 0,05$), por outro lado, a estação (seca/chuvosa) foi marcante ($p < 0,001$). O Ψ_{pd} apresentou comportamento oposto entre as estações nos sítios 20-IPB e 30-VMT, sendo mais negativo na estação seca no sítio 20-IPB e mais negativo na estação chuvosa no sítio 30-VMT. O Ψ_{md} foi mais negativo na estação chuvosa, independentemente do sítio.

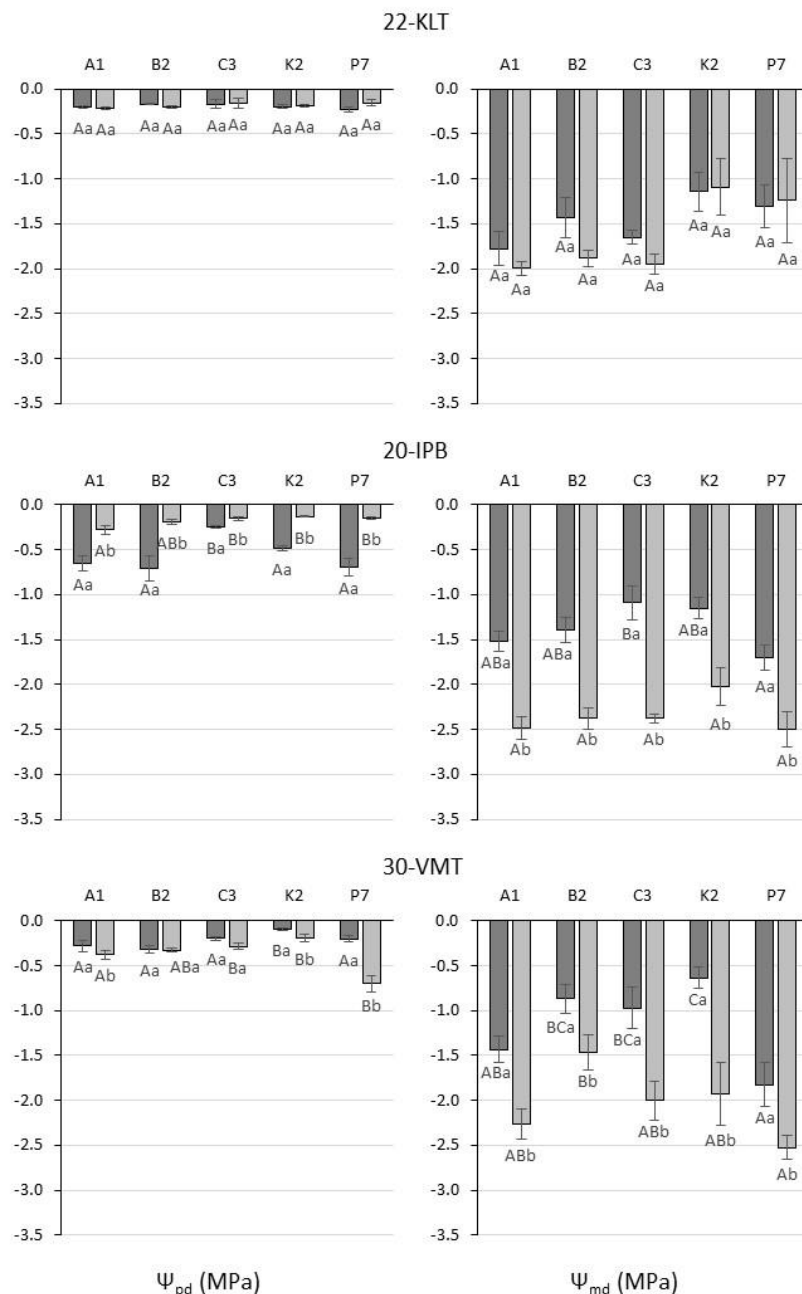


Figura 2. Potencial hídrico foliar: Ψ_{pd} (esquerda) e Ψ_{md} (direita) em cinco clones de *Eucalyptus* na estação seca (■) e estação chuvosa (□), em três locais de avaliação (20-IPB, 22-KLT e 30-VMT). As barras indicam o erro padrão. Letras minúsculas comparam as estações em cada clone, e letras maiúsculas comparam os clones dentro de cada estação pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Os clones apresentaram comportamentos variados ao longo dos locais. Apesar do maior déficit hídrico no sítio 30-VMT, os valores encontrados de Ψ_{pd} e Ψ_{md} não foram os mais negativos. Observou-se no sítio 20-IPB, os valores mais negativos de Ψ_{pd} (-0,71 MPa) no clone B2, estação seca; e de Ψ_{md} (-2,50 MPa) no clone P7, estação chuvosa. Destaque para os clones A1 e P7 que apresentaram na média os valores mais negativos de Ψ_{pd} e Ψ_{md} em ambos os

sítios. Em condição mais severa (sítio 20-IPB e sítio 30-VMT, estação seca), o clone C3 apresentou os valores menos negativos de Ψ_{pd} e Ψ_{md} (excluindo os clones B2 e K2 devido à alta mortalidade de plantas no sítio 30-VMT).

A maior diferença entre os potenciais hídricos ao meio dia e antemanhã (Ψ_{δ}) em termos numéricos foi encontrada na estação chuvosa (-2,18 MPa e -1,66 MPa nos sítios 20-IPB e 30-VMT, respectivamente) e, principalmente, no clone P7, que diferiu dos clones K2 e B2 no sítio 20-IPB e do clone B2 no sítio 30-VMT (Tabela 3).

Tabela 3. Redução de potencial hídrico no período da manhã (Ψ_{δ} ; tomado como a diferença entre os potenciais hídricos ao meio dia e antemanhã) em cinco clones de *Eucalyptus* em dois locais (20-IPB e 30-VMT).

20-IPB			30-VMT		
Clone	Ψ_{δ}		Clone	Ψ_{δ}	
P7	-1,76 (0,098)	a	P7	-1,70 (0,177)	a
C3	-1,53 (0,093)	ab	A1	-1,51 (0,158)	a
A1	-1,49 (0,096)	ab	C3	-1,25 (0,147)	ab
B2	-1,44 (0,093)	b	K2	-1,18 (0,153)	ab
K2	-1,30 (0,102)	b	B2	-0,84 (0,147)	b
Estação			Estação		
Chuvosa	-2,18 (0,066)	a	Chuvosa	-1,66 (0,112)	a
Seca	-0,83 (0,069)	b	Seca	-0,93 (0,106)	b

As letras indicam a comparação entre clones e estações para o caráter Ψ_{δ} ao nível de significância estatística de 5%.

4.3.2. Ponto de perda de turgor foliar ($\pi_{t\text{lp}}$) e potencial osmótico no ponto de saturação ($\pi_{o\text{-pv}}$ e $\pi_{o\text{-osm}}$)

Com os parâmetros obtidos a partir da curva P-V, foi analisada a relação de $\pi_{t\text{lp}}$ e $\pi_{o\text{-pv}}$ em cada sítio estudado e correlacionado com os valores encontrados com a disponibilidade hídrica de cada local (Tabela 1). Como $\pi_{t\text{lp}}$ é fortemente influenciado pelo π_o , o mesmo padrão de comportamento foi identificado, no entanto valores menos negativos foram observados, como esperado (Figura 3).

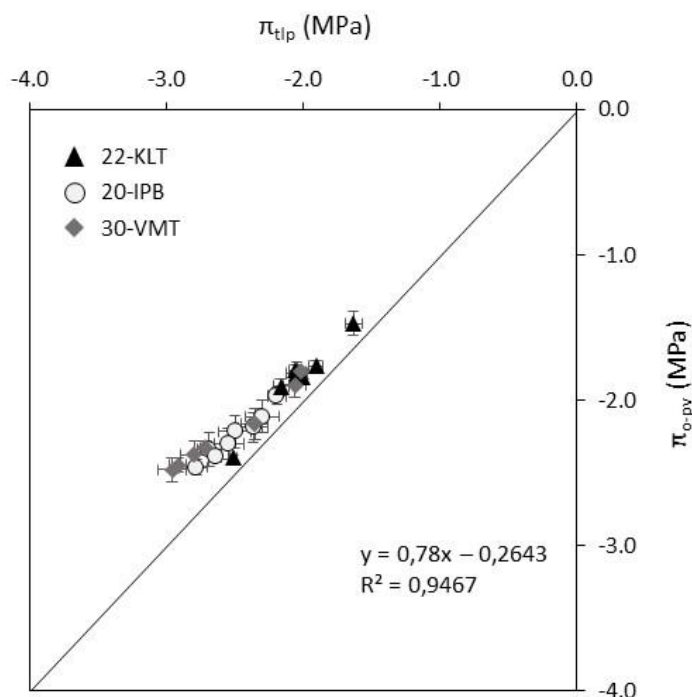


Figura 3. Relação entre os parâmetros fisiológicos: ponto de perda de turgor (π_{tlp}) e potencial osmótico no ponto de saturação (π_{o-pv}) obtidos através da técnica curva pressão volume para clones de *Eucalyptus* em cada sítio avaliado.

Para cada sítio, as variáveis π_{tlp} e π_{o-pv} foram analisadas e comparadas. Os dados podem ser observados na Figura 4.

Novamente, os tratamentos de disponibilidade hídrica (com/sem exclusão) não se mostraram significativos para π_{tlp} e π_{o-pv} . A estação, no entanto, mostrou significância em todos os sítios ($p \leq 0,01$), com destaque para o sítio mais seco (30-VMT).

Considerando clone e estação, o valor médio mais negativo de π_{tlp} foi encontrado no sítio mais seco 30-VMT (-2,52 MPa), seguido do sítio 20-IPB (-2,50 MPa) e 22-KLT (-2,04 MPa). O mesmo padrão foi encontrado dentro de cada sítio entre as estações, observando valores mais negativos na estação seca (exceção para o sítio 22-KLT, devido ao clone P7). Ou seja, π_{tlp} alterou para valores mais negativos de ambientes úmidos para secos. Como esperado de seu papel fisiológico, π_{tlp} e π_{o-pv} mostraram alta correlação com a quantidade de água disponível no ambiente.

Tanto para π_{tlp} quanto para π_{o-pv} houve diferença entre os genótipos em cada sítio ($p \leq 0,05$). O clone C3 e P7 apresentaram os valores mais negativos de π_{tlp} (-2,96 MPa e -2,92 MPa) e π_{o-pv} (-2,48 MPa e -2,45 MPa) na estação seca,

sítio 30-VMT. O clone B2, independentemente da condição, mostrou os valores menos negativo de π_{tlp} (exceto sítio 22-KLT, estação seca).

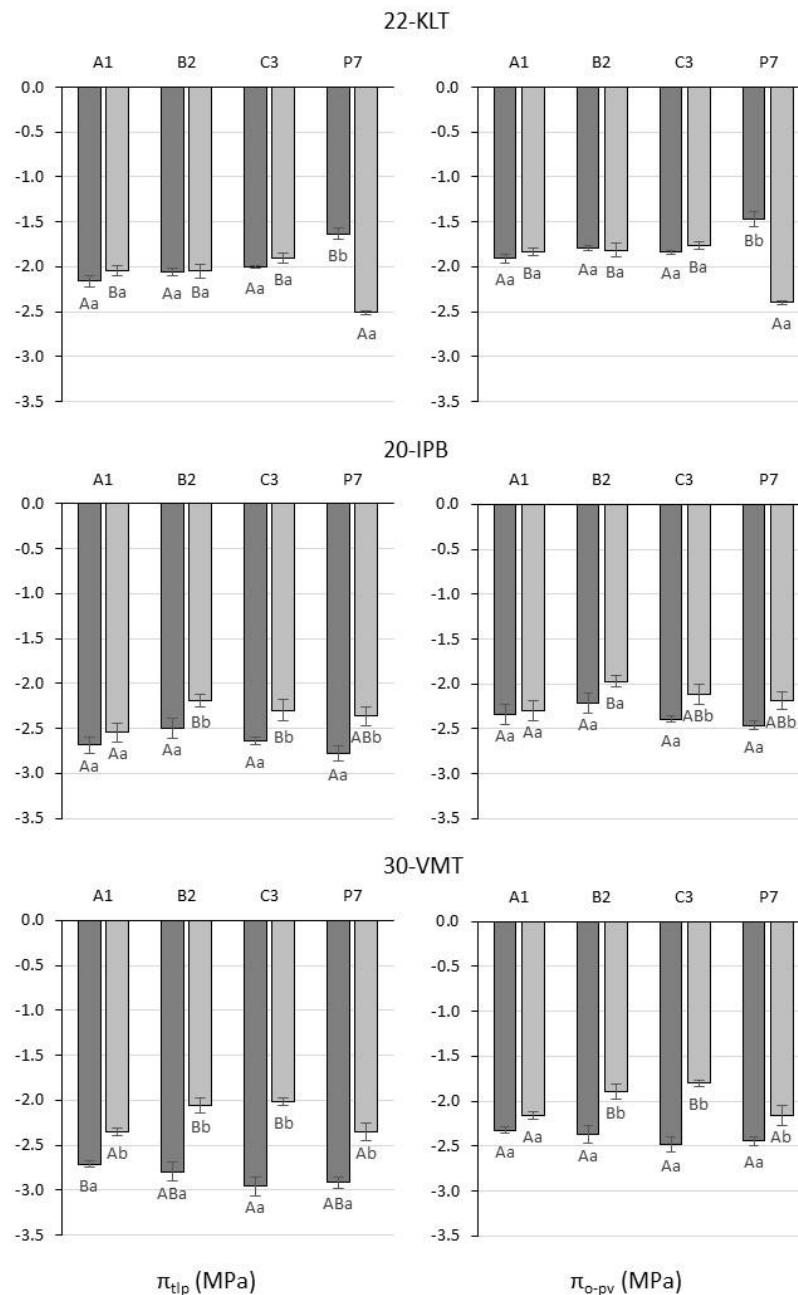


Figura 4. Ponto de perda de turgor foliar π_{tlp} (esquerda) e potencial osmótico no ponto de saturação $\pi_{\text{o-pv}}$ (direita) em quatro clones de *Eucalyptus* na estação seca (■) e estação chuvosa (□), em três locais de avaliação (20-IPB, 22-KLT e 30-VMT). As barras indicam o erro padrão. Letras minúsculas comparam as estações em cada clone, e letras maiúsculas comparam os clones dentro de cada estação pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Comparando os valores de π_o com os métodos de avaliação ($\pi_{\text{o-pv}} \times \pi_{\text{o-sm}}$), observou-se forte associação ($r^2=0,69$, considerando sítios, clones e

estações – dados não apresentados). Assim, os valores de $\pi_{0\text{-osm}}$ foram correlacionados com π_{tlp} (Figura 5), o que permite estimar essa característica de uma maneira mais rápida e eficiente. Observou-se forte associação entre π_{tlp} e $\pi_{0\text{-osm}}$ para todos os sítios e clones, com destaque para o sítio 30-VMT que apresentou o melhor ajuste ($r^2 = 0,83$), no entanto os valores de $\pi_{0\text{-osm}}$ foram sempre superestimados (menos negativos) independentemente das condições estudadas (Figura 5).

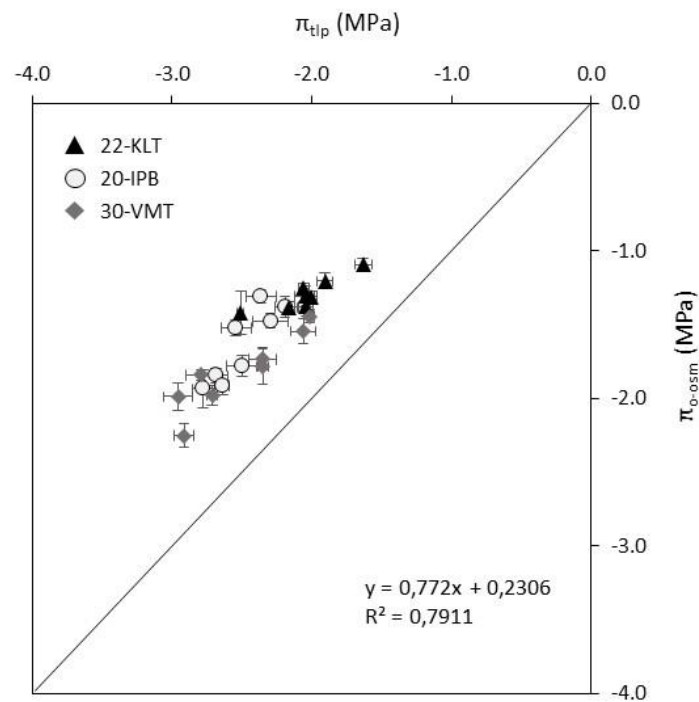


Figura 5: Relação entre o potencial osmótico no ponto de saturação ($\pi_{0\text{-osm}}$) utilizando o osmômetro e o ponto de perda de turgor foliar (π_{tlp}) obtido através da curva pressão volume para clones de *Eucalyptus* em três sítios do projeto TECHS.

5. DISCUSSÃO

O ambiente mais favorável (22-KLT) proporcionou as maiores produtividades e as menores taxas de mortalidade de plantas. O oposto foi observado no ambiente menos favorável (30-VMT). A menor disponibilidade hídrica (exclusão de chuva) intensificou esse gradiente. Ou seja, mesmo em condições ótimas de manejo, a variabilidade climática tem um papel importante na definição da produtividade florestal (Stape et al., 2010). Padrões de produtividade em resposta à pluviosidade demonstrados por Stape et al. (2004) e Binkley et al. (2017) apresentaram incremento de 3 a 5 m³.ha⁻¹.ano⁻¹, respectivamente, para acréscimos de 100 mm.ano⁻¹ de água no sistema solo-planta-atmosfera.

A produtividade dos clones avaliados também variou em cada sítio. Os clones A1 e B2 (quando não houve restrição hídrica) foram os mais produtivos. Os clones K2 e B2 foram os mais variáveis entre os sítios, principalmente devido à alta mortalidade no sítio 30-VMT, validando a classificação U (clones tropicais e de regiões úmidas). Genótipos de alto rendimento provavelmente utilizam os recursos hídricos disponíveis mais rapidamente do que genótipos de baixo rendimento e, portanto, têm maiores probabilidades de sofrerem com a seca (Arndt et al., 2013). O clone A1 apresentou pouca diferença entre os tratamentos, destacando-se nas primeiras posições em produtividade, demonstrando se adaptar melhor às diferentes condições climáticas, corroborando sua classificação como um clone plástico (P). O clone P7 apresentou a menor variação em produtividade nos sítios avaliados, indicando uma capacidade limitada de atingir altas taxas de crescimento, mesmo em locais favoráveis. No entanto, foi o clone que apresentou uma das menores taxas de mortalidade. Isso pode ser explicado, principalmente, devido às características genéticas e locais de origem de cada material genético (Ferreira e Santos, 1997). Segundo Arndt et al. (2013), a precipitação no local de origem das diferentes espécies de eucalipto tem efeito direto sobre características relacionadas à tolerância ao estresse hídrico.

Para os parâmetros fisiológicos, o Ψ_w acompanhou o gradiente hídrico apresentando valores mais negativos conforme o local se torna mais restritivo

(menos restritivo: 22-KLT; restrição intermediária: 20-IPB; mais restritivo: 30-VMT).

O sítio 20-IPB, apesar de não ser o mais restritivo nesse estudo, proporcionou os valores pontuais mais negativos de Ψ_w , principalmente devido ao maior DPV para o período. Quanto maior o DPV, maior a tendência de a planta perder água (Taiz e Zeiger, 2017) e, conseqüentemente, menores os valores de condutância estomática e taxa fotossintética (Marrich, 2009), bem como o potencial hídrico foliar (Tatagiba et al., 2007).

O Ψ_{pd} informa o máximo potencial para a condição hídrica em que o solo se apresenta (Peixoto, 2011). Com isso, os valores de Ψ_{pd} na estação seca foram mais negativos que na estação chuvosa devido à menor disponibilidade hídrica no solo. O mesmo padrão foi encontrado por Tatagiba et al. (2007).

Por outro lado, o Ψ_{md} foi mais negativo na estação chuvosa. Normalmente, durante a estação seca, as árvores reduzem as taxas de crescimento, principalmente devido ao fechamento dos estômatos para evitar colapso xilemático (embolia) (Bourne et al., 2017), e isso resulta em potenciais hídricos menos negativos. Durante a estação chuvosa, os clones buscam maximizar o ganho de carbono (Stape et al., 2010; Gleason et al., 2013), permitindo que o potencial hídrico foliar se torne mais negativo. Além disso, espécies de eucalipto tendem a aumentar ou diminuir a margem de segurança hidráulica, conforme ocorra, respectivamente, redução e aumento da água disponível no solo, apresentando potenciais hídricos maiores e menores (Gow et al., 2018; Zolfaghar et al., 2015a; Zolfaghar et al., 2015b).

De fato, foi observado que as características hidráulicas das plantas são mais responsivas à disponibilidade hídrica e demanda evaporativa durante os meses mais adequados para crescimento do que para os meses mais secos (Gleason et al., 2013). Para todos os clones, além do Ψ_{md} ser mais negativo na estação chuvosa, a maior redução de Ψ_{δ} foi nessa estação.

Dentre os clones avaliados, A1 e P7 demonstraram valores mais negativos de Ψ_{md} e menor mortalidade em ambientes secos. De acordo com Hakamada et al. (2017), clones tolerantes à seca apresentam Ψ_w significativamente mais negativos comparado a clones sensíveis à seca, nas épocas chuvosas.

O clone P7 mostrou maior redução do potencial hídrico (Ψ_s) e menor mortalidade mesmo em ambientes secos, evidenciando uma alta segurança hidráulica. Segurança hidráulica no xilema permite que as plantas mantenham o metabolismo ativo sob alta tensão no xilema, isto é, suportar em maior nível o efeito do embolismo (Brodribb e Feild, 2000; Gleason et al., 2012; Gleason et al., 2016; Benito Garzón et al., 2018). Isto pode explicar o fato de P7 ser o clone menos produtivo dentre os clones avaliados, assim como apresentar menor redução de produtividade conforme o local se torna mais restritivo.

Outro clone de destaque foi C3, que apresentou valores menos negativos de Ψ_{pd} e Ψ_{md} comparados com os outros clones (excluindo B2 e K2 devido à alta mortalidade de plantas no sítio 30-VMT). Isso pode ser explicado pela maior alocação de carbono na produção de raízes (dados não publicados) possibilitando o acesso às camadas mais profundas do solo e, consequentemente, reduzir o estresse hídrico. Pode-se relacionar esse padrão com eficiência hidráulica no xilema. Esta característica tem importância notória em ambientes com alta disponibilidade hídrica (alto potencial hídrico no solo), onde espécies com maior eficiência do xilema possuem potencial hídrico menos negativo (evitam tensão prejudicial) numa alta taxa de transpiração (Gleason et al., 2013). A eficiência hidráulica no xilema permite que a água ‘perdida’ durante a transpiração possa ser pronta e rapidamente reposta, minimizando o déficit hídrico foliar, mantendo uma alta taxa de trocas gasosas (Pratt et al., 2017).

O mesmo padrão encontrado no Ψ_w foi observado para π_{tlp} e π_o , ou seja, apresentaram valores mais negativos conforme o local se torna mais restritivo, corroborando com os dados encontrados por Bartlett et al. (2012a; 2014) para diferentes espécies em um amplo gradiente de ambientes. Isso indica que os clones, mesmo que melhorados para maximizar a produtividade, podem se adaptar as diferentes condições ambientais e ajustar o π_{tlp} (plasticidade).

Os valores encontrados nesse trabalho para π_{tlp} são semelhantes aos encontrados em outros trabalhos. Para *Eucalyptus*, White et al. (2000) encontraram valores de π_{tlp} de -3,9 MPa para *E. platypus* aos 10 anos, na época seca e Bourne et al. (2017) observaram π_{tlp} mais negativo em espécies sub-úmidas (*E. crebra* = -2,99 MPa) do que úmidas (*E. saligna* = -2,50 MPa e *E. grandis* = -2,34 MPa) aos 5 anos. Apesar da diferença ser discreta entre os clones, pode-se observar que o clone C3 e P7, apresentaram o valor mais

negativo de π_{tlp} e baixa mortalidade, demonstrando maior tolerância à seca, indicando que a disponibilidade hídrica no habitat original da espécie tem papel fundamental nessa característica. Mitchel e O'Grady (2015) mostraram que espécies que apresentaram menores Ψ_{md} e Ψ_{pd} tenderam a ter menor π_{tlp} , particularmente para aquelas espécies de ambientes mais áridos. Isso ocorre porque as plantas aumentam sua tolerância à seca tornando seu π_{tlp} mais negativo, o que pode ser feito de três formas possíveis, conhecidas como ajuste osmótico, apoplástico e elástico (Bartlett et al., 2012a).

A comparação de π_{tlp} com Ψ_{md} indica que, no período de maior demanda hídrica para a planta, os clones estavam acima do turgor zero no período abrangido pelo estudo, ou seja, o crescimento e as trocas gasosas foram possíveis nesses clones, mesmo durante os períodos de déficits extremos de água no solo (White et al., 2000).

A associação do π_o determinado pelo osmômetro (π_{o-osm}) com o π_{tlp} , sugere que π_{o-osm} pode ser potencialmente usado para prever o ponto de perda de turgor em *Eucalyptus*. Por ser um método prático, indica ser possível a utilização dessa técnica na identificação de clones mais tolerantes para o plantio em um amplo gradiente de locais.

6. CONCLUSÃO

O potencial produtivo dos clones de *Eucalyptus* associado à mortalidade de plantas são os principais indicadores práticos para seleção de genótipos tolerantes à seca. Contudo, os clones de eucalipto avaliados usam estratégias distintas, de acordo com a disponibilidade hídrica, principalmente em relação aos parâmetros fisiológicos avaliados.

Os clones C3 e P7 apresentaram os menores valores de π_{tlp} e Ψ_{δ} , respectivamente, demonstrando serem adaptados a regiões de déficit hídrico. Os clones B2 e K2, por outro lado, demonstraram sensibilidade à restrição hídrica. O clone A1, apresenta as menores variações entre as condições estudadas, comprovando a sua plasticidade.

Dada a capacidade de Ψ_w e π_{tlp} avaliar a tolerância à seca em clones de *Eucalyptus*, ambos podem ser usados em programas de melhoramento florestal como indicadores fisiológicos para identificar genótipos tolerantes ao déficit hídrico e potencialmente sensíveis às mudanças climáticas.

7. REFERÊNCIAS

Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JLM, Sparovek G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.

Araujo MJ. Desempenho de clones de *Eucalyptus* sob diferentes condições ambientais no campo e em casa de vegetação. **PHD Dissertation, State University of Sao Paulo**, Jaboticabal, 143 pp, 2018.

Arndt SK, Sanders GJ, Hirsch M. Tree ecophysiological traits related to tree drought mortality are linked to the aridity of the environment in eucalypts. In: **AGU Fall Meeting Abstracts**. 2013.

Arndt SK, Irawan A, Sanders GJ. Apoplastic water fraction and rehydration techniques introduce significant errors in measurements of relative water content and osmotic potential in plant leaves. **Physiologia plantarum**, v. 155, n. 4, p. 355-368, 2015.

Bartlett MK, Scoffoni C, Sack L. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. **Ecology Letters**, v. 15, n. 5, p. 393-405, 2012a.

Bartlett MK, Scoffoni C, Ardy R, Zhang Y, Sun S, Cao K, Sack L. Rapid determination of comparative drought tolerance traits: using an osmometer to predict turgor loss point. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, n. 5, p. 880-888, 2012b.

Bartlett MK, Zhang Y, Kreidler N, Sun S, Ardy R, Cao K, Sack L. Global analysis of plasticity in turgor loss point, a key drought tolerance trait. **Ecology Letters**, v. 17, n. 12, p. 1580-1590, 2014.

Battaglia M, Cherry ML, Beadle CL, Sands PJ, Hingston A. Prediction of leaf area index in eucalypt plantations: effects of water stress and temperature. **Tree Physiology**, v. 18, n. 8-9, p. 521-528, 1998.

Benito Garzón M, González Muñoz N, Wigneron JP, Moisy C, Fernández-Manjarrés J, Delzon S. The legacy of water deficit on populations having experienced negative hydraulic safety margin. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, n. 3, p. 346-356, 2018.

Bergamaschi H, Dalmago GA, Comiran F, Bergonci JI, Müller AG, França S, Santos AO, Radin B, Bianchi CAM, Pereira PG. Déficit hídrico e produtividade na cultura do milho. **Pesq. Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.41, n.2, p.243-249, 2006.

Bianchi L, Germino GH, Almeida Silva M. Adaptação das Plantas ao Déficit Hídrico. **Acta Iguazu**, v. 5, n. 4, p. 15-32. 2016.

Binkley D, Campoe OC, Alvares C, Carneiro RL, Cegatta Í, Stape JL. The interactions of climate, spacing and genetics on clonal *Eucalyptus* plantations across Brazil and Uruguay. **Forest Ecology and Management**, v. 405, p. 271-283, 2017.

Brodribb TJ e Field TS. Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. **Plant, Cell & Environment**, v. 23, n. 12, p. 1381-1388, 2000.

Brodribb TJ, Holbrook NM, Edwards EJ, Gutierrez MV. Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. **Plant, Cell and Environment**, 26, 443–450, 2003.

Bourne AE, Creek D, Peters JM, Ellsworth DS, Choat B. Species climate range influences hydraulic and stomatal traits in *Eucalyptus* species. **Annals of botany**, v. 120, n. 1, p. 123-133, 2017.

Callister NA, Arndt SK, Adams MA. Comparison of four methods for measuring osmotic potential of tree leaves. **Physiologia Plantarum**, v. 127, p. 383–392, 2006.

Cheung YNS, Tyree MT, Dainty J. Water relations parameters on single leaves obtained in a pressure bomb and some ecological interpretations. **Canadian Journal of Botany**, v. 53, n. 13, p. 1342-1346, 1975.

Chou SC et al. Assessment of climate change over South America under RCP 4.5 and 8.5 downscaling scenarios. **American Journal of Climate Change**, v. 3, n. 5, p. 512-525, 2014.

Costa GF e Marengo RA. Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). **Acta Amazonica**, vol. 37(2), p. 229-234, 2007.

Devlin RM. Plant physiology. New York. **Reinhold Publishing Corporation**, 638p. 1976.

Dye PJ, Jacobs S, Drew D. Verification of 3-PG growth and water-use predictions in twelve *Eucalyptus* plantation stands in Zululand, South Africa. **Forest Ecology and Management**, v. 193, n. 1-2, p. 197-218, 2004.

Ferreira M e Santos PD. Melhoramento genético florestal dos *Eucalyptus* no Brasil: breve histórico e perspectivas. In: **IUFRO Conference on Silviculture and Improvement of Eucalypts**. p. 14-34. 1997.

Gow LJ, Barrett DJ, O'Grady AP, Renzullo LJ, Phinn SR. Subsurface water-use strategies and physiological responses of subtropical eucalypt woodland vegetation under changing water-availability conditions. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 248, p. 348-360, 2018.

Gleason SM, Butler DW, Ziemińska K, Waryszak P, Westoby M. Stem xylem conductivity is key to plant water balance across Australian angiosperm species. **Functional Ecology**, v. 26, n. 2, p. 343-352, 2012.

Gleason SM, Butler DW, Waryszak P. Shifts in leaf and stem hydraulic traits across aridity gradients in eastern Australia. **International Journal of Plant Sciences**, v. 174, n. 9, p. 1292-1301, 2013.

Gleason SM et al. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. **New Phytologist**, v. 209, n. 1, p. 123-136, 2016.

Gonçalves JLM et al. Integrating genetic and silvicultural strategies to minimize abiotic and biotic constraints in Brazilian eucalypt plantations. **Forest Ecology and Management**, v. 301, p. 6-27, 2013.

Hakamada R, Hubbard RM, Ferraz S, Stape JL, Lemos C. Biomass production and potential water stress increase with planting density in four highly productive clonal *Eucalyptus* genotypes. **Southern Forests: a Journal of Forest Science**, v. 79, n. 3, p. 251-257, 2017.

Hopkins WG. Introduction to Plant Physiology. **2nd ed. New York: John Wiley & Sons, Inc.**, 512p, 2000.

Hubbard RM, Stape JL, Ryan MG, Almeida AC, Rojas J. Effects of irrigation on water use and water use efficiency in two fast growing *Eucalyptus* plantations. **Forest Ecology and Management**, v. 259, n. 9, p. 1714-1721, 2010.

IBÁ. Relatório anual 2017. São Paulo: Indústria Brasileira de Árvores, 2017. 80 p. Disponível em: <
http://iba.org/images/shared/Biblioteca/IBA_RelatorioAnual2017.pdf >. Acesso em: 30/07/2018.

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

Johnson DM, Berry ZC, Baker KV, Smith DD, McCulloh KA, Domec JC. Leaf hydraulic parameters are more plastic in species that experience a wider range of leaf water potentials. **Functional ecology**, v. 32, n. 4, p. 894-903, 2018.

Jones MM, Turner NC, Osmond CB. Mechanisms of drought resistance. In: PALEG, L.G.; ASPINALL, D. (Ed.) The physiology and biochemistry of drought resistance in plants. **New York: Academic Press**, p.15-37, 1981.

Kramer PJ e Boyer JS. Water relations of plants and soils. **Press, San Diego**, 495p. 1995.

Lambers H, Chapin FS, Pons TL. Photosynthesis. In: **Plant physiological ecology**. Springer, New York, NY, p. 11-99, 2008.

Larcher W. *Ecofisiologia vegetal*. Translation: Prado CHBA. 1st ed. **São Carlos: Rima**. 2006.

Marechaux I, Bartlett MK, Sack I, Baraloto C, Engel J, Joetzier E, Chave J. Drought tolerance as predicted by leaf water potential at turgor loss point varies strongly across species within an Amazonian forest. **Functional Ecology**, v. 29, p. 1268-1277, 2015.

Marrich AHC. Caracterização da capacidade fotossintética e da condutância estomática em sete clones comerciais de *Eucalyptus* e seus padrões de resposta ao déficit de pressão de vapor. **MSc Dissertation, University of Sao Paulo**, Piracicaba, 104 pp. 2009.

Mart KB, Veneklaas EJ, Bramley H. Osmotic potential at full turgor: an easily measurable trait to help breeders select for drought tolerance in wheat. **Plant Breeding**, v. 135, n. 3, p. 279-285, 2016.

Martínez-Vilalta J, Poyatos R, Aguadé D, Retana J, Mencuccini M. A new look at water transport regulation in plants. **New Phytologist**, v. 204, p. 105–115, 2014.

Mattos EM. Seasonal characterization of wood growth, canopy structure and light use efficiency in *Eucalyptus* clones. **MSc Dissertation, University of Sao Paulo**, Piracicaba, 128 pp. 2015.

Merchant A, Callister A, Arndt S, Tausz M, Adams M. Contrasting physiological responses of six *Eucalyptus* species to water deficit. **Annals of Botany**, v. 100, n. 7, p. 1507-1515, 2007.

Mitchell P e O'Grady A. Adaptation of leaf water relations to climatic and habitat water availability. **Forests**, v. 6, n. 7, p. 2281-2295, 2015.

Mittler R. Abiotic stress, the field environment and stress combination. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 11, p. 15-19, 2006.

Morando R, Silva AO, Carvalho LC, Pinheiro MPMA. Déficit hídrico: efeito sobre a cultura da soja. **Journal of Agronomic Sciences**, Umuarama, v.3, n. especial, p.114-129, 2014.

Morgan JM. Osmoregulation and water stress in higher plants. **Annual review of plant physiology**, v. 35, n. 1, p. 299-319, 1984.

Morgan JM. Adaptation to water deficits in 3 grain legume species. Mechanisms of turgor maintenance. **Field Crops Research**, 29, 91–106, 1992.

Nepomuceno AL, Neumaier N, Farias JRB, Oya T. Tolerância à seca em plantas: mecanismos fisiológicos e moleculares. **Biotecnologia Ciência & Desenvolvimento**, v. 23, p. 12-18, 2001.

Oren, R.; Sperry, J.S.; Katul, G.G.; Pataki, D.E.; Ewers, B.E.; Phillips, N.; Schafer, K.V.R. Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. **Plant, Cell and Environment**, v. 22(12), p. 1515-1526, 1999.

Pratt RB e Jacobsen AL. Conflicting demands on angiosperm xylem: Tradeoffs among storage, transport and biomechanics. **Plant, cell & environment**, v. 40, n. 6, p. 897-913, 2017.

Peixoto CP. Curso de Fisiologia Vegetal. Cruz das Almas: **Universidade Federal do Recôncavo da Bahia**, 177p, 2011.

Porto MCM. Mecanismos de resistência à seca em plantas. **I Reunião de Fisiologia Vegetal**. Londrina, PR. 29p. 1987.

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

Ryan MG et al. Factors controlling *Eucalyptus* productivity: how water availability and stand structure alter production and carbon allocation. **Forest Ecology and Management**, v. 259, n. 9, p. 1695-1703, 2010.

Santos RF e Carlesso R. Déficit hídrico e os processos morfológico e fisiológico das plantas. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.2, n.3, p.287-294, 1998.

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

Slayter RO e Taylor SA. Terminology in plant- and soil-water relations. **Nature** 187, 922– 924. 1960.

Stape JL, Binkley D, Ryan MG, Gomes AN. Water use, water limitation, and water use efficiency in a *Eucalyptus* plantation. **Bosque**, v. 25, n. 2, 2004.

Stape JL et al. The Brazil *Eucalyptus* Potential Productivity Project: Influence of water, nutrients and stand uniformity on wood production. **Forest Ecology and Management**, v. 259, n. 9, p. 1684-1694, 2010.

Taiz L e Zeiger E. **Fisiologia vegetal. 6º edição - Artmed**, Porto Alegre; 2017.

Tatagiba SD, Pezzopane JEM, Reis EF, Dardengo MCJD, Effgen TAM. Comportamento fisiológico de dois clones de *Eucalyptus* na época seca e chuvosa. **Cerne, Lavras**, v. 13, n. 2, p. 149-159, 2007.

Turner NC e Kramer PJ. Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stresses. **New York: Wiley Interscience**, p. 383-399, 1980.

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

Tyree MT e Zimmermann MH. Xylem structure and the ascent of sap. 2nd edn. **Springer**, Berlin, 283 p. 2002.

Wenkert W. Measurement of tissue osmotic pressure. **Plant Physiology**, v. 65, p. 614-617, 1980.

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

White DA, Beadle CL, Worledge D, Honeysett JL. Wood production per evapotranspiration was increased by irrigation in plantations of *Eucalyptus globulus* and *E. nitens*. **New forests**, v. 47, n. 2, p. 303-317, 2016.

Whitehead D e Beadle CI. Physiological regulation of productivity and water use in *Eucalyptus*: a review. **Forest Ecology and Management**, v. 193, Issues 1–2, 2004.

Zandalinas SI, Mittler R, Balfagón D, Arbona V, Gómez-Cadenas A. Plant adaptations to the combination of drought and high temperatures. **Physiologia plantarum**, v. 162, n. 1, p. 2-12, 2018.

Zolfaghar S, Villalobos-Vega R, Zeppel M, Eamus D. The hydraulic architecture of *Eucalyptus* trees growing across a gradient of depth-to-groundwater. **Functional plant biology**, v. 42, n. 9, p. 888-898, 2015a.

Zolfaghar S, Villalobos-Vega R, Cleverly J, Eamus D. Co-ordination among leaf water relations and xylem vulnerability to embolism of *Eucalyptus* trees growing along a depth-to-groundwater gradient. **Tree physiology**, v. 35, n. 7, p. 732-743, 2015b.

Zonta JH, Brandão ZN, Rodrigues JIS, Sofiatti V. Resposta do algodoeiro ao déficit hídrico em diferentes fases de crescimento. **Rev. Caatinga**, Mossoró, v. 30, n. 4, p. 980-990, 2017.