

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

**HÍBRIDOS DE EUCALIPTO SOB DIFERENTES REGIMES
HÍDRICOS EM VASOS E CRESCIMENTO NO CAMPO**

**Claudia Denise da Silva
Engenheira Agrônoma**

2013

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

**HÍBRIDOS DE EUCALIPTO SOB DIFERENTES REGIMES
HÍDRICOS EM VASOS E CRESCIMENTO NO CAMPO**

Claudia Denise da Silva

Orientador: Prof. Dr. Rinaldo Cesar de Paula

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

2013

S586h Silva, Claudia Denise
Híbridos de eucalipto sob diferentes regimes hídricos em vasos e crescimento no campo / Claudia Denise da Silva. – – Jaboticabal, 2013
viii, 57 p. :il. ; 29 cm

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, 2013
Orientador: Rinaldo Cesar de Paula
Banca examinadora: Mário Luiz Teixeira de Moraes, Luciana Duque Silva, Priscila Lupino Gratão, Sergio Valiengo Valeri
Bibliografia

1. Eucalyptus urograndis. 2.Seca. 3. Tolerância ao déficit hídrico. 4.Prolina. 5. Índice estomático. I. Título. II. Jaboticabal-Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias.

CDU 631.527:582.776.2

Ficha catalográfica elaborada pela Seção Técnica de Aquisição e Tratamento da Informação – Serviço Técnico de Biblioteca e Documentação - UNESP, Câmpus de Jaboticabal.

DADOS CURRICULARES DO AUTOR

CLAUDIA DENISE DA SILVA - nascida em 12 de junho de 1984 em Catanduva, SP, é Engenheira Agrônoma formada pela Universidade Federal de Lavras – MG em fevereiro de 2007. Concluiu o Mestrado em Agronomia (Produção e Tecnologia de Sementes) pela Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias – UNESP, Câmpus de Jaboticabal, São Paulo, em fevereiro de 2009, no qual foi bolsista do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq). Em março do mesmo ano iniciou o Doutorado em Agronomia (Genética e Melhoramento de Plantas) sendo bolsista da CAPES de julho de 2009 a junho de 2012 e do CNPq de outubro de 2012 a fevereiro de 2013.

Não é a espécie mais forte que sobrevive
tampouco a mais inteligente.
É a mais adaptável às mudanças.
(Charles Darwin)

*Ao meu querido pai **Zico** e minha mãe **Tereza**, pelo exemplo de vida e luta e apoio incondicional em todas as minhas escolhas e decisões.*

*À minha irmã **Deise**, pela amizade e demonstração de verdadeiros sentimentos de irmandade.*

A eles que me ensinaram o amor ao estudo e ao dever, à verdade e à honestidade.

DEDICO

AGRADEÇO.....

A DEUS, razão única de toda a existência, pela vida e proteção;

À Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias – UNESP/ JABOTICABAL e ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Genética e Melhoramento de Plantas), bem como seu corpo docente, pela oportunidade de realização do doutorado e contribuição em minha formação profissional;

Ao Professor Rinaldo Cesar de Paula pelos ensinamentos, paciência, confiança, dedicação e exemplo de profissionalismo no exercício das atividades de ensino e pesquisa;

À Professora Nádia Figueiredo de Paula, por toda ajuda prestada.

Aos professores Durvalina Maria Mathias dos Santos e Jairo Osvaldo Gazeta pelo auxílio nas avaliações bioquímicas.

Aos membros da banca examinadora, Prof^o Dr^o Mário Luiz Teixeira de Moraes, Prof^a Dr^a Luciana Duque Silva, Prof^a Dr^a Priscila Lupino Gratão e Prof^o Dr^o Sergio Valiengo Valeri pelas contribuições para melhoria deste trabalho.

Aos estagiários do Laboratório de Sementes e Melhoramento Florestal, Janiele Santos do Nascimento, Victor Borges, Caio Juliani, Camila Balisteri e Natália Jacopini pela ajuda e amizade.

Aos amigos Camila Rosim, Hélio Junqueira, João Prieto, Mariana Silva Rosa Pazeto, Maria Natália Melloni, Helen Rodrigues, Viviane Viana e Tseng Yao Hsing pelo agradável convívio e amizade.

A laboratorista Sônia e aos funcionários do horto Fernando, Mauro e Roberto pela valiosa ajuda durante as etapas do experimento.

Ao meu namorado Juliano pelo incentivo, companheirismo e compreensão em todos os momentos.

..... enfim, a todos que direta ou indiretamente, contribuíram para a conclusão desta pesquisa

MUITO OBRIGADA!!!

SUMÁRIO

	Página
RESUMO.....	vii
ABSTRACT.....	viii
1 INTRODUÇÃO.....	1
2 REVISÃO DE LITERATURA.....	2
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	7
3.1 Híbridos de eucalipto sob diferentes regimes hídricos em vasos	7
3.1.1 Avaliações de crescimento.....	8
3.1.2 Avaliações fisiológicas	8
3.1.3 Avaliação da densidade estomática e do índice estomático.....	9
3.1.4 Avaliações bioquímicas	10
3.1.5 Análise dos dados.....	10
3.2 Híbridos de eucalipto após suspensão da irrigação em vasos.....	11
3.2.1 Análise dos dados.....	11
3.3 Desenvolvimento inicial de híbridos de eucalipto em campo	12
3.3.1 Análise dos dados.....	13
4 RESULTADOS E DICUSSÃO.....	14
4.1 Híbridos de eucalipto sob diferentes regimes hídricos em vasos	14
4.1.1 Classificação dos híbridos por meio das características de crescimento.....	14
4.1.2 Desempenho dos híbridos por meio das características Fisiológicas.....	22
4.1.3 Densidade estomática e índice estomático.....	33
4.1.4 Alterações no conteúdo de prolina e glicina nos híbridos de eucaliptos submetidos à deficiência hídrica	36
4.2 Híbridos de eucalipto após suspensão da irrigação em vasos.....	40
4.3 Comportamento inicial de híbridos de eucalipto em condições de campo...46	
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	48
6 CONCLUSÕES.....	50
7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	51

HÍBRIDOS DE EUCALIPTO SOB DIFERENTES REGIMES HÍDRICOS EM VASOS E CRESCIMENTO NO CAMPO

RESUMO- O eucalipto apresenta crescimento rápido e boa adaptação às condições edafobioclimáticas brasileiras, constituindo-se na principal opção comercial para a oferta de madeira para diversos usos. Objetivou-se com este trabalho avaliar, em híbridos de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla*, características de crescimento, fisiológicas e bioquímicas sob diferentes condições de disponibilidade hídrica e o crescimento inicial dos híbridos em campo. Foram avaliados cinco híbridos comerciais de eucalipto (H1, H2, H3, H4 e H5) em três experimentos diferentes. O primeiro experimento foi conduzido em vasos sob quatro condições de umidade do solo que foram determinados com base na capacidade máxima de retenção de água pelo substrato de forma a mantê-lo com 65%, 50%, 35% e 20% desta capacidade de retenção até o final do experimento, que durou 120 dias desde o plantio. Foram avaliadas nesse experimento as seguintes características de crescimento: altura, diâmetro do coleto, número de folhas, área foliar e massa seca de folhas, de caule + ramos, de raízes, da parte aérea e total e relação raiz/parte aérea; fisiológicas: taxas de fotossíntese líquida, condutância estomática, transpiração, número de estômatos, teor relativo de clorofila total, rendimento fotoquímico máximo do fotossistema II, eficiência de uso da água, eficiência instantânea da transpiração e potencial hídrico foliar e bioquímicas: quantificação de prolina e glicina. O segundo experimento, também em vasos, avaliou a sobrevivência dos cinco híbridos de eucalipto após a suspensão da irrigação. Além das características de crescimento e de trocas gasosas foi também computado o intervalo de tempo para a morte dos híbridos. Num terceiro experimento, os híbridos foram cultivados em campo por um período de 12 meses e avaliados através da altura. O déficit hídrico ocasionou alterações em todas as características avaliadas nos híbridos de eucalipto. Os híbridos apresentaram diferenças nas características fisiológicas e de crescimento que resultaram em maior ou menor grau de tolerância ao déficit hídrico e resposta diferencial de desenvolvimento sob deficiência hídrica e também no campo. As alterações nas características estomáticas e acúmulo de prolina e glicina serviu apenas como indicador do déficit hídrico, não favorecendo a sobrevivência em condições de estresse. O H2 possui alterações nas de trocas gasosas favoráveis a sua sobrevivência sob deficiência hídrica, no entanto o menor crescimento quando cultivado em vasos foi atribuído a sua menor área foliar. O H5 apresentou o maior crescimento em todas as condições avaliadas, sendo o mais indicado para o cultivo independentemente da disponibilidade hídrica. Devido às características de tolerância ao déficit hídrico aliadas ao bom crescimento no campo, o H2 pode ser indicado para áreas com déficit hídrico mais acentuado.

Palavras-chave: *Eucalyptus urograndis*; seca; tolerância ao déficit hídrico; prolina; índice estomático

EUCALYPTUS HYBRIDS UNDER DIFFERENT WATER REGIMES IN POTS AND GROWTH IN THE FIELD

ABSTRACT- The eucalyptus grows rapidly and adapts well to Brazilian edaphic and bioclimatic conditions. It is the leading commercial option for producing timber with a wide variety of uses. The objective of the research was to evaluate, in hybrids of *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla*, growth, physiologic and biochemical characteristics under different conditions of availability of water and initial growth of hybrids in the field. Five commercial Eucalyptus hybrids (H1, H2, H3, H4 and H5) were evaluated in three different experiments. The first one was conducted in pots under four soil moisture. The conditions were determined based on the maximum capacity of water retention by substrate in order to keep it at 65%, 50%, 35% and 20% of this capacity retention until the end of the experiment, which lasted for 120 days since planting. In this experiment it was evaluated growth characteristics as follows: height, stem diameter, number of leaves, leaf area and dry weight of leaves, stem + branches, roots, shoots and total and relation root / shoot in experiments greenhouse and height in the field experiment; physiological: rates of net photosynthesis, stomatal conductance, transpiration, number of stomata, relative content of chlorophyll, maximum photochemical efficiency of photosystem II, efficiency of water use and leaf water potential; and biochemical: quantification of proline and glycine. The second experiment, also conducted in pots evaluated the survival of five hybrids of eucalyptus after the suspension of irrigation. In addition the growth characteristics and gas exchange was also counted the range time for the death of hybrids. In the third experiment, the hybrids were grown in the field for period of 12 months and evaluated by height. Water stress induced changes in all characteristics in Eucalyptus hybrids. The hybrids presented differences in physiological and growth characteristics that resulted in higher or lower tolerance to water deficit and differential response to developing under these conditions and also in the field. The modifications in stomatal characteristics and accumulation of proline did not develop favoring survival under stressful conditions, serving only as an indicator of water deficit. The sample H2 showed changes in gas exchange that were favorable to their survival under water deficit; however lower growth when grown in pots attributed to its smaller leaf area. The sample H5 showed the highest growth in all evaluated conditions, being the most suitable sample for cultivation, regardless of water availability. Due to the characteristics of tolerance to water deficit combined to the proper-growth in the field, the sample H2 can be indicated to areas with more pronounced water deficits.

Keywords: *Eucalyptus urograndis*; water deficit; drought tolerance; proline; stomatal index.

1 INTRODUÇÃO

O eucalipto apresenta crescimento rápido e boa adaptação às condições edafobioclimáticas brasileiras constituindo-se na principal opção comercial para a oferta de madeira para diversos usos. A importância da cultura do eucalipto para o Brasil pode ser avaliada pela contínua expansão do setor florestal brasileiro, baseado em plantações, principalmente, com espécies e híbridos do gênero e pela participação do setor florestal na economia do país.

As atuais projeções das mudanças climáticas prevêm que a escassez de água e a incidência de altas temperaturas irão aumentar em muitas regiões do globo. Assim, é importante a integração das diferentes áreas a fim de identificar e superar as limitações genéticas e agronômicas das culturas, em relação ao crescimento e a produtividade, em ambientes desfavoráveis, particularmente os sujeitos à seca (CHAVES; DAVIES, 2010).

O déficit hídrico, permanente ou temporário, afeta o crescimento e o desenvolvimento da planta. A primeira e mais sensível resposta ao déficit hídrico é a diminuição da turgescência celular, com consequente diminuição no crescimento das plantas (LARCHER, 2004; ANJUM et al., 2011).

A tolerância ao déficit hídrico pode ser avaliada através do desempenho das plantas em relação a vários aspectos anatômicos, morfológicos, fisiológicos, e bioquímicos, associados à eficiência no uso da água e consequente produção e partição de fotoassimilados, que minimizam as possíveis reduções na taxa de crescimento e na produtividade quando a água passa a ser um recurso limitante.

Em espécies perenes como o eucalipto, tem-se observado que os genótipos tolerantes à seca são pouco produtivos, pois os mecanismos de tolerância envolvem custos metabólicos, a exemplo do fechamento estomático, da produção de compostos osmoprotetores, do aprofundamento do sistema radicular em detrimento do crescimento da parte aérea (CHAVES; FLEXAS; PEREIRA, 2009; PAULA; PAULA; MARINO, 2012) e os genótipos que apresentam maior crescimento, geralmente são mais sensíveis, com maior redução no crescimento em condições de deficiência hídrica (PEREIRA et al., 2010). No entanto, o desejável é a identificação de genótipos com crescimento satisfatório mesmo sob suprimento hídrico deficiente.

As técnicas de produção de mudas de híbridos de eucalipto têm evoluído substancialmente, aumentando a possibilidade de uso de elevado número de material clonal para plantio. Esses clones, no entanto, precisam ser eficientemente avaliados sob disponibilidade limitada de recursos de crescimento, principalmente, no que se refere a mecanismos de tolerância ao déficit hídrico.

Diante do exposto, objetivou-se com este trabalho avaliar, em híbridos de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla*, características de crescimento, fisiológicas e bioquímicas sob diferentes condições de disponibilidade hídrica e o crescimento inicial dos híbridos em campo.

2 REVISÃO DE LITERATURA

Para atender a crescente demanda por produtos de base florestal, a área com florestas plantadas para fins comerciais tem aumentado gradativamente. Em vários países, em especial no Brasil, essas florestas têm sido estabelecidas com espécies do gênero *Eucalyptus*, cujos materiais genéticos apresentam alta produtividade e são adaptados a diferentes condições ambientais. Dessa forma, o cultivo do *Eucalyptus* pode diminuir a exploração de árvores em florestas naturais e torna-se uma opção, inclusive, para o uso em áreas degradadas (FERREIRA; GALVÃO, 2000).

O plantio de *Eucalyptus* no Brasil ocupou em 2011 cerca de 4,9 milhões de hectares e apresentou crescimento de 2,5%, principalmente, devido ao estabelecimento de novos plantios frente à demanda dos projetos industriais de papel e celulose (ABRAF, 2012).

Pesquisas sobre respostas de plantas ao estresse hídrico têm se tornado cada dia mais importante, visto que estudos de previsão de mudanças climáticas prevêm a expansão de zonas áridas na terra (LARCHER, 2004; SLOT; POOTER, 2007). Assim, o entendimento dos efeitos da deficiência hídrica nas plantas é vital para a melhoria de práticas de manejo e melhoramento agrícola e florestal (CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003).

No Brasil, a expansão da eucaliptocultura tem-se dado em áreas com grande limitação ao desenvolvimento vegetal, principalmente no que se refere à disponibilidade hídrica, a exemplo dos estados do Maranhão, Tocantins e Pará. Além disso, áreas com condições climáticas favoráveis também estão passíveis a ocorrência de longos períodos de estiagem que podem afetar o desenvolvimento das culturas, principalmente das culturas perenes.

As respostas das plantas a escassez de água são complexas, envolvendo mudanças adaptativas e efeitos deletérios. Considerando que cada mecanismo de tolerância à seca é espécie-específico, o conhecimento deste permite a identificação de características fisiológicas que podem ser usadas em programas de melhoramento (PITA et al., 2005). A maioria das pesquisas envolve a identificação dos mecanismos utilizados pelas espécies conferindo maior ou menor tolerância ao déficit hídrico, no entanto os resultados podem ser utilizados em estudos que visam à diferenciação de genótipos dentro de uma mesma espécie.

O déficit hídrico inicia nas plantas um complexo de respostas começando com a percepção do estresse, que desencadeia uma cascata de eventos moleculares que é finalizada em vários níveis de respostas fisiológicas, metabólicas e de desenvolvimento (QUEIROZ, 2010). Diante disso, para avaliar o efeito do déficit hídrico sobre as plantas e quais os mecanismos de resistência podem estar atuando, várias características devem ser avaliados simultaneamente para uma caracterização mais precisa de um genótipo.

Os possíveis mecanismos de resistência à seca são o retardo e a tolerância a desidratação e o escape da seca (TAIZ; ZEIGER, 2010). Em eucalipto o mecanismo de escape não ocorre por se tratar de uma cultura perene, sendo qualquer grau de resistência resultado da presença do primeiro e/ou segundo mecanismo. Dentre os mecanismos de tolerância ao déficit hídrico, variações nas respostas fisiológicas, bioquímicas, bem como estratégias de crescimento têm sido comparadas e discutidas em relação a características de tolerância de plantas à deficiência hídrica no solo (STRECK, 2004; BARTELS; SUNKAR, 2005).

Em se tratando do retardo da desidratação um dos mecanismos que pode conferir tolerância ao déficit hídrico é o equilíbrio entre absorção de água pelas raízes e perdas, principalmente, através dos estômatos, visando à manutenção do

turgor celular. A maximização da absorção de água é feita pela manutenção do crescimento e aprofundamento do sistema radicular correspondendo, em geral, no aumento da relação raiz/parte aérea (PINHEIRO; CHAVES, 2011). Em relação às perdas, a redução da área foliar pode ser considerada a primeira linha de defesa contra a seca (CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003; TAIZ; ZEIGER, 2010).

Em *Eucalyptus microtheca* sob deficiência hídrica, houve aumento da alocação de carbono para o sistema radicular que resultou em mudanças na relação raiz/parte aérea (SUSILUOTO; BERNINGER, 2007). Segundo estes autores, esta mudança é a primeira modificação que desencadeia uma série de alterações para minimizar o efeito do déficit hídrico na espécie.

A tolerância ao déficit hídrico também pode ser avaliada por meio de características biométricas e acúmulo de massa seca dos órgãos das plantas em fase inicial de desenvolvimento, a exemplo do acúmulo de matéria seca total que tem se mostrado uma característica adequada para comparar genótipos sob diferentes condições de disponibilidade hídrica (TATAGIBA et al., 2007). A maioria dos genótipos, classificados como tolerantes ao déficit hídrico sob disponibilidade hídrica adequada são pouco produtivos, “economizando” água o que pode favorecer sua sobrevivência por maior tempo.

Analisando o crescimento de clones de *Eucalyptus urograndis*, Pereira et al. (2010) verificaram que o desempenho dos genótipos foi diferenciado em relação à disponibilidade hídrica, sendo que aquele que apresentou maior taxa de crescimento e maior acúmulo de massa seca em condições adequadas de suprimento de água, foi o mais sensível à deficiência hídrica.

As diferenças encontradas no crescimento das plantas sobre deficiência hídrica na maioria das vezes são explicadas pelas diferenças nos processos fisiológicos associados à taxa de fixação e translocação de carbono. A redução nas características de trocas gasosas devido ao déficit hídrico é relatada para várias espécies de *Eucalyptus* e a análise dessas características permite a classificação de genótipos quanto a tolerância ao déficit hídrico (LIMA; JARVIS; RHIZOPOULOU, 2003, MARTINS et al., 2008) assim como as características de crescimento (MARTINS et al., 2008).

Mudas de *Eucalyptus cloeziana* apresentaram maior redução na taxa fotossintética do que *Eucalyptus argophloia* cultivadas sob déficit hídrico (NGUGI et al., 2004) sendo este mais eficiente na utilização da água que *Eucalyptus cloeziana*, e mais adequado para plantio em áreas com baixa disponibilidade hídrica (NGUGI et al., 2003).

Além das características de crescimento e de trocas gasosas, outras variáveis têm sido empregadas em estudos de déficit hídrico a exemplo da eficiência no uso da água, de índices relacionados à fluorescência e conteúdo de clorofila, de alterações no número de estômatos e do ajustamento osmótico.

A eficiência no uso da água é a variável que relaciona os valores de fotossíntese com os de condutância estomática e, ou transpiração e dá idéia da quantidade de carbono assimilado por água perdida ou CO₂ absorvido. Sob deficiência hídrica essa característica tende a aumentar, visto que as reduções na taxa fotossintética são menores que as observadas para condutância estomática e, ou transpiração (PITA et al, 2005). A eficiência no uso da água foi uma estratégia ineficiente na seleção de clones de eucalipto para ambientes com disponibilidade hídrica limitada no solo, sendo a taxa fotossintética e o potencial hídrico as variáveis mais indicadas para se avaliar a resistência dos clones ao déficit hídrico (TATAGIBA et al., 2008).

Os índices relacionados à fluorescência da clorofila fornecem uma indicação da capacidade fotossintética da planta, o que é uma informação importante em estudos de estresse (MENDONÇA et al., 2010). A característica de fluorescência mais utilizado para medir a fotoinibição é a razão entre a fluorescência variável e a fluorescência máxima, que reflete a eficiência quântica máxima do PSII e é empregado como um indicador sensível da performance fotossintética da planta (JOHNSON et al., 1993). O déficit hídrico pode aumentar a fotoinibição da fotossíntese, medida por fluorescência da clorofila de várias espécies de *Eucalyptus*, incluindo o *Eucalyptus grandis* (LIMA; JARVIS; RHIZOPOULOU, 2003).

O aumento ou a redução na densidade estomática pode estar relacionado, respectivamente, com redução ou aumento do crescimento das células em condições de estresse ou a alteração no número de estômatos que pode ocorrer devido as alterações na diferenciação de células epidérmicas em estomáticas que

também pode ser influenciada pelo estresse. Já o índice estomático é um atributo que permite obter informações sobre a diferenciação celular de maneira independente do processo de expansão celular (TICHÁ, 1982).

A capacidade de acumular solutos compatíveis, os quais, além de atuarem no ajustamento osmótico, protegem as estruturas celulares contra os danos induzidos pela desidratação e oxidação pode influenciar no grau de tolerância de uma espécie ou cultivar (ANAMI et al., 2009). Os aminoácidos glicina e prolina são os dois compostos orgânicos que mais se acumulam em várias espécies de plantas em resposta a estresses ambientais como a seca. Enquanto muitos estudos têm indicado uma relação positiva entre o acúmulo de glicina e prolina e tolerância ao estresse, alguns descrevem que o aumento de suas concentrações seria um indicador do estado hídrico e não uma resposta adaptativa à seca (ASHARAF; FOOLAD, 2007; ALEMÁN et al., 2010; VERSLUES; JUENGER, 2011). Esses solutos compatíveis são moléculas ou íons atóxicos que não interferem no metabolismo e se acumulam predominantemente no citoplasma, onde têm função de manter a turgescência celular, além de estabilizar proteínas e estruturas celulares em condições subótimas dos fatores ambientais (BRAY et al., 2001; BARTELS; SUNKAR, 2005).

Em estudo do comportamento de mudas de diferentes espécies de eucalipto (*Eucalyptus grandis*, *Eucalyptus viminalis*, *Eucalyptus tereticornis* e *Eucalyptus camaldulensis*) em resposta à deficiência hídrica, Lemcoff et al. (1994) verificaram que *Eucalyptus camaldulensis* apresentou baixo ajustamento osmótico, levando os autores a atribuírem sua maior resistência à seca ao desenvolvimento de um sistema radicular profundo e ramificado, que possibilita absorver água de camadas mais profundas do solo.

Espécies de eucalipto apresentam diferentes respostas ao déficit hídrico, por exemplo, *Eucalyptus camaldulensis* e *Eucalyptus saligna* evitam o estresse aumentando a profundidade do sistema radicular, *Eucalyptus leucoxylon* e *Eucalyptus platypus* apresentam baixo potencial osmótico e capacidade de ajustar ao máximo o módulo elástico das células (WHITE et al., 2000). A redução do potencial osmótico agiria em combinação com adaptações morfológicas capacitando o eucalipto a suportar o baixo potencial hídrico externo (MERCHANT et al., 2007).

Uma única característica não é suficiente para prever o comportamento das plantas em condições de estresse, sendo necessária uma análise conjunta das diferentes respostas obtidas. Cha-um e Kirdmanee (2010) encontraram degradação de pigmentos fotossintéticos, aumento no conteúdo de prolina, alteração no rendimento fotoquímico do fotossistema II e redução em características de crescimento, principalmente, na área foliar em plantas de *Eucalyptus camaldulensis* submetidos ao déficit hídrico e ressaltam que essas características podem ser usadas na seleção de genótipos de eucalipto para tolerância ao déficit hídrico.

3 MATERIAL E MÉTODOS

A pesquisa constou de três experimentos conduzidos na Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias da Universidade Estadual Paulista (FCAV/UNESP), Câmpus de Jaboticabal. O município de Jaboticabal está situado a 21°16' de latitude sul, 48°19' de longitude oeste e 575 m de altitude. Segundo a classificação climática de Köppen o clima é de transição entre os tipos CWA (quente e inverno seco) e AW (tropical de inverno seco), de acordo com VENTURA et al. (1965/66).

Foram avaliados cinco híbridos comerciais de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla*, denominados H1, H2, H3, H4 e H5, cedidos pela empresa Fibria Celulose e Papel S.A.. Foram usadas mudas com idade média de 70 dias, produzidas pelo processo de miniestaquia de acordo com procedimentos operacionais adotados pela empresa.

3.1 Híbridos de eucalipto sob diferentes regimes hídricos em vasos

Nesse primeiro experimento as mudas dos cinco híbridos foram plantadas em vasos de plástico preto preenchidos com 10 kg de uma amostra de solo (Neossolo Quartzarênico) proveniente de áreas de cultivo de eucalipto pertencentes à Fibria Celulose e Papel S.A., localizadas no município de Três Lagoas, MS. A calagem e adubação do foram realizadas de acordo com a análise de solo e recomendações técnicas para a cultura. O experimento foi conduzido em casa de vegetação coberta com filme de plástico transparente de 150 µm de espessura e as laterais revestidas com telas com capacidade de interceptação de 30% da luz, entre os meses de junho

e setembro de 2011. Neste período as médias de temperatura e umidade relativa foram de 17,9 °C e 68,8%, 20,1 °C e 62,5%; 21,7 °C e 56,3%; 23,0 °C e 48,9% para os meses de junho, julho, agosto e setembro, respectivamente.

O substrato foi irrigado diariamente por um período de 26 dias após o plantio para garantir a sobrevivência das mudas. Os tratamentos correspondentes aos diferentes níveis de umidade do solo foram determinados com base na capacidade máxima de retenção de água pelo substrato de forma a mantê-lo com 65%, 50%, 35% e 20% desta capacidade de retenção até o final do experimento, que durou 120 dias desde o plantio. A reposição diária da quantidade de água suficiente para manter a umidade desejada dos tratamentos foi feita pelo método gravimétrico. O delineamento utilizado foi o de blocos casualizados, no esquema fatorial 5 x 4 (cinco híbridos e quatro níveis de umidade do solo), com seis repetições de uma planta, totalizando 120 plantas.

3.1.1 Avaliações de crescimento

As avaliações do crescimento das plantas foram realizadas no início e no final do experimento por meio da altura total, medida com régua graduada em mm; do diâmetro do coleto determinado com paquímetro digital; do número de folhas, da área foliar determinada através de um aparelho medidor de área foliar (Li-Cor 3100), da massa seca de folhas, da massa seca de caule + ramos e da massa seca de raízes determinadas em balança de precisão após submeter o material vegetal à secagem, em estufa de circulação de ar, a 70 °C, até massa constante. Com esses dados de massa seca foram calculadas a massa seca da parte aérea pela soma da massa seca de folhas com a massa seca de caule + ramos, massa seca total pela soma da massa seca da parte aérea e a massa seca de raiz e a relação raiz/parte aérea pela razão entre a massa seca de raiz e a massa seca da parte aérea. Para determinação da massa seca inicial, no dia da instalação do experimento foram sacrificadas seis mudas representativas de cada híbrido.

3.1.2 Avaliações fisiológicas

Foram determinados as características das trocas gasosas com um aparelho analisador de gases no infravermelho (IRGA), modelo LCPro+ (ADC BioScientific Ltd.) acoplado a uma fonte de luz artificial regulada para fornecer fluxo de fótons

fotossinteticamente ativo de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e sob concentração de CO_2 ambiente ($370 \pm 10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). As medições foram realizadas entre 7h e 11h da manhã em folha totalmente expandida no ápice da planta. Foram avaliadas a taxa de fotossíntese líquida ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), a transpiração ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e a condutância estomática ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Com os resultados das trocas gasosas foram calculadas a eficiência instantânea da transpiração ($\mu\text{mol mmol}^{-1}$), estimada pela razão entre a fotossíntese líquida e transpiração pela relação: e a eficiência do uso da água ($\mu\text{mol mol}^{-1}$), estimada pela razão entre fotossíntese líquida e condutância estomática.

Foi determinado também o Índice de Conteúdo de Clorofila, usando um clorofilômetro portátil modelo CCM-200 (OPTI-Sciences), o Rendimento Fotoquímico Máximo do Fotossistema II com o uso de um fluorômetro portátil modelo OS-30P (OPTI-Sciences) após manter o tecido foliar a ser medido no escuro por no mínimo 15 minutos com o auxílio de pinças cliques específicas e o Potencial Hídrico Foliar determinado pelo método da bomba de pressão estabelecido por Scholander et al. (1965) em pequenos brotos (1-3 folhas) que foram destacados da planta e colocados na bomba de pressão com o pecíolo estendendo-se para fora da câmara. A pressão foi aplicada até que a seiva aparecesse na superfície do corte. O potencial hídrico foliar foi expresso por meio do negativo da pressão necessária para produzir a exsudação da água do tecido vegetal para fora da superfície cortada do pecíolo.

As avaliações foram realizadas aos 6, 40, 68 e 90 dias após o início dos tratamentos hídricos e designadas 1ª, 2ª, 3ª e 4ª avaliação.

3.1.3 Avaliação da densidade estomática e do índice estomático

A densidade estomática (número de estômatos mm^{-2}) e o índice estomático (%) foram determinados para os tratamentos extremos de umidade do solo (60% e 25%). Estas determinações foram realizadas usando folhas totalmente expandidas, coletadas de quatro repetições aos 27 dias após início dos tratamentos e ao final do experimento. Foi feita a impressão da face abaxial da epiderme das folhas em lâmina seguida da contagem das células epidérmicas e estomáticas. As contagens foram realizada em dois campos de $0,0676 \text{ mm}^2$ por folha, obtidos com microscópio eletrônico (Carl Zeiss, Axiovert 35), sob aumento de 200x e digitalizados com auxílio

de câmara digital (Carl Zeiss, AxioCam ICc3), acoplada ao microscópio e software específico (Carl Zeiss, Axio Vision 40 v. 4.8.1).

O cálculo do índice estomático foi feito de acordo com a expressão: Índice estomático (IE) = $[NE/(CE + NE)] \times 100$, em que NE é o número de estômatos e CE o número de células epidérmicas propriamente ditas.

3.1.4 Avaliações bioquímicas

Foram feitas as quantificações de prolina extraída de acordo com a metodologia descrita por Bates; Waldrew e Teare (1973) e glicina de acordo com Grieve e Grattan (1983), usando folhas totalmente expandidas de quatro repetições de cada tratamento coletadas aos 40 dias após o início dos tratamentos e ao final do experimento. Os resultados das análises foram interpolados em uma curva padrão para determinar a quantidade desses compostos (mg mL^{-1}) e os resultados finais expressos em μmol do composto por g de massa fresca de folhas.

3.1.5 Análise dos dados

Para as características de crescimento, o efeito dos regimes hídricos em cada híbrido foi comparado a partir dos dados absolutos e em termos de alteração de crescimento (%) em relação ao tratamento de 65% de umidade do solo e para eliminar o efeito da diferença inicial de desenvolvimento das mudas no momento da instalação do experimento, os dados também foram analisados em termos de incremento relativo (IR), pelo uso da seguinte expressão: $IR = [(Af - Ai) / Ai] \times 100$; em que Af: valor da característica A (altura, diâmetro do coleto,...) no final do experimento; Ai: valor da característica A (altura, diâmetro do coleto,...) no início do experimento.

Para classificar os híbridos quanto à eficiência no uso e resposta à escassez de água, também com base nas características de crescimento, foi feita uma adaptação do método proposto por Fageria e Kluthcouski (1980) por meio de uma representação gráfica no plano cartesiano onde no eixo das abscissas (x) foi representada a eficiência na utilização da água definida pela média da característica de cada híbrido no menor nível de umidade do solo (20%), e no eixo das ordenadas (y) a resposta à escassez de água obtida pela diferença entre a característica em 65% e 20% da umidade do solo. O ponto de origem dos eixos é a eficiência média e

a resposta média dos híbridos. Assim, os híbridos localizados acima e a direita são classificados como eficientes e sensíveis; acima e a esquerda como não eficientes e sensíveis; abaixo e a esquerda como não eficientes e tolerantes e abaixo e a direita como eficientes e tolerantes.

As análises de variância foram realizadas com o programa SISVAR e as médias comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Foram desdobradas as interações significativas até 25% ($p \leq 0,25$) seguindo recomendações de Perecin e Cargnelutti Filho (2009).

3. 2 Híbridos de eucalipto após suspensão da irrigação em vasos

Neste experimento 2, mudas dos mesmos cinco híbridos foram plantadas em vasos e adubadas conforme descrito no experimento 1.

Durante 33 dias após o plantio, para garantir a sobrevivência das mudas, foi feita irrigação diária mantendo 65% da capacidade máxima de retenção de água pelo substrato. Após esse período, a irrigação foi suspensa em todo o experimento até a morte das plantas. Este experimento teve duração total de 56 dias. Foram feitas avaliações do crescimento das plantas como descrito no item 3.1.1, avaliações fisiológicas por meio das características de trocas gasosas realizadas no primeiro, sétimo e posteriormente em intervalos de 2 ou 3 dias após a suspensão da irrigação até a morte das plantas e do potencial hídrico foliar realizado aos 12 e 15 dias após a suspensão da irrigação. Foi também computado o intervalo de tempo para a morte de cada planta.

Este experimento foi conduzido no delineamento em blocos casualizados, com cinco híbridos e 20 repetições, totalizando 100 plantas.

3.2.1 Análise dos dados

Os resultados das avaliações de crescimento foram analisados por meio do incremento relativo. As análises de variância foram realizadas com o programa SISVAR e as médias comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Os dados de mortalidade ao longo do tempo foram ajustados utilizando o modelo Probit no programa SAS pelo procedimento PROC PROBIT. 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 e TL₉₉ - tempo estimado para 5%, 50% e 99% de mortalidade das plantas, respectivamente) e o intervalo de confiança (IC) a 95% de probabilidade dos TL₅, TL₅₀ e TL₉₀ estimados. A sobreposição do IC foi interpretada como igualdade de tratamentos.

Os dados da taxa de fotossíntese líquida, de transpiração e condutância estomática dos híbridos ao longo do período de suspensão da irrigação foram submetidos à análise de regressão não linear adequando a equação (PÔRTO et al., 2006):

$$Y = a/(1 + e^{-k(x-x_c)}), \text{ em que:}$$

y= valor da característica (fotossíntese, transpiração ou condutância estomática)

x= período de suspensão da irrigação em dias;

a= valor máximo da característica y;

k= taxa relativa de redução de y;

x_c= valor de x que proporciona uma redução no valor máximo da característica y em 50%.

3.3 Desenvolvimento inicial de híbridos de eucalipto em campo

No terceiro experimento foram usadas mudas dos mesmos cinco híbridos de eucalipto avaliados nos experimentos 1 e 2 que foram plantadas no espaçamento 3,5 x 2 m em 27/04/2010. A área de plantio, localizada no Câmpus da Unesp de Jaboticabal, foi preparada por eliminação da cultura anterior, gradagem e abertura de sulcos. As adubações de plantio e cobertura foram feitas de acordo com a análise química do solo e recomendações de Gonçalves et al. (1997). Após o plantio as mudas foram irrigadas periodicamente durante 70 dias, até a estabilização das chuvas visando à sobrevivência das mesmas.

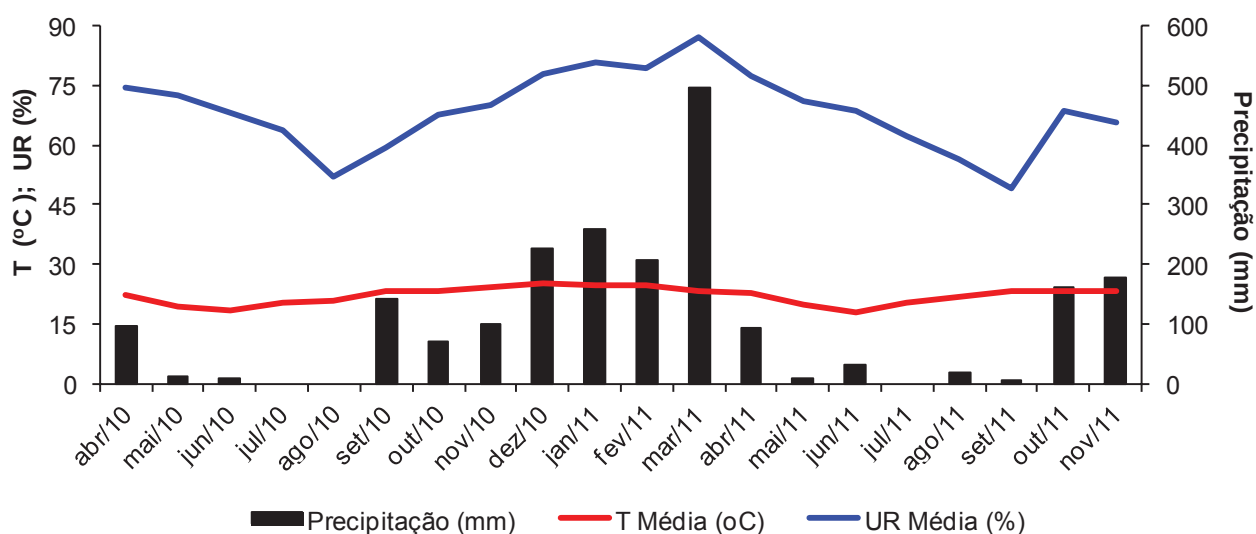


Figura 1. Temperatura média (Temp), umidade relativa (UR) e precipitação pluviométrica no período de abril de 2010 a novembro de 2011 (Estação climatológica).

O experimento foi estabelecido no delineamento em blocos casualizados, com 10 repetições de uma planta (“single tree plot”), totalizando 50 plantas.

Foram feitas avaliações de altura das plantas aos 40, 180 e 368 dias após o plantio.

3.3.1 Análise dos dados

Os dados de crescimento das plantas foram expressos por meio da taxa de crescimento relativo calculado pela expressão $TCR = (\ln ALT_f - \ln ALT_i) / IT$, onde TCR é a taxa de crescimento relativo, em $m\ m^{-1}\ dia^{-1}$, $\ln$ é o logaritmo neperiano, ALT_i é a altura da planta no início do período, em metro, ALT_f é a altura da planta no final do período, em metro e IT é o intervalo de tempo entre duas medições consecutivas, em dias. Foram calculados a TCR para os três períodos (40-180, 180-368 e 40-368). As análises de variância foram realizadas com o programa SISVAR e as médias comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

4 RESULTADOS E DICUSSÃO

4.1 Híbridos de eucalipto sob diferentes regimes hídricos em vasos

4.1.1 Classificação dos híbridos por meio das características de crescimento

Todas as características avaliadas foram negativamente afetadas com a redução progressiva da umidade do solo, independentemente do híbrido. No entanto, para altura (ALT), diâmetro do coleto (DIAM) e número de folhas (NF) não foram detectadas diferenças significativas entre os níveis de umidade do solo de 65 e 50%, exceto para o NF do híbrido 2 (H2). Porém, com o aumento da restrição hídrica para 35% e 20% de umidade do solo, essas características reduziram significativamente (Figura 1). A área foliar (AF), massa seca da parte aérea (MSPA), de caule + ramos (MSCR), de folhas (MSF), total (MST) e de raízes (MSR) dos híbridos 1 e 5 reduziram significativamente já a partir de 50% de umidade do solo (Figura 2).

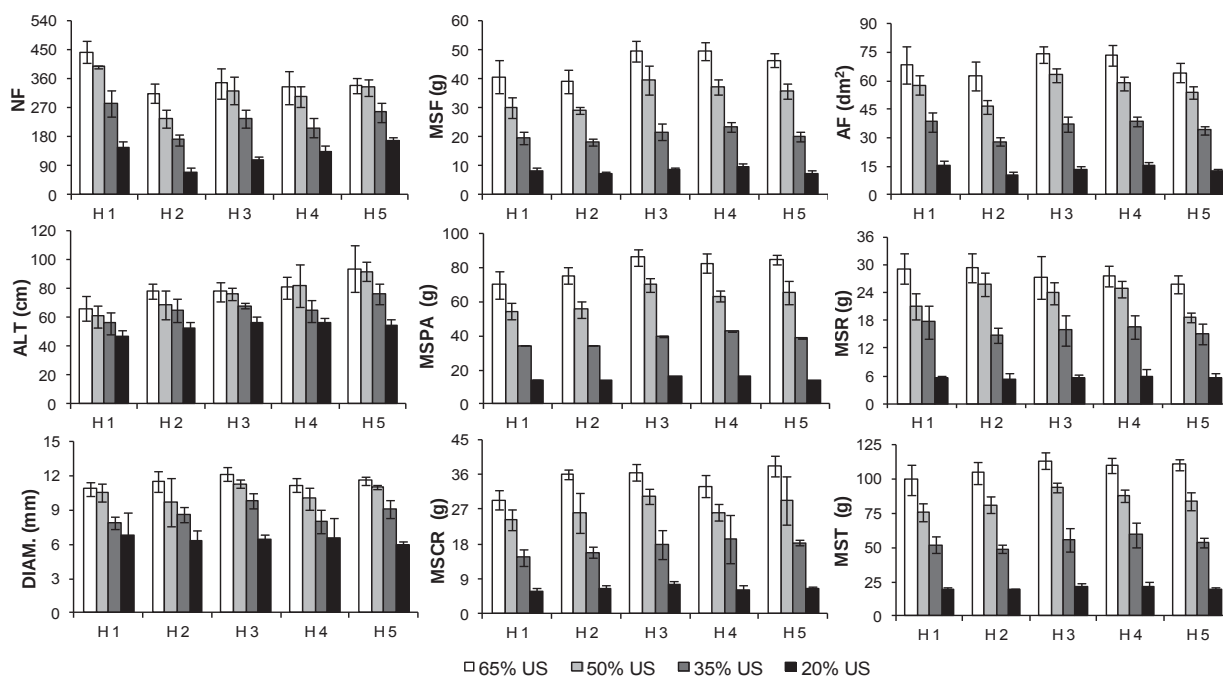


Figura 2- Número de folhas (NF), altura (ALT), diâmetro (DIAM), área foliar (AF), massa seca de folhas (MSF), da parte aérea (MSPA), de caule + ramos (MSCR), de raízes (MSR) e total (MST) dos cinco híbridos de eucalipto cultivados sob quatro níveis de umidade do solo.

A produção de biomassa sob deficiência hídrica reduziu até 84,2% para a MSF do H5, enquanto que para ALT, DIAM e NF a maior redução (77,1%) foi observada para número de folhas do H2 (Tabela 1). O maior efeito da restrição hídrica sobre a produção de biomassa ocorreu, principalmente, pela redução da área foliar e consequente queda da assimilação de carbono pela planta para produção de biomassa. Resultados semelhantes foram obtidos por Nascimento et al. (2011) com mudas de jatobá, com evidências de que a produção de massa seca foi a característica mais sensível à deficiência hídrica.

O início da redução da fixação de carbono devido ao fechamento estomático pode ocorrer mesmo em déficit hídrico moderado. Na planta, a redução na assimilação de carbono pode ocorrer concomitantemente ou mesmo antes da inibição do crescimento (CHAVES; OLIVEIRA, 2004). Nas mudas de eucalipto dos híbridos avaliados a redução no acúmulo de biomassa foi mais severa e anterior às reduções no crescimento em altura, diâmetro e número de folhas (Figura 2).

Tabela 1. Alteração (%) em altura (ALT), diâmetro (DIAM), número de folhas (NF), área foliar (AF), massa seca de caule + ramos (MSCR), de folhas (MSF), da parte aérea (MSPA), de raízes (MSR) e total (MST) dos cinco híbridos de eucalipto nos regimes de umidade do solo de 50, 35 e 20% em relação à testemunha (65%). (-) significa redução e (+) acréscimo em relação à testemunha.

HÍBRIDO	Relação entre US	ALT	DIAM	NF	AF	MSCR	MSF	MSPA	MSR	MST
H 1	65→50%	-7,7	-3,1	-10,4	-15,2	-17,3	-26,0	-22,4	-28,1	-24,0
	65→35%	-15,2	-27,4	-36,1	-43,8	-50,0	-52,0	-51,2	-39,6	-47,8
	65→20%	-28,5	-37,7	-66,5	-77,3	-80,6	-79,5	-80,0	-81,1	-80,3
H 2	65→50%	-12,0	-15,8	-24,7	-26,0	-27,3	-25,3	-26,3	-12,7	-22,4
	65→35%	-16,7	-25,5	-45,6	-55,1	-55,8	-53,2	-54,5	-49,8	-53,1
	65→20%	-33,4	-44,8	-77,1	-83,0	-82,0	-81,6	-81,8	-81,9	-81,8
H 3	65→50%	-2,1	-6,9	-6,6	-14,5	-16,9	-19,9	-18,7	-12,3	-17,1
	65→35%	-12,3	-19,0	-31,9	-49,6	-51,0	-56,0	-53,9	-41,7	-51,0
	65→20%	-27,0	-46,5	-69,0	-81,6	-79,5	-82,4	-81,2	-79,4	-80,7
H 4	65→50%	+1,6	-10,3	-9,0	-20,0	-20,7	-25,1	-23,4	-10,0	-20,0
	65→35%	-19,9	-28,2	-37,6	-47,4	-41,5	-52,7	-48,3	-39,7	-46,1
	65→20%	-29,8	-41,1	-60,0	-78,9	-80,9	-80,3	-80,6	-78,7	-80,1
H 5	65→50%	-2,1	-5,00	-1,9	-16,0	-23,4	-22,7	-23,0	-27,5	-24,0
	65→35%	-18,5	-21,5	-24,8	-46,9	-51,9	-56,6	-54,5	-41,3	-51,4
	65→20%	-41,5	-48,6	-50,4	-80,1	-83,2	-84,2	-83,8	-78,4	-82,5

Ao primeiro sinal de escassez de água, quando a umidade do solo foi reduzida de 65% para 50%, o H2 apresentou as maiores reduções em ALT, DIAM, NF e AF com valores de 12%, 15,8%, 24,7% e 26%, respectivamente, enquanto que para os outros híbridos nas mesmas condições, a maior redução foi de 7,7% em ALT e 10,4% em NF para o H1, 10,3% em DIAM e 20,0% em AF para o H4. Nos demais intervalos as reduções nessas características foram semelhantes entre os híbridos (Tabela 1).

Os híbridos 2, 3 e 4 não alteraram a relação R/PA com a redução do nível de umidade do solo, enquanto que para o H1 a R/PA foi maior a 35% de umidade do solo e para o H5 a 20% de umidade do solo (Tabela 2). A razão para os híbridos não alterarem a R/PA com o aumento do déficit hídrico pode estar ligada ao equilíbrio no crescimento entre a raiz e a parte aérea dessas plantas, não havendo necessidade de investirem especificamente no crescimento radicular (NASCIMENTO et al., 2011). Dentro de cada nível de umidade do solo, em geral, o H5 apresentou menor R/PA, exceto em 20% de umidade do solo em que não foram encontradas diferenças entre os híbridos (Tabela 2).

Tabela 2. Relação raiz/parte aérea (R/PA) dos cinco híbridos de eucalipto cultivados sob quatro níveis de umidade do solo.

HÍBRIDOS	65%	50%	35%	20%
H 1	0,41aB	0,38abB	0,51aA	0,40aB
H 2	0,39abA	0,46aA	0,43abA	0,39aA
H 3	0,31abA	0,34bA	0,39bA	0,34aA
H 4	0,33abA	0,39abA	0,39bA	0,36aA
H 5	0,30bBC	0,29bC	0,39bAB	0,41aA

Médias seguidas por uma mesma letra, minúsculas na coluna e maiúscula na linha, não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$).

A classificação dos híbridos nos maiores níveis de disponibilidade hídrica (65 e 50% de umidade do solo) a partir do incremento relativo (IR) das características biométricas e acúmulo de massa seca foram semelhantes (Figura 3). Em relação ao NF, os genótipos mais contrastantes foram o H2 e o H5, com menor valor de incremento relativo do número de folhas (IR-NF) para o H5. O maior IR-ALT foi verificado para o H5 em 65% de umidade do solo e quando cultivados com 50% de umidade do solo a diferenciação dos híbridos a partir do crescimento em altura foi

maior, com o H5 se destacando novamente como o de maior IR-ALT, os híbridos 1, 3 e 4 com comportamento intermediário e o H2 com menor incremento. O IR-AF foi maior para o H3, intermediário para os híbridos 1, 4 e 5 e menor para o H2. No geral, o incremento relativo em massa seca dos híbridos 1, 3 e 5 foi superior ao dos híbridos 4 e 2, sendo o H2 o de menor incremento quando cultivados em 65 e 50% de umidade do solo.

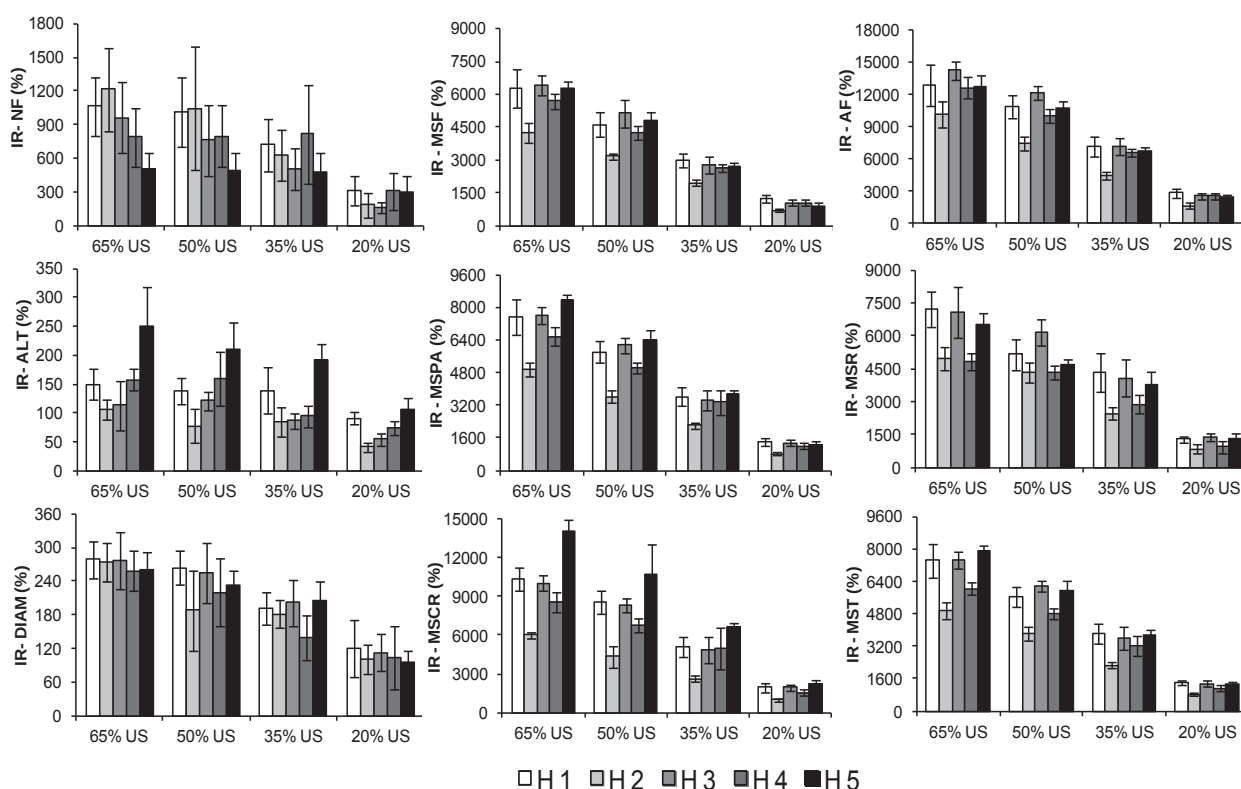


Figura 3. Incremento relativo em número de folhas (IR-NF), em altura (IR-ALT), em diâmetro (IR-DIAM), em área foliar (IR-AF), em massa seca de folhas (IR-MSF), da parte aérea (IR-MSPA), de caule + ramos (IR-MSCR), de raízes (IR-MSR) e total (IR-MST) dos cinco híbridos de eucalipto cultivados sob quatro níveis de umidade do solo.

Diferenças significativas para IR-DIAM foram encontradas entre os híbridos apenas a 50% de umidade do solo, em que o H1 apresentou maior IR-DIAM que o H2 (Figura 3). Tatagiba et al. (2007) não encontraram diferenças em diâmetro entre clones de eucalipto cultivados sob deficiência hídrica, indicando ser uma característica pouco eficiente para a distinção de materiais submetidos a deficiência hídrica.

No tratamento de 35% de umidade do solo não foram detectadas diferenças significativas em IR-NF e IR-DIAM entre os genótipos. Nesta mesma condição de disponibilidade hídrica o IR-ALT foi maior para os híbridos 1 e 5 que também apresentaram, juntamente com o H3, o maior IR-MSR. O H2 apresentou o menor incremento relativo em área foliar e em massa seca de folha, caule e total (Figura 3).

Na menor disponibilidade hídrica (20% de umidade do solo) diferenças significativas entre os híbridos foram detectadas apenas pelo IR-ALT, com o H5 obtendo o maior valor, o H1 e H4 valores intermediários e os híbridos 2 e 3 menores IR-ALT (Figura 3). Condições muito limitantes ao crescimento das plantas podem fazer com que os híbridos tenham desempenho semelhante, não possibilitando a identificação de materiais promissores para o cultivo em áreas sujeitas à deficiência hídrica (VELLINI et al., 2008). No entanto, o crescimento em altura foi eficiente para identificar híbridos de crescimento superior mesmo no menor nível de umidade. Isso indica que essa característica, comparada com as demais avaliadas, foi menos sensível ao déficit hídrico nas condições do experimento.

Na classificação dos híbridos quanto à eficiência no uso e resposta à escassez de água com base no incremento em NF, AF, ALT e DIAM, nota-se que cada uma destas características possibilitou uma classificação distinta para os híbridos enquanto que com base nos incrementos de massa seca, com exceção da MSF a classificação foi similar (Figura 4). Esse método de análise pode ser uma ferramenta útil em trabalhos de melhoramento visando à identificação dos materiais mais produtivos e tolerantes ao déficit hídrico.

Híbridos eficientes e tolerantes (ET) foram encontrados na classificação com base no incremento relativo em NF (H4 e H5), em AF (H4 e H1), em ALT (H1), em DIAM (H1) e em MSF (H4). Para os demais componentes de massa seca, os híbridos H1, H3 e H5 classificados como eficientes foram também classificados como sensíveis, ou seja, apresentaram grande redução no acúmulo de massa seca com a diminuição da disponibilidade hídrica (Figura 4).

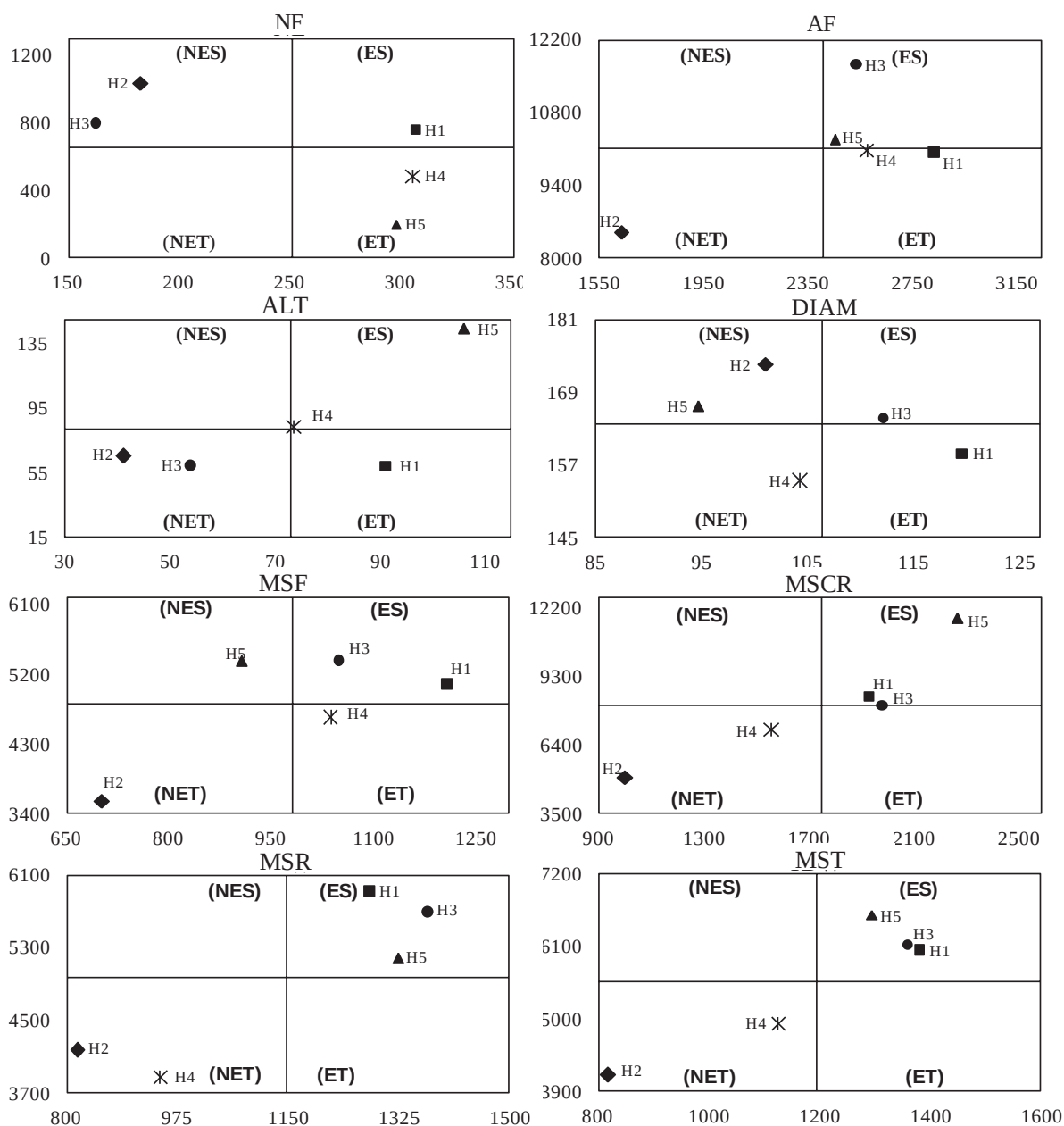


Figura 4. Classificação de híbridos de eucalipto: eficientes e sensíveis (ES); não eficientes e sensíveis (NES); não eficientes e tolerantes (NET) e eficientes e tolerantes (ET) com base no incremento em número de folhas (NF), altura (ALT), área foliar (AF), diâmetro (DIAM), massa seca de folhas (MSF), de caule + ramos (MSC), de raízes (MSR) e total (MST) em planos cartesianos.

A característica mais representativa do potencial produtivo das espécies produtoras de madeira seria a produção de biomassa, principalmente de caule + ramos, no entanto as classificações com base na produção de massa seca não identificaram híbridos tolerantes ao déficit hídrico. Isto pode ter ocorrido pelo estágio

de avaliação das plantas. Na fase de mudas, as plantas investem proporcionalmente mais energia na produção de galhos e folhas, em detrimento de outros compartimentos, de forma que estas também são as características mais sensíveis ao déficit hídrico. Com o aumento da idade das plantas, maior biomassa é alocada para a formação de madeira, de forma que este comportamento poderá se alterar ao longo do ciclo da cultura, o que corrobora as afirmações de vários autores (CHAVES; OLIVEIRA, 2004; GINDABA; ROZANOV; NEGASH, 2005; TAIZ; ZEIGER, 2010, PINHEIRO; CHAVES, 2011, PAULA; PAULA; MARINO, 2012) de que os efeitos do déficit hídrico são variáveis em função da espécie, genótipos, estágio fenológico e da sua intensidade e duração, dentre outros.

Considerando todas as avaliações, dos híbridos classificados como eficientes e tolerantes (H1, H4 e H5) por algumas das características, verifica-se que o H1 e o H5 estão entre os híbridos que apresentaram maiores incrementos em altura e nas características de massa seca enquanto que o H4 está entre aqueles com menores incrementos em massa seca nos maiores níveis de umidade do solo o que é uma condição desfavorável em relação à eficiência no uso da água, sob condições favoráveis de disponibilidade hídrica.

Vale destacar, ainda, que o H5 comparado como H1 apresentou outras características interessantes. Apesar de ser classificado como sensível, por apresentar maior redução na maioria das características, ainda assim se destaca com maior crescimento em altura e como essa característica é considerada potencial para prever o crescimento em campo (COOPMAN et al., 2008) espera-se que o H5 possa apresentar desempenho satisfatório em campo mesmo sobre deficiência hídrica.

Outra vantagem do H5 foi o aumento progressivo na relação R/PA quando submetido ao déficit hídrico, indicando ser um genótipo que investe mais no crescimento da parte aérea quando a água é disponível, reduzindo este investimento quando a água é escassa, com alterações proporcionalmente menores na MSR o que pode favorecer a absorção de água.

O crescimento radicular é considerado uma característica constitutiva e não induzida pelo estresse (CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003; BLUM, 2011), que apresenta herança simples e pode ter efeitos decisivos no desempenho e

produtividade das plantas em condições de seca operando, principalmente, por evitar a desidratação (BLUM, 2011).

Avaliando os mecanismos de resistência em 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. Os mesmos 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.

O H2, classificado como não eficiente, porém tolerante, também apresentou o menor crescimento mesmo em condições adequadas de disponibilidade hídrica, o que é uma desvantagem em termos de produtividade e eficiência no uso de recursos. Este fato pode estar associado ao menor incremento em área foliar que restringe a área fotossintética e, consequentemente, a assimilação de carbono para o crescimento. Em contrapartida, foi o único híbrido que apresentou uma rápida resposta adaptativa ao primeiro sinal de escassez (50% de umidade do solo) por meio da redução no crescimento e da superfície transpirante. A desaceleração do crescimento tem sido sugerida como uma característica adaptativa para a sobrevivência das plantas ao déficit hídrico (CHAVES; OLIVEIRA, 2004). Devido a sua menor taxa de crescimento, o H2 possui menor demanda de água para o seu desenvolvimento, podendo sobreviver por um maior período em ambientes com períodos prolongados de restrição hídrica.

Cavatte et al. (2012) descrevem o paradoxo existente entre os mecanismos que evitam a perda excessiva de água e o acúmulo de biomassa vegetal. A área foliar e a condutância estomática são os principais fatores que determinam as taxas transpiratórias, e a diminuição destas variáveis permitem que o potencial hídrico aumente ou se mantenha dentro de certos limites, possibilitando a manutenção do desenvolvimento vegetal. No entanto, 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 CO_2 para o interior dos cloroplastos.

A situação acima descrita é uma das limitações encontradas na seleção de genótipos tolerantes e produtivos. Porém, com os resultados obtidos neste experimento pode-se observar que genótipos mais produtivos e sensíveis ao déficit hídrico, apresentaram ainda o melhor desempenho em condições de menor disponibilidade hídrica, mantendo o maior crescimento apesar da maior redução nessas características.

4.1.2 Desempenho dos híbridos por meio das características fisiológicas

Na primeira avaliação, ao sexto dia após o início dos tratamentos de umidade do solo, foram encontrados efeitos significativos ($p \leq 0,05$) dos níveis de umidade do solo sobre a maioria das características avaliadas, exceto sobre a eficiência instantânea da transpiração e sobre o índice de conteúdo de clorofila. O efeito de híbridos ($p > 0,05$) e da interação entre Híbridos x Umidade do Solo ($p > 0,25$) foram não significativos.

Com relação aos níveis de umidade do solo, observou-se que as médias da taxa de fotossíntese líquida e da transpiração foram menores em 20% de umidade do solo com reduções em torno de 18%. A condutância estomática foi mais sensível à deficiência hídrica com redução significativa ($p \leq 0,05$) já na umidade do solo de 35%. A eficiência do uso da água foi menor para os maiores níveis de umidade do solo (65% e 50%), intermediário para 35% e maior para 20% de umidade do solo. O rendimento fotoquímico máximo do fotossistema II foi menor em 65% e 50% de umidade do solo e maior nos menores níveis de umidade do solo (Tabela 3).

Tabela 3. Valores do teste de F da análise de variância, coeficiente de variação (CV, %) e médias da taxa de fotossíntese líquida (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), da transpiração (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), da condutância estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), da eficiência instantânea da transpiração (EIT, $\mu\text{mol mmol}^{-1}$), da eficiência do uso da água (EUA, $\mu\text{mol mol}^{-1}$), do índice de Conteúdo de Clorofila (ICC), e do Rendimento Fotoquímico Máximo do Fotossistema II (Fv/Fm) dos cinco híbridos (H) de eucalipto cultivados sob quatro níveis de umidade do solo (US) na primeira avaliação ao sexto dia após o início dos tratamentos de umidade do solo.

Fonte de Variação	A	E	Gs	EIT	EUA	ICC	Fv/Fm
Híbrido (H)	0,68 ^{ns}	1,01 ^{ns}	0,6 ^{ns}	2,4 ^{ns}	1,59 ^{ns}	0,68 ^{ns}	0,61 ^{ns}
Umidade do solo (US)	19,21**	28,19**	35,38**	1,14 ^{ns}	20,23**	2,5 ^{ns}	7,51**
H * US	0,85 ^{ns}	1,24 ^{ns}	1,05 ^{ns}	0,35 ^{ns}	1,07 ^{ns}	0,98 ^{ns}	0,55 ^{ns}
Bloco	1,75 ^{ns}	2,86*	22,08**	8,041**	14,70**	6,02**	3,67**
CV(%)	14,15	11,17	21,63	12,6	19,96	37,86	2,06
Média	17,29	3,49	0,54	4,98	34,90	24,3	0,817
Média para híbridos							
H 1	17,24	3,42	0,52	5,07	37,69	24,3	0,818
H 2	17,31	3,50	0,54	4,96	34,77	21,7	0,820
H 3	16,83	3,47	0,55	4,86	34,30	25,6	0,815
H 4	17,95	3,45	0,57	5,25	35,04	25,3	0,820
H 5	17,12	3,63	0,55	4,73	32,72	24,5	0,815
Média para umidade do solo							
US 65%	18,51 a	3,75 a	0,66 a	5,00	30,08 c	21,1	0,812 b
US 50%	18,26 a	3,75 a	0,63 a	4,91	30,49 c	26,4	0,809 b
US 35%	18,02 a	3,53 a	0,51 b	5,14	36,99 b	26,6	0,825 a
US 20%	14,37 b	2,95 b	0,38 c	4,86	42,05 a	23,2	0,824 a

^{ns} - não significativo pelo teste F ($p > 0,05$ para os efeitos principais e $p > 0,25$ para interação); *, ** e *** significativos pelo teste F ($p \leq 0,05$; $p \leq 0,01$ e $p \leq 0,25$ respectivamente).

Médias seguidas por uma mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste Tukey ($p > 0,05$).

Nessa primeira avaliação houve pouca diferenciação dos tratamentos de umidade do solo provavelmente pelo curto período de exposição das plantas ao estresse. Apenas a condutância estomática e a eficiência do uso da água foram mais sensíveis. Este fato provavelmente ocorreu porque a primeira resposta a deficiência hídrica é o fechamento estomático que nesta avaliação não foi acompanhado por reduções proporcionais na taxa de fotossíntese e na transpiração.

Na segunda avaliação, após 40 dias do início dos tratamentos de umidade do solo, foram encontradas diferenças significativas entre os híbridos para a maioria das características avaliadas, exceto para o rendimento fotoquímico máximo do fotossistema. Também não houve efeito significativo ($p > 0,05$) dos níveis de umidade

do solo apenas para rendimento fotoquímico máximo do fotossistema II e para a eficiência instantânea da transpiração. O efeito da interação foi não significativo ($p > 0,25$) apenas para o índice de conteúdo de clorofila, rendimento fotoquímico máximo do fotossistema e potencial hídrico foliar (Tabela 4).

Tabela 4. Valores do teste de F da análise de variância, coeficiente de variação (CV, %) e média geral da taxa de fotossíntese líquida (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), da transpiração (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), da condutância estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), da eficiência instantânea da transpiração (EIT, $\mu\text{mol mmol}^{-1}$), da eficiência do uso da água (EUA, $\mu\text{mol mol}^{-1}$), do índice de Conteúdo de Clorofila (ICC), do Rendimento Fotoquímico Máximo do Fotossistema II (F_v/F_m) e do potencial hídrico foliar (Ψ_f , MPa) dos cinco híbridos (H) de eucalipto cultivados sob quatro níveis de umidade do solo (US) na segunda avaliação aos 40 dias após o início dos tratamentos de umidade do solo.

Fonte de Variação	A	E	g_s	EIT	EUA	ICC	F_v/F_m	Ψ_f
Híbrido (H)	12,64**	4,43**	10,17**	6,89**	2,48*	9,87**	1,97 ^{ns}	3,95**
Umidade do solo (US)	43,95**	46,32**	50,97**	0,26 ^{ns}	31,60**	34,97**	0,27 ^{ns}	2,92*
H * US	3,10**	1,31***	2,93**	1,77***	2,15*	1,19 ^{ns}	0,97 ^{ns}	1,22 ^{ns}
Bloco	11,73**	27,26**	20,57**	176,41**	17,32**	1,26 ^{ns}	6,54**	4,63**
CV(%)	15,61	16,36	22,06	10,34	12,47	20,57	2,26	17,49
Média	13,89	4,20	0,28	3,44	51,72	25,61	0,822	-1,71
Média para híbridos								
H 1	14,95 a	4,29 ab	0,30 a	3,68 a	53,36 a	21,4 c	0,826 a	-1,91 b
H 2	15,40 a	4,63 a	0,34 a	3,45 ab	48,19 a	23,7 bc	0,819 a	-1,58 a
H 3	12,33 b	3,99 b	0,25 b	3,25 b	53,01 a	28,0 ab	0,828 a	-1,83 ab
H 4	14,75 a	4,25 ab	0,31 a	3,60 a	51,65 a	25,0 bc	0,825 a	-1,62 ab
H 5	12,06 b	3,87 b	0,24 b	3,26 b	52,41 a	29,9 a	0,815 a	-1,61 ab
Média para umidade do solo								
US 65%	16,07 a	4,92 a	0,37 a	3,48	45,50 c	21,9 a	0,824 a	-1,62 a
US 50%	15,53 a	4,76 a	0,34 a	3,46	47,66 b	22,3 a	0,821 a	-1,62 a
US 35%	13,74 b	4,12 b	0,27 b	3,45	53,45 a	24,3 a	0,821 a	-1,75 a
US 20%	10,25 c	3,03 c	0,18 c	3,40	60,29 a	34,0 b	0,825 a	-1,86 a

^{ns} - não significativo pelo teste F ($p > 0,05$ para os efeitos principais e $p > 0,25$ para interação); *, ** e *** significativos pelo teste F ($p \leq 0,05$; $p \leq 0,01$ e $p \leq 0,25$ respectivamente).

Analisando os efeitos principais dos híbridos e dos níveis de umidade do solo em relação ao índice de conteúdo de clorofila foi possível observar que o H5 e o H3 apresentaram os maiores valores, o H2 e o H4 valores intermediários e o H1 o menor valor para esta característica e que o índice de conteúdo de clorofila foi maior quando os híbridos foram cultivados com 20% de umidade do solo (Tabela 4).

Em relação ao potencial hídrico foliar, o H1 diferiu significativamente do H2 que apresentou maior potencial hídrico foliar. Apesar da redução nessa característica com a imposição do estresse não foram encontradas diferenças significativas entre os níveis de umidade do solo.

Com a diminuição da disponibilidade hídrica houve reduções nas características de trocas gasosas, no entanto o H5 não apresentou reduções significativas na taxa de fotossíntese líquida e condutância estomática quando submetido ao déficit hídrico (Tabela 5).

Tabela 5. Desdobramento da interação híbridos x umidade do solo para taxa de fotossíntese líquida (A), transpiração (E) e condutância estomática (gs) dos cinco híbridos de eucalipto (H1, H2, H3, H4 e H5) cultivados sob quatro níveis de umidade do solo (65%, 50%, 35% e 20%) na segunda avaliação aos 40 dias após o início dos tratamentos de umidade do solo.

US	A ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)				
	H 1	H2	H 3	H 4	H 5
US 65%	16,35 aAB	16,90 aA	16,28 aAB	17,60 aA	13,24 aB
US 50%	16,36 aA	17,37 aA	14,20 aAB	17,02 aA	12,69 aB
US 35%	15,52 aA	17,24 aA	9,83 bC	14,73 aAB	11,36 aBC
US 20%	11,56 bA	10,11 bA	9,00 bA	9,62 bA	10,97 aA
	E ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)				
	H 1	H2	H 3	H 4	H 5
US 65%	4,86 aA	5,08 aA	5,21 aA	5,05 aA	4,38 aA
US 50%	4,79 aAB	5,37 aA	4,65 aAB	4,77 aAB	4,23 aB
US 35%	4,21 abAB	4,87 aA	3,39 bB	4,37 aAB	3,76 abAB
US 20%	3,30 bA	3,21 bA	2,71 bA	2,83 bA	3,12 bA
	gs ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)				
	H 1	H2	H 3	H 4	H 5
US 65%	0,37 aAB	0,39 aA	0,39 aA	0,42 aA	0,27 aB
US 50%	0,38 aA	0,38 aA	0,29 bAB	0,37 abA	0,27 aB
US 35%	0,27 bBC	0,38 aA	0,17 cC	0,30 bAB	0,24 aBC
US 20%	0,19 bA	0,21 bA	0,15 cA	0,15 cA	0,20 aA

Para cada característica, letras minúsculas na coluna e maiúsculas na linha, não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Na ausência de deficiência hídrica, os híbridos apresentam diferenças significativas em suas taxas de fotossíntese líquida e condutância estomática, com o H5 apresentando menores valores na taxa de fotossíntese líquida que o H2 e H4 e menores valores de condutância estomática que o H2, H3 e H4 ao passo que, quando cultivados no menor nível de umidade do solo (20% de umidade do solo) não foram detectadas diferenças significativas entre os híbridos para todas as

características de trocas gasosas avaliadas. A maior diferenciação entre os híbridos foi observada quando estes foram cultivados em 35% de umidade do solo. A taxa de fotossíntese líquida diferenciou, principalmente, os híbridos 1 e 2, que apresentaram os maiores valores, dos híbridos 3 e 5 com menores valores e a condutância estomática do H2 foi maior que a dos híbridos 1, 3 e 5 (Tabela 5).

A eficiência instantânea da transpiração da maioria dos híbridos não apresentou diferenças significativas com a imposição do estresse, com exceção do H2 que teve uma redução de 15% na eficiência instantânea da transpiração quando cultivado em 20% de umidade do solo em relação a 35% de umidade do solo. Neste nível de umidade do solo foi possível obter diferenças significativas entre os híbridos, sendo que o H1 foi mais eficiente que o H3 e H5 (Tabela 6). A maior eficiência instantânea da transpiração do H1 está relacionada à manutenção de uma maior taxa de fotossíntese líquida comparada a dos híbridos 3 e 5 em 35% de umidade do solo.

Tabela 6. Desdobramento da interação híbrido x umidade do solo para eficiência instantânea da transpiração (EIT) e eficiência do uso da água (EUA) dos cinco híbridos de eucalipto (H1, H2, H3, H4 e H5) cultivados sob quatro níveis de umidade do solo (65%, 50%, 35% e 20%) na segunda avaliação aos 40 dias após o início dos tratamentos de umidade do solo.

US	EIT ($\mu\text{mol mmol}^{-1}$)				
	H 1	H2	H 3	H 4	H 5
US 65%	3,55 aA	3,49 abA	3,39 aA	3,72 aA	3,24 aA
US 50%	3,60 aA	3,49 abA	3,30 aA	3,70 aA	3,21 aA
US 35%	3,93 aA	3,69 aAB	3,00 aC	3,50 aABC	3,12 aBC
US 20%	3,61 aA	3,11 bA	3,32 aA	3,48 aA	3,48 aA
US	EUA ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)				
	H 1	H2	H 3	H 4	H 5
US 65%	45,87 bA	45,88 aA	43,57 cA	42,54 bA	49,64 bA
US 50%	45,43 bA	47,13 aA	49,46 bcA	47,45 bA	48,85 bA
US 35%	60,31 aA	47,04 aB	57,99 abA	51,16 bAB	50,75 abAB
US 20%	61,82 aAB	52,73 aB	60,99 aAB	65,46 aA	60,42 aAB

Para cada característica, médias seguidas pela mesma letra, minúscula na coluna e maiúscula na linha, não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

No geral, a eficiência do uso da água dos híbridos cultivados em 20% de umidade do solo foi significativamente maior que quando cultivados em 65 e 50% de umidade do solo, com exceção do H2 que apresentou aumento não significativo com

a redução da disponibilidade hídrica no solo (Tabela 6). Essa característica diferenciou os híbridos nos níveis de 35% e 20% de umidade do solo. Em 35% de umidade do solo os híbridos 1 e 3 apresentaram maior eficiência que o H2 e em 20% de umidade do solo o H2 também apresentou a menor eficiência com diferenças significativas do H4.

O H2 apresentou maior redução nas características de trocas gasosas apenas no menor nível de umidade do solo enquanto que para os demais híbridos a redução foi gradativa a partir de 50 ou 35% de umidade do solo (Tabela 7). Esse fato ajuda a explicar o comportamento diferencial do H2 em relação à eficiência instantânea da transpiração e eficiência do uso da água. O H2 teve a maior redução na taxa de fotossíntese líquida e transpiração entre os níveis de 35 e 20% de umidade do solo resultando em queda significativa da eficiência instantânea da transpiração entre esses níveis de umidade do solo. Em relação a eficiência do uso da água, observou-se para o H2 um equilíbrio na redução da taxa de fotossíntese líquida e condutância estomática, resultando em aumento não significativo e menores valores da eficiência do uso da água em condições de deficiência hídrica enquanto que para os demais híbridos a redução na condutância estomática foi maior que a observada para taxa de fotossíntese líquida ocasionando aumento significativo na eficiência do uso da água nos menores níveis de umidade do solo.

Ao comparar os diferentes materiais por meio da eficiência do uso da água, por se tratar de uma relação, os valores de taxa de fotossíntese líquida, transpiração e condutância estomática devem ser avaliados em conjunto. Segundo Pita et al. (2005) a maior eficiência do uso da água pode estar relacionada ou a um maior crescimento e/ou fotossíntese ou a maior taxa de fechamento dos estômatos. Além disso, as alterações na eficiência do uso da água de um genótipo devido ao estresse devem ser cuidadosamente avaliadas, pois selecionar para aumento da eficiência do uso da água pode, muitas vezes, ser o mesmo que selecionar para baixa produtividade (PITA et al., 2005) além da baixa correspondência entre a eficiência do uso da água e tolerância a seca (NAVARRETE-CAMPOS et al., 2012).

Em geral, menores reduções na taxa de fotossíntese líquida, transpiração e condutância estomática foram observadas para o H5. No entanto, ressalta-se que este híbrido mesmo cultivado sob suprimento hídrico adequado apresentou baixos

valores nas características de trocas gasosas, os quais foram equivalentes aos dos demais híbridos cultivados em 35% da umidade do solo. O H5 foi o único híbrido que apresentou redução equilibrada entre a taxa de fotossíntese líquida e a condutância estomática, enquanto que nos demais híbridos a redução na condutância estomática foi maior que a redução na transpiração, indicando que a entrada de CO₂ foi mais prejudicada que a perda de água. O H3 apresentou as maiores reduções nas características de trocas gasosas entre os níveis de 65% e 35%, indicando maior sensibilidade ao déficit hídrico.

Tabela 7. Alteração (%) na taxa de fotossíntese líquida (*A*), transpiração (*E*) e condutância estomática (*gs*) dos cinco híbridos de eucalipto nos regimes de umidade do solo de 50, 35 e 20% em relação à testemunha (65%) na segunda avaliação aos 40 dias após o início dos tratamentos de umidade do solo. (-) significa redução e (+) acréscimo em relação à testemunha.

HÍBRIDO	Relação entre US	<i>A</i>	<i>E</i>	<i>Gs</i>
H 1	65→50%	+ 0,06	- 1,44	+2,70
	65→35%	- 5,08	- 13,37	- 27,03
	65→20%	- 29,30	- 32,10	- 48,65
H 2	65→50%	+ 2,78	+ 5,71	- 2,56
	65→35%	+ 2,01	- 4,13	- 2,56
	65→20%	- 40,18	- 36,81	- 46,15
H 3	65→50%	- 12,78	- 10,75	- 25,64
	65→35%	- 39,62	- 34,93	- 56,41
	65→20%	- 44,72	- 47,98	- 61,54
H 4	65→50%	- 3,30	- 5,54	- 11,90
	65→35%	- 16,31	- 13,47	- 28,57
	65→20%	- 45,34	- 43,96	- 64,29
H 5	65→50%	- 4,15	- 3,42	0,00
	65→35%	- 14,20	- 14,16	- 11,11
	65→20%	- 17,15	- 28,77	- 25,93

Na terceira avaliação, 68 dias após do início dos tratamentos de umidade do solo, apenas para eficiência instantânea da transpiração e eficiência do uso da água não foram encontrados efeitos significativos de híbridos e de níveis de umidade do solo, assim como para o potencial hídrico foliar não foi observado efeito dos híbridos. O efeito da interação foi significativa ($p \leq 0,25$) apenas para a taxa de fotossíntese

líquida, índice de conteúdo de clorofila e rendimento fotoquímico máximo do fotossistema (Tabela 8).

Avaliando as médias dos híbridos observa-se que as características de trocas gasosas do H2 foram maiores que dos demais híbridos. A taxa de fotossíntese líquida, a transpiração e a condutância estomática foram significativamente menores ($p \leq 0,05$) no nível de umidade de solo de umidade do solo 20%. O índice de conteúdo de clorofila e o rendimento fotoquímico máximo do fotossistema aumentaram progressivamente com a redução da disponibilidade hídrica. O potencial hídrico reduziu significativamente a partir de 35% de umidade do solo (Tabela 8).

Tabela 8. Valores do teste de F da análise de variância, coeficiente de variação (CV, %) e médias da taxa de fotossíntese líquida (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), da transpiração (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), da condutância estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), da eficiência instantânea da transpiração (EIT, $\mu\text{mmol mmol}^{-1}$), da eficiência do uso da água (EUA, $\mu\text{mol mol}^{-1}$), do índice de Conteúdo de Clorofila (ICC), do Rendimento Fotoquímico Máximo do Fotossistema II (F_v/F_m) e do potencial hídrico foliar (Ψ_f , MPa) dos cinco híbridos (H) de eucalipto cultivados sob quatro níveis de umidade do solo (US) na terceira avaliação aos 68 dias de experimento.

Fonte de Variação	A	E	g_s	EIT	EUA	ICC	F_v/F_m	Ψ_f
Híbrido (H)	3,64**	3,72**	6,28**	1,28 ^{ns}	2,4 ^{ns}	9,79**	3,51*	2,29 ^{ns}
Umidade do solo (US)	12,24**	12,91**	13,25**	1,45 ^{ns}	0,3 ^{ns}	60,58**	7,74**	17,56**
H * US	1,54***	1,11 ^{ns}	1,21 ^{ns}	0,81 ^{ns}	0,76 ^{ns}	1,44***	1,63***	0,94 ^{ns}
Bloco	26,91**	25,65**	22,12**	17,01**	4,92**	1,69 ^{ns}	5,98**	5,78**
CV(%)	29,39	27,55	33,28	25,88	22,53	18,97	3,20	14,66
Média	9,82	2,89	0,16	3,32	61,44	26,5	0,786	-1,71
Média para híbridos								
H 1	10,59 ab	2,87 ab	0,16 b	3,64	64,57	23,3 c	0,7776 b	-1,81 a
H 2	11,42 a	3,43 a	0,21 a	3,35	57,10	26,1 bc	0,8019 a	-1,78 a
H 3	9,05 b	2,74 b	0,15 b	3,24	61,17	27,7 ab	0,7885 ab	-1,75 a
H 4	8,84 b	2,63 b	0,15 b	3,10	57,33	24,0 bc	0,7826 ab	-1,69 a
H 5	9,20 ab	2,78 b	0,14 b	3,30	67,03	31,3 a	0,7805b	-1,57 a
Média para umidade do solo								
US 65%	10,48 a	3,14 a	0,17 a	3,45	61,48	18,9 d	0,7729 b	-1,47 a
US 50%	11,21 a	3,23 a	0,19 a	3,49	60,13	22,9 c	0,7781 bc	-1,59 a
US 35%	10,49 a	3,08 a	0,17 a	3,29	60,8	28,9 b	0,7937 ab	-1,81 b
US 20%	7,10 b	2,11 b	0,11 b	3,07	63,36	35,3 a	0,8001 a	-2,00 b

^{ns} - não significativo pelo teste F ($p > 0,05$ para os efeitos principais e $p > 0,25$ para interação); *, ** e *** significativos pelo teste F ($p \leq 0,05$; $p \leq 0,01$ e $p \leq 0,25$ respectivamente).

Médias seguidas por uma mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste Tukey ($p > 0,05$).

Ao final do experimento, na quarta avaliação, não foram encontradas diferenças significativas entre os híbridos e níveis de umidade do solo quando avaliados através da transpiração e da condutância estomática e também para híbridos quando avaliados pela eficiência do uso da água. O efeito da interação foi significativo ($p \leq 0,25$) apenas para o rendimento fotoquímico máximo do fotossistema. Nessa avaliação a classificação dos híbridos foi variável de acordo com a característica considerada. A taxa de fotossíntese líquida, a transpiração e a condutância estomática foram menores que nas demais avaliações e não apresentaram tendência de redução com o déficit hídrico apesar da redução no potencial hídrico foliar. A eficiência do uso da água, o índice de conteúdo de clorofila e o rendimento fotoquímico máximo do fotossistema aumentaram com o déficit hídrico imposto (Tabela 9).

Nessa avaliação apesar do potencial hídrico elevado nos maiores níveis de umidade do solo (65 e 50% de umidade do solo) foram verificados baixos valores para as características de trocas gasosas, indicando que outros fatores além da disponibilidade hídrica do substrato influenciaram os resultados obtidos. Devido à elevação da temperatura ambiente (mês de outubro) provavelmente ocorreu influência das condições climáticas sobre o controle estomático no momento da avaliação, visto que as características de trocas gasosas são influenciadas também pelo déficit de pressão de vapor além da umidade do solo. O déficit de pressão de vapor é a variável que leva em consideração a temperatura e a umidade relativa do ar, e possui relação direta com o funcionamento de abertura e fechamento estomático que, por sua vez, está relacionado aos processos fotossintéticos da planta (FIGUEIREDO et al., 2011).

Das avaliações realizadas, os resultados obtidos na segunda avaliação com 40 dias de estresse foram condizentes com o esperado em relação ao efeito do déficit hídrico sobre as plantas e também proporcionaram melhor diferenciação dos híbridos pela maioria das características avaliadas.

Das características avaliadas, as características de trocas gasosas foram mais sensíveis ao déficit hídrico e eficientes na diferenciação dos híbridos. O rendimento fotoquímico máximo do fotossistema II e o índice de conteúdo de clorofila avaliados simultaneamente as características de trocas gasosas não

fornececeram informações relevantes para caracterização dos híbridos em relação a algum mecanismo de tolerância ao déficit hídrico.

Tabela 9. Valores do teste de F da análise de variância, coeficiente de variação (CV, %) e médias da taxa de fotossíntese líquida (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), da transpiração (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), da condutância estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), da eficiência instantânea da transpiração (EIT, $\mu\text{mol mmol}^{-1}$), da eficiência do uso da água (EUA, $\mu\text{mol mol}^{-1}$), do índice de Conteúdo de Clorofila (ICC), do Rendimento Fotoquímico Máximo do Fotossistema II (Fv/Fm) e do potencial hídrico foliar (Ψ_f , MPa) dos cinco híbridos (H) de eucalipto cultivados sob quatro níveis de umidade do solo (US) na quarta avaliação aos 90 dias de experimento.

Fonte de Variação	A	E	g_s	EIT	EUA	ICC	Fv/Fm	Ψ_f
Híbrido (H)	3,78**	2,02 ^{ns}	2,13 ^{ns}	3,37*	1,26 ^{ns}	9,21**	6,43**	3,00*
Umidade do solo (US)	6,44**	0,78 ^{ns}	1,03 ^{ns}	15,24**	15,76**	189,87**	23,56**	61,46**
H * US	0,85 ^{ns}	0,47 ^{ns}	0,65 ^{ns}	1,09 ^{ns}	0,95 ^{ns}	1,02 ^{ns}	1,37***	1,10 ^{ns}
Bloco	13,11**	25,90**	6,37**	1,55	4,56**	1,13 ^{ns}	1,79 ^{ns}	2,23 ^{ns}
CV(%)	27,45	19,91	28,05	16,47	18,9	20,57	6,07	22,57
Média	8,06	2,28	0,16	3,51	52,33	19,7	0,765	-1,22
Média para híbridos								
H 1	8,60 ab	2,37	0,16	3,61 ab	53,13	17,9 b	0,777 ab	-1,34 b
H 2	9,21 a	2,46	0,17	3,77 a	53,62	20,3 b	0,789 a	-1,30 ab
H 3	7,48 ab	2,15	0,15	3,44 ab	53,19	18,7 b	0,748 bc	-1,27 ab
H 4	6,99 b	2,17	0,14	3,19 b	48,28	17,7 b	0,778 ab	-1,13 ab
H 5	8,04 ab	2,27	0,15	3,53 ab	53,44	23,8 a	0,732 c	-1,06 a
Média para umidade do solo								
US 65%	6,53 b	2,26	0,15	2,92 b	42,73 c	10,9 c	0,710 c	-0,79 a
US 50%	8,50 a	2,39	0,17	3,53 a	51,22 b	13,5 c	0,758 b	-0,86 a
US 35%	8,61 a	2,28	0,15	3,75 a	56,41 ab	20,5 b	0,786 ab	-1,43 b
US 20%	8,61 a	2,21	0,15	3,83 a	58,97 a	33,6 a	0,805a	-1,81 c

^{ns} - não significativo pelo teste F ($p > 0,05$ para os efeitos principais e $p > 0,25$ para interação); *, ** e *** significativos pelo teste F ($p \leq 0,05$; $p \leq 0,01$ e $p \leq 0,25$ respectivamente).

Médias seguidas por uma mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste Tukey ($p > 0,05$).

Os resultados do rendimento fotoquímico máximo do fotossistema II em todas avaliações não detectaram a ocorrência de fotoinibição nas plantas de eucalipto avaliadas sob a condição de déficit hídrico pois não foram encontrados valores menores do que 0,7 que indica a ocorrência de algum tipo de estresse na planta (BOLHAR-NORDENKAMPF; ÖQUIST, 1993). O valor do rendimento fotoquímico máximo do fotossistema II não diferenciou os tratamentos em *Eucalyptus grandis* submetidos ao déficit hídrico (ROLANDO; LITTLE, 2008), em *Eucalyptus*

camaldulensis, *Eucalyptus tereticornis* e *Eucalyptus robusta* submetidos a estresse salino (MENDONÇA et al., 2010) e em genótipos de amêndoas (YADOLLAHI et al., 2011). Outros autores encontraram resultados diferentes, em que o déficit hídrico ocasionou redução nos valores do rendimento fotoquímico máximo do fotossistema II em *Eucalyptus grandis*, *Eucalyptus urophylla*, *Eucalyptus camaldulensis*, *Eucalyptus torelliana* e *Eucalyptus phaeotrica*, sendo que *Eucalyptus camaldulensis* foi a espécie mais sensível a fotoinibição (LIMA; JARVIS; RHIZOPOULOU, 2003).

A utilização da medida do índice de conteúdo de clorofila em estudos de déficit hídrico é devida a 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 consequentemente na intensidade do verde da planta. 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 à maior diluição do nitrogênio no tecido foliar decorrente do maior crescimento das plantas nessa condição indicando a necessidade de adequar a adubação nesse tipo de experimento para que o fator nutricional não influencie os resultados obtidos. Esses resultados coincidem com os obtidos por Mendes (2011) que também observou maior índice de conteúdo de clorofila em plantas de híbridos de eucalipto sob déficit hídrico em relação à testemunha.

As alterações na taxa de fotossíntese líquida, na transpiração e na condutância estomática, obtidas a partir dos dados da segunda avaliação forneceram subsídios para a classificação dos híbridos em relação à tolerância ao déficit hídrico. Além do grau de tolerância, aqui interpretado como a menor redução nas características de trocas gasosas, é desejável que o híbrido possua também um alto valor, principalmente, em taxa de fotossíntese líquida que resulta em maior assimilação de carbono e, consequentemente, em maior crescimento em condições de deficiência hídrica. Os híbridos 1 e 5 apresentaram simultaneamente maiores valores nas características de trocas gasosas no menor nível de umidade do solo e menor redução entre os níveis de 65 e 20% de umidade do solo sendo o mais

indicados para o cultivo em áreas propensas a deficiência hídrica por meio dessas características.

4.1.3 Densidade estomática e índice estomático

O efeito do nível de umidade do solo foi significativo para a densidade e índice estomáticos. Diferenças significativas ($p \leq 0,05$) entre os híbridos foram verificadas apenas para a densidade estomática. A interação entre híbridos e umidade do solo foi significativa ($p \leq 0,25$) apenas para o índice estomático (Tabela 10).

Tabela 10. Valores do teste de F da análise de variância, coeficiente de variação (CV, %) e média geral da densidade estomática (estômatos mm^{-2}) e índice estomático (%) dos cinco híbridos de eucalipto cultivados sob 65% e 20% de umidade do solo.

Fonte de Variação	Densidade estomática	Índice estomático
Híbrido (H)	7,048**	1,564 ^{ns}
Umidade do solo(US)	11,983**	48,800**
H X US	1,189 ^{ns}	2,388***
Bloco	3,229*	2,559*
CV (%)	19,23	14,11
Média	563,80	18,44
Médias para híbridos		
H 1	577,89 ab	17,75 a
H 2	617,07 a	18,20 a
H 3	511,19 b	18,28 a
H 4	603,54 a	18,73 a
H 5	509,33 b	19,27 a
Médias para umidade do solo		
65%	593,47 a	19,88 a
20%	534,14 b	17,00 b

^{ns} - não significativo pelo teste F ($p > 0,05$ para os efeitos principais e $p > 0,25$ para interação); *, ** e *** significativos pelo teste F ($p \leq 0,05$; $p \leq 0,01$ e $p \leq 0,25$ respectivamente).

Médias seguidas por uma mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste Tukey ($p > 0,05$).

Os híbridos 2 e 4 apresentaram maior densidade estomática que os híbridos 3 e 5 e o H1 apresentou densidade estomática intermediária. Quando cultivados sob

restrição hídrica (20% de umidade do solo), os híbridos apresentaram menor densidade estomática (Tabela 10).

O H1 apresentou menor índice estomático que o H2 quando cultivados em 65% de umidade do solo. Com exceção do H1 e do H5, os demais híbridos apresentaram reduções significativas no índice estomático quando cultivados com 20% de umidade do solo. Nessa condição de cultivo, os híbridos não diferiram significativamente em relação ao índice estomático (Tabela 11).

Tabela 11. Desdobramento da interação híbridos x umidade do solo para o índice estomático (%) dos cinco híbridos de eucalipto (H1, H2, H3, H4 e H5) cultivados sob 65% e 20% de umidade do solo.

Híbridos (H)	Níveis de umidade do solo	
	65%	20%
H 1	19,01 bA	17,56 aA
H 2	21,68 aA	16,85 aB
H 3	19,39 abA	16,12 aB
H 4	19,85 abA	16,54 aB
H 5	19,48 abA	17,97 aA

Médias seguidas pela mesma letra, minúscula na coluna e maiúscula na linha, dentro de cada avaliação, não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Neste trabalho foram observadas reduções na densidade estomática e no índice estomático com o déficit hídrico, o que está associado à redução no número de estômatos e, portanto, pode-se inferir que a deficiência hídrica atua sobre o processo de diferenciação das células epidérmicas em células estomáticas como mecanismo de evitar a perda de água sob condições de deficiência hídrica. Em *Eucalyptus camaldulensis* a redução do índice estomático de plantas jovens cultivadas sob altas concentrações de cádmio foi associada a sua influência no processo de diferenciação de células para formação de estômatos (MARQUES et al., 2011).

Cabe ressaltar, ainda, que a redução nas duas características possui relação com a queda nas características de trocas gasosas. Os híbridos 2, 3 e 4 que apresentaram a maior redução do índice estomático, apresentaram também as maiores reduções e menores valores da taxa de fotossíntese líquida, transpiração e condutância estomática no menor tratamento de disponibilidade hídrica, indicando

que a redução do índice estomático é um dos fatores que pode contribuir para a redução na assimilação de carbono nas plantas cultivadas sob deficiência hídrica.

Na literatura existem discrepâncias a respeito das variações na densidade e no índice estomático devido ao déficit hídrico e sua associação com a tolerância/susceptibilidade ao estresse. Modificações na densidade estomática em resposta a seca é variável entre espécies de plantas, podendo não ocorrer dependendo da severidade do déficit hídrico (YADOLLAHI et al., 2011; HAMANISHI et al., 2012).

Para alguns autores a redução no índice ou na densidade estomática com a deficiência hídrica é considerada uma estratégia para regular a perda de água durante a deficiência hídrica por reduzir a condutância estomática e a transpiração (SILVA et al., 2009; DOHENY-ADAMS et al., 2012; HAMANISHI et al., 2012), apresentando relação inversa com o grau de tolerância ao déficit hídrico (YU et al., 2008; ALEMÁN et al., 2010). No entanto, em alguns casos maior densidade estomática pode estar associada à aclimação a pouca disponibilidade hídrica por permitir a captação adequada de CO₂ em um espaço de tempo menor, reduzindo o tempo de abertura estomática e, consequentemente, a transpiração (TUFFI SANTOS et al., 2006; RIBEIRO et al., 2012).

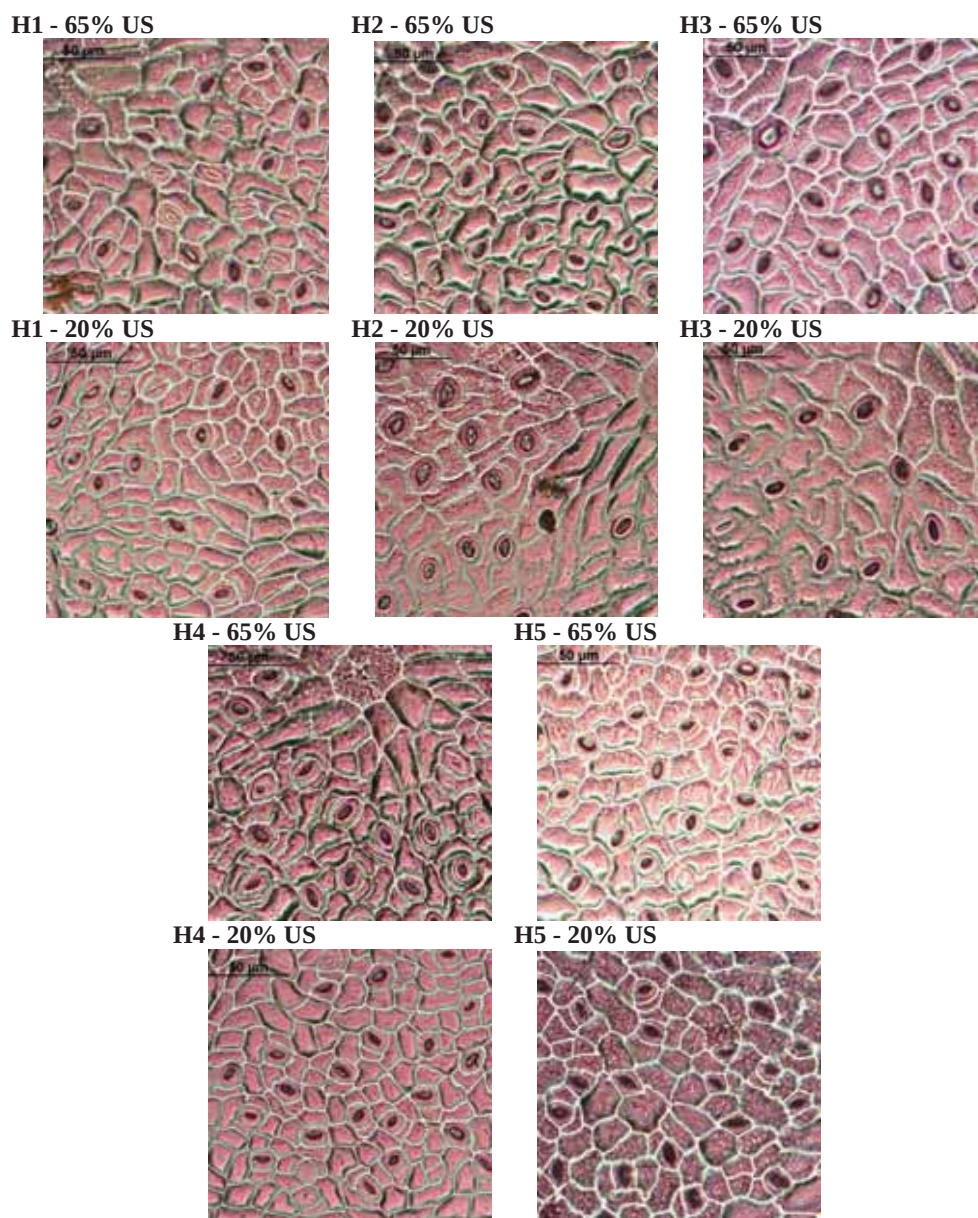


Figura 5. Epiderme abaxial dos cinco híbridos de eucalipto cultivados sob 65% e 20% de umidade do solo (umidade do solo).

4.1.4 Alterações no conteúdo de prolina e glicina nos híbridos de eucaliptos submetidos à deficiência hídrica

Através da análise de variância (Tabela 12), observou-se que para os fatores isolados avaliação, híbrido e umidade do solo houve diferenças significativas no acúmulo de prolina e glicina. No estudo das interações dos fatores, foi verificado o

efeito significativo da maioria das interações, exceto a interação A x H e H x US sobre o conteúdo de glicina.

Tabela 12. Valores do teste de F da análise de variância, coeficiente de variação (CV, %) e média geral do conteúdo de Prolina ($\mu\text{mol g}^{-1}$) e Glicina ($\mu\text{mol g}^{-1}$) dos cinco híbridos de eucalipto cultivados sob quatro níveis de umidade do solo em duas avaliações.

Fonte de Variação	Prolina	Glicina
Avaliação (A)	784,22**	32,15**
Híbrido (H)	45,78**	3,13*
Umidade do solo (US)	195,70**	3,55*
A x H	42,10**	0,51 ^{ns}
A x US	104,34**	4,30**
H x US	24,54**	1,15 ^{ns}
A x H x US	20,56**	3,74**
Bloco	1,44 ^{ns}	3,27*
CV (%)	23,85	7,64
Média Geral	0,42	28,12
Médias para avaliações		
Primeira	0,63 a	29,08 a
Segunda	0,19 b	27,15 b
Médias para híbridos		
H1	0,39 b	27,38 b
H2	0,32 bc	28,34 ab
H3	0,28 c	27,89 ab
H4	0,53 a	27,81 ab
H5	0,54 a	29,14 a
Médias para umidade do solo		
65%	0,26 c	27,89 ab
50%	0,30 bc	27,43 b
35%	0,35 b	28,95 a
20%	0,74 a	28,18 ab

* e ** significativos pelo teste F ($p \leq 0,05$ e $p \leq 0,01$ respectivamente); ^{ns} - não significativo pelo teste F ($p > 0,05$).

Médias seguidas por uma mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste Tukey ($p > 0,05$).

O conteúdo de prolina de todos os híbridos aumentou significativamente com o déficit hídrico na primeira avaliação e, na segunda avaliação, apenas o H5 apresentou aumento significativo. Houve diferenciação dos híbridos apenas na primeira avaliação em todos os níveis de umidade do solo. Em condições de déficit hídrico severo (20% umidade do solo) o H5 foi o híbrido que acumulou a maior e o H2 a menor quantidade de prolina (Tabela 13).

Tabela 13. Desdobramento da interação avaliação x híbridos x umidade do solo para o conteúdo de prolina ($\mu\text{mol g}^{-1}$) dos cinco híbridos de eucalipto (H1, H2, H3, H4 e H5) cultivados sob quatro níveis de umidade do solo (65%, 50%, 35% e 20%) nas duas avaliações.

	1ª avaliação				2ª avaliação			
	65%	50%	35%	20%	65%	50%	35%	20%
H1	0,46 aBC	0,35 bC	0,63 aB	0,84 cA	0,13 aA	0,16 aA	0,29 aA	0,30 aA
H2	0,36 abB	0,50 abAB	0,43 bAB	0,56 dA	0,15 aA	0,15 aA	0,21 aA	0,28 aA
H3	0,26 bB	0,31 bB	0,34 bB	0,68 cdA	0,13 aA	0,16 aA	0,20 aA	0,22 aA
H4	0,48 aB	0,65 aB	0,52 abB	1,88 bA	0,13 aA	0,14 aA	0,20 aA	0,30 aA
H5	0,46 aB	0,48 abB	0,53 abB	2,08 aA	0,12 aB	0,15 aAB	0,23 aAB	0,32 aA

Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na linha e minúscula na coluna dentro de cada avaliação, não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Maior concentração de prolina foi verificada na avaliação realizada no início do experimento, apenas para o H3 cultivado em 65% da umidade do solo essa diferença foi não significativa (Tabela 14).

Tabela 14. Desdobramento da interação avaliação x híbridos x umidade do solo para o conteúdo de prolina ($\mu\text{mol g}^{-1}$) dos cinco híbridos de eucalipto (H1, H2, H3, H4 e H5) cultivados sob quatro níveis de umidade do solo (65%, 50%, 35% e 20%) nas duas avaliações.

	65%		50%		35%		20%	
	1ª	2ª	1ª	2ª	1ª	2ª	1ª	2ª
	avaliação	avaliação	avaliação	avaliação	avaliação	avaliação	avaliação	avaliação
H 1	0,46 A	0,13 B	0,35 A	0,16 B	0,63 A	0,29 B	0,84 A	0,30 B
H 2	0,36 A	0,15 B	0,50 A	0,15 B	0,43 A	0,21 B	0,56 A	0,28 B
H 3	0,26 A	0,13 A	0,31 A	0,16 B	0,34 A	0,20 B	0,68 A	0,22 B
H 4	0,48 A	0,13 B	0,65 A	0,14 B	0,52 A	0,20 B	1,88 A	0,30 B
H 5	0,46 A	0,12 B	0,48 A	0,15 B	0,53 A	0,23 B	2,08 A	0,32 B

Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na linha, dentro de cada nível de umidade do solo, não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Os resultados obtidos indicam que o acúmulo de prolina pode estar relacionado com o ajustamento osmótico para a manutenção da assimilação de carbono como resposta ao estresse apenas para o H5. Esse híbrido acumulou a maior quantidade de prolina em 20% de umidade do solo e também apresentou a menor redução na taxa de fotossíntese líquida. No entanto, para os demais híbridos

não foi verificada nenhuma relação entre o conteúdo de prolina e um possível ajuste osmótico.

Genótipos susceptíveis de *Phaseolus vulgaris* apresentaram maior incremento na concentração de prolina em condições de estresse severo. Com aumento da susceptibilidade ao déficit hídrico aumentou também a diferença do conteúdo de prolina entre as plantas estressadas e a testemunha (ALEMÁN et al., 2010). O mesmo comportamento foi observado em plantas de *Eucalyptus camaldulensis* submetidos ao estresse salino (WOODWARD; BENNETT, 2005)

Para o conteúdo de glicina, não houve padrão de aumento desta com o déficit hídrico como ocorreu para o conteúdo de prolina, independentemente das avaliações. Foram encontradas diferenças significativas para o H5 na primeira avaliação e para os híbridos 2 e 4 na segunda, sendo que em todos os casos o maior conteúdo de glicina foi observado quando as plantas foram cultivadas em 35% de umidade do solo (Tabela 15).

Tabela 15 Desdobramento da interação avaliação x híbridos x umidade do solo para o conteúdo de glicina ($\mu\text{mol g}^{-1}$) dos cinco híbridos de eucalipto (H1, H2, H3, H4 e H5) cultivados sob quatro níveis de umidade do solo (65%, 50%, 35% e 20%).

	1ª avaliação				2ª avaliação			
	65%	50%	35%	20%	65%	50%	35%	20%
H1	26,5 bA	27,1 aA	29,5 bA	29,0 aA	25,2 aA	27,6 aA	26,2 bA	27,7 aA
H2	30,6 abA	28,6 aA	28,3 bA	28,5 aA	24,4 aC	26,5 aBC	30,7 aA	28,8 aAB
H3	30,4 abA	28,4 aA	30,3 abA	26,9 aA	26,4 aA	25,8 aA	25,8 bA	28,8 aA
H4	30,7 aA	27,4 aA	27,7 bA	29,8 aA	25,0 aB	25,8 aAB	29,4 abA	26,3 aAB
H5	30,8 aAB	27,8 aB	34,0 aA	28,6 aB	28,6 aA	28,8 aA	27,2 abA	27,1 aA

Médias seguidas pela mesma letra, minúscula na coluna e maiúscula na linha dentro de cada avaliação, não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Assim como para o conteúdo de prolina, para a maioria dos tratamentos foi verificada maior concentração de glicina na avaliação realizada no início do experimento, com diferenças significativas para o H2, H3 e H4 cultivados em 65% de umidade do solo; H1, H3 e H5 em 35% de umidade do solo e para o H4 cultivado em 20% de umidade do solo (Tabela 16).

Tabela 16. Desdobramento da interação avaliação x híbridos x umidade do solo para o conteúdo de glicina ($\mu\text{mol g}^{-1}$) dos cinco híbridos de eucalipto (H1, H2, H3, H4 e H5) cultivados sob quatro níveis de umidade do solo (65%, 50%, 35% e 20%).

	65%		50%		35%		20%	
	1 ^a avaliação	2 ^a avaliação	1 ^a avaliação	2 ^a avaliação	1 ^a avaliação	2 ^a avaliação	1 ^a avaliação	2 ^a avaliação
H 1	26,5 A	25,2 A	27,1 A	27,6 A	29,5 A	26,2 B	29,0 A	27,7 A
H 2	30,6 A	24,4 B	28,6 A	26,5 A	28,3 A	30,7 A	28,5 A	28,8 A
H 3	30,4 A	26,4 B	28,4 A	25,8 A	30,3 A	25,8 B	26,9 A	28,8 A
H 4	30,7 A	25,0 B	27,4 A	25,8 A	27,7 A	29,4 A	29,8 A	26,3 B
H 5	30,8 A	28,6 A	27,8 A	28,8 A	34,0 A	27,2 B	28,6 A	27,1 A

Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na linha, dentro de cada nível de umidade do solo, não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Pouca variação foi encontrada para o conteúdo de glicina devida ao déficit hídrico, tanto na primeira quanto na segunda avaliação, não sendo este composto eficiente na detecção do déficit hídrico, nem de uma possível diferença no grau tolerância dos híbridos neste estudo. Resultados semelhantes foram obtidos por Moraes (2011) em trabalho com híbridos de eucalipto sob diferentes regimes de irrigação.

4.2 Híbridos de eucalipto após suspensão da irrigação em vasos

As características de trocas gasosas de todos os híbridos reduziram progressivamente com o aumento do período de suspensão de irrigação no teste de sobrevivência em vasos (Figuras 6).

Os valores máximos nas características de trocas gasosas foram obtidos no início do experimento, com pouca diferenciação entre os híbridos, no entanto, o H2 apresentou os maiores valores máximos de condutância estomática, transpiração e fotossíntese. As taxas de redução nessas características, também, foram semelhantes entre os híbridos e, para todas as características de trocas gasosas, o H5 apresentou a maior e o H1 a menor taxa de redução.

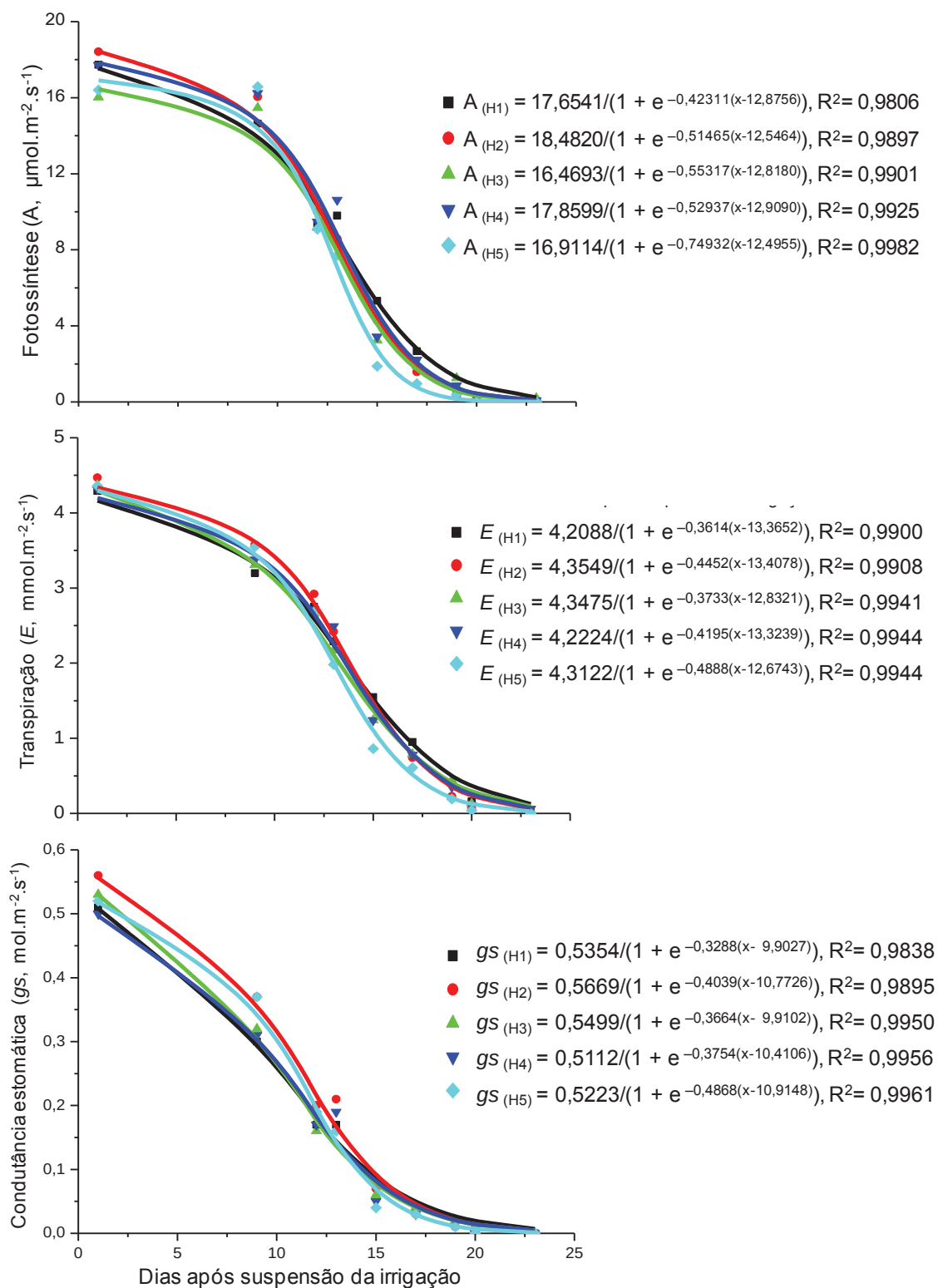


Figura 6. Taxa de fotossíntese líquida (A), Transpiração (E) e condutância estomática (gs) dos cinco híbridos (H) de eucalipto ao longo do período de suspensão da irrigação.

O tempo para redução em 50% das características de trocas gasosas entre os híbridos variou de 12,6 dias (H5) a 13,4 dias (H2) para a transpiração, de 9,9 dias (H1) a 10,9 dias (H5) para a condutância estomática e de 12,4 dias (H5) a 12,8 dias (H4) para a fotossíntese.

O potencial hídrico foliar aos 12 e 15 dias após a suspensão da irrigação não apresentou diferenças significativas entre os híbridos (Tabela 17), no entanto, pode-se verificar a redução na hidratação das plantas.

Sob déficit hídrico severo, como nas condições desse experimento, não foi possível identificar nenhum mecanismo fisiológico relacionado as características de trocas gasosas que favorecessem a sobrevivência de algum dos híbridos avaliados. Em estudo com *Eucalyptus globulus* em condições de déficit hídrico verificou-se menor redução na condutância estomática no clone que apresentou menor porcentagem de sobrevivência e menor crescimento (PITA et al., 2005).

Tabela 17. Valores do teste de F da análise de variância, coeficiente de variação (CV, %) e médias do potencial hídrico (ψ_f , em MPa) dos cinco híbridos (H) de eucalipto após 12 e 15 dias de suspensão da irrigação.

Fonte de Variação	ψ_f 12dias	ψ_f 15 dias
Híbrido	2,05 ^{ns}	1,21 ^{ns}
Bloco	1,29 ^{ns}	0,67 ^{ns}
CV (%)	20,6	32,45
Média	-2,24	-2,84

^{ns} - não significativo pelo teste F ($p > 0,05$)

Os dados de mortalidade das plantas de todos os híbridos se ajustaram ao modelo Probit, pela significância dos valores de χ^2 , permitindo a estimação dos demais parâmetros (Tabela 18).

Tabela 18. Coeficiente angular (CA), tempo letal (TL) de 5%, 50% e 99% das plantas e qui-quadrado (χ^2) para os cinco clones de eucalipto após a suspensão da irrigação.

Híbrido	CA $\pm$ EPM	TL ₅ dias (IC 95%)	TL ₅₀ dias (IC 95%)	TL ₉₉ dias (IC 95%)	χ^2
H 1	22,70 $\pm$ 3,7	17,04 (15,76 - 17,83)	20,13 (19,48 - 20,92)	25,49 (23,77 - 29,05)	4,17*
H 2	22,70 $\pm$ 3,2	15,47 (14,46 - 16,13)	18,27 (17,73 - 18,892)	23,14 (21,75 - 25,72)	4,63*
H 3	20,96 $\pm$ 3,0	15,93 (14,81 - 16,68)	19,08 (18,47 - 19,79)	24,64 (23,04 - 27,67)	3,50*
H 4	20,75 $\pm$ 3,0	16,28 (15,09 - 17,05)	19,53 (18,896 - 20,29)	25,28 (23,57 - 28,59)	6,94*
H 5	25,27 $\pm$ 3,5	14,96 (14,05 - 15,56)	17,37 (16,89 - 17,89)	21,48 (20,36 - 23,50)	3,83*

* significativo a 5% de probabilidade

O coeficiente angular da curva de mortalidade é inverso ao desvio padrão da distribuição da tolerância ao déficit hídrico. Dessa forma, maiores coeficientes angulares indicam menor variação na resposta das plantas de um mesmo tratamento ao déficit hídrico. Nesse caso as plantas do H5 apresentaram maior homogeneidade de mortalidade, seguidos dos híbridos 1 e 2, e com menores valores de coeficiente angular e maior variação de mortalidade os híbridos 3 e 4.

O TL₅ (tempo letal para 5% de mortalidade das plantas) foi analisado pelo fato de ser o limite de mortalidade de plantas de eucalipto para que seja efetuado o replantio. Nessa fase o H1 apresentou maior TL₅ que o H5 pela não sobreposição do intervalo de confiança, ou seja, com aproximadamente 15 dias sem irrigação o H5 precisaria de replantio enquanto que para o H1 isso ocorreria com 17 dias.

No geral, o H1 e H4 foram os híbridos que apresentam maiores valores de tempo letal, o H2 e o H3 valores intermediários e o H5 o menor tempo para a mortalidade das plantas após a suspensão da irrigação, se mostrando como mais sensível ao déficit hídrico. Dos híbridos de menor tempo letal, o H4 possui menor coeficiente angular que indica menor homogeneidade na mortalidade das plantas, que possivelmente aumentou o tempo de sobrevivência desse híbrido.

Pelas características de crescimento após o período de suspensão da irrigação os híbridos apresentaram diferenças significativas no incremento relativo da maioria das características exceto para o incremento relativo em diâmetro (Tabela 19).

Tabela 19. Valores do teste de F da análise de variância, coeficiente de variação (CV, %) e médias do Incremento relativo (%) em altura (IR-ALT), em diâmetro (IR-DIAM), em massa seca de folhas (IR-MSF), de caule + ramos (IR-MSCR), da parte aérea (IR-MSPA), de raízes (IR-MSR) e total (IR-MST) e relação raiz/parte aérea (R/PA) dos cinco híbridos de eucalipto.

Fonte de Variação	IR ALT	IR DIAM	IR MSF	IR-MSCR	IR-MSPA	IR-MSR	IR- MST	R/PA
Híbrido	7,29**	0,68 ^{ns}	10,45**	35,49**	15,62**	3,18*	11,63**	10,47**
Bloco	1,75*	1,96 ^{ns}	1,49 ^{ns}	1,35 ^{ns}	1,38 ^{ns}	2,03*	1,47 ^{ns}	2,39**
CV	58,96	63,84	24,55	22,25	20,37	35,59	21,32	23,03
Média	10,83	18,20	131,73	534,85	254,38	247,45	252,64	0,39

^{ns} - não significativo pelo teste F ($p > 0,05$); * e ** significativo pelo teste F ($p \leq 0,05$ e $p \leq 0,01$ respectivamente).

As plantas dos híbridos 1 e 4 que levaram maior tempo para morrer apresentaram também os maiores valores para relação R/PA (Figura 10), indicando que esses híbridos possuem um sistema radicular que favoreceu a absorção de água. O H1, além do bom crescimento do sistema radicular apresentou maior acúmulo de massa seca que o H4 (Figura 9). Este fato indica que entre os híbridos que sobreviveram por maior tempo o H1 é mais eficiente que o H4.

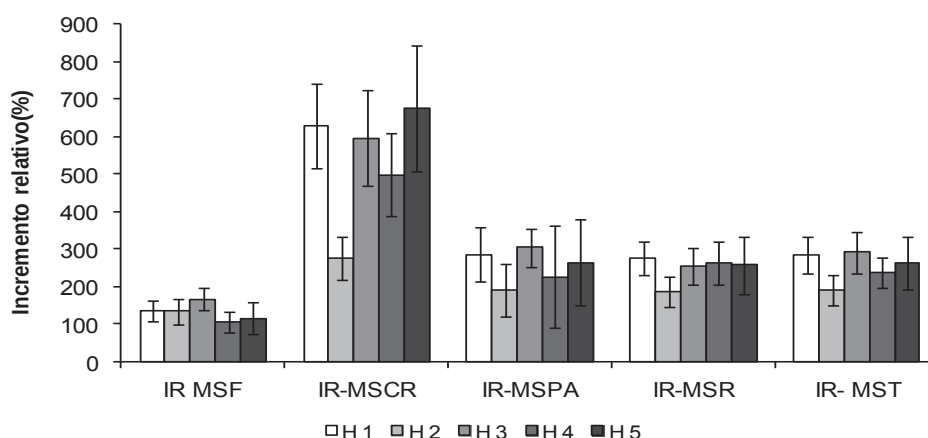


Figura 7. Incremento relativo (%) em massa seca de folhas (IR-MSF), de caule + ramos (IR-MSCR), da parte aérea (IR-MSPA), de raízes (IR-MSR) e total (IR-MST) dos cinco híbridos (H) de eucalipto.

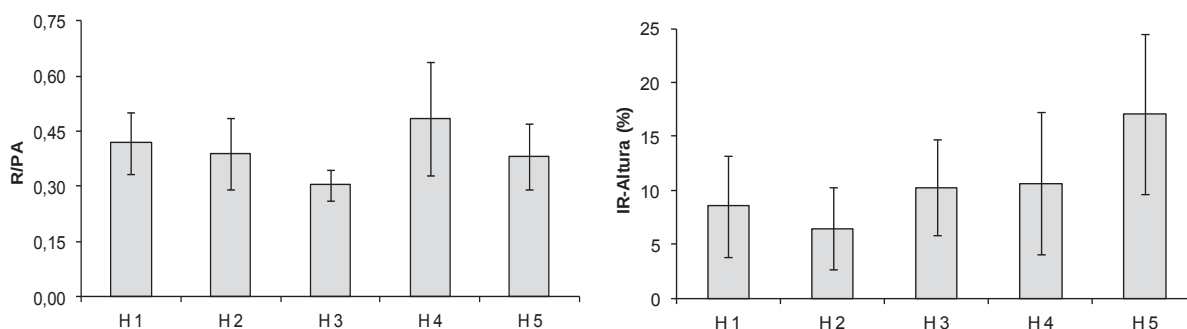


Figura 8. Relação Raiz/Parte Aérea (R/PA) e Incremento relativo (IR) em altura dos cinco híbridos (H) de eucalipto.

O H5, que apresentou menor tempo para a mortalidade das plantas, apresentou o maior crescimento em altura e acúmulo de massa seca semelhante aos híbridos 1 e 3, no entanto, apresentou a menor R/PA o que pode ter desfavorecido a sua sobrevivência pela limitação na absorção de água.

Os híbridos 1 e 4 que sobreviveram por maior tempo, além do maior crescimento do sistema radicular, apresentaram também as menores taxas de transpiração máxima e de condutância estomática. Estas duas características favoreceram o retardo da desidratação pelo maior equilíbrio entre a absorção de água pelas raízes e perdas através dos estômatos. Os híbridos com tempo de sobrevivência intermediário (H2 e H3) não apresentaram, em conjunto, maior crescimento do sistema radicular e menor condutância estomática que favorecessem esse equilíbrio. O H2 apresentou maior R/PA, porém, maior condutância estomática e transpiração e o H3 apresentou comportamento inverso.

O menor TL apresentado pelo H5 possivelmente está associado à grande utilização da água para o crescimento da parte aérea, em maiores proporções que crescimento do sistema radicular que garantisse a absorção de água, resultando em desidratação mais rápida e conseqüente morte das plantas.

A restrição à perda de água pelo estômato e aumento da aquisição de água através do sistema radicular são mecanismos importantes para manter a turgescência positiva, o crescimento e a sobrevivência das plantas (NGUGI et al., 2004), além disso menores taxas de condutância estomática e fotossíntese indicam uma resposta fisiológica favorável em condições de déficit hídrico que aumenta a sua capacidade de sobrevivência (SZOTA et al., 2011). Mudanças de *Eucalyptus camaldulensis* e *Eucalyptus globulus* obtidas por sementes com um ano de idade e

cultivadas em vasos de 5 L sobreviveram durante 7 dias, apresentando rápido declínio no potencial hídrico foliar, na taxa fotossintética e na condutância estomática (GINDABA; ROZANOV; NEGASH, 2004).

4.3 Comportamento inicial de híbridos de eucalipto em condições de campo

Embora os híbridos não tenham sido submetidos à condição de deficiência hídrica no campo, os resultados desse experimento auxiliam na caracterização dos híbridos em fase avançada de desenvolvimento.

Os resultados da análise de crescimento dos híbridos de eucalipto no campo são apresentados na Tabela 20. Verifica-se que com 40 dias (ALT 40) as mudas apresentaram pouca variação na altura (0,05 m), mas mesmo assim foram detectadas diferenças significativas entre os híbridos. O H2 e H5 apresentaram alturas inferiores a dos H3 e H4. Nessa avaliação provavelmente o efeito da pequena diferença inicial no desenvolvimento das mudas antes do plantio ainda influenciava os resultados de altura. Com 180 dias (ALT 180), a diferenciação dos híbridos foi maior, tendo o H5 a maior altura, seguido pelo H4, H3 e H1 e com a menor altura o H2. Aos 368 dias (ALT 368), o H5 manteve o maior crescimento e o H2, de menor altura na avaliação anterior, apresentou a segunda maior altura seguido dos híbridos 4, 3 e 1.

No primeiro intervalo (TCR 40-180), a taxa de crescimento do H5 foi maior, seguidos pelos híbridos H4, H1 e H3 e o H2 apresentou a menor taxa de crescimento. No intervalo seguinte (TCR 180-368), o H2 apresentou a maior e o H5 a menor taxa de crescimento relativo. Considerando o período total do experimento (TCR 40-368) o H2 e H5 apresentaram as maiores taxas de crescimento.

A taxa de crescimento relativo diferencial dos híbridos nos intervalos intermediários pode ter sido influenciada pelas características climáticas associadas às características de crescimento dos híbridos. O primeiro intervalo compreendeu os meses de junho a outubro de 2010, que incluiu meses de precipitação nula (julho e agosto), no entanto não foram observados sintomas de deficiência hídrica nas

plantas e o segundo intervalo, de outubro de 2010 a maio de 2011, incluiu meses de maior precipitação.

Tabela 20. Valores do teste de F da análise de variância, coeficiente de variação (CV, %) e médias da altura com 40 dias (ALT 40, m), 180 dias (ALT 180, m) e 368 dias (ALT 368, m) após o plantio no campo e da Taxa de crescimento relativo (TCR, m. m⁻¹.dia) correspondente aos intervalos entre as avaliações de altura dos cinco híbridos (H) de eucalipto.

Fonte de Variação	ALT 40	ALT 180	ALT 368	TCR 40-180	TCR 180-360	TCR 40-360
Híbridos	9,27**	37,15**	12,26**	18,33**	16,32**	7,90**
Bloco	0,28 ^{ns}	1,10 ^{ns}	2,14*	0,71 ^{ns}	0,80 ^{ns}	1,51 ^{ns}
CV	9,02	16,99	8,97	15,65	11,86	5,08
Média	0,29	1,29	7,09	0,0144	0,0091	0,0096
Médias						
H1	0,29 ab	1,12 cd	6,46 c	0,0133 bc	0,0093 b	0,0094 b
H2	0,27 B	0,93 d	7,20 b	0,0124 c	0,0108 a	0,0100 a
H3	0,32 A	1,17 bc	6,81 bc	0,0130 bc	0,0093 b	0,0093 b
H4	0,31 A	1,38 b	6,99 bc	0,0149 b	0,0085 bc	0,0094 b
H5	0,28 B	1,83 a	8,00 a	0,0186 a	0,0079 c	0,0102 a

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

Um dos problemas da seleção precoce de genótipos em fase inicial de desenvolvimento, tanto em casa de vegetação quanto em campo, é a pouca correspondência com os resultados obtidos com o desempenho das plantas em campo, em estágios avançados de desenvolvimento. Os híbridos avaliados provavelmente possuem curva de crescimento diferenciada e devido a isso, por exemplo, o H2 possui um crescimento inicial lento e do 6^o ao 12^o mês possui a maior taxa de crescimento. Assim, as diferenças encontradas no início do experimento tendem a diminuir com o desenvolvimento das plantas.

Avaliando o efeito das diferenças no tamanho das mudas sobre o crescimento em campo em *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla* foi verificado que mudas com maiores altura e diâmetro apresentaram maior crescimento inicial, mas as diferenças tenderam a diminuir ao longo do tempo (FIGUEIREDO et al., 2011).

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Pelas características de crescimento, os híbridos 2 e 4 classificados como tolerantes, são os de menor crescimento mesmo em disponibilidade hídrica adequada e os híbridos 1 e 5, de maior crescimento foram os híbridos que apresentaram as maiores reduções nestas características. Diferenças intra-específicas nas relações hídricas foram encontradas em clones de *Eucalyptus globulus* submetidas ao déficit hídrico como reduções nas trocas gasosas, na área foliar e no acúmulo de biomassa, sendo que os clones de maior crescimento foram os mais afetados pela seca (PITA; PARDOS, 2001). No entanto o contrário foi observado pelas características fisiológicas, pelas quais o H5 pode ser classificado como tolerante por apresentar a menor redução nas características de trocas gasosas, no entanto apresentou baixos valores na taxa de fotossíntese líquida, transpiração e condutância estomática mesmo em disponibilidade hídrica adequada.

As respostas obtidas pelas características de trocas gasosas dos híbridos 2 e 5 não ajudam a explicar o desempenho obtido nas características de crescimento mesmo em 65% de umidade do solo. O H2, que apresentou os maiores valores de trocas gasosas apresentou menor crescimento e o contrário foi observado para o H5. Este híbrido apresentou baixa taxa de fotossíntese líquida e condutância estomática, mas transpiração semelhante a dos outros híbridos. Uma possível explicação seria a maior área foliar e seu incremento que foram maiores para o H5 e menores para o H2, assim considerando a planta inteira, a maior área fotossintética do H5 favorece seu crescimento, mas aumentou também a transpiração total da planta. Este fato ajuda a explicar a menor sobrevivência apresentada pelo H5. Pinheiro e Chaves (2011) ressaltam que para estudar a resposta da fotossíntese à seca, é relevante abordá-la na escala de dossel, uma vez que a produtividade das culturas é dependente dos fotoassimilados produzidos pela planta inteira. A taxa de assimilação de carbono é inibida pela deficiência hídrica, sendo responsável pela redução na produção de matéria seca, no entanto, a área foliar é também muito importante para a produção total (LAWLOR; TEZARA, 2009).

Para o H2 de menor área foliar, a menor superfície transpirante provavelmente favoreceu a manutenção da hidratação foliar e, conseqüentemente, de altos valores de trocas gasosas, no entanto, não resultou em maior acúmulo de massa seca. A redução da dimensão da folha leva à diminuição da área transpiracional, mas, também, diminui a radiação interceptada durante o período de crescimento e, finalmente, a uma diminuição da produção de biomassa (PEREIRA; CHAVES, 1993), resultando em menor crescimento. A redução no crescimento em híbridos de *Eucalyptus nitens* x *nitens* foi associado à redução na área foliar enquanto que a condutância estomática permanecia alta (MOKOTEDI, 2010).

Outra explicação seria o momento de tomada das avaliações fisiológicas. Essas avaliações foram realizadas antes da irrigação. Assim o H5, que notoriamente possui maior taxa metabólica utiliza a água em período menor, reduzindo o metabolismo antes da avaliação subsequente resultando no fechamento estomático e queda nas características de trocas gasosas.

Correlacionando as informações obtidas nos experimentos de casa de vegetação e de campo verifica-se que o H2 de menor crescimento nos experimentos de casa de vegetação apresentou um bom desempenho em campo. Nessas condições, foi possível observar que apesar da pouca eficiência no estágio de muda, provavelmente relacionada ao efeito da reduzida área foliar inicial e também ao seu menor crescimento, seis meses após plantio no campo a taxa de crescimento desse híbrido superou a do H5, de melhor crescimento nos experimentos de casa de vegetação e o H1 que apresentou bom crescimento em casa de vegetação mesmo em condições de disponibilidade hídrica adequada não apresentou um bom crescimento inicial no campo.

O investimento na área foliar é considerado o fator mais importante na promoção do crescimento durante o estabelecimento da planta (Pereira, 1995).

A baixa correspondência entre desempenho inicial das plantas nas diferentes condições de crescimento pode ser atribuída à alteração em uma série de características morfofisiológicas. A limitação ao crescimento do sistema radicular imposta pelo cultivo em vasos altera o seu padrão de crescimento e de eficiência na absorção de água. As espécies arbóreas apresentam maior resposta a deficiência hídrica quando cultivadas em vasos comparado ao cultivo no campo. Esse fato

provavelmente ocorre devido à maior capacidade de acesso as reservas de água no perfil do solo durante o crescimento no campo, que passa a ser limitada no cultivo em vaso (SHEM et al., 2009).

As características foliares também são visivelmente alteradas em função da condição de crescimento e estágio de desenvolvimento. Em condições de campo as folhas possuem formato pontiagudo e são mais coriáceas, enquanto que em condições de casa de vegetação elas se apresentam em formato arredondado e mais finas. Essas características certamente influenciam nas relações hídricas, atividade fotossintética e consequente o crescimento da plantas.

Desconsiderando a ocorrência de déficit hídrico severo que resultaria em mortalidade das plantas como as condições impostas no experimento de sobrevivência, pelos resultados obtidos nessa pesquisa, os híbridos 2 e 5 são os mais indicados para o plantio, pelo maior crescimento em condições de campo e desempenho favorável em condições de déficit hídrico em casa de vegetação que podem ser atribuídos as suas características fisiológicas intrínsecas, como por exemplo, maior relação raiz/parte aérea e menor foliar e não a possíveis mecanismos de tolerância.

6 CONCLUSÕES

Os híbridos avaliados possuem diferenças nas características fisiológicas e de crescimento que resultam em maior ou menor grau de tolerância ao déficit hídrico e resposta diferencial de desenvolvimento sob deficiência hídrica e também no campo.

As alterações nas características estomáticas e acúmulo de prolina e glicina serviu apenas como indicador do déficit hídrico, não favorecendo a sobrevivência dos híbridos em condições de déficit hídrico.

O H2 possui alterações nas características de trocas gasosas favoráveis a sua sobrevivência sob deficiência hídrica, no entanto o menor crescimento quando cultivado em vasos foi atribuído a sua menor área foliar.

O H5 apresentou o maior crescimento em todas as condições avaliadas, sendo o mais indicado para o cultivo independente da disponibilidade hídrica.

Devido às características de tolerância ao déficit hídrico aliadas ao bom crescimento no campo, o H2 pode ser indicado para áreas com déficit hídrico mais acentuado.

7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABRAF, **Anuário Estatístico da ABRAF**. Ano base 2011/ABRAF. Brasília, 2012.

ALEMÁN, S.; DOMÍNGUEZ, A.; DOMÍNGUEZ, D.; FUENTES, L.; MIRANDA, K.; PÉREZ, Y.; PERNÍA, B.; SOSA, D.; SOSA, M.; INFANTE, D. Estudio anatómico y bioquímico en materiales cubanos y venezolanos de *Phaseolus vulgaris* L. bajo condiciones de estrés hídrico. **Revista de Estudios Transdisciplinarios**, Caracas, v. 2, n. 1, p. 89-99, 2010.

ANAMI, S.; DE BLOCK, M.; MACHUKA, J. ; VAN LIJSEBETTNENS, M. Molecular Improvement of tropical maize to drought stress tolerance in Sub Saharian Africa. **Critical Reviews in Plant Sciences**, Boca Raton, v. 28, n. 1, p. 16-35, 2009.

ANJUM, S. A.; XIE, X.; WANG, L.; SALEEM, M. F.; MAN, C.; LEI, W. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. **African Journal of Agricultural Research**, Victoria Islands, v. 6, n. 9, p. 2026-2032, 2011.

ASHRAF, M., FOOLAD, M. R. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. **Environmental and Experimental Botany**, Elmsford, v. 59, n. 1, p. 206-216, 2007.

BARTELS, D.; SUNKAR, R. Drought and salt tolerance in plants. **Critical Reviews in Plant Sciences**, Boca Raton, v. 24, n. 1, p. 23-58, 2005.

BATES, L. S.; WALDREW, R. P.; TEARE, I. D. Rapid determination of free proline or water-stress studies. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 39, n. 1, p. 205-207, 1973.

BLUM, A. Drought resistance – is it really a complex trait? **Functional Plant Biology**, Collingwood, v. 38, n. 1, p. 753–757, 2011

BOLHÀR-NORDENKAMPF, H. R. ; ÖQUIST, G. Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research. In: HALL, D. O.; SCURLOCK, J. M. O.; BOLHÀR-NORDENKAMPF, H. R.; LEEGOOD, R. C.; LONG, S. P. **Photosynthesis and production in a changing environment: a field and laboratory manual**. London: Chapman & Hall, 1993. p.193-206.

BRAY; E. A.; BAILEY-SERRES, J.; WERETILNYK, E. Responses to abiotic stress. In: BUCHANAN, B.; GRUISSEM, W.; JONES, R. (Ed.). **Biochemistry & molecular biology of plants**. 3. ed. Rockville: American Society of Plant Physiologists, 2001. p. 1158-1203.

CAVATTE, P. C.; MARTINS, S. C. V.; MORAIS, L. E.; SILVA, P. E. M.; SOUZA, L. T.; DAMATTA, F. M. The Physiology of Abiotic Stresses. In: FRITSCHKE-NETO, R.; BORÉM, A. **Plant Breeding for Abiotic Stress Tolerance**. Berlin: Springer-Verlag, 2012, p. 21-51.

CHA-UM, S.; KIRDMANEE, C. Effects of water stress induced by sodium chloride and mannitol on proline accumulation, photosynthetic abilities and growth characters of eucalyptus (*Eucalyptus camaldulensis* Dehnh.). **New Forests**, West Lafayette, v. 40, n. 1, p. 349-360, 2010.

CHAVES, M. M.; DAVIES, B. Drought effects and water use efficiency: improving crop production in dry environments. **Functional Plant Biology**, Collingwood, v. 37, n. 1, p. iii-vi, 2010.

CHAVES, M. M.; MAROCO, J. P.; PEREIRA, J. S. Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant. **Functional Plant Biology**, Collingwood, v. 30, n. 1, p. 239-264, 2003.

CHAVES, M. M.; OLIVEIRA, M. M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 55, n. 1, p. 2365–2384, 2004.

CHAVES, M.M, FLEXAS, J., PINHEIRO, C.. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. **Annals of Botany**, Oxford, v. 103, n. 1, p. 551-560, 2009.

COOPMAN, R. E.; JARA, J. C.; BRAVO, L. A.; SÁEZ, K. L.; MELLA, G. R.; ESCOBAR, R. Changes in morpho-physiological attributes of *Eucalyptus globulus* plants in response to different drought hardening treatments. **Electronic Journal of Biotechnology**, Valparaíso, v. 11, n. 2, 2008.

COSTA E SILVA, F.; SHVALEVA, A.; MAROCO, J. P.; ALMEIDA, M. H.; CHAVES, M. M.; PEREIRA, J. S. Responses to water stress in two *Eucalyptus globulus* clones differing in drought tolerance. **Tree Physiology**, Oxford, v. 24, p. 1165-1172, 2004.

DOHENY-ADAMS, T.; HUNT, L.; FRANKS, P. J.; BEERLING, D. J.; GRAY, J. E. Genetic manipulation of stomatal density influences stomatal size, plant growth and tolerance to restricted water supply across a growth carbon dioxide gradient. **Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Science**, Londres, v. 367, n. 1, p. 547-555, 2012.

FAGERIA, N. D.; KLUTHCOUSKI, J. **Metodologia para avaliação de cultivares de arroz e feijão para condições adversas de solo**. Brasília: Embrapa-CNPAP, 1980.

FERREIRA, C. A.; GALVÃO, A. P. M. Importância da atividade florestal no Brasil. In: GALVÃO, A. P. M. **Reflorestamento de propriedades rurais para fins produtivos e ambientais: um guia para ações municipais e regionais**. Brasília: EMBRAPA Comunicação para Transferência de Tecnologia, 2000. p. 15-18.

FIGUEIREDO, F. A. M. M. A.; CARNEIRO, J. G. A.; PENCHEL, R. M.; BARROSO, D. G.; DAHER, R. F. Efeito das variações biométricas de mudas clonais de eucalipto sobre o crescimento no campo. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 35, n. 1, p. 01-11, 2011.

GINDABA, J.; ROZANOV, A.; NEGASH, L. Response of seedlings of two *Eucalyptus* and three deciduous tree species from Ethiopia to severe water stress. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 20, p. 119-129, 2004.

GINDABA, J.; ROZANOV, A.; NEGASH, L. Photosynthetic gas exchange, growth and biomass allocation of two *Eucalyptus* and three indigenous tree species of Ethiopia under moisture deficit. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 205, p. 127-138, 2005.

GONÇALVES, J. L. M.; VAN RAIJ, B.; GONÇALVES, J. Q. Florestas. In: VAN RAIJ, B.; CANTARELLA, H.; QUAGGIO, J. A.; FURLANI, A. M. C. **Recomendações de adubação e calagem para o Estado de São Paulo**. 2 ed. Campinas: Instituto Agrônomo/Fundação IAC, 1997. p. 247-259. (Boletim Técnico, 100)

GRIEVE, C. M.; GRATTAN, S. R. Rapid assay for determination of water soluble quaternary ammonium compounds. **Plant and Soil**, The Hague, v. 70, p. 303-307, 1983.

HAMANISHI, E. T.; THOMAS, B. R.; CAMPBELL, M. M. Drought induces alterations in the stomatal development program in *Populus*. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 63, n. 13, p. 4959 - 4971, 2012.

JOHNSON, G. N.; YOUNG, A. J.; SCHOLLES, J. D.; HORTON, P. The dissipation of excess excitation energy in British plant species. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 16, p. 673 - 679, 1993.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**, São Carlos: RIMA, Artes e Textos, 531p., 2004.

LAWLOR, D. W.; TEZARA, W. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. **Annals of Botany**, Oxford, v. 103, p. 561-579, 2009.

LEMCOFF, J. H.; GUARNASCHELLI, A. B.; GARAU, A. M.; BASCIALLI, M. E.; GUERSA, C. M. Osmotic adjustment and its use as a selection in *Eucalyptus* seedlings. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 24, n. 12, p. 2404-2408. 1994.

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

MARQUES, T. C. L. L. S. M.; SOARES, A. M.; GOMES, M. P.; MARTINS, G. Respostas fisiológicas e anatômicas de plantas jovens de eucalipto expostas ao cádmio. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 35, n. 5, p. 997-1006, 2011.

MARTINS, F. B.; STRECK, N. A.; SILVA, J. C.; MORAIS, W. W.; SUSIN, F.; NAVROSKI.; VIVIAN, M. A. Deficiência hídrica no solo e seu efeito sobre transpiração, crescimento e desenvolvimento de mudas de duas espécies de eucalipto. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 32, n. 3, p. 1297-1306, 2008.

MENDES, H. S. J. **Comportamento de clones de eucalipto em resposta a disponibilidade hídrica e adubação potássica**. 2011. 55 f. Dissertação (Mestrado em Agronomia - Genética e Melhoramento de Plantas) – Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, “Julio de Mesquita Filho”, 2011.

MENDONÇA, A. V. R.; CARNEIRO, J. G. A.; FREITAS, T. A. S.; BARROSO, D. G. Características fisiológicas de mudas de *Eucalyptus* spp submetidas a estresse salino. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 20, n. 2, p. 255-267, 2010.

MERCHANT, A.; CALLISTER, A.; ARNDT, S. TAUSZ, M.; ADAMS, M. Contrasting physiological responses of six *Eucalyptus* species to water deficit. **Annals of Botany**, Oxford, v. 100, p. 1507-1515, 2007.

MOKOTEDI, M. Physiological responses of *Eucalyptus nitens* × *nitens* under experimentally imposed water stress. **Southern Forests: a Journal of Forest Science**, Postnet Suite, v.72, n. 2, p. 63 – 68, 2010.

MORAES, J.V. **Parâmetros biométricos, fisiológicos e bioquímicos em híbridos de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla* sob diferentes regimes de irrigação em casa de vegetação**. 2011. 85 f. Tese (Doutorado em Agronomia - Genética e Melhoramento de Plantas) – Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista, “Júlio de Mesquita Filho”, Jaboticabal, 2011.

NASCIMENTO, H. H. C.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; SILVA, E. C.; SILVA, M. A. Análise do crescimento de mudas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) em diferentes níveis de água no solo. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 35, n. 3, p. 617- 626, 2011.

NAVARRETE-CAMPOS, D. ; BRAVO; L. A.; RUBILAR, R. A.; EMHART, V.; SANHUEZA, R. Drought effects on water use efficiency, freezing tolerance and survival of *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus globulus nitens* cuttings. **New Forests**, West Lafayette, 2012.

NGUGI, M. R.; DOLEY, D.; HUNT. M. A.; RYAN, P.; DART, P. Physiological responses to water stress in *Eucalyptus cloeziana* and *E. argophloia* seedlings. **Trees**, v. 18, n. 4, p. 381-389, 2004.

NGUGI, M. R.; HUNT. M. A.; DOLEY, D.; RYAN, P.; DART, P. Effects of soil water availability on water use efficiency of *Eucalyptus cloeziana* and *Eucalyptus argophloia* plants. **Australian Journal of Botany**, Collingwood, v. 51, n. 1, p. 159-166, 2003.

PAULA, R. C.; PAULA, N. F.; MARINO, C. L. Breeding Perennial Species for Abiotic Stress. In: FRITSCHÉ-NETO, R.; BORÉM, A. **Plant Breeding for Abiotic Stress Tolerance**. Berlin: Springer-Verlag, 2012, p.157-172.

PERECIN, D.; CARGNELUTTI-FILHO, A. Efeitos por comparações e por experimento em interações de experimentos fatoriais. **Ciência e agrotecnologia**, Lavras, v. 32, n. 1, p. 68-72, 2008.

PEREIRA, J. S. Gas Exchange and Growth. In: SCHULZE, E. D; CALDWELL, M. M. **Ecophysiology of Photosynthesis**. Berlin: Springer Verlag, p. 147-181, 1995.

PEREIRA, J. S.; CHAVES, M. M. Plant water deficits in Mediterranean ecosystems. In: SMITH, J. A. C.; GRIFFITHS, H. **Plant responses to water deficits—from cell to community**. Oxford: BIOS Scientific, 1993, 237–251.

PEREIRA, M. R. R.; SOUZA, G. S. F.; RODRIGUES, A. C. P.; MENDONÇA-FILHO, A. L.; KLAR, A. E. Análise de crescimento em clones de eucalipto submetidos a estresse hídrico. **Irriga**, Botucatu, v. 15, n. 1, p. 98-110, 2010.

PINHEIRO, C.; CHAVES, M. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 62, p. 869 -882, 2011.

PITA, P.; CAÑAS, I.; SORIA, F.; RUIZ, F.; TOVAL, G. Use of physiological traits in tree breeding for improved yield in drought-prone environments. The case of *Eucalyptus globulus*. **Investigación Agraria: Sistemas y recursos Forestales**, Madri, v. 14, n. 1, p. 383-393, 2005.

PITA, P.; PARDOS, J. A. Growth, leaf morphology, water use and tissue water relations of *Eucalyptus globulus* clones in response to water deficit. **Tree Physiology**, Oxford, v. 21, n. 1, p. 599 - 607, 2001.

PÔRTO, D. R. Q.; CECÍLIO FILHO, A. B; MAY, A.; BARBOSA, J. C. Acúmulo de macronutrientes pela cebola 'Optima' estabelecida por semeadura direta. **Horticultura Brasileira**, Campinas, v. 24, n. 4, p. 470 - 475, 2006.

QUEIROZ, R. J. B. **Resposta fisiológica e molecular de dois genótipos de milho à limitação hídrica**. 2010. 167 f. Tese (Doutorado em Agronomia - Produção Vegetal) – Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista, “Júlio de Mesquita Filho”, Jaboticabal, 2010.

RIBEIRO, M. N. O.; CARVALHO, S. P.; PEREIRA, F. J.; CASTRO, E. M. Anatomia foliar de mandioca em função do potencial para tolerância à diferentes condições ambientais. **Revista Ciência Agronômica**, Fortaleza, v. 43, n. 2, p. 354 - 361, 2012.

ROLANDO, C. A.; LITTLE, K. M. Measuring water stress in *Eucalytus grandis* Hill ex Maiden seedlings planted in pots. **South African Journal of Botany**, v. 74, p. 133 - 138, 2008.

TUFFI SANTOS, L. D.; IAREMA, L.; THADEO, M.; FERREIRA, F. A.; MEIRA, R. M. S. A. Características da epiderme foliar de eucalipto e seu envolvimento com a tolerância ao glyphosate. **Planta daninha**, Viçosa, v. 24, n. 3, p. 513-520, 2006.

SHEM, K.; CATHERINE, M.; ONG, C. Gas exchange responses of *Eucalyptus*, *C. Africana* and *G. robusta* to varying soil moisture content in semi-arid (Thika) Kenya. **Agroforest Systems**, v. 75, p.239 – 249, 2009.

SILVA, E. C.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; VALE, F. H. A., ARAÚJO, F. P.; PIMENTA, M. A. Stomatal changes induced by intermittent drought in four umbu tree genotypes. **Brazilian society of plant physiology**, Campos dos Goytacazes, v. 21, n. 1, p.33 - 42, 2009.

SLOT, M.; POOTER, L. Diversity of tropical tree seedling responses to drought. **Biotropica**, v. 39, n. 1, p. 683 - 690, 2007.

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

SUSILUOTO, S.; BERNINGER, F. Interactions between morphological and physiological drought responses in *Eucalyptus microtheca*. **Silva Fennica**, Helsinki , v. 41, n. 2, p. 221- 233, 2007.

SZOTA, C.; FARRELL, C.; KOCH, J. M.; LAMBERS, H.; VENEKLAAS, E. J. Contrasting physiological responses of two co-occurring eucalypts to seasonal drought at restored bauxite mine sites. **Tree Physiology**, Oxford, v. 31, p. 1052 - 1066, 2011.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Plant Physiology**. Sunderland: Sinauer Assoc, 2010, 782p.

TATAGIBA, S. D.; PEZZOPANE, J. E. M.; REIS, E. F. Avaliação do crescimento de clones de *Eucalyptus* submetidos a diferentes manejos de irrigação. **Cerne**, Lavras, v. 13, n. 1, p. 1- 9, 2007.

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

TICHÁ, I. Photosynthetic characteristics during ontogenesis of leaves: stomatal density and size. **Photosynthetica**, v. 16, n. 3, p. 375-471, 1982.

VELLINI, A. L. T. T.; PAULA, N. F.; ALVES, P. L. C.; PAVANI, C. BONINE, C. A. V.; SCARPINATI, E. A.; PAULA, R. C. Respostas fisiológicas de diferentes clones de eucalipto sob diferentes regimes de irrigação. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 32, n. 4, p. 651-663, 2008.

VENTURA, A.; BERENGUT, G.; VICTOR, M. A. M. Características edafo-climáticas das dependências do Serviço Florestal do Estado de São Paulo. **Silvicultura em São Paulo**, v. 4 - 5, n. 4, p. 57 - 140, 1965/66.

VERSLUES, P.; JUENGER, T. M. Drought, metabolites, and Arabidopsis natural variation: a promising combination for understanding adaptation to water-limited environments. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 14, n. 1, p. 240 - 245, 2011.

WHITE, D. A.; TURNER, N. C.; GALBRAITH, J. H. Leaf water relations and stomatal behavior of four allopatric *Eucalyptus* species planted in Mediterranean southwestern Australia. **Tree Physiology**, Oxford, v. 20, p. 1157-1165, 2000.

WOODWARD, A. J.; BENNETT, I.J. The effect of salt stress and abscisic acid on proline production, chlorophyll content and growth of in vitro propagated shoots of *Eucalyptus camaldulensis*. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, Berlin, v. 82, p.189 – 200, 2005.

YADOLLAHI, A.; ARZANI, K.; EBADI, A.; WIRTHENSOHN, M.; KARIMI, S. The response of different almond genotypes to moderate and severe water stress in order to screen for drought tolerance. **Scientia Horticulturae**, v. 129, p. 403 - 413, 2011.

YU, H.; CHEN, X., HONG, Y.; WANG, Y.; XU, P.; KE, S.; LIU, H.; ZHU, J.; OLIVER, D. J.; XIANGA, C. Activated Expression of an Arabidopsis HD-START Protein Confers Drought Tolerance with Improved Root System and Reduced Stomatal Density. **The Plant Cell**, Waterbury, v. 20, p.1134 - 1151, 2008.