

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E ENGENHARIAS PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS

ALINE RAMALHO DOS SANTOS

CRESCIMENTO, TRANSPIRAÇÃO E VULNERABILIDADE À RESTRIÇÃO HÍDRICA EM PLANTAS JOVENS DE CLONES DE *Eucalyptus*

JERÔNIMO MONTEIRO – ES 2023

ALINE RAMALHO DOS SANTOS

CRESCIMENTO, TRANSPIRAÇÃO E VULNERABILIDADE À RESTRIÇÃO HÍDRICA EM PLANTAS JOVENS DE CLONES DE *Eucalyptus*

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais do Centro de Ciências Agrárias e Engenharias da Universidade Federal do Espírito Santo, como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em Ciências Florestais na Área de Concentração Ciências Florestais.

Orientador: José Eduardo Macedo Pezzopane

Coorientadores: João Vitor Toledo e Manuel Fernández Martínez

JERÔNIMO MONTEIRO - ES

2023

Ficha catalográfica disponibilizada pelo Sistema Integrado de Bibliotecas - SIBI/UFES e elaborada pelo autor

Santos, Aline Ramalho dos, 1993-

S237c

CRESCIMENTO, TRANSPIRAÇÃO E VULNERABILIDADE À RESTRIÇÃO HÍDRICA EM PLANTAS JOVENS DE CLONES DE Eucalyptus / Aline Ramalho dos Santos. - 2023. 90 f. : il.

Orientador: José Eduardo Macedo Pezzopane. Coorientadores: João Vitor Toledo, Manuel Fernández Martínez.

Tese (Doutorado em Ciências Florestais) - Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Agrárias e Engenharias.

I. Pezzopane, José Eduardo Macedo. II. Toledo, João Vitor. III. Martínez, Manuel Fernández. IV. Universidade Federal do Espírito Santo. Centro de Ciências Agrárias e Engenharias. V. Título.

CDU: 630*38

CRESCIMENTO, TRANSPIRAÇÃO E VULNERABILIDADE À RESTRIÇÃO HÍDRICA EM PLANTAS JOVENS DE CLONES DE *Eucalyptus*

Aline Ramalho Dos Santos

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais do Centro de Ciências Agrárias e Engenharias da Universidade Federal do Espírito Santo, como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em Ciências Florestais na Área de Concentração Ciências Florestais. Orientador: José Eduardo Macedo Pezzopane

Coorientadores: João Vitor Toledo e Manuel Fernández Martínez

Aprovada em 23 de fevereiro de 2023.

Dr^a. Sandra Janet Bucci (Examinadora externa) Instituto de Biociencias de la Patagonia

Paulo Araquém Ramos Cairo

Prof. Dr. Paulo Araquém Ramos Cairo (Examinador externo) Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia

for hund whip

Dr. José Ricardo Macedo Pezzopane (Examinador externo) Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária

Talita Miranda Tuixiera Iaian

Dr^a. Talita Miranda Teixeira Xavier (Examinadora externa) Universidade Federal do Espírito Santo

JEMGEZZOPANE

Prof. Dr. José Eduardo Macedo Pezzopane (Orientador) Universidade Federal do Espírito Santo

Dedico a Deus e aos meus pais, por serem meus alicerces, meus heróis, meu tudo. A vocês, meu eterno amor e gratidão.

AGRADECIMENTOS

Chega ao fim mais uma jornada em minha vida: eis o momento em que aquela menina, filha de pai produtor rural e mãe servente escolar, finalmente se tornará doutora. O caminho até aqui foi árduo, exigiu paciência, força e resiliência. Entretanto, nunca estive só.

Agradeço a Deus, o autor da vida, meu guia, pelo seu amor infinito, sem Ele nada sou.

Aos meus queridos pais, porque a eles devo tudo e sem sua ajuda não teria chegado tão longe. Tudo o que conquistei representa o seu empenho, o seu suor, a sua força de nunca desistir. Meus heróis! Amo vocês sem limites!

Aos meus irmãos, com quem tive a certeza que nunca estaria só.

Aos meus tios pelo incentivo, pela força e principalmente pelo carinho.

A toda minha família pelo exemplo de perseverança, educação e humildade que me ensinaram a ter caráter, honestidade e retidão.

Ao meu orientador Pezzopane, pela paciência e confiança, pelas oportunidades oferecidas e pela contribuição em minha vida acadêmica, profissional e pessoal. Obrigado por ensinar não apenas a parte profissional, mas a importância do lado humano, que instrui, que acolhe, acredita e abre caminhos. Você é minha maior inspiração!

Aos meus coorientadores, João Vitor Toledo e Manuel Fernández Martínez por estarem sempre de prontidão para ajudar.

À Elbya, irmã de coração, pelo companheirismo, amizade, sacrifícios e por todas as ajudas.

À Patrícia, minha companheira do apt. 202 por todo o auxílio e pelos muitos momentos de alegria compartilhados.

À Eduarda e Marcos, que embora distantes sempre foram um ponto de apoio.

Ao Otávio e sua família por terem me recebido de braços abertos em suas casas.

Aos "vizis" da República Amarelinha pelo convívio, gentilezas, almoços, festas e por socorrerem quando necerrário.

Ao Ricardo, por toda ajuda na realização das análises anatômicas.

Aos amigos, com quem eu dividi tristezas, momentos de ansiedade, nervosismo, medo, aventuras, alegrias e os meus melhores momentos nesses quatro anos e que se tornaram minha família em Jerônimo. Muito obrigado Rayane, Paty, Elbya, Rodrigo, Fran, Rita, Mariana, Genilda, Lara, Robert, Thaís, Valéria, Emanuel, Elias, Guilherme, Gabriela, Jéssica e Marcelo. Aos amigos do LMEF, João Vitor, Elbya, Lara, Patrícia, Talita, Elayne, Williana e agregada (Francielle), pelas risadas e "conversas jogadas fora" e não poderia esquecer, pelos infinitos cafés compartilhados.

Aos meus ajudantes, por todos os momentos que compartilhamos e pela imprescindível ajuda na coleta de dados.

À todos os professores e funcionários do Departamento de Ciências Florestais e da Madeira, que sempre estiveram dispostos a ajudar e pelo carinho.

Aos membros da banca examinadora, por aceitarem o convite de participação, pelas contribuições e ensinamentos.

À Universidade Federal do Espírito Santo, especialmente ao Programa de Pós-graduação em Ciências Florestais pela oportunidade.

À Universidade de Huelva pela parceria e trocas de conhecimento.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) -Código de Financiamento 001, pelo apoio e concessão da bolsa. A Fundação de Amparo à Pesquisa e Inovação do Espírito Santo (FAPES) – Edital Nº 12/2020 e TO 381/2021, pela concessão de auxílio financeiro para a realização de estágio técnico-científico.

E finalmente, agradeço a todos que de alguma forma contribuíram para a minha formação. Essa é uma conquista coletiva, sozinha eu não teria chegado até aqui. Como diz o grande Isaac Newton "Se cheguei até aqui foi porque me apoiei no ombro dos gigantes". Muito obrigada!

"Não há saber mais ou saber menos: há saberes diferentes." (Paulo Freire)

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.10 - Consumo hídrico horário aos 20 (A); 40 (B); 80 (C) e 120 (C) dias; radiação global horária aos 20 (E); 40 (F); 80 (G) e 120 (H) e temperatura e déficit de pressão de vapor horário

aos 20 (I); 40 (J); 80 (K) e 120 (L) dias após o transplantio de clones de *Eucalyptus*, Jerônimo Monteiro, Brasil, 2021. LA: representa valores de área foliar......47

Figura 2.11 - Taxa de assimilação líquida de CO₂ (a, b, c), condutância estomática (d, e, f), taxa de transpiração (g, h, i) e concentração intracelular de CO₂ (j, k, l), dos clones de *Eucalyptus*, após a retenção da irrigação (área cinza) e reidratação (área branca). Os dados são médias \pm desvio padrão. ns: não significativo, *: significativo (Tukey, p≤0,05).......76

Figura 2.12 - Potencial hídrico às 4:00 (a, b, c) e às 12:00 horas (d, e, f), dos clones de *Eucalyptus*, após a retenção da irrigação (área cinza) e reidratação (área branca). Os dados são médias \pm desvio padrão. ns: não significativo, *: significativo (Tukey, p \leq 0,05)......77

	,		
OTIN		DI	$\mathbf{\Lambda}$
		кі	
DUD			v

INTRODUÇÃO GERAL	. 11
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	. 13
1. REVISAO BIBLIOGRAFICA	. 14
1.1 Plantios de <i>Eucalyptus</i>	. 15
1.2 Transpiração de plantas.	. 16
1.3 Potenciais impactos da restrição hídrica em plantas de <i>Eucalyptus</i>	. 17
1.4 Como as plantas cavitam?	. 19
2. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	. 21
CADÍTHIO I CDESCIMENTO E TRANSDIDAÇÃO DEAL DE CLONES	DE
CAPITULO I – CRESCIMENTO E TRANSPIRAÇÃO REAL DE CLONES .	DE
	28
	. 29
	. 30
1. INTRODUÇAU	
2. MATERIAL E METODOS	32
2.1 Local do estudo, material vegetal e condições experimentals	. 32
2.2 Delineamento experimental e variaveis avaliadas	. 30
2.3 Analise estatistica	. 38
5. KESULTADUS	. 38
4. DISCUSSAU	. 48
5. CUNCLUSUES	
0. REFERENCIAS BIBLIUGRAFICAS	. 51
CADÍTHLO IL ADOLHTETHDA HINDÁLLICA E VILLNEDADILIDADE	DF
CALIFICED II – ARQUITETURA IIIDRAULICA E VULNERADILIDADE : Eucolomtus à DESTRICÃO HÍRDICA	DE 57
DESIMO	. 57
	. 50
ADSTRACT	. 00
1. ΠΑΤΚΟΡΟÇΑΟ	62
2. MATERIAL E METODOS	62
2.1 Local do estudo, material vegetar e condições experimentais	. 02
2.2 Definicamento experimental.	. 05
2.1 Eurosição dos tratamentos e consumo hídrico	. 00
2.5 Darômetros fisiológicos e impacto do estresse hídrico na condutividade hidráuli	. 00
2.5 Falamentos fisiologicos e impacto do estresse munico na condutividade indiauna	5a C 68
2.6 Apólica estatística	. 08
3 DESULTADOS	. 70
$\mathbf{A} \operatorname{DISCUSS}^{\mathbf{A}}$	70
5 CONCLUSÃES	. /9 Q1
6 DEFEDÊNCIAS RIPI INCDÁFICAS	. 01 Q7
V. KETEKEIVLIAG DIDLIVUKAFIVAS	. 02
CONCLUSÕES GERAIS	. 88

INTRODUÇÃO GERAL

A disponibilidade de água no solo é um dos principais impulsionadores da produtividade florestal. Projeções recentes indicam que extremos climáticos, como secas severas, são previstos para as próximas décadas, associados às mudanças climáticas globais, afetando potencialmente o desenvolvimento e a permanência de espécies arbóreas em ambientes naturais (ANDEREGG et al., 2016). Além da implicação para o funcionamento do ecossistema, a intensificação da seca tem impacto negativo significativo na agricultura e silvicultura, com aumento da mortalidade e diminuição do crescimento (SCOLFORO et al. 2019; ELLI et al., 2020; HU et al., 2020).

O Brasil tem um importante papel global na produção florestal, com uma área cultivada com florestas plantadas de 9,93 milhões de hectares, dos quais, cerca de 7,6 milhões correspondem a povoamentos de *Eucalyptus*, o que representa aproximadamente 37% da área mundial com esse gênero (IBGE, 2017, IBÁ, 2022). Avanços no melhoramento genético e práticas silviculturais intensivas levaram a grandes ganhos de produtividade nos últimos 25 anos (RYAN et al., 2010). Contudo, à medida que a produtividade aumenta, é preciso compreender como os ganhos na produção de madeira influenciam o uso dos recursos naturais, particularmente o uso da água (HAKAMADA et al., 2020).

Para o gênero *Eucalyptus*, a disponibilidade hídrica no solo é um fator determinante e limitador, relacionado aos impactos negativos na produtividade de biomassa (ELLI et al., 2019). Sob seca severa, clones de eucalipto podem apresentar redução da taxa de crescimento relativo, da área foliar e da capacidade de transporte de água, afetando a produção de biomassa total e seu fracionamento para órgãos da planta (MASEDA; FERNANDEZ, 2016). Portanto, o ajuste de critérios de seleção que combinem a alta eficiência de uso de água e a alta produção de biomassa são necessários para desenvolver genótipos adaptados a áreas secas, possibilitando o uso de menos água para a mesma produção de biomassa (BOUVET et al., 2020).

Nessa perspectiva, para aumentar o rendimento em áreas tradicionais e não tradicionais e melhorar o planejamento, as magnitudes das lacunas de produção que ocorrem em diferentes regiões produtoras precisam ser estimadas (ELLI et al., 2019). Tal conhecimento é vital para prever a dinâmica florestal e o manejo de recursos hídricos, principalmente em áreas em que a disponibilidade de água é crítica (HAN et al., 2019). Neste sentido, o objetivo do estudo foi determinar o crescimento, transpiração e a vulnerabilidade à restrição hídrica de três clones de *Eucalyptus*. Para isso, testou-se as hipóteses: (i) os clones de *Eucalyptus* diferem entre si quanto

ao crescimento e transpiração e (ii) as respostas fisiológicas podem influenciar a tolerância das plantas à seca.

A tese foi estruturada em dois capítulos, sendo que no capítulo 1 quantificou-se o crescimento e a taxa real de transpiração dos clones de *Eucalyptus urophylla x Eucalyptus grandis* e no capítulo 2, objetivou-se caracterizar a arquitetura hidráulica e a vulnerabilidade de plantas jovens de *Eucalyptus* a seca, a fim de prognosticar as respostas frente às flutuações na disponibilidade hídrica.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDEREGG, W. R.; KLEIN, T.; BARTLETT, M.; SACK, L.; PELLEGRINI, A. F.; CHOAT, B.; JANSEN, S. Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 18, p. 5024-5029, 2016.

BOUVET, J. M.; EKOMONO, C. G. M.; BRENDEL, O.; LACLAU, J. P.; BOUILLET, J. P.; EPRON, D. Selecting for water use efficiency, wood chemical traits and biomass with genomic selection in a *Eucalyptus* breeding program. Forest Ecology and Management, v. 465, p. 118092, 2020

ELLI, E. F.; SENTELHAS, P. C.; DE FREITAS, C. H.; CARNEIRO, R. L.; ALVARES, C. A. Assessing the growth gaps of *Eucalyptus* plantations in Brazil–Magnitudes, causes and possible mitigation strategies. **Forest Ecology and Management**, v. 451, p. 117464, 2019.

ELLI, E. F.; SENTELHAS, P. C.; BENDER, F. D. Impacts and uncertainties of climate change projections on *Eucalyptus* plantations productivity across Brazil. Forest Ecology and Management, v. 474, p. 118365, 2020.

HAKAMADA, R. E.; HUBBARD, R. M.; MOREIRA, G. G.; STAPE, J. L.; CAMPOE, O.; DE BARROS FERRAZ, S. F. Influence of stand density on growth and water use efficiency in *Eucalyptus* clones. Forest Ecology and Management, v. 466, p. 118125, 2020.

HAN, C.; CHEN, N.; ZHANG, C.; LIU, Y.; KHAN, S.; LU, K.; ZHAO, C. Sap flow and responses to meteorological about the *Larix principis-rupprechtii* plantation in Gansu Xinlong mountain, northwestern China. Forest Ecology and Management, v. 451, p. 117519, 2019.

HU, Y.; XIE, W.; CHEN, B. Arbuscular mycorrhiza improved drought tolerance of maize seedlings by altering photosystem II efficiency and the levels of key metabolites. **Chemical and Biological Technologies in Agriculture**, v. 7, n. 1, p. 1-14, 2020.

INDÚSTRIA BRASILEIRA DE ÁRVORES - IBÁ. **Relatório anual 2022**. Brasília: IBÁ. 2022. 96 p.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA - IBGE, 2017. The Brazilian Institute of Geography and Statistics. Disponível em: https://sidra.ibge.gov.br/pesquisa/pevs/tabelas. Acesso em: 15 Dez 2022.

MASEDA, P. H.; FERNÁNDEZ, R. J. Growth potential limits drought morphological plasticity in seedlings from six *Eucalyptus* provenances. **Tree Physiology**, v. 36, n. 2, p. 243-251, 2016

RYAN, M. G.; STAPE, J. L.; BINKLEY, D.; FONSECA, S.; LOOS, R. A.; TAKAHASHI, E. N.; SILVA, G. G. Factors controlling Eucalyptus productivity: how water availability and stand structure alter production and carbon allocation. **Forest Ecology and Management**, v. 259, n. 9, p. 1695-1703, 2010.

SCOLFORO, H. F.; MCTAGUE, J. P.; BURKHART, H., ROISE, J.; ALVARES, C. A.; STAPE, J. L. Modeling whole-stand survival in clonal eucalypt stands in Brazil as a function of water availability. **Forest Ecology and Management**, v. 432, p. 1002-1012, 2019.

1. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

1.1 Plantios de *Eucalyptus*

Eucalyptus sp. é o gênero florestal mais plantado em todo o mundo, cobrindo cerca de 25 milhões de hectares, com aproximadamente 700 espécies, ocupando uma grande variedade de nichos ecológicos (IGLESIAS-TRABADO; WILSTERMANN, 2009; FAO, 2021; MARTINS et al., 2022). No Brasil, é a espécie florestal mais plantada, com uma área cultivada de 7,6 milhões de hectares, com incremento médio anual de 38 m³.ha⁻¹.ano⁻¹, concentrados principalmente nos estados de Minas Gerais, São Paulo e Mato Grosso do Sul (IBÁ, 2022).

Embora exista uma grande diversidade de espécies de eucalipto, com diferentes capacidades edafoclimáticas, o *Eucalyptus grandis* (W. Hill ex Maiden), *E. urophylla* (ST Blake) e seus híbridos tem sido predominantes nas plantações comerciais brasileiras (ASSIS et al., 2015). Essas espécies ou híbridos são preferidas devido às suas características, como qualidade da madeira, crescimento rápido, ciclos de rotação curtos (<7 anos), alta produtividade, capacidade de adaptação a diferentes solos e condições climáticas (GONÇALVES et al., 2013; FLORES et al., 2016; COSTA; STRECK, 2018; ELLI et al., 2019; ELLI et al., 2020; MARTINS et al., 2022).

Mesmo com avanços significativos do melhoramento e as práticas silviculturais intensivas, o crescimento e a produtividade do gênero são fortemente afetados por fatores climáticos, genéticos e de manejo (BINKLEY et al., 2017; SCOLFORO et al., 2017; SENTELHAS et al., 2017; ELLI et al., 2017; ELLI et al., 2019; SCOLFORO et al., 2019; ALMEIDA et al., 2020; CÂMARA et al., 2021; MARTINS et al., 2022), sendo o clima o único fator que o setor florestal têm pouco ou nenhum controle.

Áreas tradicionais de cultivo de eucalipto no Brasil, por exemplo, têm enfrentado secas incomuns nos últimos anos, (OTTO et al., 2015), enquanto a demanda de mercado, tem promovido a expansão das plantações até mesmo para locais mais secos (BINKLEY et al., 2017; SCOLFORO et al., 2019). As variações anuais na precipitação podem alterar a produção primária bruta e a produção de madeira em um terço para metade (STAPE et al., 2008), e quaisquer alterações regionais no clima provavelmente resultarão em mudanças regionais na produção. Esse fenômeno climático torna as plantações mais suscetíveis ao ataque de pragas, doenças e mortalidade catastrófica (PINKARD et al., 2010).

Além disso, a pressão climática sobre os genótipos podem afetar a expressão genética e, conseqüentemente, o padrão fenotípico em todos os ambientes, para que as espécies previamente

adaptadas a um local, não respondam adequadamente quando cultivados em ambientes contrastantes (HODGINS-DAVIS; TOWNSEND, 2009; GRISHKEVICH; YANAI, 2013). Hosseini et al. (2017) e Choat et al. (2018) destacam que plantas em condições adversas podem sofrer alterações fisiológicas e bioquímicas, refletindo em parâmetros como crescimento, fotossíntese, abertura e fechamento estomático, expansão foliar, estresse oxidativo, aumento da respiração, matéria seca reduzida, senescência acelerada e, por conseguinte, produção reduzida.

1.2 Transpiração de plantas

De todos os recursos ambientais, a água é o mais importante na determinação do crescimento, produção e distribuição da vegetação em ambientes naturais (ENGELBRECHT et al., 2007). Nesses sistemas, a precipitação é a principal fonte para recarga de água do solo, que fornece água para as plantas (UNGAR et al., 2013; DYMOND et al., 2017). A maior parte, aproximadamente 97%, da água absorvida pelas raízes é transportada pela planta e evaporada por superfícies foliares, uma pequena quantidade realmente permanece na planta, para suprir o crescimento (\sim 2%) ou para ser consumida nas reações bioquímicas da fotossíntese e outros processos metabólicos (\sim 1%) (TAIZ et al., 2017).

Do ponto de vista fisiológico, a transpiração é o processo de perda de água na forma de vapor para atmosfera, resultante de um gradiente de potencial hídrico (MUÑOZ-VILLERS et al., 2018; HAN et al., 2019; HE et al., 2020). Constitui em parte fundamental do caminho de fluxo contínuo solo-planta-atmosfera, conduzindo a absorção de água do solo de sistemas radiculares subterrâneos, que determinam e refletem a transpiração de todo o dossel da planta (HE et al., 2020).

Estudos têm demonstrado que os principais fatores de controle direto da transpiração incluem, mas não se limitam, ao déficit de pressão de vapor (CHIRINO et al., 2011; PENG et al., 2015), radiação solar (ROUSSEAUX et al., 2009; SHEN et al., 2015), temperatura do ar (JUHÁSZ et al., 2013), umidade do solo e índice da área foliar (TIE et al., 2017). Depende também, do balanço de energia, estrutura vegetal e outros fatores (PFAUTSCH et al., 2010; LANDSBERG; WARING, 2014; NAN et al., 2019).

Considerando que a aquisição de água inicia no sistema radicular, os traços e processos que afetam o acesso de uma planta à água e seu transporte, permanecem subestudados nas espécies (BRODRIBB et al., 2015; GLEASON, 2015). Segundo He et al. (2020), a transpiração de árvores é um parâmetro importante na compreensão da ecofisiologia das plantações e desempenha um papel decisivo no equilíbrio hídrico das plantas. A estimativa precisa e eficaz é de grande

importância para o estudo da relação entre o carbono e o ciclo da água e para determinar a quantidade de água que é fornecida em cultivos (ZHAO et al., 2022).

Entender como o uso da água de espécies de crescimento rápido variam com o tempo e como o consumo pode ser analisado em diferentes escalas, desde árvores individuais (WULLSCHLEGER et al., 1998) até estandes ou paisagens (HATTON; WU, 1995), são fundamentais para determinar o mecanismo de controle da transpiração das plantações e desenvolver uma estrutura de modelagem para prever os efeitos prováveis das mudanças climáticas na dinâmica florestal (GROSSIORD et al., 2020).

1.3 Potenciais impactos da restrição hídrica em plantas de Eucalyptus

Extremos climáticos, como secas severas são previstas para as próximas décadas, associadas às mudanças climáticas globais, afetando potencialmente a produtividade e a distribuição de espécies arbóreas em ambientes naturais (ANDEREGG et al., 2016). Variações no clima aumentarão não apenas a frequência e severidade dos eventos de seca, mas também a ocorrência de episódios de precipitação intensa, que acentuarão a sazonalidade climática (ALLEN et al., 2015; IPCC, 2018).

Segundo Passioura (1997), a seca é uma circunstância na qual as plantas sofrem redução do seu crescimento ou produtividade devido à insuficiência de suprimento de água, ou a um grande déficit de umidade do ar. Larcher (2000) reitera que a seca é um estresse ambiental, em que a demanda de energia pela planta para sua manutenção é maior que a produção, o que leva a uma desestabilização inicial das funções da planta, seguida por uma normalização e indução dos processos fisiológicos de adaptação. Em relação à planta, a seca pode ser vista como um estresse multidimensional (YORDANOV et al., 2000), que afeta as plantas em vários níveis de sua organização. Além disso, pode ser definida como um fenômeno climático que ocorre em uma região quando a precipitação, para determinado período de tempo, apresenta valores muito abaixo do normal climatológico (BARRA et al., 2002).

As respostas das plantas aos extremos climáticos ocorrem em vários níveis, e algumas dessas respostas ocorrem com alterações mínimas no status da água nas folhas (SCHIMPL et al., 2019). Pequenos desequilíbrios entre a absorção e o transporte de água e perda para atmosfera podem causar déficits hídricos e funcionamento ineficiente de inúmeros processos celulares. Em diversas espécies vegetais, reduções no suprimento hídrico inibem a expansão celular, a translocação de substâncias e a síntese da parede celular, levando à redução da taxa de crescimento. A capacidade de manter a atividade fisiológica à medida que a água se torna menos

disponível implica ainda em alguns custos. As plantas podem despender energia para acumular solutos para manter a pressão de turgor, investir em órgãos não fotossintéticos, como raízes para aumentar a capacidade de absorção de água, ou formar vasos capazes de suportar altas pressões negativas (TAIZ et al., 2017).

Segundo Reis et al. (2021), uma das primeiras sinalizações das espécies florestais em situação de deficiência hídrica é o fechamento estomático, com posterior redução da condutância estomática, para evitar a perda de água por transpiração, o que, por sua vez, reduz a fotossíntese. À medida em que ocorre a perda do turgor celular, o ácido abscísico é rapidamente produzido, desencadeando uma cascata de respostas fisiológicas, que fazem com que os poros estomáticos na superfície da folha se fechem, diminuindo acentuadamente a desidratação da planta e o potencial hídrico (CHOAT et al., 2018).

Em escalas de tempo curto, a redução na condutância estomática leva interrupção da assimilação fotossintética de CO₂, perda do resfriamento evaporativo do dossel por meio da transpiração e maior probabilidade de dano fotoquímico (LEIGH et al., 2017). Baixas taxas fotossintéticas associadas ao fechamento estomático induzido pela restrição hídrica levam à depleção de pools de carboidratos não estruturais, o que interfere na translocação de açúcares por meio do floema, e na produção de compostos de defesa química necessários para evitar herbivoria e doenças (MITCHELL et al., 2013; SEVANTO et al., 2014; DIETZE; MATTHES, 2014).

Além disso, a eficiência das espécies vegetais em permitir a absorção suficiente de CO₂ para a fotossíntese, ao mesmo tempo em que moderam a perda de água para atmosfera, expõe as plantas ao risco de desidratação (TAIZ et al., 2017). A fotossíntese e a transpiração são processos que apresentam um caminho em comum, onde o CO₂ difunde-se para o interior das folhas e a água difunde-se para fora dos poros estomáticos. Para plantas C₃, como o eucalipto, cerca de 400 moléculas de água são perdidas para cada molécula de CO₂ fixada pela fotossíntese (TAIZ et al., 2017). Essa elevada taxa de perda de água remove calor das folhas mediante resfriamento evaporativo, mantendo-as relativamente frias sob condições de luz plena. Entretanto, temperaturas foliares elevadas combinadas com esfriamento evaporativo mínimo causam estresse pelo calor, limitam o processo fotossintético, e proporcionam impactos negativos sobre o crescimento e o rendimento das plantas (REIS et al., 2021).

O impacto negativo dessas reações competidoras limita significativamente a eficiência da assimilação fotossintética do carbono sob temperaturas elevadas, por conseguinte, promovem a abscisão de folhas e senescência precoce e morte celular (TAIZ et al., 2017). Chen et al. (2020)

verificaram redução da fotossíntese relacionado, principalmente ao fechamento estomático, em função da menor disponibilidade de água do solo de *Eucalyptus urophylla*. Reis et al. (2021) observaram que a exposição à seca causou decréscimos na eficiência quântica máxima do fotossistema II (Fv/Fm) em clones de *Eucalyptus*.

Outras indicações da susceptibilidade das plantas de *Eucalyptus* às condições adversas em seus habitats naturais foram documentadas (ELLI et al., 2019; SCOLFORO et al., 2019; ALMEIDA et al., 2020; CÂMARA et al., 2021). Sob seca severa, clones de eucalipto apresentaram redução da taxa de crescimento relativo, da área foliar, do comprimento específico da raiz e da capacidade de transporte de água (MASEDA; FERNANDEZ, 2016). Pan et al. (2015) e Jalota et al. (2018) destacam que temperaturas mais altas podem aumentar tensões fisiológicas nas plantações de *Eucalyptus*, principalmente em regiões tropicais, onde a elevação das temperaturas aumenta o déficit de pressão de vapor, levando a incrementos na possível evapotranspiração e, consequentemente, déficit hídrico.

1.4 Como as plantas cavitam?

As plantas fornecem água aos seus tecidos por um mecanismo complexo, em que, a força evaporativa das superfícies foliares geram tensão na coluna de água do contínuo solo-planta (PEREIRA et al., 2016). Por meio da arquitetura hidráulica, que consiste no conjunto de parênquima, fibras e elementos de vasos ou traqueídes, a água é conduzida de forma passiva, movida pela diferença de potencial hídrico entre o solo e a atmosfera (HACKE et al., 2001).

Quando o suprimento de água no solo é reduzido, aumenta tensão na coluna de água no interior dos vasos condutores das árvores, o xilema (ZIMMERMANN, 1983). Embora existam forças de adesão-coesão que mantém as moléculas de água unidas no interior desta coluna, a tensão que é gerada pode sugar nanobolhas de ar para dentro do xilema, através de poros existentes. Essas nanobolhas podem ficar instáveis em certas condições e causar a embolia, bloqueando os condutos do xilema, quebrando a continuidade da coluna de água e reduzindo o transporte água do solo para o dossel (ANDEREGG et al., 2012; NARDINI et al., 2013; TORRES-LUIZ et al., 2017; CHOAT et al., 2018).

À medida que o número de condutos embolizados aumenta, a capacidade da planta de mover água no xilema diminui. Se o percentual dessas perdas na condutividade hidráulica atingirem 50% para as coníferas ou 88% para as angiospermas, a disfunção vascular sistêmica pode causar rápida morte de toda a planta por meio da dessecação e morte do meristema cambial e apical (URLI et al., 2013; VENTURAS et al., 2016; CHOAT et al., 2016). Quando

quantificados em termos da tensão necessária para desativar 50% do xilema do caule, os valores publicados variam de menos de 1 MPa (LI et al., 2008) a máximos de cerca de 15 MPa (BRODRIBB; HILL, 1999).

A capacidade das plantas lenhosas de sobreviver, bem como se recuperar de períodos de seca prolongada está fortemente relacionada à sua resistência à cavitação (LARCHEVÊQUE et al., 2011). Essa propriedade varia amplamente entre as espécies, sendo descrita pela relação entre a pressão do xilema e a perda de condutividade hidráulica devido à oclusão do conduto por êmbolos gasosos. Assim, cada vegetal é forçado a lidar com limites de segurança hidráulica, adotando um comportamento para regular seu status hídrico, seja pela manutenção (isohídrico) ou de readaptação (anisohídrico) à redução de concentração de água no solo (MCDOWELL et al., 2008; POU et al., 2012). Essas demandas conflitantes moldam a forma e a função das plantas vasculares a produzirem um espectro diverso de morfologias, ajustadas a uma capacidade de fluxo específica e de tolerância à seca.

Existem antecedentes relacionados à vulnerabilidade à cavitação e resistência à seca em algumas espécies de eucalipto (RICE et al., 2004; POOT; VENEKLAAS, 2013), sugerindo que essa característica pode desempenhar um papel fundamental na adaptabilidade desse gênero ao déficit hídrico. A formação de um sistema vascular capaz de transportar água suficiente para manter a taxa transpiratória foliar, minimizando os riscos de perda de condutividade hidráulica, é uma medida-chave da adequação das espécies diante das futuras mudanças climáticas (PFAUTSCH et al., 2016).

2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALLEN, C. D.; BRESHEARS, D. D.; MCDOWELL, N. G. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. **Ecosphere**, v. 6, n. 8, p. 1-55, 2015.

ALMEIDA, M. N. F.; VIDAURRE, G. B.; PEZZOPANE, J. E. M.; LOUSADA, J. L. P. C.; SILVA, M. E. C. M.; CÂMARA, A. P.; ... OLIVEIRA, R. F. Heartwood variation of *Eucalyptus urophylla* is influenced by climatic conditions. **Forest Ecology and Management**, v. 458, p. 1–10, 2020.

ANDEREGG, W. R.; BERRY, J. A.; SMITH, D. D.; SPERRY, J. S.; ANDEREGG, L. D.; FIELD, C. B. The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 109, n. 1, p. 233-237, 2012.

ANDEREGG, W. R.; KLEIN, T.; BARTLETT, M.; SACK, L.; PELLEGRINI, A. F.; CHOAT, B.; JANSEN, S. Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 18, p. 5024-5029, 2016.

ASSIS, T. F.; ABAD, J. I. M.; AGUIAR, A. M. Melhoramento genético do eucalipto. In: SCHUMACHER, M. V., VIEIRA, M. (Eds), Silvicultura do Eucalipto no Brasil. UFSM, Santa Maria. 2015.

BARRA, T. D. S.; COSTA, J.; RAO, T. V.; SEDIYAMA, G. C.; FERREIRA, W. P.; DANTAS NETO, F. S. Caracterização climatológica da severidade de secas do estado do Ceará-Brasil. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 6, p. 266-272, 2002.

BINKLEY, D.; CAMPOE, O. C.; ALVARES, C.; CARNEIRO, R. L.; CEGATTA, Í.; STAPE, J. L. The interactions of climate, spacing and genetics on clonal *Eucalyptus* plantations across Brazil and Uruguay. **Forest Ecology and Management**, v. 405, p. 271-283, 2017.

BRODRIBB, T. J., HILL, R. S. The importance of xylem constraints in the distribution of conifer species. **The New Phytologist**, v. 143, n. 2, p. 365-372, 1999.

BRODRIBB, T. J.; HOLLOWAY-PHILLIPS, M. M; BRAMLEY, H. Improving water transport for carbon gain in crops. In: **Crop physiology**. Academic Press, 2015. p. 251-281, 2015.

CÂMARA, A. P.; VIDAURRE, G. B.; OLIVEIRA, J. C. L.; TEODORO, P. E.; ALMEIDA, M. N. F.; TOLEDO, J. V.; ...CAMPOE, O. C. Changes in rainfall patterns enhance the interrelationships between climate and wood traits of *eucalyptus*. Forest Ecology and Management, v. 485, p. 118959, 2021.

CHEN, X.; ZHAO, P.; OUYANG, L.; ZHU, L.; NI, G.; SCHÄFER, K. V. Whole-plant water hydraulic integrity to predict drought-induced *Eucalyptus urophylla* mortality under drought stress. **Forest Ecology and Management**, v. 468, p. 118179, 2020.

CHIRINO, E.; BELLOT, J.; SÁNCHEZ, J. R. Daily sap flow rate as an indicator of drought

avoidance mechanisms in five Mediterranean perennial species in semi-arid southeastern Spain. Trees, v. 25, n. 4, p. 593-606, 2011.

CHOAT, B.; BADEL, E.; BURLETT, R.; DELZON, S.; COCHARD, H.; JANSEN, S. Noninvasive measurement of vulnerability to drought-induced embolism by X-ray microtomography. **Plant Physiology**, v. 170, n. 1, p. 273-282, 2016.

CHOAT, B.; BRODRIBB, T. J.; BRODERSEN, C. R.; DUURSMA, R. A.; LÓPEZ, R.; MEDLYN, B. E. Triggers of tree mortality under drought. **Nature**, v. 558, n. 7711, p. 531-539, 2018.

COSTA, D. B. D.; STRECK, N. A. Duração da fase de mudas em eucalipto simulada em cenários de aumento de temperatura. **Ciência Florestal**, v. 28, p. 1263-1270, 2018.

DIETZE, M. C.; MATTHES, J. H. A general ecophysiological framework for modelling the impact of pests and pathogens on forest ecosystems. **Ecology letters**, v. 17, n. 11, p. 1418-1426, 2014.

DYMOND, S. F.; BRADFORD, J. B.; BOLSTAD, P. V.; KOLKA, R. K.; SEBESTYEN, S. D.; DESUTTER, T. M. Topographic, edaphic, and vegetative controls on plant-available water. **Ecohydrology**, v. 10, n. 8, p. e1897, 2017.

ELLI, E. F.; CARON, B. O.; BEHLING, A.; ELOY, E.; QUEIRÓZ DE SOUZA, V.; SCHWERZ, F.; STOLZLE, J. R. Climatic factors defining the height growth curve of forest species. **iForest-Biogeosciences and Forestry**, v. 10, n. 3, p. 547, 2017.

ELLI, E. F.; SENTELHAS, P. C.; DE FREITAS, C. H.; CARNEIRO, R. L.; ALVARES, C. A. Assessing the growth gaps of *Eucalyptus* plantations in Brazil–Magnitudes, causes and possible mitigation strategies. **Forest Ecology and Management**, v. 451, p. 117464, 2019.

ELLI, E. F.; SENTELHAS, P. C.; HUTH, N.; CARNEIRO, R. L.; ALVARES, C. A. Gauging the effects of climate variability on *Eucalyptus* plantations productivity across Brazil: a process-based modelling approach. **Ecological Indicators**, v. 114, p. 106325, 2020.

ENGELBRECHT, B. M.; COMITA, L. S.; CONDIT, R.; KURSAR, T. A.; TYREE, M. T.; TURNER, B. L.; HUBBELL, S. P. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. **Nature**, v. 447, n. 7140, p. 80-82, 2007.

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS - FAO, 2021. In: The Europa directory of international organizations. Disponível em: http://faostat.fao.org/. Acesso em: 28 Dez 2021.

INDÚSTRIA BRASILEIRA DE ÁRVORES - IBÁ. **Relatório anual 2022**. Brasília: IBÁ. 2022. 96 p.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA - IBGE, 2017. The BrazilianInstituteofGeographyandStatistics.Disponívelem:https://sidra.ibge.gov.br/pesquisa/pevs/tabelas. Acesso em: 15 Dez 2022.

FLORES, T. B.; ALVARES, C. A.; SOUZA, V. C.; STAPE, J. L. *Eucalyptus* no Brasil: zoneamento climático e guia para identificação. Piracicaba: IPEF, 2016.

GLEASON, S. M. Evolutionary outcomes should inform strategies to increase drought tolerance. Nature plants, v. 1, n. 8, p. 1-1, 2015.

GONÇALVES, J.; ALVARES, C. A.; HIGA, A. R.; SILVA, L. D.; ALFENAS, A. C.; STAHL, J.; FERRAZ, S. FDB; LIMA, WDP.; BRANCALION, PHS.; HUBNER, A. Integrating genetic and silvicultural strategies to minimize abiotic and biotic constraints in Brazilian eucalypt plantations. **Forest Ecology and Management**, v. 301, p. 6-27, 2013.

GRISHKEVICH, V.; YANAI, I. The genomic determinants of genotype× environment interactions in gene expression. **Trends in Genetics**, n. 29, n. 8, p. 479-487, 2013.

HACKE, U. G.; SPERRY, J. S.; POCKMAN, W.T.; DAVIS, S. D.; MCCULLOH, K. A. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. **Oecologia**, v. 126, n. 4, p. 457-461, 2001.

HAN, C.; CHEN, N.; ZHANG, C.; LIU, Y.; KHAN, S.; LU, K.; ZHAO, C. Sap flow and responses to meteorological about the *Larix principis-rupprechtii* plantation in Gansu Xinlong mountain, northwestern China. Forest Ecology and Management, v. 451, p. 117519, 2019.

HATTON, T. J.; WU, Hsin-I. Scaling theory to extrapolate individual tree water use to stand water use. **Hydrological Processes**, v. 9, n. 5-6, p. 527-540, 1995.

HE, Q. Y.; YAN, M. J.; MIYAZAWA, Y.; CHEN, Q. W.; CHENG, R. R.; OTSUKI, K.; DU, S. Sap flow changes and climatic responses over multiple-year treatment of rainfall exclusion in a sub-humid black locust plantation. **Forest Ecology and Management**, v. 457, p. 117730, 2020.

HODGINS-DAVIS, A.; TOWNSEND, J. P. Evolving gene expression: from G to E to $G \times E$. Trends in Ecology & Evolution, v. 24, n. 12, p. 649-658, 2009.

HOSSEINI, F.; MOSADDEGHI, M. R.; DEXTER, A. R. Effect of the fungus *Piriformospora indica* on physiological characteristics and root morphology of wheat under combined drought and mechanical stresses. **Plant Physiology and Biochemistry**, 118, 107-120, 2017.

IGLESIAS-TRABADO, G., WILSTERMANN, D. *Eucalyptus universalis*. Global cultivated eucalypt forests map 2009. Disponível em: http://git-forestry-blog.blogspot.com/2008/09/eucalyptus-global-map-2008-cultivated.html. Acesso em: 07 de maio de 2021.

INDÚSTRIA BRASILEIRA DE ÁRVORES - IBÁ. **Relatório anual 2022**. Brasília: IBÁ. 2022. 96 p.

INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE - IPCC. Global Warming of 1.5 °C - Global Warming of 1.5° C: An IPCC Special Report on the Impacts of Global Warming of 1.5° C Above Pre-industrial Levels and Related Global Greenhouse Gas Emission Pathways, in the Context of Strengthening the Global Response to the Threat of

Climate Change, Sustainable Development, and Efforts to Eradicate Poverty. Intergovernmental Panel on Climate Change, 2018.

JALOTA, S. K.; VASHISHT, B. B.; SHARMA, S.; KAUR, S. Chapter 3–Cimate change impact on crop productivity and field water balance. **Understanding Climate Change Impacts on Crop Productivity and Water Balance**, p. 87-148, 2018.

JUHÁSZ, Á.; SEPSI, P.; NAGY, Z.; TŐKEI, L.; HROTKÓ, K. Water consumption of sweet cherry trees estimated by sap flow measurement. Scientia Horticulturae, v. 164, p. 41-49, 2013.

LANDSBERG, J.; WARING, R. Forests in our changing world: new principles for conservation and management. Washington, DC, USA: Island Press, 2014.

LARCHER, W. Ecofisiologia vegetal. Traduzido por Prado, C. H. B. A. RiMa Artes e textos, São Carlos. 2000.

LARCHEVÊQUE, M.; MAUREL, M.; DESROCHERS, A.; LAROCQUE, G. R. How does drought tolerance compare between two improved hybrids of balsam poplar and an unimproved native species? **Tree Physiology**, v. 31, n. 3, p. 240–249, 2011.

LEIGH, A.; SEVANTO, S.; CLOSE, J. D.; NICOTRA, A. B. The influence of leaf size and shape on leaf thermal dynamics: does theory hold up under natural conditions?. **Plant, Cell & Environment**, v. 40, n. 2, p. 237-248, 2017.

LI, Y.; SPERRY, J. S.; TANEDA, H.; BUSH, S. E.; HACKE, U. G. Evaluation of centrifugal methods for measuring xylem cavitation in conifers, diffuse-and ring-porous angiosperms. **New Phytologist**, v. 177, n. 2, p. 558-568, 2008.

LI, X.; BLACKMAN, C. J.; CHOAT, B.; DUURSMA, R. A.; RYMER, P. D.; MEDLYN, B. E.; TISSUE, D. T., 2018. Tree hydraulic traits are coordinated and strongly linked to climate-of-origin across a rainfall gradient. **Plant, Cell & Environment**, v. 41, n. 3, p. 646-660, 2018.

MARTINS, F. B., BENASSI, R. B., TORRES, R. R., DE BRITO NETO, F. A. Impacts of 1.5° C and 2° C global warming on *Eucalyptus* plantations in South America. Science of The Total Environment, v. 825, p. 153820, 2022.

MASEDA, P. H.; FERNÁNDEZ, R. J. Growth potential limits drought morphological plasticity in seedlings from six *Eucalyptus* provenances. **Tree Physiology**, v. 36, n. 2, p. 243-251, 2016.

MCDOWELL, N.; POCKMAN, W. T.; ALLEN, C. D.; BRESHEARS, D. D.; COBB, N.; KOLB, T.; YEPEZ, E. A. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought?. **New Phytologist**, v. 178, n. 719–739, 2008.

MITCHELL, P. J.; O'GRADY, A. P.; TISSUE, D. T.; WHITE, D. A.; OTTENSCHLAEGER, M. L.; PINKARD, E. A. Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic

dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. New Phytologist, v. 197, n. 3, p. 862-872, 2013.

MUÑOZ-VILLERS, L. E.; HOLWERDA, F.; ALVARADO-BARRIENTOS, M. S.; GEISSERT, D. R.; DAWSON, T. E. Reduced dry season transpiration is coupled with shallow soil water use in tropical montane forest trees. **Oecologia**, v. 188, n. 1, p. 303-317, 2018.

NAN, G.; WANG, N.; JIAO, L.; ZHU, Y.; SUN, H. A new exploration for accurately quantifying the effect of afforestation on soil moisture: A case study of artificial *Robinia pseudoacacia* in the Loess Plateau (China). Forest Ecology and Management, v. 433, p. 459-466, 2019.

NARDINI, A.; BATTISTUZZO, M.; SAVI, T. Shoot desiccation and hydraulic failure in temperate woody angiosperms during an extreme summer drought. **New Phytologist**, v. 200, n. 2, p. 322-329, 2013.

OTTO, F. E. L.; COELHO, C. A. S.; KING, A.; PEREZ, E. C.; WADA, Y.; OLDENBORGH, G. J.; HAARSMA, R.; HAUSTEIN, K.; UHE, P.; AALST, M. V.; ARAVEQUIA, J. A.; ALMEIDA, W.; CULLEN, H. Factors other than climate change, main drivers of 2014/15 water shortage in southeast Brazil. In: Explaining Extremes of 2014 from a Climate Perspective. **EXPLAINING EXTREME EVENTS OF 2014**, v. 96, n. 12, p. 3, 2015.

PAN, S.; TIAN, H.; DANGAL, S. R.; YANG, Q.; YANG, J.; LU, C.; ...OUYANG, Z. Responses of global terrestrial evapotranspiration to climate change and increasing atmospheric CO₂ in the 21st century. **Earth's Future**, v. 3, n. 1, p. 15-35, 2015.

PASSIOURA, J. B. Drought and drought tolerance. In: Drought tolerance in higher plants. Genetical, physiological and molecular biological analysis. Belhassen E. (Ed.). Kluwer Acad. Publ., Dordrecht. 1997. p. 1-5.

PENG, X.; FAN, J.; WANG, Q.; WARRINGTON, D. Discrepancy of sap flow in *Salix matsudana* grown under different soil textures in the water-wind erosion crisscross region on the Loess Plateau. **Plant and Soil**, v. 390, n. 1, p. 383-399, 2015.

PEREIRA, L.; BITTENCOURT, P. R.; OLIVEIRA, R. S.; JUNIOR, M. B.; BARROS, F. V.; RIBEIRO, R. V.; MAZZAFERA, P. Plant pneumatics: stem air flow is related to embolism–new perspectives on methods in plant hydraulics. **New Phytologist**, v. 211, n. 1, p. 357-370, 2016.

PFAUTSCH, S.; BLEBY, T. M.; RENNENBERG, H.; ADAMS, M. A. Sap flow measurements reveal influence of temperature and stand structure on water use of *Eucalyptus regnans* forests. **Forest Ecology and Management**, v. 259, n. 6, p. 1190-1199, 2010.

PFAUTSCH, S.; HARBUSCH, M.; WESOLOWSKI, A.; SMITH, R.; MACFARLANE, C.; TJOELKER, M. G.; ADAMS, M. A. Climate determines vascular traits in the ecologically diverse genus *Eucalyptus*. **Ecology Letters**, v. 19, n. 3, p. 240-248, 2016.

PINKARD, E. A.; BATTAGLIA, M.; BRUCE, J.; LERICHE, A.; KRITICOS, D. J. Processbased modelling of the severity and impact of foliar pest attack on eucalypt plantation productivity under current and future climates. **Forest Ecology and Management**, v. 259, n. 4, p. 839-847, 2010. POOT, P.; VENEKLAAS, E. J. Species distribution and crown decline are associated with contrasting water relations in four common sympatric eucalypt species in southwestern Australia. **Plant and Soil**, v. 364, n. 1-2, p. 409-423, 2013.

POU, A.; MEDRANO, H.; TOMÀS, M.; MARTORELL, S.; RIBAS-CARBÓ, M.; FLEXAS, J. Anisohydric behaviour in grapevines results in better performance under moderate water stress and recovery than isohydric behaviour. **Plant and soil**, v. 359, n. 1-2, p. 335-349, 2012.

REIS, L. A. C.; DE OLIVEIRA, J. A.; DOS SANTOS FARNESE, F.; ROSADO, A. M.; REIS, L. A. C. Chlorophyll fluorescence and water content parameters are good biomarkers for selecting drought tolerant eucalyptus clones. Forest Ecology and Management, v. 481, n.118682, p. 1-10, 2021.

RICE, K. J.; MATZNER, S. L.; BYER, W.; BROWN, J. R. Patterns of tree dieback in Queensland, Australia: the importance of drought stress and the role of resistance to cavitation. **Oecologia**, v. 139, n. 2, p. 190-198, 2004.

ROUSSEAUX, M. C.; FIGUEROLA, P. I.; CORREA-TEDESCO, G.; SEARLES, P. S. Seasonal variations in sap flow and soil evaporation in an olive (*Olea europaea* L.) grove under two irrigation regimes in an arid region of Argentina. **Agricultural Water Management**, v. 96, n. 6, p. 1037-1044, 2009.

SCHIMPL, F. C.; FERREIRA, M. J.; JAQUETTI, R. K.; MARTINS, S. C. V.; DE CARVALHO GONÇALVES, J. F. Physiological responses of young Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) plants to drought stress and subsequent rewatering. **Flora**, n. 252, p. 10-17, 2019.

SCOLFORO, H. F.; SCOLFORO, J. R. S.; STAPE, J. L.; MCTAGUE, J. P.; BURKHART, H.; MCCARTER, J.; ...SARTORIO, R. C. Incorporating rainfall data to better plan *Eucalyptus* clones deployment in eastern Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 391, p. 145-153, 2017.

SCOLFORO, H. F.; MCTAGUE, J. P.; BURKHART, H.; ROISE, J.; CAMPOE, O.; STAPE, J. L. Yield pattern of eucalypt clones across tropical Brazil: An approach to clonal grouping. **Forest Ecology and Management**, v. 432, p. 30-39, 2019.

SENTELHAS, P. C.; ELLI, E. F.; FREITAS, CH de. Yield Gap: concepts and applications on the forest sector. **Rev. Opiniões**, v. 15, p. 28-29, 2017.

SEVANTO, S.; MCDOWELL, N. G.; DICKMAN, L. T.; PANGLE, R.; POCKMAN, W. T. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. **Plant, cell & environment**, v. 37, n. 1, p. 153-161, 2014.

SHEN, Q.; GAO, G.; FU, B.; LÜ, Y. Sap flow and water use sources of shelter-belt trees in an arid inland river basin of Northwest China. **Ecohydrology**, v. 8, n. 8, p. 1446-1458, 2015.

STAPE, J. L.; BINKLEY, D.; RYAN, M. G. Production and carbon allocation in a clonal *Eucalyptus* plantation with water and nutrient manipulations. Forest Ecology and Management, v. 255, p. 920-930, 2008.

TAIZ, L.; ZEIGER, E, MOLLER, I. M.; MURPHY, A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017. 858 p.

TIE, Q.; HU, H.; TIAN, F.; GUAN, H.; LIN, H. Environmental and physiological controls on sap flow in a subhumid mountainous catchment in North China. Agricultural and Forest **Meteorology**, v. 240, p. 46-57, 2017.

TORRES-RUIZ, J. M.; COCHARD, H.; FONSECA, E.; BADEL, E.; GAZARINI, L.; VAZ, M. Differences in functional and xylem anatomical features allow *Cistus* species to co-occur and cope differently with drought in the Mediterranean region. **Tree Physiology**, v. 37, n. 6, p. 755-766, 2017.

UNGAR, E. D.; ROTENBERG, E.; RAZ-YASEEF, N.; COHEN, S.; YAKIR, D.; SCHILLER, G. Transpiration and annual water balance of Aleppo pine in a semiarid region: implications for forest management. **Forest ecology and management**, v. 298, p. 39-51, 2013.

URLI, M.; PORTÉ, A. J.; COCHARD, H.; GUENGANT, Y.; BURLETT, R.; DELZON, S. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. **Tree physiology**, v. 33, n. 7, p. 672-683, 2013.

VENTURAS, M. D.; MACKINNON, E. D.; DARIO, H. L.; JACOBSEN, A. L.; PRATT, R. B.; DAVIS, S. D. Chaparral shrub hydraulic traits, size, and life history types relate to species mortality during California's historic drought of 2014. **PloS one**, v. 11, n. 7, p. e0159145, 2016.

WULLSCHLEGER, S. D.; MEINZER, F. C.; VERTESSY, R. A. A review of whole-plant water use studies in tree. **Tree physiology**, v. 18, n. 8-9, p. 499-512, 1998.

YORDANOV, I.; VELIKOVA, V.; TSONEV, T. Plant response to drought, acclimation, and stress tolerance. **Photosynthetica**, v. 38, n. 2, p. 171-186, 2000.

ZIMMERMANN, M. H. Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag, Berlin, New York, 1983, 143 p.

ZHAO, W.; DONG, X.; WU, Z.; WEI, C.; LI, L.; YU, D.; MA, Y. Using infrared thermal imaging technology to estimate the transpiration rate of citrus trees and evaluate plant water status. **Journal of Hydrology**, v. 615, p. 128671, 2022.

CAPÍTULO I – CRESCIMENTO E TRANSPIRAÇÃO REAL DE CLONES DE Eucalyptus

RESUMO

SANTOS, Aline Ramalho dos. **Crescimento e transpiração real de clones de** *Eucalyptus*. 2023. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) – Universidade Federal do Espírito Santo, Jerônimo Monteiro, ES. Orientador: Prof. DSc. José Eduardo Macedo Pezzopane. Coorientadores: DSc. João Vitor Toledo, Prof. DSc. Manuel Fernández Martínez.

A quantificação precisa do uso da água é importante para compreender a dinâmica florestal e responder algumas das principais perguntas hidrológicas sobre as plantações de rápido crescimento. Diante disso, objetivou-se com este estudo determinar o crescimento e a taxa real de transpiração de clones de Eucalyptus urophylla x Eucalyptus grandis. O delineamento experimental foi em blocos casualizados, tendo os clones I144, CO1407 e A211 como tratamentos, com quatro repetições, considerando-se cada planta como uma repetição. Foram avaliados os parâmetros de crescimento inicial, o consumo de água horário e acumulados e realizada a caracterização fisiológica dos clones. Aos 120 dias após o transplantio, foram determinados a massa seca da parte aérea, de raízes e total. A partir dos dados coletados foram obtidas a eficiência do uso da água e da radiação, a relação entre o consumo hídrico e área foliar e a relação entre o consumo de água diário e saldo de radiação sobre a área foliar dos clones. Os resultados indicaram que as curvas de crescimento seguem um modelo com tendência sigmoidal. Os clones de *Eucalyptus* apresentam diferenças na eficiência de assimilação de CO₂, onde o clone A211 alcançou as maiores taxas fotossintéticas líquidas. Para o rendimento quântico aparente as melhores médias foram observadas para o I144 e CO1407. A produção de biomassa e sua partição foram superiores para o clone I144 e A211. Essas diferenças decorrem da eficiência pela qual as plantas podem converter e assimilar a luz através da fotossíntese. Em relação a eficiência do uso da água, os clones A211 e CO1407 apresentaram maior rendimento de biomassa por grama de água transpirada. Observou-se um aumento gradual do consumo de água dos clones de Eucalyptus, onde os valores máximos foram alcançados no período no qual as plantas atingiram elevados valores de área foliar. O volume de água consumidos ao final de 1689 graus-dia acumulados foi superior para o clone I144. Verificou-se ainda, que a expansão da área da folha impulsionou a transpiração e a maior eficiência de utilização do saldo de energia no processo de perda de água das plantas.

Palavras-chave: uso da água; eficiência do uso dos recursos; crescimento rápido, plantações de eucalipto; produtividade.

ABSTRACT

SANTOS, Aline Ramalho dos. **Growth and real transpiration of** *Eucalyptus* clones. 2023. Thesis (Doctorate in Forest Sciences) – Federal University of Espírito Santo, Jerônimo Monteiro, ES. Advisor: Prof. DSc. José Eduardo Macedo Pezzopane. Co-advisors: DSc. João Vitor Toledo, Prof. DSc. Manuel Fernández Martínez.

Accurate quantification of water use is important to understand forest dynamics and answering some of the key hydrological questions about fast-growing plantations. Therefore, the objective of this study was to determine the growth and the real transpiration rate of Eucalyptus urophylla x Eucalyptus grandis clones. The experimental design was in randomized blocks, with clones 1144, CO1407 and A211 as treatments, with four replicates, considering each plant as a replicates. The initial growth parameters, the hourly and accumulated water consumption were evaluated and the physiological characterization of the clones was carried out. At 120 days after transplanting, shoot, root and total dry mass were determined. From the collected data, the efficiency of water use and radiation, the relationship between water consumption and leaf area and the relationship between daily water consumption and radiation balance on the leaf area of the clones were obtained. The results indicated that the growth curves follow a model with a sigmoidal trend. *Eucalyptus* clones show differences in CO₂ assimilation efficiency, where clone A211 reached the highest net photosynthetic rates. For the apparent quantum yield the best averages were observed for I144 and CO1407. Biomass production and partitioning were higher for clone I144 and A211. These differences come from the efficiency in which plants can convert and assimilate light through photosynthesis. Regarding water use efficiency, clones A211 and CO1407 showed higher biomass yield per gram of transpired water. A gradual increase in water consumption of *Eucalyptus* clones was observed, where the maximum values were reached in the period in which the plants reached high leaf area values. The volume of water consumed at the end of 1689 accumulated degree-days was higher for clone I144. It was also verified that the expansion of the leaf area boosted transpiration and the higher utilization efficiency of the energy balance in the process of water loss from the plants.

Keywords: water use; efficient use of resources; fast growing, *eucalyptus* plantations; productivity.

1. INTRODUÇÃO

Os plantios comerciais de eucalipto possuem grande importância econômica para regiões tropicais e subtropicais em todo o mundo, cobrindo cerca de 25 milhões de hectares (SILVA et al., 2020, MARTINS et al., 2022). No Brasil, é a espécie florestal mais plantada e a área de plantio continua se expandindo (BASSACO et al., 2018), e isso se deve, em grande parte, aos avanços do melhoramento genético e as práticas silviculturais intensivas que levaram a um aumento de cerca de quatro vezes na produtividade das plantações nos últimos 50 anos, com média atual de 38 m³.ha⁻¹.ano⁻¹, tornando esses sistemas alguns dos mais produtivos do mundo (ABRAF, 2013; BINKLEY et al., 2017; FERNÁNDEZ et al., 2018, IBÁ, 2022).

À medida que a produtividade aumenta, é preciso entender como os ganhos na produção de madeira influenciam o uso dos recursos naturais, particularmente o uso da água (HAKAMADA et al., 2020). A disponibilidade hídrica é tida como o principal fator limitante do crescimento e do rendimento potencial florestal (ELLI et al., 2019). Portanto, o ajuste de critérios de seleção de espécies que combinem a alta eficiência de uso de água e a alta produção de biomassa são necessários para desenvolver genótipos adaptados a áreas secas, possibilitando o uso de menos água para a mesma produção de biomassa (BOUVET et al., 2020).

O uso da água por plantações de eucalipto tem sido historicamente um assunto controverso em muitas partes do mundo (ALMEIDA et al., 2007). Os povoamentos são plantados em rotações curtas, na ordem de 6 a 7 anos para a produção de celulose e papel e ao redor de 4 anos para a geração de biomassa, com fechamento de dossel normalmente ocorrendo dentro de 2 a 3 anos de plantio. Plantios e colheitas sucessivas em grandes áreas, têm o potencial de maiores taxas de transpiração do que espécies de crescimento mais lento (HUBBARD et al., 2010).

A perda de água na forma de vapor é uma consequência inevitável do ganho de carbono fotossintético, tornando-se a principal via de descarga de água das florestas (MUÑOZ-VILLERS et al., 2018; HAN et al., 2019; HE et al., 2020). Plantas que possuem altas taxas de absorção de CO₂ apresentam grande perda por transpiração, e, consequentemente, grande demanda por água (KLAR,1984; STAPE et al., 2004).

Estudos têm demonstrado que a transpiração é fortemente influenciada pela variação no microclima e por propriedades fisiológicas e estruturais específicas da espécie, incluindo profundidade do sistema radicular, arquitetura hidráulica, área foliar e tamanho da árvore (TYREE, 1988; CINNIRELLA et al., 2002; WHITE et al., 2002; ROSSATTO et al., 2012; ZHANG et al., 2018). Depende ainda, do balanço de energia, umidade do solo, estrutura vegetal e outros fatores (PFAUTSCH et al., 2010; LANDSBERG; WARING, 2014; NAN et al., 2019).

Portanto, entender como o uso da água de espécies de crescimento rápido varia com o tempo, e como o consumo pode ser analisado em diferentes escalas, desde árvores individuais (WULLSCHLEGER et al., 1998) até estandes ou paisagens (HATTON e WU, 1995), são fundamentais para tomada de decisões de gestão da terra e, potencialmente, para seleção de estoque clonal que reúnam características superiores (DYE, 2000). Além disso, a quantificação precisa do consumo de água ajuda os gestores florestais a entenderem as respostas das árvores e a planejar estratégias que possam aumentar a sustentabilidade dos plantios florestais de *Eucalyptus* sp. Tal conhecimento é importante para prever a dinâmica florestal e o manejo de recursos hídricos, principalmente em áreas em que a disponibilidade de água é crítica (HAN et al., 2019).

Neste sentido, o objetivo do estudo foi quantificar o crescimento e a taxa real de transpiração de três clones de *Eucalyptus urophylla x Eucalyptus grandis*. Para isso, foram testadas as seguintes hipóteses: (i) o crescimento e uso da água difere entre os clones de *Eucalyptus* (ii) a eficiência no uso dos recursos altera a quantidade de água transpirada e a quantidade de carbono assimilado (iii) os fatores externos e internos impulsionam a transpiração dos clones de *Eucalyptus*.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2. 1. Local do estudo, material vegetal e condições experimentais

O experimento foi conduzido em área a céu aberto, localizada no Departamento de Ciências Florestais e da Madeira pertencente à Universidade Federal do Espírito Santo (DCFM-CCA-UFES), em Jerônimo Monteiro, Espírito Santo, Brasil, latitude 20° 47' S, longitude 41° 23' W e altitude de 120 m. O clima da região é classificado por Köppen como sendo do tipo Cwa tropical (inverno seco e verão chuvoso), com temperatura média anual de 24,1 °C, e precipitação média anual de 1.104 mm (ALVARES et al., 2013) (Figura 1.1). O período experimental foi de 16 de maio a 12 de setembro de 2021.

Clones comerciais de *Eucalyptus urophylla x Eucalyptus grandis* com tolerância contrastante foram selecionados: um clone tolerante à seca (A211), um clone sensível à seca (CO1407) e um clone mais plantado (I144). As mudas dos clones I144, CO1407 e A211 (altura média \pm SE, 25,87 \pm 1,4 cm; 23,67 \pm 1,18; 38,67 \pm 2,31, respectivamente), com aproximadamente 90 dias de idade, foram transplantadas para vasos de polietileno de 60,0 L (altura de 43,5 cm, diâmetro superior de 46 cm e diâmetro inferior de 38 cm), contendo 50 L de substrato comercial a base de casca de *Pinus* moída, acrescido de 5,0 g dm⁻³ do fertilizante de liberação controlada, com formulação 16-8-12 (+2) e tempo de liberação de até 9 meses (Figura 1.1).

Figura 1.1 - Localização da área de estudo e distribuição dos vasos em lisímetros de pesagem eletrônica. Jerônimo Monteiro, Espírito Santo, Brasil.



Fonte: a autora.

Após o transplantio, os vasos foram alocados em lisímetros de pesagem eletrônica (balança de pesagem modelo Prix 2098, Toledo do Brasil, São Bernardo do Campo, São Paulo, BR). A leitura e o armazenamento de dados de peso foram realizados por dataloggers desenvolvidos especificamente para o monitoramento dos lisímetros. Na construção do datalogger, foi utilizado um microcontrolador (ESP8266, Espressif Systems) permitindo a comunicação com até seis lisímetros, via protocolo RS-232. Os valores dos pesos de cada lisímetro foi armazenado a cada cinco minutos, referente ao valor daquele instante.

O controle da irrigação foi realizado automaticamente pelos dataloggers de monitoramento dos lisímetros, considerando que o consumo de água pelas plantas representa a diferença da massa lida pelos lisímetros em tempos distintos (método gravimétrico). Durante todo o experimento as plantas foram irrigadas individualmente, no final do período diurno, com reposição da água transpirada e sempre retornando o substrato pra próximo de 90% da capacidade máxima de retenção de água (CMRA). Para evitar a evaporação de água do solo a superfície de cada vaso foi isolada com placa de isopor. Para a determinação da CMRA, amostras possuindo 1,0 L de substrato foram secas em estufa de circulação de ar forçado e depois quantificados seus pesos. Após esse processo, as amostras foram saturadas e deixadas até a

completa drenagem da água gravitacional. Pela diferença entre os pesos seco e saturado do substrato foi determinado a CMRA por litro de substrato.

Os dados meteorológicos foram monitorados por estação automática, dotada de datalogger (CR-1000 Campbell Scientific, Inc., Logan, UT, USA), alimentado por uma bateria de 12 volts conectada a um painel solar, programado para medir radiação solar global (Pyranometer SP – LITE, Kipp & Zonen B.V., Delft, The Netherlands), radiação fotossinteticamente ativa (PAR LITE, Kipp e Zonen B.V., Delft, Holanda), temperatura e umidade do ar (CS500 Campbell Scientific Inc., Logan, UT, USA), velocidade do vento (03001, RM Young; Campbell Scientific, Inc., Logan, UT, USA) e precipitação (TB4, Campbell Scientific Inc., Logan, UT, USA). As leituras foram registradas a cada dez segundos e o armazenamento dos valores médios a cada cinco minutos. A partir dos dados de temperatura e umidade relativa do ar foi calculado o déficit de pressão de vapor (DPV), com base na diferença entre a pressão de saturação do vapor de água e a pressão parcial de vapor, seguindo a metodologia de Pereira et al. (2002).

Durante o período experimental, as temperaturas mínima e máxima médias registradas foram 16,6 e 31,3 °C, respectivamente, a radiação global diária média de 15,90 MJ m⁻² dia⁻¹ e o déficit de pressão de vapor médio de 0,92 kPa (Figura 1.2).
Figura 1.2 - Caracterização diária da temperatura do ar e precipitação, radiação global (RS) e déficit de pressão de vapor (DPV), durante o período de 16 de maio a 12 de setembro 2021. Jerônimo Monteiro, Espírito Santo, Brasil.



O tempo térmico foi determinado com base nas medidas de temperatura do ar, registradas no período experimental no abrigo meteorológico. Para o cálculo dos graus-dia (°C dia) foram utilizadas a temperatura mínima (°C), a temperatura máxima (°C) e a temperatura basal inferior

de 10 °C (MARTINS et al., 2007). Os graus-dia acumulado a partir da data do transplantio foram obtidos pelo somatório dos graus-dia (ARNOLD, 1960).

2. 2 Delineamento experimental e variáveis avaliadas

O experimento foi conduzido em delineamento em blocos casualizados (DBC), tendo os clones de *Eucalyptus* como tratamentos, com quatro repetições, considerando-se cada planta como uma repetição.

Foram determinados semanalmente as variáveis de crescimento: a altura da parte aérea (H), avaliada a partir do colo da muda até a inserção da última folha, com auxílio de uma régua graduada; diâmetro do colo (CD), medido ao nível da borda do vaso utilizando um paquímetro digital; número de folhas (NF), determinada por meio da contagem do número de folhas expandidas; o comprimento (C) e a largura (L) das folhas, utilizando uma régua graduada. O comprimento correspondeu à distância entre a base distal do pecíolo e extremidade terminal da folha, e a largura, à distância do limbo entre os dois maiores folíolos adjacentes. A partir dos 85 dias após o transplantio, para cada planta, também foi mensurado o diâmetro de projeção da copa com trena graduada em milímetros, efetuando-se duas medidas em forma de cruz, formando angulo de 90°, sob a copa mensurada (Figura 1.3).







Fonte: a autora

A quantificação do consumo de água pelas plantas foi realizada por meio de um sistema lisimétrico, constituído de balanças eletrônicas, com capacidade individual para 60 kg e variação 0,1 g. A variação de massa do sistema individual de cultivo, constituído de um vaso plástico, substrato, água e uma planta de *Eucalyptus*, foi obtida ao longo do dia em intervalos de cinco minutos. O cálculo da transpiração diária foi realizado pela diferença de massa medida entre 6:00 e 18:00 h, hora local, considerando que a massa de água é a única que tem variação neste intervalo. O consumo hídrico foi contabilizado em período horário e o consumo acumulado ao longo do experimento, obtido pelo somatório do consumo diário.

A caracterização fisiológica dos clones de *Eucalyptus* foi obtida pela curva de resposta da fotossíntese, utilizando-se a sequência de configurações de luz de 2.500; 2.000; 1.500; 1.200; 800; 500; 200; 100; 90; 80; 70; 65; 60; 55; 50; 45; 40; 35; 30; 25; 20; 15; 10; 5 e 0 μ mol m⁻² s⁻¹, com o tempo mínimo de espera de 120 s e tempo máximo de 200 s. As análises foram realizadas em quatro plantas de cada clone aos 70 dias após o transplantio, em folhas do terço médio superior, sadias e completamente expandidas, utilizando-se o analisador de gases infravermelho portátil (IRGA, Li-Cor, modelo LI-6400), com uma temperatura de bloco de 25°C, 50 a 60% de umidade relativa e concentração externa de 400 ppm de CO₂. A partir de curvas de resposta à luz, foram derivados os seguintes parâmetros fotossintéticos: taxa de assimilação líquida máxima (*Amáx*, µmol m⁻² s⁻¹); respiração escura (Rd, µmol m⁻² s⁻¹); eficiência quântica aparente (Φ, µmol CO₂/µmol fótons), ponto de compensação de luz (LCP, µmol m⁻² s⁻¹) e ponto de saturação da luz (LSP, µmol m⁻² s⁻¹).

Aos 120 dias após o transplantio, foram analisadas a área foliar total (LA, m²), mensurada por meio de um integrador de área foliar modelo LI-3100 (Li-Cor Inc, Lincoln, Nebraska, USA). Além disso, ao longo do período experimental a área foliar foi estimada a partir da equação LA = NF* [f (C x L)], onde NF: número de folhas total da planta, adimensional; f: fator de forma, adimensional; C e L: comprimento e largura, respectivamente, em cm, sendo referente a um valor médio de 100 folhas, de diversos tamanhos, nos diferentes extratos da planta. O fator "f" foi determinado pela análise de regressão simples entre a área de uma folha e o produto de suas respectivas dimensões.

Para a determinação da produção de massa seca, o material vegetal foi seccionado em parte aérea (folhas e caules) e raízes. O sistema radicular foi separado do solo por meio de lavagem com água corrente, com auxílio de peneira de malha fina para reduzir as perdas. Em seguida, o material foi acondicionado em sacos de papel e colocados para secar em estufa de circulação forçada de ar a temperatura de 65 °C até peso constante, sendo então, pesado em balança analítica

(com precisão de 0,01 g) a massa seca da parte aérea (MSPA, g planta⁻¹) e massa seca de raízes (MSR, g planta⁻¹). A massa seca total (MST, g planta⁻¹) foi a soma da MSPA e MSR.

A partir dos dados coletados foram obtidas: a eficiência do uso da água (WUE), pelo quociente entre o incremento de biomassa (kg) e a quantidade de água consumida pela cultura (m³); a eficiência do uso da radiação (EUR), pela relação entre a matéria seca total acumulada (g) e a soma da radiação fotossinteticamente ativa incidente (MJ m⁻²); a relação entre o consumo hídrico e área foliar, considerando dias com ausência de precipitação e baixa nebulosidade, e a relação entre o consumo de água diário e saldo de radiação sobre a área foliar dos clones, seguindo o mesmo critério anterior.

2.3 Análise estatística

Medidas de altura da parte aérea, diâmetro do colo, área foliar e relação área foliar diâmetro do colo foram utilizadas para parametrizar um modelo matemático para estimar o desenvolvimento das mudas durante o ciclo produtivo, onde a variável independente foi o acúmulo de graus-dia. Para isso foi utilizado o modelo sigmoidal de três parâmetros, amplamente utilizado em modelos de crescimento de plantas (CUNHA; VOLPE, 2011; LIN et al., 2014).

Os dados foram submetidos ao teste de verificação de pressuposição de normalidade (Shapiro Wilk) e homoscedasticidade (Bartlett). Em seguida foram submetidos à análise de variância e ao verificar diferenças significativas, pelo teste F a 5%, as médias foram comparadas pelo teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade. As análises foram realizadas utilizando-se o programa R Core Team (2022) versão 4.2.2.

3. RESULTADOS

De maneira geral, verifica-se que a relação funcional entre as variáveis de crescimento vegetativo e a variável bioclimatológica graus-dia de desenvolvimento, seguiram um modelo de evolução com tendência sigmoidal, com incremento lento na fase inicial e aumento pronunciado em função do acúmulo de graus-dia (Figura 1.4). Contudo, para a relação área foliar diâmetro do colo, ocorreu a estabilização a partir de 1122 graus-dia acumulados.

Figura 1.4 - Altura da parte aérea (H), diâmetro do colo (CD), área foliar (LA) e relação área foliar diâmetro do colo (LA/CD) de clones de *Eucalpytus*, em função de graus-dia acumulados (ADD), no período de 16 de maio a 12 de setembro de 2021. Jerônimo Monteiro, Espírito Santo, Brasil. * significativo e ns não significativo, ao nível de 5% de probabilidade pelo teste F. Barras verticais representam desvio padrão da média. Obs representa valores observados. $0,97 \le R^2 \le 0,99$.



Observou-se que os clones I144 e CO1407 apresentaram maior afastamento da curva de crescimento em altura a partir de 1122 graus-dia acumulados, com um acréscimo máximo de 0,219 e 0,240 cm, para cada graus-dia, respectivamente, quando comparados ao clone A211, cujo valor foi 0,155 cm. Para o diâmetro do colo, o melhor desempenho foi observado para o I144, onde o maior incremento foi 0,028 cm, enquanto os clones CO1407 e A211 apresentaram 0,024 cm para cada graus-dia. Quanto à produção de área foliar, o aumento pronunciado da superfície transpirante ocorreu após o acúmulo de aproximadamente 669 graus-dia, até o final do processo de produção, em que a taxa máxima de crescimento foi 100 cm² para cada graus-dia.

Para o acúmulo de biomassa ao final do experimento, houve diferença significativa ($p \le 0,05$) entre os clones de *Eucalyptus* em produção de massa seca dos ramos, de raiz e total, com médias superiores para os clones I144 e A211 (Tabela 1).

Tabela 1. Análise de variância e teste de médias da produção de biomassa de clones de *Eucalyptus*, no período de 16 de maio a 12 de setembro de 2021. Jerônimo Monteiro, Espírito Santo, Brasil.

		LDM	BDM	RDM	TDM
		(g)	(g)	(g)	(g)
FV	GL	Quadrados médios			
Clone	2	6.952,48 ^{ns}	31.632,62*	2.843,72*	96.091,96*
Resíduo	9	2.579,72	3.887,40	349,32	10.343,80
CV%		9,76	9,45	10,95	7,53
		Médias			
I144		567,59 a	756,56 a	194,02 a	1.518,18 a
CO1407		488,98 a	581,59 b	141,63 b	1.212,21 b
A211		504,22 a	641,41 ab	176,46 ab	1.322,09 ab

FV: fonte de variação; GL: graus de liberdade; CV%: coeficiente de variação; LDM: massa seca das folhas; BDM: massa seca dos ramos; RDM: massa seca das raízes; TDM: massa seca total. * significativo ao nível de 5% de probabilidade pelo teste F; ^{ns} não significativo a 5% de probabilidade, pelo teste F. Médias seguidas de letras iguais não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey ($p \le 0.05$).

Quanto a caracterização dos parâmetros fisiológicos, a taxa máxima de fotossíntese líquida foi superior para o A211, indicando diferentes capacidades de transporte de elétrons e eficiência de assimilação de CO₂ em folhas dos clones de *Eucalyptus* estudados. Ao passo que, para o rendimento quântico aparente as maiores médias foram observadas para o I144 e CO1407. Para a taxa de respiração no escuro, ponto de compensação de luz e ponto de saturação da luz não houve diferença significativa entre os clones (Figura 1.5; Tabela 2). Contudo, observou-se que os pontos de compensação apresentaram valores baixos e a saturação fotossintética não foi alcançada até níveis acima da radiação solar natural.

Figura 1.5 - Curva resposta da fotossíntese (A) e ponto de compensação de luz (B) de clones de *Eucalyptus*. As linhas representam o ajuste dos dados utilizando o modelo hiperbólico. Em que: P_n = taxa de fotossíntese líquida e PFD= densidade de fluxo de fótons fotossintéticos.



Tabela 2. Parâmetros fotossintéticos derivados de curvas de resposta à luz de clones de *Eucalyptus*: taxa máxima de fotossíntese líquida (A_{max}); taxa de respiração no escuro (R_d); rendimento quântico aparente (Φ); ponto de compensação de luz (LCP) e ponto de saturação da luz (LSP).

Parâmetros fotossintéticos*	Clones		
	I144	CO1407	A211
$A_{\rm max} [\mu {\rm mol} ({\rm CO}_2) {\rm m}^{-2} {\rm s}^{-1}]$	37,43 b	37,37 b	43,51 a
$R_{d} [\mu mol (CO_{2}) m^{-2} s^{-1}]$	1,95 a	2,07 a	2,52 a
$\Phi [mol (CO_2) mol^{-1} (fótons)]$	0,08 a	0,08 a	0,07 b
LCP [µmol (fótons) m ⁻² s ⁻¹]	25,93 a	26,54 a	38,14 a
LSP [µmol (fótons) m ⁻² s ⁻¹]	1.922,20 a	1.922,75 a	1.918,92 a

* Médias seguidas de letras iguais não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey ($p \le 0.05$).

Houve um aumento gradual do consumo de água dos clones de *Eucalyptus*, atingindo os valores máximos no período no qual as plantas alcançaram elevados valores de área foliar (Figura 1.6A; Figura 1.4C). O volume de água consumidos ao final de 1689 graus-dia acumulados foi superior para o clone I144, com 425,82 L planta⁻¹, em relação aos clones CO1407 e A221, com 339,81 e 329,11 L planta⁻¹, respectivamente (Figura 1.6B).

Figura 1.6 - (A) Consumo hídrico diário e (B) acumulado de clones de *Eucalyptus*, em função do somatório de graus-dia (ADD), no período de 16 de maio a 12 de setembro de 2021. Jerônimo Monteiro, Espírito Santo, Brasil. Letras minúsculas compararam os clones de *Eucalyptus* pelo teste de Tukey, em nível de 5% de probabilidade ($p \le 0.05$).



A eficiência do uso da água, relação entre a quantidade de biomassa produzida e a água consumida no processo de transpiração, foi significativamente maior para o clone A211 e CO1407, quando comparadas ao I144 (Figura 1.7A). Para a eficiência no uso da radiação, relação entre biomassa acumulada e radiação solar incidente, verificou-se que os clones I144 e A211 apresentaram os maiores valores, diferindo do clone CO1407 (Figura 1.7B).





A relação direta entre o consumo hídrico e o aumento da área foliar dos clones de *Eucalyptus* é mostrada na figura 1.8, em que, à medida que ocorreu a expansão da área foliar houve maior demanda de água para que fossem cumpridas as funções metabólicas das plantas. As equações dos clones I144 e A211 atingiram um patamar, ambos representados por regressão quadrática (Figura 1.8A; 1.8C). Para o clone CO1407, a área foliar promoveu crescimento linear crescente do consumo de água das plantas (Figura 1.8B).

Figura 1.8 - Relação entre o consumo de água e a área foliar dos clones de *Eucalyptus* (A) I144; (B) CO1407 e (C) A211, para dias com ausência de precipitação e baixa nebulosidade, no período de maio a setembro de 2021. Jerônimo Monteiro, Espírito Santo, Brasil.



A capacidade da área foliar de influenciar a transpiração das culturas também é evidenciada na figura 1.9. Observou-se que, para os clones de *Eucalyptus* avaliados a maior fração da energia disponível, representada pelo saldo de radiação, foi usada na forma de calor latente de vaporização. Com o aumento da superfície foliar a energia foi utilizada basicamente para a transpiração, principalmente quando as plantas apresentavam elevada superfície foliar. Verificou-

se ainda, que os clones atingiram um patamar, todos representados por regressão não linear, pelo modelo de Gompertz.

Figura 1.9 - Relação entre o consumo de água diário (DWC) e saldo de radiação (RD) sobre a área foliar (LA) dos clones de *Eucalyptus* (A) I144; (B) CO1407 e (C) A211, para dias com ausência de precipitação e baixa nebulosidade, no período de maio a setembro de 2021. Jerônimo Monteiro, Espírito Santo, Brasil.



Gráficos do curso diário da transpiração, em dias com demanda atmosférica semelhante, aos 20, 40, 60 e 120 dias (Figura 1.10E a 1.10L), reforçam a importância da área foliar no consumo de água das plantas. Os clones de *Eucalyptus* apresentaram comportamentos diferenciados nos valores horários de transpiração durante os estádios de crescimento vegetativo (Figura 1.10A; B; C; D).

Figura 1.10 - Consumo hídrico horário aos 20 (A); 40 (B); 80 (C) e 120 (D) dias; radiação global horária aos 20 (E); 40 (F); 80 (G) e 120 (H) e temperatura e déficit de pressão de vapor horário aos 20 (I); 40 (J); 80 (K) e 120 (L) dias após o transplantio de clones de *Eucalyptus*, Jerônimo Monteiro, Brasil, 2021. LA: representa valores de área foliar.



O consumo de água permaneceu relativamente constante aos 20 dias após o transplantio, com valor médio de 0,01 L planta⁻¹ h⁻¹ para os clones de *Eucalyptus*. Houve um aumento gradual do consumo de água das plantas em função da expansão da área foliar, a partir de 40 dias após transplante. O clone I144 apresentou maior afastamento da curva de transpiração diária aos 80 dias, com tendência de acompanhamento ao aumento da radiação solar incidente. Em contrapartida, os CO1407 e A211, apresentaram redução da transpiração após os intervalos de 11:00 e 12:00 horas, indicando atuação precoce do controle estomático. O valor máximo de transpiração foi observado aos 120 dias, próximos ao meio-dia para os clones I144 e CO1407 e, dentre 8 às 10:00 horas para o A211, com posterior decréscimo.

4. DISCUSSÃO

Os clones de *Eucalyptus* apresentaram variações no ritmo de crescimento ao longo do tempo térmico. Os modelos de regressão ajustados para as variáveis H, CD, LA e relação LA/CD seguiram tendência em forma de S, com incremento lento na fase na fase inicial e ganhos expressivos nas taxas de crescimento durante o acúmulo térmico. H e CD são variáveis não destrutivas de fácil mensuração, utilizados para descrever o crescimento e podem estar correlacionados com a sobrevivência e o desenvolvimento das plantas no campo (GOMES; PAIVA, 2011).

À área foliar é amplamente conhecida por ser um determinante da produtividade e do uso da água da vegetação (KERAMATLOU et al., 2015; SALAZAR et al., 2018). Como as folhas são a principal superfície para a troca de energia e gás, a área da folha é um dos principais impulsionadores das taxas de fotossíntese, respiração e transpiração e, portanto, é importante para o equilíbrio total de carbono e água na planta e, por conseguinte, o crescimento das espécies (VOSE et al., 1994; CEMEK et al., 2011). Em contrapartida, alto investimento no sistema fotoassimilador, reforça a necessidade de coordenação entre abastecimento de água, área foliar, área de alburno e transpiração foliar em cada clone.

O balanço fisiológico entre a capacidade de transportar água e a demanda transpiratória é observado por meio da variável LA/CD, no qual, uma menor razão sugere um aumento potencial da condutividade hidráulica foliar total, devido a presença de um maior número de folhas ligadas ao xilema ativo, o que representa maior habilidade do caule no transporte de água para a folhagem (BOND et al., 2008; DOMEC et al., 2012).

Em condições de campo, a área foliar e a capacidade fotossintética determinam o acúmulo de biomassa dos vegetais (CHEN et al., 2015; WANG et al., 2017; LI et al., 2022). Embora os

clones de *Eucalyptus* possuam dimensão semelhante da área foliar, a produção de biomassa e sua partição (BDM e RDM) foram superiores para o clone I144 e A211. Segundo Galmés et al. (2007) o crescimento vegetativo depende do equilíbrio entre ganhos em carbono via fotossíntese e as perdas via respiração, assim, o carbono não consumido no processo respiratório aumenta a massa seca da planta. Mattos et al. (2020) reiteram que as diferenças nas taxas de crescimento entre os clones de *Eucalyptus* dependem de diferenças na aquisição e, na eficiência do uso de recursos para produzir biomassa. Ainda, segundo o autor a área da folha não influenciou a produção tão fortemente quanto as diferenças entre os clones na eficiência do uso da luz.

Este comportamento está em consonância com os resultados deste estudo, que indicam maior eficiência para clones mais produtivos (Figura 1.7B). Esse resultado também foi verificado por Le Maire et al. (2019), que constataram que a eficiência do uso de luz representou 89% da variação da biomassa final do tronco. Em experimentos com culturas agrícolas, Monteith (1977) observou que, dadas quantidades adequadas de água e nutrientes em plantas saudáveis, a produção de biomassa é governada pela radiação fotossinteticamente ativa interceptada. Portanto, em um sistema de produção florestal, o crescimento das árvores ocorre em função da biomassa acumulada através da fotossíntese, enquanto o rendimento da biomassa nas plantas depende especialmente da quantidade de radiação absorvida pelas folhas, e da eficiência pela qual pode converter e assimilar a luz através da fotossíntese (LARCHER, 2003).

Observou-se ainda, que os clones de *Eucalyptus* apresentaram diferenças na eficiência de assimilação de CO₂, constatado pela A_{max} , onde o clone A211 alcançou as maiores taxas fotossintéticas. Embora o I144 e CO1407 possuam resultados inferiores, ambos os clones exibiram elevadas taxas fotossintéticas, com valores acima de 25 µmol (CO₂) m⁻² s⁻¹, evidenciando que a alta produtividade do híbrido *Eucalyptus urograndis* pode estar relacionada com capacidade de apresentar taxas fotossintéticas liquidas positivas para praticamente qualquer nível de luminosidade. Para o rendimento quântico aparente as melhores médias foram observadas para o I144 e CO1407, em relação ao A211. Esses resultados inferem que essas variações podem ser atribuídas com a capacidade fotoquímica das folhas, resultando em maior exigência de radiação para viabilizar a fixação de CO₂ (LARCHER, 2003).

Em relação a eficiência do uso da água, os clones A211 e CO1407 apresentaram maior rendimento de biomassa por grama de água transpirada. Aqui, como a evapotranspiração é denominador, a diminuição da transpiração aumentou a WUE dos materiais genéticos. O uso mais eficiente da água está diretamente atrelado ao tempo de abertura estomática, pois, enquanto a planta capta CO₂ para a fotossíntese, a água é perdida para o ambiente por evapotranspiração

(PEREIRA-NETTO et al, 2002). Assim, espera-se que a maior efetividade das plantas em fixar carbono enquanto transpiram reduza a produtividade, uma vez que, cultivares com WUE elevados, terão menor transpiração, e por conseguinte, baixa assimilação de CO₂ (FAROOQ et al., 2019). Contudo, observou-se que o clone A211 aumentou a WUE e, ademais apresentou elevada capacidade de fixação de carbono, indicando que pode haver oportunidade para selecionar material clonal que maximiza a produtividade, minimizando o uso da água. Por outro lado, o clone I144 foi altamente produtivo, porém é indicado para áreas de plantio onde não há limitação de disponibilidade de água, enquanto o A211 apresenta potencial para cultivo sob restrição hídrica.

Verificou-se ainda, que o consumo de água foi diferente entre os genótipos, onde os valores máximos foram alcançados no período no qual as plantas atingiram elevados valores de área foliar, resultando em acentuado aumento da transpiração. Segundo Zhang et al. (2017) a transpiração de árvores é regulada pela área foliar e por respostas estomatais a variáveis ambientais, como o déficit de pressão do vapor de ar, radiação solar e temperatura. Norby et al. (2003) reiteram, que as folhas são o ponto de contato entre as plantas e o CO₂ atmosférico, e um aumento na área foliar potencialmente aumenta a oportunidade de absorção de carbono, embora com custo de uma maior demanda por água.

Esses resultados reforçam as afirmações de outros autores que demonstraram haver relação direta entre o consumo hídrico e a área foliar (CHASE et al., 1996; WANG et al., 2014; WEI et al., 2017). Neste estudo, a maior superfície foliar ocorreu simultaneamente com a máxima transpiração da cultura, evidenciando o efeito da área foliar fotossinteticamente ativa na demanda de água pelas plantas. Vadez et al. (2015) ressaltam que, características relacionadas ao desenvolvimento do dossel estão fortemente associadas ao uso da água, visto que são responsáveis pela troca com o ambiente.

Além disso, foi constatado que para os genótipos de *Eucalyptus* avaliados a maior fração da energia disponível, representada pelo saldo de radiação, foi usada na forma de calor latente de evaporação. Com o aumento da superfície foliar a energia foi utilizada basicamente para a transpiração, principalmente quando as plantas apresentavam elevada superfície foliar. A transpiração é um processo que consome energia do meio e somente ocorre se houver energia radiante disponível, condicionada ao estabelecimento de um gradiente de pressão de vapor entre a folha e o ar (PEREIRA et al., 2009). Assim, é possível inferir que quanto mais área foliar, maior será a eficiência de utilização do saldo de energia disponível no processo de perda de água das plantas através dos estômatos.

Portanto, diferenças no tamanho das copas causam diferenças significativas na transpiração das plantas (LI et al., 2002; FAROOQ et al., 2019). A capacidade da área foliar de influenciar a evapotranspiração das culturas é evidenciada na Figura 1.10, na qual para uma mesma demanda atmosférica, o aumento da área foliar promoveu a elevação da transpiração ao longo do ciclo da cultura. À medida que o dossel da planta se desenvolve durante a estação de cultivo, os aumentos na área da folha são proporcionais à taxa de crescimento e a transpiração aumenta linearmente com a área da folha (RITCHIE, 1972). Destaca-se também que a transpiração dos clones de *Eucalyptus* acompanharam a demanda de água da atmosfera, no entanto, o clone A211 e CO1407 apresentaram atuação precode do controle estomático em razão da diminuição da absorção de água pelas plantas durante períodos de demanda elevada.

5. CONCLUSÕES

A relação entre os parâmetros de crescimento e os graus-dia acumulados, seguem um modelo com tendência sigmoidal. As diferenças nas taxas de crescimento entre os clones de *Eucalyptus* decorrem de diferenças na aquisição e, na eficiência do uso de recursos para produzir biomassa.

O clone A211 apresenta potencial para cultivo sob restrição hídrica.

O acúmulo de matéria seca depende especialmente da eficiência pela qual as plantas podem converter e assimilar a luz através da fotossíntese.

O uso eficiente da água está atrelado a diminuição da absorção de água dos clones de *Eucalyptus*.

A área foliar e estímulos ambientais exercem influência no consumo de água dos clones. As diferenças na transpiração entre os genótipos foram congruentes com diferenças WUE.

A expansão da área da folha impulsiona a transpiração e a maior eficiência de utilização do saldo de energia no processo de perda de água das plantas.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABRAF – **Brazilian Association of Forest Plantation Producers**, 2013. ABRAF Statistical Year Book – Base Year 2012. Brasília 150.

ALMEIDA, A. C.; SOARES, J. V.; LANDSBERG, J. J.; REZENDE, G. D. Growth and water balance of *Eucalyptus grandis* hybrid plantations in Brazil during a rotation for pulp production. **Forest Ecology and Management**, v. 251, n. 1-2, p. 10-21, 2007.

ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; DE MORAES, G.; LEONARDO, J.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.

ARNOLD, C. Y. Maximum-Minimum Temperature as a Basis for Computing Heat Units. American Society for Horticulture Science, v. 76, p. 682-692, 1960.

BASSACO, M. V. M.; MOTTA, A. C. V.; PAULETTI, V.; PRIOR, S. A.; NISGOSKI, S.; FERREIRA, C. F. Nitrogen, phosphorus, and potassium requirements for *Eucalyptus urograndis* plantations in southern Brazil. **New Forests**, v. 49, n. 5, p. 681-697, 2018.

BINKLEY, D.; CAMPOE, O. C.; ALVARES, C.; CARNEIRO, R. L.; CEGATTA, Í.; STAPE, J. L. The interactions of climate, spacing and genetics on clonal *Eucalyptus* plantations across Brazil and Uruguay. **Forest Ecology and Management**, v. 405, p. 271-283, 2017.

BOND, B.J.; MEINZER, F.C.; BROOKS, J.R. How Trees Influence the Hydrological Cycle in Forest Ecosystems. In: Hannah, M. e Sadler J.P. (Eds). Hydroecology and Ecohydrology: Past, Present and Future. John Wiley & Sons, p. 7-35, 2008.

BOUVET, J. M.; EKOMONO, C. G. M.; BRENDEL, O.; LACLAU, J. P.; BOUILLET, J. P.; EPRON, D. Selecting for water use efficiency, wood chemical traits and biomass with genomic selection in a *Eucalyptus* breeding program. Forest Ecology and Management, v. 465, p. 118092, 2020

CEMEK, B.; UNLUKARA, A.; KURUNÇ, A. Nondestructive leaf-area estimation and validation for green pepper (*Capsicum annuum* L.) grown under different stress conditions. **Photosynthetica**, v. 49, n. 1, p. 98-106, 2011.

CHASE, T. N.; PIELKE, R. A.; KITTEL, T. G.; NEMANI, R.; RUNNING, S. W. Sensitivity of a general circulation model to global changes in leaf area index. Journal of Geophysical Research: Atmospheres, v. 101, p. 7393-7408, 1996.

CHEN, Y.; XIAO, C.; WU, D.; XIA, T.; CHEN, Q.; CHEN, F.; MI, G. Effects of nitrogen application rate on grain yield and grain nitrogen concentration in two maize hybrids with contrasting nitrogen remobilization efficiency. **European Journal of Agronomy**, v. 62, p. 79-89, 2015.

CINNIRELLA, S.; MAGNANI, F.; SARACINO, A.; BORGHETTI, M. Response of a mature *Pinus laricio* plantation to a three-year restriction of water supply: structural and functional acclimation to drought. **Tree physiology**, v. 22, n. 1, p. 21-30, 2002.

CUNHA, A.R.; VOLPE, C. A. Curvas de crescimento do fruto de cafeeiro cv. Obatã IAC 1669-20 em diferentes alinhamentos de plantio. **Semina: Ciências Agrárias**, v.32, n.1, p. 49-61, 2011.

DYE, P. J. Water use efficiency in South African *Eucalyptus* plantations: a review. Southern African Forestry Journal, v. 189, n. 1, p. 17-26, 2000.

DOMEC, J-C.; LACHENBRUCH, B.; PRUYN, M.L.; SPICER, R. Effects of age-related increases in sapwood area, leaf area, and xylem conductivity on height-related hydraulic costs in two contrasting coniferous species. **Annals of Forest Science**, v. 69, n. 1, p. 17-27, 2012.

ELLI, E. F.; SENTELHAS, P. C.; DE FREITAS, C. H.; CARNEIRO, R. L.; ALVARES, C. A. Assessing the growth gaps of *Eucalyptus* plantations in Brazil – magnitudes, causes and possible mitigation strategies. **Forest Ecology and Management**, v. 451, p. 117464, 2019.

FAROOQ, M.; HUSSAIN, M.; UL-ALLAH, S.; SIDDIQUE, K. H. Physiological and agronomic approaches for improving water-use efficiency in crop plants. Agricultural Water Management, v. 219, p. 95-108, 2019.

FERNÁNDEZ, M.; ALAEJOS, J.; ANDIVIA, E.; VÁZQUEZ-PIQUÉ, J.; RUIZ, F.; LÓPEZ, F.; TAPIAS, R. *Eucalyptus* x *urograndis* biomass production for energy purposes exposed to a Mediterranean climate under different irrigation and fertilisation regimes. **Biomass and Bioenergy**, v. 111, p. 22-30, 2018.

GALMÉS, J.; MEDRANO, H.; FLEXAS, J. Photosynthetic limitations in response to water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms. **New phytologist**, v. 175, n. 1, p. 81-93, 2007.

GOMES, J. M.; PAIVA, H. N. Viveiros florestais: propagação sexuada. Editora UFV - Viçosa, MG. Série didática, 2011, 116p.

GROSSIORD, C.; BUCKLEY, T. N.; CERNUSAK, L. A.; NOVICK, K. A.; POULTER, B.; SIEGWOLF, R. T.; MCDOWELL, N. G. Plant responses to rising vapor pressure deficit. **New Phytologist**, v. 226, n. 6, p. 1550-1566, 2020.

HAKAMADA, R. E.; HUBBARD, R. M.; MOREIRA, G. G.; STAPE, J. L.; CAMPOE, O.; DE BARROS FERRAZ, S. F. Influence of stand density on growth and water use efficiency in *Eucalyptus* clones. Forest Ecology and Management, v. 466, p. 118125, 2020.

HAN, C.; CHEN, N.; ZHANG, C.; LIU, Y.; KHAN, S.; LU, K.; ZHAO, C. Sap flow and responses to meteorological about the *Larix principis-rupprechtii* plantation in Gansu Xinlong mountain, northwestern China. Forest Ecology and Management, v. 451, p. 117519, 2019.

HATTON, T. J.; WU, Hsin-I. Scaling theory to extrapolate individual tree water use to stand water use. **Hydrological Processes**, v. 9, n. 5-6, p. 527-540, 1995.

HE, Q. Y.; YAN, M. J.; MIYAZAWA, Y.; CHEN, Q. W.; CHENG, R. R.; OTSUKI, K.; DU, S. Sap flow changes and climatic responses over multiple-year treatment of rainfall exclusion in a sub-humid black locust plantation. **Forest Ecology and Management**, v. 457, p. 117730, 2020.

HUBBARD, R. M.; STAPE, J.; RYAN, M. G.; ALMEIDA, A. C.; ROJAS, J. Effects of irrigation on water use and water use efficiency in two fast growing *Eucalyptus* plantations. Forest Ecology and Management, v. 259, n. 9, p. 1714-1721, 2010.

KERAMATLOU, I.; SHARIFANI, M.; SABOURI, H.; ALIZADEH, M.; KAMKAR, B. A simple linear model for leaf area estimation in Persian walnut (*Juglans regia* L.). Scientia Horticulturae, v. 184, p. 36-39, 2015.

KLAR, A. E. Evapotranspiração. In: A água no sistema solo-planta-atmosfera. 2.ed. São Paulo: Nobel, 1984.408 p.

LANDSBERG, J.; WARING, R. Forests in our changing world: new principles for conservation and management. Washington, DC, USA: Island Press, 2014.

LARCHER, W. **Physiological plant ecology:** ecophysiology and stress physiology of functional groups. Berlin, Springer Science & Business Media, 2003.

LE MAIRE, G.; GUILLEMOT, J.; CAMPOE, O. C.; STAPE, J. L.; LACLAU, J. P.; NOUVELLON, Y. Light absorption, light use efficiency and productivity of 16 contrasted genotypes of several *Eucalyptus* species along a 6-year rotation in Brazil. Forest Ecology and Management, v. 449, p. 117443, 2019.

LI, F.; COHEN, S.; NAOR, A.; SHAOZONG, K.; EREZ, A. Studies of canopy structure and water use of apple trees on three rootstocks. **Agricultural Water Management**, v. 55, n.1, p.1-14, 2002.

LI, Y.; MING, B.; FAN, P.; LIU, Y.; WANG, K.; HOU, P.; XIE, R. Quantifying contributions of leaf area and longevity to leaf area duration under increased planting density and nitrogen input regimens during maize yield improvement. **Field Crops Research**, v. 283, p. 108551, 2022.

LIN, S.; LIAO, Y.; ROAN, S.; CHEN, I.; CHEN, P. Growth of noni fruits (*Morinda citrifolia* L.) and accumulation of phenolic compounds during fruit development. **Scientia Horticulturae**, v. 178, p. 168-174, 2014.

NORBY, R. J.; SHOLTIS, J. D.; GUNDERSON, C. A.; AND JAWDY, S. S. Leaf dynamics of a deciduous forest canopy: no response to elevated CO₂. **Oecologia**, v. 136, n. 4, p. 574-584, 2003.

MARTINS, F. B.; SILVA, J. C.; STRECK, N. A. Estimativa da temperatura-base para emissão de folhas e do filocrono em duas espécies de eucalipto na fase de muda. **Revista Árvore**, v. 31, n. 3, p. 373-381, 2007.

MONTEITH, J. L. Climate and the efficiency of crop production in Britain. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences, v. 281, n. 980, p. 277-294, 1977.

MATTOS, E. M.; BINKLEY, D.; CAMPOE, O. C.; ALVARES, C. A.; STAPE, J. L. Variation in canopy structure, leaf area, light interception and light use efficiency among *Eucalyptus* clones. Forest Ecology and Management, v. 463, p. 118038, 2020.

MUÑOZ-VILLERS, L. E.; HOLWERDA, F.; ALVARADO-BARRIENTOS, M. S.; GEISSERT, D. R.; DAWSON, T. E. Reduced dry season transpiration is coupled with shallow soil water use in tropical montane forest trees. **Oecologia**, v. 188, n. 1, p. 303-317, 2018.

NAN, G.; WANG, N.; JIAO, L.; ZHU, Y.; SUN, H. A new exploration for accurately quantifying the effect of afforestation on soil moisture: A case study of artificial *Robinia pseudoacacia* in the Loess Plateau (China). Forest Ecology and Management, v. 433, p. 459-466, 2019.

PFAUTSCH, S.; BLEBY, T. M.; RENNENBERG, H.; ADAMS, M. A. Sap flow measurements reveal influence of temperature and stand structure on water use of *Eucalyptus regnans* forests. Forest Ecology and Management, v. 259, n. 6, p. 1190-1199, 2010.

PEREIRA, A. R.; ANGELOCCI, L. R.; SENTELHAS, P. C. Agrometeorologia: Fundamentos e aplicações práticas. Porto Alegre: Agropecuária, 2002.

PEREIRA-NETTO, A. B. Crescimento e desenvolvimento. In: WACHOWICZ, C. M.; CARVALHO, R. I. N. (Eds.) Fisiologia vegetal - produção e pós-colheita. Curitiba: Champagnat, p. 17-42, 2002.

PEREIRA, A. B.; VILLA NOVA, N. A.; ALFARO, A. T. Necessidades hídricas de citros e macieiras a partir da área foliar e da energia solar. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 31, p. 671-679, 2009.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2022. Disponível em: http://www.R-project.org/. Acesso em: 18 jun 2022.

RITCHIE, J. T. Model for predicting evaporation from a row crop with incomplete cover. Water resources research, v. 8, n. 5, p. 1204-1213, 1972.

ROSSATTO, D. R.; SILVA, L. D. C. R.; VILLALOBOS-VEGA, R.; STERNBERG, L. D. S. L.; FRANCO, A. C. Depth of water uptake in woody plants relates to groundwater level and vegetation structure along a topographic gradient in a neotropical savanna. **Environmental and Experimental Botany**, v. 77, p. 259-266, 2012.

SALAZAR, J. C. S.; MELGAREJO, L. M.; BAUTISTA, E. H. D.; DI RIENZO, J. A.; CASANOVES, F. Non-destructive estimation of the leaf weight and leaf area in cacao (*Theobroma cacao* L.). Scientia Horticulturae, v. 229, p. 19-24, 2018.

SILVA, P. H. M.; JUNQUEIRA, L. R.; DE ARAUJO, M. J.; WILCKEN, C. F.; MORAES, M. L. T.; DE PAULA, R. C. Susceptibility of eucalypt taxa to a natural infestation by *Leptocybe invasa*. New Forests, v. 51, n. 5, p. 753-763, 2020.

STAPE, J. L.; BINKLEY, D.; RYAN, M. G. *Eucalyptus* production and the supply, use and efficiency of use of water, light and nitrogen across a geographic gradient in Brazil. Forest ecology and management, v. 193, n. 1-2, p. 17-31, 2004.

TYREE, M. T. A dynamic model for water flow in a single tree: evidence that models must account for hydraulic architecture. **Tree Physiology**, v. 4, n. 3, p. 195-217, 1988.

VADEZ, V.; KHOLOVÁ, J.; HUMMEL, G.; ZHOKHAVETS, U.; GUPTA, S. K.; HASH, C. T. LeasyScan: a novel concept combining 3D imaging and lysimetry for high-throughput

phenotyping of traits controlling plant water budget. **Journal of Experimental Botany**, v. 66, n. 18, p. 5581-5593, 2015.

VOSE, J. M.; DOUGHERTY, P. M.; LONG, J. N.; SMITH, F. W.; GHOLZ, H. L.; CURRAN, P. J. Factors influencing the amount and distribution of leaf area of pine stands. **Ecological Bulletins**, p. 102-114, 1994.

WANG, L.; GOOD, S. P.; CAYLOR, K. K. Global synthesis of vegetation control on evapotranspiration partitioning. Geophysical Research Letters, v. 41, n. 19, p. 6753-6757, 2014.

WANG, X.; YE, T.; ATA-UL-KARIM, S. T.; ZHU, Y.; LIU, L.; CAO, W.; TANG, L. Development of a critical nitrogen dilution curve based on leaf area duration in wheat. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 1517, 2017.

WEI, Z.; YOSHIMURA, K.; WANG, L.; MIRALLES, D. G.; JASECHKO, S.; LEE, X. Revisiting the contribution of transpiration to global terrestrial evapotranspiration. **Geophysical Research Letters**, v. 44, n. 6, p. 2792-2801, 2017.

WHITE, D. A.; DUNIN, F. X.; TURNER, N. C.; WARD, B. H.; GALBRAITH, J. H. Water use by contour-planted belts of trees comprised of four *Eucalyptus* species. Agricultural Water Management, v. 53, n. 1-3, p. 133-152, 2002.

WULLSCHLEGER, S. D.; MEINZER, F. C.; VERTESSY, R. A. A review of whole-plant water use studies in tree. **Tree physiology**, v. 18, n. 8-9, p. 499-512, 1998.

ZHANG, H.; WEI, W.; CHEN, L.; WANG, L. Effects of terracing on soil water and canopy transpiration of *Pinus tabulaeformis* in the *Loess Plateau* of China. **Ecological Engineering**, v. 102, p. 557-564, 2017.

ZHANG, Z.; ZHAO, P.; ZHAO, X.; ZHOU, J.; ZHAO, P.; ZENG, X.; OUYANG, L. The tree height-related spatial variances of tree sap flux density and its scale-up to stand transpiration in a subtropical evergreen broadleaf forest. **Ecohydrology**, v. 11, n. 7, p. e1979, 2018.

CAPÍTULO II– ARQUITETURA HIDRÁULICA E VULNERABILIDADE DE *Eucalyptus* A RESTRIÇÃO HÍDRICA

RESUMO

SANTOS, Aline Ramalho dos. **Arquitetura hidráulica e vulnerabilidade de** *Eucalyptus* à **restrição hídrica.** 2023. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) – Universidade Federal do Espírito Santo, Jerônimo Monteiro, ES. Orientador: Prof. DSc. José Eduardo Macedo Pezzopane. Coorientadores: DSc. João Vitor Toledo, Prof. DSc. Manuel Fernández Martínez.

A falha hidráulica do sistema de transporte de água em espécies florestais é vista como o principal mecanismo que conduz a mortalidade induzida pela seca, como resultado das mudanças climáticas globais. No entanto, os limites de segurança hidráulica e os limiares fisiológicos que antecipam a mortalidade e os mecanismos de recuperação após a seca permanecem desconhecidos. Diante disso, objetivou-se com este estudo caracterizar a arquitetura hidráulica e a vulnerabilidade de plantas jovens de Eucalyptus urophylla x Eucalyptus grandis a seca. O experimento foi instalado em delineamento em blocos casualizados, contendo três clones de Eucalyptus e dois níveis de disponibilidade hídrica (umidade próximo a capacidade de campo e redução da disponibilidade até a fotossíntese se aproximar de zero), com quatro repetições, considerando-se cada planta como uma repetição. Foram avaliados a vulnerabilidade a cavitação, o consumo hídrico diário e horário, os parâmetros de trocas gasosas foliares, o potencial hídrico foliar, a fluorescência da clorofila (Chl) a, o Crop Water Stress Index e a temperatura da folha ao longo dia dos clones de Eucalyptus. Para determinar o impacto do estresse hídrico na condutividade hidráulica, no quarto dia de suspensão da irrigação, foram cortados segmentos de ramos para a obtenção da condutividade hidráulica nativa. Posteriormente, os segmentos foram manchados usando uma solução filtrada de 0,5 % (m/v) de safranina, sob baixa pressão da água (6 kPa) durante 10 min. Após a coleta dos ramos, as mudas foram reidratadas e a recuperação acompanhada com base nos parâmetros fisiológicos, até alcançarem níveis similares aos observados antes da imposição do estresse. Ao final da recuperação, foi realizada a medição da condutividade hidráulica nativa e a coloração do xilema e analisada a área foliar total. Os resultados indicaram que os materiais genéticos de Eucalyptus avaliados são altamente vulneráveis a cavitação. A capacidade de transporte de água das plantas reduziu significativamente, em função da falha sistêmica do sistema vascular. Observou-se ainda, que o comprometimento hidráulico restringiu o desempenho fotossintético, a condutância estomática e a transpiração das plantas durante episódios de seca severa. Além disso, limitou os processos de dissipação de calor e resfriamento evaporativo das folhas.

Palavras-chave: disfunção hidráulica; embolia; extremos climáticos; espécies florestais.

ABSTRACT

SANTOS, Aline Ramalho dos. Hydraulic architecture and vulnerability of water restriction of *Eucalyptus*. 2023. Thesis (Doctorate in Forest Sciences) – Federal University of Espírito Santo, Jerônimo Monteiro, ES. Advisor: Prof. DSc. José Eduardo Macedo Pezzopane. Co-advisors: DSc. João Vitor Toledo, Prof. DSc. Manuel Fernández Martínez.

Hydraulic failure of the water transport system in forest species is seen as the main mechanism driving drought-induced mortality as a result of global climate change. However, hydraulic safety limits and physiological thresholds that anticipate mortality and recovery mechanisms after drought remain unknown. Therefore, the aim of this study was to characterize the hydraulic architecture and the drought vulnerability of young Eucalyptus urophylla x Eucalyptus grandis plants. The experiment was installed in a randomized block design, containing three Eucalyptus clones and two levels of water availability (close to field capacity and reduced in availability until photosynthesis approaches zero), with four replicate, considering each plant as a replicate. Vulnerability to cavitation, daily and hourly consumption, gas exchange parameters, water potential, chlorophyll fluorescence (Chl) a, Crop Water Stress Index and leaf temperature throughout the day of *Eucalyptus* clones were evaluated. To determine the impact of water stress on hydraulic conductivity, on the fourth day of suspended irrigation, segments of branches were cut to obtain the native hydraulic conductivity. Subsequently, the segments were stained using a filtered solution of 0.5% (w/v) of safranin, under low water pressure (6 kPa) for 10 min. After collecting the branches, the seedlings were rehydrated and the recovery followed based on the physiological parameters, until they reached levels similar to those observed before the imposition of stress. At the end of the recovery, the measurement of native hydraulic conductivity and xylem staining were performed and the total leaf area was analyzed. The results indicated that the evaluated *Eucalyptus* genetic materials are highly vulnerable to cavitation. The water transport capacity of the plants was significantly reduced, due to the systemic failure of the vascular system. It was also observed that the hydraulic impairment restricted the photosynthetic performance, the stomatal conductance and the transpiration of the plants during episodes of severe drought. In addition, it limited the processes of heat dissipation and evaporative cooling of the leaves.

Keywords: hydraulic dysfunction; embolism; weather extremes; forest species.

1. INTRODUÇÃO

Extremos climáticos, como secas severas, são previstos para as próximas décadas, resultante das mudanças climáticas globais, afetando potencialmente a produtividade e a permanência de espécies arbóreas em ambientes naturais (ANDEREGG et al., 2016). Entre os mecanismos fisiológicos, a disfunção hidráulica devido à embolia é a principal causa da mortalidade das plantas (SMITH; SPERRY, 2014; ROWLAND et al., 2015).

A redução da precipitação leva a declínios na umidade do solo, que geralmente são acompanhados por temperaturas mais altas e aumento da demanda evaporativa da atmosfera. Esses fatores se combinam para induzir o estresse hídrico nas plantas, que se manifesta como aumento da tensão na coluna de água no interior dos vasos condutores das árvores (ZIMMERMANN, 1983; CHOAT et al., 2018). Embora existam forças de adesão-coesão que mantém as moléculas de água unidas no interior desta coluna, a tensão que é gerada pode sugar nanobolhas de ar para dentro dos conduítes do xilema, por meio dos poros existentes (TYREE; ZIMMERMANN, 2002).

Os êmbolos de ar resultantes da cavitação bloqueiam os condutos do xilema, quebram a continuidade da coluna de água e reduzem o transporte de água para o dossel, causando dessecação dos galhos e diminuição acentuada na área foliar (ANDEREGG et al., 2012; NARDINI et al., 2013; TORRES-LUIZ et al., 2017; CHOAT et al., 2018). À medida que as plantas secam, a perda de turgor celular faz com que os poros estomáticos na superfície da folha se fechem, diminuindo acentuadamente a desidratação da planta (CHOAT et al., 2018).

Em escalas de tempo curto, essas consequências incluem uma rápida interrupção da assimilação fotossintética de CO₂, perda do resfriamento evaporativo do dossel por meio da transpiração e maior probabilidade de dano fotoquímico (LEIGH et al., 2017). Em escalas de tempo mais longas, durante secas intensas, o potencial hídrico atinge um limiar crítico, no qual os êmbolos começam a se propagar por meio do xilema, ao mesmo tempo, a condutância hidráulica diminui ao longo do percurso na planta (CHOAT et al., 2015). Se o percentual dessas perdas na condutividade hidráulica atingirem 50% para as coníferas ou 88% para as angiospermas, a disfunção vascular sistêmica pode causar rápida mortalidade de toda a planta por meio da dessecação e morte do meristema cambial e apical (URLI et al., 2013; VENTURAS et al., 2016; CHOAT et al., 2016).

Evidências recentes indicam que a capacidade das plantas lenhosas de sobreviver, bem como se recuperar de períodos de seca prolongada, está fortemente relacionada à sua resistência à cavitação (LARCHEVÊQUE et al., 2011). Essa propriedade varia entre as espécies, sendo

determinada por diferenças na estrutura do xilema. Assim, cada vegetal é forçado a lidar com limites de segurança hidráulica, adotando um comportamento para regular seu status hídrico, seja pela manutenção (isohídrico) ou de readaptação (anisohídrico) à redução de concentração de água no solo (MCDOWELL et al., 2008; POU et al., 2012). Essas demandas conflitantes produzem um espectro diverso de anatomia vascular, ajustada a uma capacidade de fluxo específica e de tolerância à seca.

Eucalyptus é um gênero importante na silvicultura comercial, com mais de 20 milhões de hectares plantados em todo o mundo, com aproximadamente 700 espécies, ocupando uma grande variedade de nichos ecológicos (IGLESIAS-TRABADO; WILSTERMANN, 2009). No Brasil, é amplamente difundido, totalizando 7,6 milhões de hectares cultivado com o gênero em 2018, e isso se deve, em grande parte, ao fato de que este território apresenta condições edafoclimáticas favoráveis para seu bom desenvolvimento, culminando em alta produtividade (IBÁ, 2022). No entanto, para gênero a disponibilidade de água no solo é um fator determinante e limitador (ELLI et al., 2019). Sob seca severa, clones de eucalipto podem apresentar redução da taxa de crescimento relativo, da área foliar, do comprimento específico da raiz e da capacidade de transporte de água, afetando a produção de biomassa total e seu fracionamento para órgãos da planta, com diminuição da massa foliar e aumento radicular (MASEDA; FERNANDEZ, 2016).

Existem antecedentes relacionados à vulnerabilidade à cavitação e resistência à seca em algumas espécies de eucalipto (RICE et al., 2004, POOT; VENEKLAAS, 2013), sugerindo que essa característica pode desempenhar um papel fundamental na adaptabilidade desse gênero ao déficit hídrico. A formação de um sistema vascular capaz de transportar água suficiente para manter a taxa transpiratória foliar, minimizando os riscos de perda de condutividade hidráulica, é uma medida-chave da adequação das espécies diante das futuras mudanças climáticas (PFAUTSCH et al., 2016).

Diante disso, o ineditismo deste trabalho consiste em: (i) investigar os mecanismos fisiológicos que governam o estresse hídrico e os limites para falha hidráulica; (ii) e compreender o processo de transporte vascular, incluindo o fenômeno de reparo de embolia após restrição hídrica e o grau em que ele é ativo em plantas lenhosas. Assim, o objetivo do estudo foi caracterizar a arquitetura hidráulica e a vulnerabilidade de plantas jovens de *Eucalyptus urophylla x Eucalyptus grandis* a seca, a fim de prognosticar as respostas frente às flutuações na disponibilidade hídrica.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Local do estudo, material vegetal e condições experimentais

O experimento foi conduzido em área a céu aberto, localizada no Departamento de Ciências Florestais e da Madeira pertencente à Universidade Federal do Espírito Santo (DCFM-CCA-UFES), em Jerônimo Monteiro, Espírito Santo, a 20° 47' S e de 41° 23' W e uma altitude de 120 m. O clima da região é classificado por Köppen como sendo do tipo Cwa tropical (inverno seco e verão chuvoso), com temperatura média anual de 24,1 °C, a precipitação média anual é de 1.104 mm (ALVARES et al., 2013). O período experimental foi de 16 de maio a 09 de setembro de 2021.

Foram utilizadas plantas de *Eucalyptus urophylla x E. grandis*, dos clones comerciais I144, CO1407 e A211, com altura média \pm SE, 215,2 \pm 11,1 cm; 193,6 \pm 10,1; 172,5 \pm 3,0 e diâmetro médio \pm SE, 28,4 \pm 0,38 cm; 25,2 \pm 0,49; 26,1 \pm 0,50, respectivamente, com três meses após transplantio. As plantas foram cultivadas em vasos de polietileno de 60,0 L (altura de 43,5 cm, diâmetro superior de 46 cm e diâmetro inferior de 38 cm), contendo 50 L de substrato comercial a base de casca de *Pinus* moída, acrescido de 5,0 g dm⁻³ do fertilizante de liberação controlada, com formulação 16-8-12 (+2) e tempo de liberação de até 9 meses (Figura 2.1).

Figura 2.1 - Aspecto visual de plantas jovens de *Eucalyptus*, aos 70 dias após transplantio. Jerônimo Monteiro, Espírito Santo, Brasil.



Fonte: a autora.

Durante o período de crescimento, as plantas foram mantidas próximo a 90% da capacidade máxima de retenção de água do substrato, retornando, ao final do período diurno o valor consumido por transpiração. Para evitar a evaporação de água do solo a superfície de cada vaso foi isolada com placa de isopor. Para a determinação da CMRA, amostras possuindo 1,0 L de substrato foram secas em estufa de circulação de ar forçado e depois quantificados seus pesos. Após esse processo, as amostras foram saturadas e deixadas até a completa drenagem da água gravitacional. Pela diferença entre os pesos seco e saturado do substrato foi determinado a CMRA por litro de substrato.

Os dados meteorológicos foram monitorados por estação automática, dotada de datalogger (CR-1000 Campbell Scientific, Inc., Logan, UT, USA), alimentado por uma bateria de 12 volts conectada a um painel solar, programado para medir radiação solar global (Pyranometer SP – LITE, Kipp & Zonen B.V., Delft, The Netherlands), temperatura e umidade do ar (CS500 Campbell Scientific Inc., Logan, UT, USA), velocidade do vento (03001, RM Young; Campbell Scientific, Inc., Logan, UT, USA) e precipitação (TB4, Campbell Scientific Inc., Logan, UT, USA). As leituras foram registradas a cada dez segundos e o armazenamento dos valores médios a cada cinco minutos. A partir dos dados de temperatura e umidade relativa do ar foi calculado o déficit de pressão de vapor (DPV), com base na diferença entre a pressão de saturação do vapor de água e a pressão parcial de vapor, seguindo a metodologia de Pereira et al. (2002).

Durante o período experimental, as temperaturas mínima e máxima médias registradas foram 17,9 e 33,7 °C respectivamente, a radiação global diária média de 17,75 MJ m⁻² dia⁻¹ e o déficit de pressão de vapor médio de 1,07 kPa (Figura 2.2).

Figura 2.2 - Caracterização diária da temperatura do ar e precipitação, radiação global (RS) e déficit de pressão de vapor máximo (DPV), durante o período de 23 de agosto a 09 de setembro de 2021. Jerônimo Monteiro, Espírito Santo, Brasil.



2.2 Delineamento experimental

O experimento foi instalado em delineamento em blocos casualizados (DBC), contendo três clones de *Eucalyptus* e dois níveis de disponibilidade hídrica (umidade próximo a capacidade de

campo e redução da disponibilidade até a fotossíntese se aproximar de zero), com quatro repetições, considerando-se cada planta como uma repetição.

2. 3 Curvas de vulnerabilidade a cavitação

A vulnerabilidade a cavitação foi determinada em quatro plantas de cada clone (n= 4), aos 85 dias após o transplantio, utilizando-se o método de injeção de ar (BAROTTO et al., 2018). Ramos terminais com comprimento médio (\pm SE) de 0,8 m (\pm 0,07 m) e com diâmetro médio de 5,47 mm (\pm 0,16 mm) foram excisados em período com alta disponibilidade de água no solo, na antemanhã para diminuir a tensão do xilema e transportados ao laboratório em caixa de isopor contendo água. Os galhos foram cortados sob água em segmentos de 30 cm de comprimento e armazenados em bandejas plásticas contendo água destilada para evitar a perda de água. As folhas foram removidas e todas as cicatrizes foram seladas com fita teflon para evitar vazamentos.

Para a determinação da condutividade hidráulica máxima ($K_{máx}$), os segmentos foram conectados a um reservatório de alta pressão, preenchido com uma solução de cloreto de potássio de 5 mM desgaseificado, no qual as embolias iniciais presentes no tecido foram removidas por perfusão a 0,1 MPa durante 15 min. Com os caules presos ao reservatório, após um período de estabilização de 15 min, quantificou-se o fluxo de água que passava pela seção do caule por meio de balança analítica (0,0001 g), a uma pressão hidrostática de 6 kPa (SPERRY et al., 1988). Cinco medidas consecutivas foram realizadas para garantir que o fluxo de água atingisse um estado estacionário (PINEDA-GARCÍA et al., 2016). A condutividade nativa (K_h) foi calculada a cada 30 s, juntamente com uma média das dez leituras anteriores de 30 s, sendo a razão entre o fluxo de massa de água que passa pela seção do caule e o gradiente de pressão. A condutividade hidráulica específica do caule (K_s) foi então calculada como K_s = (K_h /área transversal do caule) x comprimento do caule) (TYREE; EWERS, 1991) (Figura 2.3).



Figura 2.3 - Aparelho utilizado para a contrução de curvas de vulnerabilidade a cavitação dos clones de *Eucalyptus*.

Fonte: a autora

As curvas de vulnerabilidade à cavitação (CV) foram medidas como a redução na condutividade hidráulica do caule em função de aumentos de pressão (COCHARD et al., 1992). Para isso, a embolia foi induzida aumentando progressivamente a pressão positiva do ar na porção central do segmento da haste dentro de uma câmara de cavitação de extremidade dupla (Câmara de pressão 1505D-EXP, PMS Instrument Company, Albany, OR, EUA). Cada nível de pressão aplicada foi mantido por 2 minutos e, em seguida, reduzida lentamente para a pressão atmosférica. Após 5 minutos para estabilização da amostra, a condutividade hidráulica (K) foi medida. Este processo foi repetido várias vezes com níveis crescentes de pressão alvo (de 0,5 a 6,0 MPa), até que não fosse observado fluxo de água (BAROTTO et al., 2018).

A porcentagem de perda da condutividade hidráulica (PLC, %) foi estimada a partir das perdas de K para cada nível de pressão imposto em relação ao máximo de K ($K_{máx}$) de cada ramo: PLC= 100 x (1 - K/ $K_{máx}$). Para cada clone, uma função sigmóide (VANDER WILLIGEN; PAMMENTER, 1998) foi ajustada de acordo com a equação 1:

Equação 1:
$$PLC = \frac{100}{1 + \exp(S/25(P - P_{50}))}$$

Onde P_{50} (MPa) é a pressão do xilema induzindo uma perda de 50% da condutância e *S* (% MPa⁻¹) é a inclinação da curva do ponto de inflexão. Seguindo Domec e Gartner (2001), estimaremos os parâmetros P_{12} e P_{88} (indução de pressão de 12% e 88% de perdas de condutividade hidráulica). P_{12} corresponde ao ponto de entrada de ar e P_{88} é considerado o ponto além do qual o xilema se torna completamente não condutor ou pressão letal para as angiospermas (ANDEREGG et al., 2012; URLI et al., 2013).

2.4 Imposição dos tratamentos e consumo hídrico

Após a construção das curvas de vulnerabilidade a cavitação, iniciou-se o período de imposição do estresse hídrico por seca. Um grupo de plantas recebeu irrigação diária mantendo o substrato com umidade próximo a capacidade de campo do substrato (controle) e o outro grupo realizou-se a retenção da irrigação até a fotossíntese aproximar de zero.

A quantificação do consumo de água pelas plantas foi realizada por meio de sistema lisimétrico, constituído de balanças eletrônicas (balança de pesagem modelo Prix 2098, Toledo do Brasil, São Bernardo do Campo, São Paulo, BR), com capacidade individual para 60 kg e variação 0,1 g. A leitura e armazenamento de dados de peso foi realizada por dataloggers desenvolvidos especificamente para fazer a comunicação com os lisímetros. O microcontrolador ESP8266 (Espressif Systems) foi utilizado para a construção do datalogger, permitindo a comunicação com até seis lisímetros, via protocolo RS-232.

A variação de massa do sistema individual de cultivo, constituído de um vaso plástico, substrato, água e uma planta de *Eucalyptus*, foi obtida ao longo do dia em intervalos de cinco minutos. O cálculo da transpiração diária foi realizado pela diferença de massa medida entre 6:00 e 18:00 h, hora local, considerando que a massa de água é a única que tem variação neste intervalo. O consumo hídrico foi contabilizado em período horário e o consumo acumulado ao longo do experimento, obtido pelo somatório do consumo diário.

2.5 Parâmetros fisiológicos e impacto do estresse hídrico na condutividade hidráulica e área foliar

Foram analisados, ao longo da imposição do estresse, medidas de potencial hídrico em folhas completamente expandidas do terço superior de ramos plagiotrópicos às 04:00 e as 12:00 horas (hora local), utilizando-se uma bomba de pressão tipo Scholander (modelo 1000, PMS Instruments, Albany, NY, EUA).

Imagens térmicas foram obtidas de quatro plantas por tratamento, com auxílio de uma câmera termográfica modelo FLIR T430sc (FLIR Systems, Wilsonville, OR, EUA), com resolução de 320 × 240 pixels, entre 12:00 e 13:00 horas para o Crop Water Stress Index e de 6:00 às 18:00 horas para obtenção das temperaturas ao longo dia. A câmara termográfica foi mantida cerca de 0,4 m de distância do dossel das plantas e emissividade de 0,96. As imagens foram processadas por meio do software FLIR tools, realizando-se amostragens pontuais em cada folha. O Crop Water Stress Index (CWSI) foi calculado de acordo com Jones (1999), pela equação 2:

Equação 2:
$$CWSI = \frac{(T \text{ leaf} - T \text{ wet})}{(T \text{ dry} - T \text{ wet})}$$

Onde, Tleaf é a temperatura média da folha em condição ambiente, Twet temperatura de uma folha saturada, pulverizada com água cinco minutos antes da leitura da temperatura, e Tdry a temperatura da folha sob condições não transpirante, revestidas com vaselina na parte abaxial para fechamento estomático.

Para os parâmetros de trocas gasosas foram determinadas a fotossíntese líquida (A, µmol CO₂ m⁻² s⁻¹), condutância estomática (gs, mol H₂O m⁻² s⁻¹), concentração interna de CO₂ (Ci, ppm) e a transpiração (E, mmol H₂O m⁻² s⁻¹), utilizando-se o analisador de gases infravermelho portátil (IRGA, Li-Cor, modelo LI-6400). Foi utilizada uma intensidade luminosa de 1.500 µmol m⁻² s⁻¹, 50 a 60% de umidade relativa e concentração externa de 400 ppm de CO₂

O parâmetro de fluorescência da clorofila medido foi a eficiência quântica do fotossistema II (Fv/Fm), com o auxílio de equipamento portátil FluorPen FP100 (Photon Systems Instruments). As análises foram realizadas ao amanhecer (Fv/Fm 7h) e ao meio-dia (Fv/Fm 12h). As folhas selecionadas foram adaptadas ao escuro por um período de 30 minutos e então expostas a um pulso saturante de 3.000 μ mol m⁻² s⁻¹ de luz. As análises foram realizadas nas folhas do terço médio superior, sadias e completamente expandidas.

Para a determinação do impacto do estresse hídrico na condutividade hidráulica, no quarto dia de suspensão da irrigação (27/08/2021), no pré-amanhecer, foram cortados segmentos de ramos no ar, em seguida, recortados 30 cm da extremidade proximal debaixo d'água para a obtenção da condutividade hidráulica nativa. Posteriormente, os segmentos foram manchados usando uma solução filtrada de 0,5 % (m/v) de safranina, sob baixa pressão da água (6 kPa) durante 10 min. De acordo com o princípio do método, a solução corada pode se mover apenas em condutos cheios de água devido à presença de ar bloquear seu movimento (SPERRY et al., 1988).

Após a coleta dos ramos, as mudas foram reidratadas e a recuperação acompanhada com base nos parâmetros fisiológicos, até alcançarem níveis similares aos observados antes da imposição do estresse (ou do controle). Ao final da recuperação, foi realizada novamente a medição da condutividade hidráulica nativa e a coloração do xilema. Amostras de espessura fina foram preparadas manualmente com o auxílio de um bisturi e secas ao ar. As seções transversais do caule foram obtidas e analisadas por fotomicrografias com microscópio digital automatizado, com software acoplado (Zeiss Axio Scope.A1, software Axio Vision SE64). Foram observados os vasos com paredes manchadas e não manchadas, nos quais considerados funcionais e embolizados, respectivamente. Todos os vasos manchados dentro de cada seção transversal foram contados (Figura 2.4).

Figura 2.4 - Seção transversal de um segmento de haste de clones de *Eucalyptus* x *urograndis* após a retenção da irrigação e reidratação. Os vasos funcionais e embolizados são tingidos de vermelho e não manchados, respectivamente.



Fonte: a autora.

Aos 120 dias após o transplantio foram analisadas a redução da área foliar fisiologicamente ativa, mensurada por meio de um integrador de área foliar modelo LI-3100 (Li-Cor Inc, Lincoln, Nebraska, USA) (Figura 2.5).

Figura 2.5 - Aspecto visual do clone A211 após imposição da restrição hídrica. Jerônimo Monteiro, Espírito Santo, Brasil.



Fonte: a autora.

2.6 Análise estatística
Os ajustes sigmoidais foram realizados utilizando-se o software SigmaPlot 12.0 (2011). Os dados foram submetidos ao teste de verificação de pressuposição de normalidade (Shapiro Wilk) e homoscedasticidade (Bartlett). Em seguida foram submetidos à análise de variância e ao verificar diferenças significativas, pelo teste F a 5%, as médias foram comparadas pelo teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade. As análises foram realizadas utilizando-se o programa R Core Team (2022) versão 4.2.2.

3. RESULTADOS

As curvas de vulnerabilidade à cavitação dos clones de *Eucalyptus*, aos 85 dias após o transplantio, apresentaram comportamento sigmoidal, com declínio progressivo da condutividade hidráulica em função do aumento da tensão no xilema (Figura 2.6). De acordo com os modelos sigmoidais ajustados o potencial hídrico que ocasiona 50% (P_{50}) e 88% (P_{88}) de perda da condutividade hidráulica dos clones I144, CO107 e A211 foram registrados, respectivamente, em pressões do xilema iguais a -1,91 e -3,63; -1,5 e -2,87 e -1,71 e -3,57 MPa.

Figura 2.6 - Relação entre a porcentagem de perda da condutividade hidráulica (PLC) em função da tensão do xilema em clones de *Eucalyptus*. Os símbolos representam a PLC a uma determinada pressão para cada ramo da espécie (n=4) e as curvas representam a porcentagem de cavitação prevista pelo modelo.



A porcentagem de vasos embolizados aumentou significativamente sob estresse hídrico, após quatro dias de suspensão da irrigação, em relação ao controle, que permaneceu irrigado (Figura 2.7). Além disso, não houve o fenômeno de reparo da embolia dos clones de *Eucalyptus*,

após 14 dias da retomada da irrigação, uma vez que, os vasos continuaram embolizados e mantiveram os mesmos percentuais de perda da funcionalidade hidráulica após reidratação.

A capacidade de transporte de água das plantas reduziu significativamente ($p \le 0.05$), em função da falha sistêmica do sistema vascular, desencadeando o não reabastecimentos dos condutos após reidratação (Figura 2.7d, e, f).

Figura 2.7 - Alterações da porcentagem de vasos não funcionais (a, b, c) e da condutividade hidráulica nativa (d, e, f) dos clones de *Eucalyptus*, após quatro dias de imposição da restrição hídrica e quatorze dias de reidratação. Os valores são médias \pm SE (n = 4). Médias seguidas de letras iguais dentro do mesmo clone não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey (p \leq 0,05).



Observou-se ainda, que a disfunção hidráulica ocasionou reduções acentuadas na área foliar dos clones de *Eucalyptus* (Figura 2.8).

Figura 2.8 - Redução da área foliar de clones de *Eucalyptus*, após imposição do estresse hídrico por seca.



A diminuição da disponibilidade hídrica do solo reduziu drasticamente o consumo de água dos clones três clones de *Eucalyptus* estudados (Figura 2.9). Enquanto as plantas irrigadas apresentavam consumo acima de 8 litros por dia, no quarto dia de restrição hídrica, os clones 1144, CO1407, e A211 consumiram apenas 0,54, 0,49 e 0,59 litros de água, respectivamente. Mesmo com a retomada da irrigação os clones que passaram por estresse hídrico não atingiram o consumo das plantas controle.





Analisando o curso diário da transpiração é possível visualizar mais claramente o impacto do corte da irrigação no consumo de água das plantas (Figura 2.10). No primeiro dia após o corte de água, os clones de *Eucalyptus* ainda mantiveram consumo semelhante as plantas controle nas primeiras horas do dia, no entanto, com o aumento da demanda atmosférica os valores caem rapidamente. Nos demais dias com restrição hídrica os valores de transpiração permanecem

constantes. Após reidratação, há um imediato aumento do consumo de água, contudo, não houve reestabelecimento do consumo de água das plantas controle, com reduções de aproximadamente 61,7, 70 e 53,2 % para, respectivamente, os clones I144, CO1407 e A211, 14 dias após o restabelecimento da irrigação.



Figura 2.10 - Consumo hídrico horário dos clones de *Eucalyptus* após a retenção da irrigação (área cinza) e reidratação (área branca). Jerônimo Monteiro, Brasil, 2021.

Houve diminuição significativa ($p \le 0.05$) dos parâmetros de trocas gasosas dos clones de *Eucalyptus* durante o período de restrição hídrica, com exceção da concentração intracelular de CO₂ no final desse período (Figura 2.11).





Observou-se que a taxa de assimilação líquida de CO₂ dos clones I144, CO1407 e A211 atingiram valores próximos a zero no tratamento com restrição hídrica, com reduções de 92, 98 e 97%, respectivamente, em relação ao controle. Após reidratação, apenas o clone A211 apresentou

recuperação completa dos parâmetros de trocas gasosas. Da mesma forma, a condutância estomática diminuiu significativamente em condições de limitação hídrica e pós-seca, com recuperação dos valores de referência para o A211. Para a taxa de transpiração, foram observadas reduções acentuadas, com posterior reversão dos clones I144 e A211. Quanto a concentração intracelular de CO₂, observou-se decréscimos nos primeiros dias de restrição hídrica, contudo à medida que houve intensificação da seca, ocorreu a elevação do *Ci* para todos os clones, com posterior redução para o I144 e CO1407 após reidratação.

Para o potencial hídrico foliar, verificou-se que os clones de *Eucalyptus* sob condições de restrição hídrica apresentaram os menores valores as 4:00 e 12:00 horas. Contudo, após a reidratação do solo houve recuperação imediata para o I144 e A211 (Figura 2.12).

Figura 2.12 - Potencial hídrico às 4:00 (a, b, c) e às 12:00 horas (d, e, f), dos clones de *Eucalyptus*, após a retenção da irrigação (área cinza) e reidratação (área branca). Os dados são médias \pm desvio padrão. ns: não significativo, *: significativo (Tukey, p≤0,05).



Em relação ao dano do aparelho fotossintético, avaliado por meio do rendimento quântico, observou-se diferenças significativas para os clones de *Eucalyptus* ao longo da evolução da restrição hídrica (Figura 2.13). O I44 apresentou menores valores de Fv/Fm, no momento mais crítico de restrição hídrica, enquanto os clones CO1407 e A211 exibiram uma resposta foliar precoce para esse parâmetro. Em contrapartida, apresentaram reversão imediata do dano após reidratação, em relação ao I144.

Figura 2.13 - Rendimento quântico dos clones de *Eucalyptus* após a retenção da irrigação (área cinza) e reidratação (área branca). Os dados são médias \pm desvio padrão. ns: não significativo, *: significativo (Tukey, p≤0,05).



O efeito da restrição hídrica sobre os clones de *Eucalyptus* também foi observado pelo CWSI, onde mudas com limitação hídrica apresentaram valores mais expressivos de estresse (Figura 2.14). Observou-se ainda, que a recuperação foi semelhante para todos os clones, ocorrendo no 14º dia após a reidratação.

Figura 2.14 - Crop water stress index (CWSI) dos clones de *Eucalyptus* após a retenção da irrigação (área cinza) e reidratação (área branca). Os dados são médias \pm desvio padrão. ns: não significativo, *: significativo (Tukey, p \leq 0,05).



Verificou-se também, que a temperatura foliar foi superior em plantas sob restrição hídrica, em relação ao controle. A medida em que houve o aumento da demanda atmosférica as temperaturas foliares subiram rapidamente em função do fechamento estomático, apresentando diferenças superiores a 6 °C nas horas mais quentes do dia (Figura 2.15).

Figura 2.15 - Temperatura foliar horária dos clones de *Eucalyptus* após três dias de suspensão da irrigação.



4. DISCUSSÃO

O risco de embolia no sistema vascular das plantas durante o estresse severo da água limita a capacidade das espécies de sobreviver durante a seca no solo (CHOAT et al., 2012). Como observado, os valores de P₅₀ para os clones estudados variam de -1,5 a -1,91 MPa, o que permite classificar os materiais genéticos de *Eucalyptus* avaliados como uma espécie de baixa resistência à disfunção hidráulica (FERNÁNDEZ et al., 2019). Segundo Choat et al. (2012), quando o potencial hídrico decresce abaixo de 50% da função de transporte de água do xilema, a planta está exposta ao risco considerável de embolia acelerada, conduzindo a uma redução a longo prazo de produtividade, danos no tecido, e por conseguinte, a morte. O potencial letal em angiospermas lenhosas, está correlacionado com uma disfunção hidráulica completa, representando 80 a 100% de perda da condutância hidráulica do xilema (URLI et al., 2013), sendo observado neste estudo, o nível de embolia correspondente (P₈₈) entre valores de -2,87 e 3,63 MPa, indicando o ponto fisiológico de não retorno.

A resistência ao embolismo pode variar entre as espécies, dependendo da estratégia de utilização de água de toda a planta. Fernández et al. (2019) constataram que mudas *Eucalyptus globulus* procedentes de regiões úmidas da Espanha foram altamente vulneráveis à cavitação (média de $P_{50} = -1,88$ MPa). Barotto et al. (2018) constataram que as progênies de *Eucalyptus globulus* com maior densidade da madeira no nível de caule possuem maior resistência a cavitação, com P_{50} de -3,73 e P_{88} de -5,62 MPa, reforçando o papel das fibras de pareces espessas na prevenção da cavitação em vasos adjacentes.

De modo geral, observou-se que o sistema de transporte de água dos clones de *Eucalyptus* estudados é vulnerável a seca. A perda de condutividade hidráulica sob estresse hídrico foi superior a 80%, em contrapartida, o percentual de condutos embolizados é inferior a 60%,

evidenciando que os demais vasos funcionais contribuíram com uma parcela menor no fluxo de água. Resultado semelhante foram encontrados por Jacobsen et al. (2019) em experimento com álamo, em que o transporte hidráulico das árvores reduziu próximo de zero quando cerca de 40% dos vasos foram embolizados. Segundo Kiorapostolou et al., 2019, à medida que as plantas desidratam, a embolia se espalha entre os vasos adjacentes, desativando os condutos em que ocorrem, bloqueando-os primeiro com vapor de água e, eventualmente, com ar, diminuindo a condutância hidráulica xilema.

Após reidratação, não foi detectado reparo efetivo de embolia em nenhum dos genótipos de *Eucalyptus*. A perda persistente de condutância sugere que a recuperação da função hidráulica completa em ramificações embolizadas é lenta e, provavelmente, exige o crescimento de novo xilema (BRODRIBB; COCHARD, 2009; BRODRIBB et al., 2010). Esse processo envolve a adição de novos condutos às regiões externas do xilema por meio da atividade do câmbio vascular, substituindo a condutância hidráulica que foi perdida por condutos embolizados (DE MICCO et al., 2016). Além disso, observou-se que como os êmbolos reduzem a entrega de água ao dossel, essa disfunção hidráulica causou reduções acentuadas na área foliar do dossel. O derramamento de folhas ocorre em muitos ecossistemas durante a seca como um "fusível hidráulico", mitigando o estresse da folhagem restante, diminuindo a taxa de dessecação e, por conseguinte, a mortalidade de toda a planta (ROOD et al., 2000; VILAGROSA et al., 2003; LIMOUSIN et al., 2010; VENTURAS et al., 2016).

Verificou-se que a diminuição da disponibilidade hídrica do solo promoveu redução significativa do consumo de água dos clones de *Eucalyptus*, indicando que a capacidade de transporte de água de toda a planta é facilmente afetada pela condição de seca. Ademais, a taxa de assimilação líquida de CO₂, a condutância estomática e a taxa de transpiração foram severamente reduzidas, à medida que o conteúdo de água no solo diminuiu. Por outro lado, houve incrementos na concentração intracelular de CO₂ no interior das folhas, decorrente do fechamento estomático, em resposta ao estresse abiótico. Segundo Reis et al. (2021) uma das primeiras sinalizações das espécies florestais em situação de deficiência hídrica é o fechamento estomático, com posterior redução da condutância estomática, para evitar a perda de água por transpiração são moduladas pelos estômatos para manter uma pressão positiva nas células vivas e evitar risco de tensões excessivas no xilema que levariam à formação de embolia e à disseminação sistêmica.

O estado hídrico dos clones de *Eucalyptus* avaliados foi afetado pela restrição hídrica, especialmente durante a intensificação da seca, em função da dificuldade de extrair água do solo

de forma rápida o suficiente para equilibrar as perdas por transpiração, levando a perda da turgescência e, consequentemente, a redução da condutância estomática. Esse efeito foi ainda mais pronunciado às 12 horas, quando a transpiração é máxima e a pressão no xilema atinge um valor mais negativo.

Observou-se ainda, danos fotossintéticos por meio do rendimento quântico (Fv/Fm), em condições de baixa disponibilidade de água no solo. Quando as folhas são expostas a uma intensidade luminosa superior ao que podem utilizar para fotossíntese à medida que a seca progride, o aparato fotossintético pode ser lesado, levando a declínios na eficiência fotoquímica do fotossistema II (ALLAKHVERDIEV et al.; 2008; BANKS, 2018; REDDY et al.; 2019). Este resultado evidencia que a exposição à seca limitou a transferência energética de excitação do complexo antena para os centros de reações (DE LIMA et al., 2017, MELO et al., 2017). Segundo Dias et al. (2013), a razão Fv/Fm pode variar de 0,75 a 0,85 em plantas não submetidas a estresses, sendo considerado para a maioria das espécies, o intervalo de não ocorrência de efeito deletérios associados a extremos climáticos.

O efeito da seca sobre os clones de *Eucalyptus* também foi observado pelo CWSI, em que mudas com limitação hídrica apresentaram valores mais expressivos de estresse. O CWSI varia de 0 a 1, onde 0 representa uma condição em que a planta está hidratada, e 1 representa uma condição não transpirante, ou seja, totalmente estressante (JACKSON et al., 1981; VÁZQUEZ, 2013). Portanto, estresses abióticos, como seca severa promovem alterações nos processos de dissipação de calor e resfriamento evaporativo das folhas, levando a um aumento na temperatura foliar em decorrência do fechamento estomático e, por conseguinte, do CWSI (REIS et al., 2021).

5. CONCLUSÕES

Plantas jovens de *Eucalyptus urophylla x Eucalyptus grandis* são altamente vulneráveis a cavitação.

A perda persistente de condutividade hidráulica indica que a recuperação da função hidráulica completa, exige o crescimento de novo xilema para os genótipos de *Eucalyptus*.

A perda projetada de folhas garante a manutenção da suficiência hidráulica e aliviam a tensão do xilema.

O comprometimento hidráulico restringe o desempenho fotossintético, a condutância estomática e a transpiração das plantas durante episódios de seca severa. Além disso, limita os processos de dissipação de calor e resfriamento evaporativo das folhas.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALLAKHVERDIEV, S. I.; KRESLAVSKI, V. D.; KLIMOV, V. V.; LOS, D. A.; CARPENTIER, R.; MOHANTY, P. Heat stress: an overview of molecular responses in photosynthesis. **Photosynthesis research**, v. 98, n. 1, p. 541-550, 2008.

ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; DE MORAES, G.; LEONARDO, J.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.

ANDEREGG, W. R.; BERRY, J. A.; SMITH, D. D.; SPERRY, J. S.; ANDEREGG, L. D.; FIELD, C. B. The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 109, n. 1, p. 233-237, 2012.

ANDEREGG, W. R.; KLEIN, T.; BARTLETT, M.; SACK, L.; PELLEGRINI, A. F.; CHOAT, B.; JANSEN, S. Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 18, p. 5024-5029, 2016.

BANKS, J. M. Chlorophyll fluorescence as a tool to identify drought stress in Acer genotypes. **Environmental and experimental botany**, v. 155, p. 118-127, 2018.

BAROTTO, A. J.; MONTEOLIVA, S.; GYENGE, J.; MARTINEZ-MEIER, A.; FERNANDEZ, M. E. Functional relationships between wood structure and vulnerability to xylem cavitation in races of *Eucalyptus globulus* differing in wood density. **Tree physiology**, v. 38, n. 2, p. 243-251, 2018.

BRODRIBB, T. J.; COCHARD, H. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. **Plant physiology**, v. 149, n. 1, p. 575-584, 2009.

BRODRIBB, T. J., BOWMAN, D. J. M. S., NICHOLS, S., DELZON, S., BURLETT, R. Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit. **New Phytologist**, v. 188, n. 2, 533–542, 2010.

CHOAT, B.; JANSEN, S.; BRODRIBB, T. J.; COCHARD, H.; DELZON, S.; BHASKAR, R.; JACOBSEN, A. L. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. **Nature**, v. 491, n. 7426, p. 752-755, 2012.

CHOAT, B.; BRODERSEN, C. R; MCELRONE, A. J. Synchrotron X-ray microtomography of xylem embolism in *Sequoia sempervirens* saplings during cycles of drought and recovery. **New Phytologist**, v. 205, n. 3, p. 1095-1105, 2015.

CHOAT, B.; BADEL, E.; BURLETT, R.; DELZON, S.; COCHARD, H.; JANSEN, S. Noninvasive measurement of vulnerability to drought-induced embolism by X-ray microtomography. **Plant Physiology**, v. 170, n. 1, p. 273-282, 2016.

CHOAT, B.; BRODRIBB, T. J.; BRODERSEN, C. R.; DUURSMA, R. A.; LÓPEZ, R.; MEDLYN, B. E. Triggers of tree mortality under drought. **Nature**, v. 558, n. 7711, p. 531-539, 2018.

COCHARD, H.; CRUIZIAT, P.; TYREE, M. T. Use of positive pressures to establish vulnerability curves: further support for the air-seeding hypothesis and implications for pressure-volume analysis. **Plant physiology**, v. 100, n. 1, p. 205-209, 1992.

DE LIMA, D. A.; MÜLLER, C.; COSTA, A. C.; BATISTA, P. F.; DALVI, V. C.; DOMINGOS, M. Morphoanatomical and physiological changes in *Bauhinia variegata* L. as indicators of herbicide diuron action. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 141, p. 242-250, 2017.

DE MICCO, V.; BALZANO, A.; WHEELER, E. A.; BAAS, P. Tyloses and gums: a review of structure, function and occurrence of vessel occlusions. **IAWA J**., v. 37, n. 2, p. 186-205, 2016.

DIAS, M. C.; PINTO, G.; CORREIA, C. M.; MOUTINHO-PEREIRA, J.; SILVA, S.; SANTOS, C. Photosynthetic parameters of *Ulmus minor* plantlets affected by irradiance during acclimatization. **Physiologia plantarum**, v. 57, n. 1, p. 33-40, 2013.

DOMEC, J. C.; GARTNER, B. L. Cavitation and water storage capacity in bole xylem segments of mature and young Douglas-fir trees. **Trees**, v. 15, n. 4, p. 204-214, 2001.

ELLI, E. F.; SENTELHAS, P. C.; DE FREITAS, C. H.; CARNEIRO, R. L.; ALVARES, C. A. Assessing the growth gaps of *Eucalyptus* plantations in Brazil–Magnitudes, causes and possible mitigation strategies. **Forest Ecology and Management**, v. 451, p. 117464, 2019.

FERNANDEZ, M. E.; BAROTTO, A. J.; MEIER, A. M.; GYENGE, J. E.; TESON, N.; MARTORELLO, A. Q.; MONTEOLIVA, S. New insights into wood anatomy and function relationships: How *Eucalyptus* challenges what we already know. **Forest Ecology and Management**, v. 454, p. 117638, 2019.

INDÚSTRIA BRASILEIRA DE ÁRVORES - IBÁ. **Relatório anual 2022**. Brasília: IBÁ. 2022. 96 p.

IGLESIAS-TRABADO, G., WILSTERMANN, D. *Eucalyptus universalis*. Global cultivated eucalypt forests map 2009. Disponível em: http://git-forestryblog.blogspot.com/2008/09/eucalyptus-global-map-2008-cultivated.html. Acesso em: 07 de maio de 2020. JACOBSEN, A. L.; PRATT, R. B.; VENTURAS, M. D.; HACKE, U. G. Large volume vessels are vulnerable to water-stress-induced embolism in stems of poplar. **Iawa Journal**, v. 40, n. 1, p. 4-S4, 2019.

JACKSON, R. D.; IDSO, S. B.; REGINATO, R. J.; PINTER JR, P. J. Canopy temperature as a crop water stress indicator. **Water resources research**, v. 17, n. 4, p. 1133-1138, 1981.

JONES, H. G. Use of infrared thermometry for estimation of stomatal conductance as a possible aid to irrigation scheduling. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 95, p. 139-149, 1999.

KIORAPOSTOLOU, N.; DA SOIS, L.; PETRUZZELLIS, F.; SAVI, T.; TRIFILÒ, P.; NARDINI, A.; PETIT, G. Vulnerability to xylem embolism correlates to wood parenchyma fraction in angiosperms but not in gymnosperms. **Tree physiology**, v. 39, n. 10, p. 1675-1684, 2019.

KNIPFER, T.; BRODERSEN, C. R.; ZEDAN, A.; KLUEPFEL, D. A.; MCELRONE, A. J. Patterns of drought-induced embolism formation and spread in living walnut saplings visualized using X-ray microtomography. **Tree physiology**, v. 35, n. 7, p. 744-755, 2015.

LARCHEVÊQUE, M.; MAUREL, M.; DESROCHERS, A.; LAROCQUE, G. R. How does drought tolerance compare between two improved hybrids of balsam poplar and an unimproved native species? **Tree Physiology**, v. 31, n. 3, p. 240–249, 2011.

LEIGH, A.; SEVANTO, S.; CLOSE, J. D.; NICOTRA, A. B. The influence of leaf size and shape on leaf thermal dynamics: does theory hold up under natural conditions? **Plant Cell & Environment**, v. 40, n. 2, p. 237-248, 2017.

LIMOUSIN, J. M.; LONGEPIERRE, D.; HUC, R.; RAMBAL, S. Change in hydraulic traits of Mediterranean *Quercus ilex* subjected to long-term throughfall exclusion. **Tree Physiology**, v. 30, n. 8, p. 1026-1036, 2010.

MASEDA, P. H.; FERNÁNDEZ, R. J. Growth potential limits drought morphological plasticity in seedlings from six *Eucalyptus* provenances. **Tree Physiology**, v. 36, n. 2, p. 243-251, 2016.

MELO, H. F. D.; SOUZA, E. R. D.; CUNHA, J. C. Fluorescência de clorofila a e pigmentos fotossintéticos em *Nummularia atriplex* sob estresses abióticos. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 21, n. 4, p. 232-237, 2017.

MCDOWELL, N.; POCKMAN, W. T.; ALLEN, C. D.; BRESHEARS, D. D.; COBB, N.; KOLB, T.; YEPEZ, E. A. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? New Phytologist, v. 178, n. 719–739, 2008.

NARDINI, A.; BATTISTUZZO, M.; SAVI, T. Shoot desiccation and hydraulic failure in temperate woody angiosperms during an extreme summer drought. **New Phytologist**, v. 200, n. 2, p. 322-329, 2013.

PEREIRA, A. R.; ANGELOCCI, L. R.; SENTELHAS, P. C. Agrometeorologia: Fundamentos e aplicações práticas. Porto Alegre: Agropecuária, 2002.

PFAUTSCH, S.; HARBUSCH, M.; WESOLOWSKI, A.; SMITH, R.; MACFARLANE, C.; TJOELKER, M. G.; ADAMS, M. A. Climate determines vascular traits in the ecologically diverse genus *Eucalyptus*. **Ecology Letters**, v. 19, n. 3, p. 240-248, 2016.

PINEDA-GARCÍA, F., PAZ, H., MEINZER, F. C., ANGELES, G. Exploiting water versus tolerating drought: water-use strategies of trees in a secondary successional tropical dry forest. **Tree Physiology**, v. 36, n. 2, p. 208-217, 2016.

POOT, P.; VENEKLAAS, E. J. Species distribution and crown decline are associated with contrasting water relations in four common sympatric eucalypt species in southwestern Australia. **Plant and Soil**, v. 364, n. 1-2, p. 409-423, 2013.

POU, A.; MEDRANO, H.; TOMÀS, M.; MARTORELL, S.; RIBAS-CARBÓ, M.; FLEXAS, J. Anisohydric behaviour in grapevines results in better performance under moderate water stress and recovery than isohydric behaviour. **Plant and soil**, v. 359, n. 1-2, p. 335-349, 2012.

REDDY, K. S.; SEKHAR, K. M.; SREEHARSHA, R. V.; REDDY, A. R. Hydraulic dynamics and photosynthetic performance facilitate rapid screening of field grown mulberry (*Morus* spp.) genotypes for drought tolerance. **Environmental and experimental botany**, v. 157, p. 320-330, 2019.

REIS, L. A. C.; DE OLIVEIRA, J. A.; DOS SANTOS FARNESE, F.; ROSADO, A. M.; REIS, L. 2152 A. C. Chlorophyll fluorescence and water content parameters are good biomarkers for selecting drought tolerant *eucalyptus* clones. Forest Ecology and Management, v. 481, n.118682, p. 1-10, 2021.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2022. Disponível em: http://www.R-project.org/. Acesso em: 18 jun 2022.

RICE, K. J.; MATZNER, S. L.; BYER, W.; BROWN, J. R. Patterns of tree dieback in Queensland, Australia: the importance of drought stress and the role of resistance to cavitation. **Oecologia**, v. 139, n. 2, p. 190-198, 2004.

ROOD, S. B.; PATIÑO, S.; COOMBS, K.; TYREE, M. T. Branch sacrifice: cavitation-associated drought adaptation of riparian cottonwoods. **Trees**, v. 14, n. 5, p. 248-257, 2000.

ROWLAND, L.; DA COSTA, A. C. L.; GALBRAITH, D. R.; OLIVEIRA, R. S.; BINKS, O. J.; OLIVEIRA, A. A. R.; FERREIRA, L. V. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. **Nature**, v. 528, n. 7580, p. 119-122, 2015.

SPERRY, J. S.; DONNELLY, J. R.; TYREE, M. T. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. **Plant, Cell & Environment**, v. 11, n. 1, p. 35-40, 1988.

SIGMAPLOT 12.0. Scientific Data Analysis and Graphing Software, 2012. Disponível em: <<u>http://www.sigmaplot.co.uk/products/sigmaplot/produpdates/prod-updates5.php</u>>. Acesso em: 18 jun 2012.

SMITH, D. D.; SPERRY, J. S. Coordination between water transport capacity, biomass growth, metabolic scaling and species stature in co-occurring shrub and tree species. **Plant, Cell & Environment**, v. 37, n. 12, p. 2679-2690, 2014.

TORRES-RUIZ, J. M.; COCHARD, H.; FONSECA, E.; BADEL, E.; GAZARINI, L.; VAZ, M. Differences in functional and xylem anatomical features allow *Cistus* species to co-occur and cope differently with drought in the Mediterranean region. **Tree Physiology**, v. 37, n. 6, p. 755-766, 2017.

TYREE, M. T.; EWERS, F. W. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. New **Phytologist**, v. 119, n. 3, p. 345-360, 1991.

TYREE, M. T; ZIMMERMANN, M. H. **Xylem Structure e The Ascent of Sap**. Springer, Nova Iorque, 2002.

URLI, M.; PORTÉ, A. J.; COCHARD, H.; GUENGANT, Y.; BURLETT, R.; DELZON, S. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. **Tree physiology**, v. 33, n. 7, p. 672-683, 2013.

VANDER WILLIGEN, C.; PAMMENTER, N. W. Relationship between growth and xylem hydraulic characteristics of clones of *Eucalyptus* spp. at contrasting sites. **Tree Physiology**, v. 18, n. 8-9, p. 595-600, 1998.

VÁZQUEZ, P. Comparación de índices de estrés hídrico, a partir de información captada por el sensor MODIS, en la Región Pampeana Argentina. **Cuadernos geográficos de la Universidad de Granada**, v. 52, n. 1, p. 46-68, 2013.

VENTURAS, M. D.; MACKINNON, E. D.; DARIO, H. L.; JACOBSEN, A. L.; PRATT, R. B.; DAVIS, S. D. Chaparral shrub hydraulic traits, size, and life history types relate to species mortality during California's historic drought of 2014. **PloS one**, v. 11, n. 7, p. e0159145, 2016.

VILAGROSA, A.; BELLOT, J.; VALLEJO, V. R.; GIL-PELEGRÍN, E. Cavitation, stomatal conductance, and leaf dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought. **Journal of experimental botany**, v. 54, n. 390, p. 2015-2024, 2003.

ZIMMERMANN, M. H. Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag, Berlin, New York, 1983, 143 p.

CONCLUSÕES GERAIS

A variação temporal no ritmo de crescimento entre os clones de *Eucalyptus* pode ser explicada pelas diferenças na aquisição e, na eficiência do uso de recursos para produzir biomassa.

O consumo de água das plantas é fortemente influenciado pela área foliar e por estímulos ambientais. Além disso, a expansão da área da folha impulsiona a transpiração e a maior eficiência de utilização do saldo de energia no processo de perda de água das plantas.

Extremos climatológicos, incluindo eventos de seca, podem levar a uma perda catastrófica da produtividade de clones de *Eucalyptus*. O comprometimento hidráulico reduz o desempenho fotossintético, a condutância estomática e a transpiração das plantas durante episódios de seca severa. Além disso, limita os processos de dissipação de calor e resfriamento evaporativo das folhas.