



Universidade Federal do Tocantins
Campus Universitário de Gurupi
Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais e Ambientais

SARA BEZERRA BANDEIRA

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS DE PLANTAS DE
Eucalyptus spp., **SUBMETIDAS A ESTRESSE HÍDRICO**

GURUPI - TO
2017



Universidade Federal do Tocantins
Campus Universitário de Gurupi
Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais e Ambientais

SARA BEZERRA BANDEIRA

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS DE PLANTAS DE
Eucalyptus spp., **SUBMETIDAS A ESTRESSE HÍDRICO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Florestais e Ambientais da Universidade Federal do Tocantins como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências Florestais e Ambientais.

Orientador: Prof. Dr. Eduardo Andrea Lemus Erasmu.

GURUPI - TO
2017

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do Tocantins

B574r Bezerra Bandeira, Sara.
RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS DE PLANTAS DE
Eucalyptus spp., SUBMETIDAS A ESTRESSE HÍDRICO. / Sara
Bezerra Bandeira. – Gurupi, TO, 2017.
51 f.

Dissertação (Mestrado Acadêmico) - Universidade Federal do
Tocantins – Câmpus Universitário de Gurupi - Curso de Pós-
Graduação (Mestrado) em Ciências Florestais e Ambientais, 2017.
Orientador: Eduardo Andrea Lemus Erasmo

1. Manejo hídrico. 2. Variáveis fisiológicas. 3. Clima. 4. Deficiência
hídrica. I. Título

CDD 628

TODOS OS DIREITOS RESERVADOS – A reprodução total ou parcial, de
qualquer forma ou por qualquer meio deste documento é autorizado desde
que citada a fonte. A violação dos direitos do autor (Lei nº 9.610/98) é crime
estabelecido pelo artigo 184 do Código Penal.

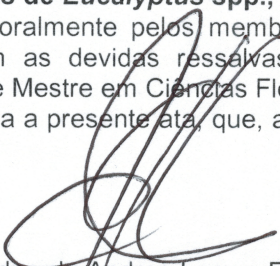
**Elaborado pelo sistema de geração automática de ficha catalográfica
da UFT com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).**

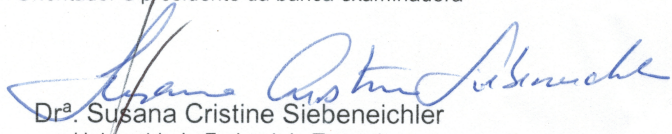


Defesa nº 052/2017

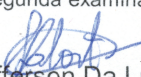
ATA DA DEFESA PÚBLICA DA DISSERTAÇÃO DE MESTRADO DE SARA BEZERRA BANDEIRA, DISCENTE DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS E AMBIENTAIS DA UNIVERSIDADE FEDERAL DO TOCANTINS.

Aos 16 dias do mês de setembro do ano de 2017, às 08 horas e 30 minutos, na sala 15, do edifício Bala II, do Campus de Gurupi, da Universidade Federal do Tocantins – UFT, reuniu-se a Comissão Examinadora da Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: Prof. Orientador Dr. EDUARDO ANDREA LEMUS ERASMO da Universidade Federal do Tocantins, Profª Drª SUSANA CRISTINE SIEBENEICHLER da Universidade Federal do Tocantins, Profª Drª MARCIANE CRISTINA DOTTO da Universidade Federal do Tocantins e Prof Dr JEFFERSON DA LUZ COSTA da Universidade Federal do Tocantins, sob a presidência do primeiro, a fim de proceder a arguição pública da DISSERTAÇÃO DE MESTRADO de SARA BEZERRA BANDEIRA, intitulada **"Respostas fisiológicas e bioquímicas de plantas de *Eucalyptus* spp., submetidas a estresse hídrico"**. Após a exposição, a discente foi arguida oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo parecer favorável à aprovação, com as devidas ressalvas e correções apontadas pela banca examinadora, habilitando-a ao título de Mestre em Ciências Florestais e Ambientais. Nada mais havendo a tratar, foi lavrada a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.


Dr. Eduardo Andrea Lemus Erasmo
Universidade Federal do Tocantins
Orientador e presidente da banca examinadora


Drª. Susana Cristine Siebeneichler
Universidade Federal do Tocantins
Primeira examinadora


Drª. Marciane Cristina Dotto
Universidade Federal do Tocantins
Segunda examinadora


Dr. Jefferson Da Luz Costa
Universidade Federal do Tocantins
Terceiro examinador

Gurupi, 16 de setembro de 2017.


Marcos Giongo
Coordenador do Programa de Pós-graduação em Ciências Florestais e Ambientais

DEDICATÓRIA

A Deus, “Porque d’Ele e por Ele, e para Ele, são todas as coisas”.

Romanos 11:36

Aos meus pais, Manoel Jarbas e Maria, e irmãos, Stanley, Jessica e Wesley pelas orações, incentivo, amor e carinho.

Ao José Iran (*In Memoriam*) pelos ensinamentos, exemplo e dedicação.

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Eduardo Andrea Lemus, pela amizade, por todas as oportunidades, pelos conhecimentos repassados e confiança depositada desde a graduação.

A Prof^a. Dr^a. Susana Cristine Siebeneichler, por me auxiliar durante a condução do trabalho.

Ao senhor Edson Luiz Marchi e aos funcionários da Marka Florestal Comercio e Servicos Florestais Ltda (Dinael Pinto, Nilma Pinto, Rosa Silva, Sandra Tavares e Dilene Vidal) pela amizade e contribuição com as mudas.

Ao Grupo de Pesquisas de Ecofisiologia e Manejo de Plantas Daninhas, em especial a Flávia, Nádia, Gessica, Marciane, Patrícia e Hallefy pela ajuda durante a condução desse trabalho.

Aos funcionários Ivan, Antônio e Luis Henrique, pelo esforço e dedicação e por tornarem possíveis as atividades de campo.

À Marilene, Ronice e Aurenivea pela ajuda e aprendizado.

À UFT, pela minha formação.

À Capes, pela bolsa de mestrado concedida.

RESUMO GERAL

Nos últimos anos, a elevada demanda do mercado por produtos oriundos de florestas plantadas levou a expansão das áreas de plantio, com isso investidores buscando a implantação de culturas com elevada produção e baixo custo de implantação começaram a explorar várias partes do país, e encontraram no Tocantins condições ideais para a implantação e exploração de florestas plantadas, por possuir áreas extensas e preço da terra reduzido. Entretanto, essa atividade vem se expandindo no Estado sem um planejamento prévio quanto à seleção do melhor material para cada região. Uma vez que o Estado apresenta temperaturas elevadas e baixos níveis de precipitação durante o ano, são necessários estudos sobre as espécies mais adaptadas às condições edafoclimáticas regionais, principalmente no que se refere à resistência dos materiais ao estresse hídrico. Com isso, objetivou-se neste estudo avaliar as respostas fisiológicas, bioquímicas e morfológicas, em três clones de eucalipto submetidos a estresse hídrico. O experimento foi instalado em fevereiro de 2017 na Estação Experimental da Universidade Federal do Tocantins, Campus de Gurupi em casa de vegetação. Foi utilizado o delineamento inteiramente casualizado em um esquema fatorial 3x3, com três clones (Clone 1- *Eucalyptus urophylla*, Clone 2- *E. urophylla* x *E. grandis*, Clone 3- *E. urophylla* x *E. camaldulensis*) e três manejos hídricos (Irrigado, retomada da irrigação e déficit). Foram utilizadas dez plantas de cada espécie em cada tratamento, sendo seis plantas para avaliação das variáveis bioquímicas e quatro plantas para avaliações das variáveis fisiológicas e morfológica. As plantas foram avaliadas quanto condutância estomática (gs), taxa de assimilação líquida de carbono (A), taxa de transpiração (E), eficiência da carboxilação (A/Ci) e eficiência instantânea no uso de água (EUA), teor de clorofila a e b, prolina, atividade de enzimas do mecanismo antioxidante (superóxido dismutase e catalase) e matéria seca total. Foram obtidas respostas diferentes dos materiais avaliados em relação aos manejos hídricos.

O clone 2 apresentou os menores valores de condutância estomática ($0,005 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), taxa de assimilação líquida ($7,08 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), eficiência da carboxilação ($0,028 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e eficiência do uso da água ($2,12 \text{ } \mu\text{mol.mmol}^{-1}$), e maior atividade da catalase no manejo irrigado (7,90, podendo indicar maior sensibilidade às condições climáticas da região. Entretanto, o clone 3 apresentou resultados que evidenciaram boa adaptabilidade em condições ótimas de disponibilidade hídrica.

As maiores taxas de assimilação líquida de carbono ($10,57 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e condutância estomática ($0,20 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), apresentadas no regime de retomada da irrigação mostram que o clone 1 apresenta uma rápida recuperação do crescimento.

No manejo de déficit hídrico, pode-se notar que os maiores valores de condutância estomática ($0,07 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), taxa de assimilação líquida ($8,05 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), eficiência da carboxilação ($0,056 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e eficiência do uso da água ($4,18 \text{ } \mu\text{mol.mmol}^{-1}$), foram obtidos pelo clone 3, mostrando ser o mais indicado para plantio em áreas com baixa disponibilidade hídrica. Por outro lado, as menores taxas de assimilação líquida de carbono e o maior teor de prolina apresentados pelos clones 1 e 2 indicam maior sensibilidade desses materiais em condições de déficit hídrico.

Palavras chave: Manejo hídrico, variáveis fisiológicas, clima, deficiência hídrica.

GENERAL ABSTRACT

In recent years, the high market demand for products from planted forests has led to the expansion of planting areas, with investors seeking the implantation of crops with high production and low implantation costs, began to explore several parts of the country, and found in the Tocantins ideal conditions for the implantation and exploitation of planted forests, for having extensive areas and reduced land prices. However, this activity has been expanding in the state without prior planning as to the selection of the best material for each region. Since the state presents high temperatures and low levels of precipitation during the year, studies are needed on the species most adapted to the regional edaphoclimatic conditions, especially with respect to the resistance of the materials to the water stress. The objective of this study was to evaluate the physiological, biochemical and morphological responses in three eucalypt clones subjected to water stress. The experiment was installed in February 2017 at the Experimental Station of the Federal University of Tocantins, Campus de Gurupi under greenhouse conditions. A completely randomized design was used in a 3x3 factorial scheme, with three clones (Clone 1- *Eucalyptus urophylla*, Clone 2- *E. urophylla* x *E. grandis*, Clone 3- *E. urophylla* x *E. camaldulensis*) and three water manures (Irrigated, resumption of irrigation and deficit). Ten plants of each species were used in each treatment, being six plants for the evaluation of the biochemical variables and four plants for evaluations of the physiological and morphological variables. The plants were evaluated for stomatal conductance (gs), net carbon assimilation rate (A), transpiration rate (E), carboxylation efficiency (A / Ci) and instant water use efficiency (USA), chlorophyll content aeb, proline, enzyme activity of the antioxidant mechanism (superoxide dismutase and catalase) and total dry matter. Different responses were obtained from the evaluated materials in relation to water management. Clone 2 showed the lowest values of stomatal conductance (0.005 mol.m⁻².s⁻¹), net assimilation rate (7.08 µmol.m⁻².s⁻¹), carboxylation efficiency (0.028 µmol.m And water use efficiency (2.12 µmol.mmol⁻¹), and higher activity of catalase in irrigated management (7.90, indicating greater sensitivity to the climatic conditions of the region). clone 3 presented results that showed good adaptability under optimal conditions of water availability. The highest rates of net carbon assimilation (10.57 µmol.m⁻².s⁻¹) and stomatal conductance (0.20 mol.m⁻².s⁻¹), presented in the regimen of irrigation recovery show that the clone 1 exhibits rapid growth recovery. In the management of water deficit, it can be observed that the highest values of stomatal conductance (0.07 mol.m⁻².s⁻¹), net assimilation rate (8.05 µmol.m⁻².s⁻¹) , the efficiency of the carboxylation (0.056 µmol.m⁻².s⁻¹) and water use efficiency (4.18 µmol.mmol⁻¹) were obtained by clone 3, showing to be the most suitable for planting in areas with low water availability. On the other hand, the lower rates of net carbon assimilation and the higher proline content presented by clones 1 and 2 indicate higher sensitivity of these materials under water deficit conditions.

Key words: Water management, physiological variables, climate, water deficiency.

LISTA DE SIGLAS E ABREVIACES

A: fotossntese

CAT: catalase

Cl a: clorofila a

Cl b: clorofila b

CO₂: dixido de carbono

CRA: contedo relativo de gua

DPV: dficit de presso de vapor

E: transpirao

EROs: espcies reativas de oxignio

EUA: eficincia do uso da gua

Gs: condutncia

H₂O₂: perxido de hidrognio

SOD: superxido dismutase

SUMÁRIO

RESUMO GERAL	VII
GENERAL ABSTRACT.....	VIII
1 INTRODUÇÃO	13
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	15
2.1 EUCALIPTO.....	15
2.2 EUCALIPTO NO ESTADO DO TOCANTINS	17
2.3 ESTRESSE HÍDRICO	19
2.3.1 <i>Alterações fisiológicas e metabólicas em plantas submetidas a estresse hídrico</i>	20
2.3.2 <i>Enzimas antioxidantes (SOD, APX e CAT)</i>	20
3 MATERIAL E MÉTODOS	23
3.1 EXPOSIÇÃO AO DÉFICIT HÍDRICO: ESTRESSE POR DEFICIT HÍDRICO E POSTERIOR RECUPERAÇÃO.....	23
3.2 CARACTERÍSTICAS CLIMÁTICAS	25
3.3 DESCRIÇÃO DAS VARIÁVEIS ANALISADAS.....	26
3.3.1 <i>Variáveis fisiológicas</i>	26
3.3.2 <i>Variáveis bioquímicas</i>	27
3.3.3 <i>Variável morfológica</i>	28
3.4 ANÁLISE DOS DADOS	28
4 RESULTADOS	29
4.2 VARIÁVEIS FISIOLÓGICAS AVALIADAS AO LONGO DO PERÍODO EXPERIMENTAL	30
4.3 VARIÁVEIS BIOQUÍMICAS.....	35
4.4 VARIÁVEL MORFOLÓGICA.....	39
5 DISCUSSÃO.....	40
5.1 VARIÁVEIS FISIOLÓGICAS AVALIADAS AO LONGO DO PERÍODO EXPERIMENTAL	40
5.2 VARIÁVEIS BIOQUÍMICAS.....	41
5.3 VARIÁVEL MORFOLÓGICA.....	43
6 CONCLUSÕES.....	44
7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	45

LISTA DE TABELAS

TABELA 1. ANÁLISE QUÍMICA E FERTILIDADE DO SUBSTRATO.....	23
---	----

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1. DISPOSIÇÃO DO EXPERIMENTO, EM GURUPI, TO.....	25
FIGURA 2. VALORES DIÁRIOS DE RADIAÇÃO SOLAR INCIDENTE, UMIDADE RELATIVA MÁXIMA (URMAX), MÍNIMA (URMIN), MÉDIA (URM) E TEMPERATURA MÁXIMA (TMAX), MÍNIMA (TMIN), MÉDIA (TM).	29
FIGURA 3. CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA (Gs) DE PLANTAS DE TRÊS CLONES DE EUCALIPTO (CLONE 1- <i>E. UROPHYLLA</i> ; CLONE 2- <i>E. UROPHYLLA</i> X <i>E. GRANDIS</i> ; CLONE 3- <i>E. UROPHYLLA</i> X <i>E. CAMALDULENSIS</i>), CRESCENDO EM VASOS SOB DIFERENTES REGIMES HÍDRICOS, AO LONGO DO PERÍODO EXPERIMENTAL.	31
FIGURA 4. ASSIMILAÇÃO LÍQUIDA DE CARBONO (A) DE PLANTAS DE TRÊS CLONES DE EUCALIPTO (CLONE 1- <i>E. UROPHYLLA</i> ; CLONE 2- <i>E. UROPHYLLA</i> X <i>E. GRANDIS</i> ; CLONE 3- <i>E. UROPHYLLA</i> X <i>E. CAMALDULENSIS</i>), CRESCENDO EM VASOS SOB DIFERENTES REGIMES HÍDRICOS, AO LONGO DO PERÍODO EXPERIMENTAL.	32
FIGURA 5. TRANSPIRAÇÃO (E) DE PLANTAS DE TRÊS CLONES DE EUCALIPTO (CLONE 1- <i>E. UROPHYLLA</i> ; CLONE 2- <i>E. UROPHYLLA</i> X <i>E. GRANDIS</i> ; CLONE 3- <i>E. UROPHYLLA</i> X <i>E. CAMALDULENSIS</i>), CRESCENDO EM VASOS SOB DIFERENTES REGIMES HÍDRICOS, AO LONGO DO PERÍODO EXPERIMENTAL.	33
FIGURA 6. EFICIÊNCIA DA CARBOXILAÇÃO (A/Ci) DE PLANTAS DE TRÊS CLONES DE EUCALIPTO (CLONE 1- <i>E. UROPHYLLA</i> ; CLONE 2- <i>E. UROPHYLLA</i> X <i>E. GRANDIS</i> ; CLONE 3- <i>E. UROPHYLLA</i> X <i>E. CAMALDULENSIS</i>), CRESCENDO EM VASOS SOB DIFERENTES REGIMES HÍDRICOS, AO LONGO DO PERÍODO EXPERIMENTAL.	34
FIGURA 7. EFICIÊNCIA DO USO DA ÁGUA (EUA) DE PLANTAS DE TRÊS CLONES DE EUCALIPTO (CLONE 1- <i>E. UROPHYLLA</i> ; CLONE 2- <i>E. UROPHYLLA</i> X <i>E. GRANDIS</i> ; CLONE 3- <i>E. UROPHYLLA</i> X <i>E. CAMALDULENSIS</i>), CRESCENDO EM VASOS SOB DIFERENTES REGIMES HÍDRICOS, AO LONGO DO PERÍODO EXPERIMENTAL.	35
FIGURA 8. CONCENTRAÇÃO DE CLOROFILA A E B (CL A E CL B) EM TRÊS CLONES DE EUCALIPTO (CLONE 1- <i>E. UROPHYLLA</i> ; CLONE 2- <i>E. UROPHYLLA</i> X <i>E. GRANDIS</i> ; CLONE 3- <i>E. UROPHYLLA</i> X <i>E. CAMALDULENSIS</i>), CRESCENDO EM VASOS SOB DIFERENTES REGIMES HÍDRICOS.	36
FIGURA 9. TEORES DE PROLINA (MMOL.G ⁻¹ DE MASSA FRESCA) EM TRÊS CLONES DE EUCALIPTO (CLONE 1- <i>E. UROPHYLLA</i> ; CLONE 2- <i>E. UROPHYLLA</i> X <i>E. GRANDIS</i> ; CLONE 3- <i>E. UROPHYLLA</i> X <i>E. CAMALDULENSIS</i>), CRESCENDO EM VASOS SOB DIFERENTES REGIMES HÍDRICOS.	37
FIGURA 10. ATIVIDADE DA SUPERÓXIDO DISMUTASE (SOD) EM FOLHAS, DE TRÊS CLONES DE EUCALIPTO (CLONE 1- <i>E. UROPHYLLA</i> ; CLONE 2- <i>E. UROPHYLLA</i> X <i>E. GRANDIS</i> ; CLONE 3- <i>E. UROPHYLLA</i> X <i>E. CAMALDULENSIS</i>), CRESCENDO EM VASOS SOB DIFERENTES REGIMES HÍDRICOS, AO LONGO DO PERÍODO EXPERIMENTAL.	38
FIGURA 11. ATIVIDADE DA CATALASE (CAT) EM FOLHAS, DE TRÊS CLONES DE EUCALIPTO (CLONE 1- <i>E. UROPHYLLA</i> ; CLONE 2- <i>E. UROPHYLLA</i> X <i>E. GRANDIS</i> ; CLONE 3- <i>E. UROPHYLLA</i> X <i>E. CAMALDULENSIS</i>), CRESCENDO EM VASOS SOB DIFERENTES REGIMES HÍDRICOS, AO LONGO DO PERÍODO EXPERIMENTAL.	38
FIGURA 12. MASSA SECA TOTAL DE PLANTAS DE TRÊS CLONES DE EUCALIPTO (CLONE 1- <i>E. UROPHYLLA</i> ; CLONE 2- <i>E. UROPHYLLA</i> X <i>E. GRANDIS</i> ; CLONE 3- <i>E. UROPHYLLA</i> X <i>E. CAMALDULENSIS</i>) CRESCENDO EM VASOS SOB DIFERENTES MANEJOS HÍDRICOS (1- IRRIGADO; 2- RETOMADA DA IRRIGAÇÃO; 3- DÉFICIT.	39

1 INTRODUÇÃO

Em 2016, a área ocupada por plantios florestais de *Eucalyptus* no Brasil, totalizou uma área de 5,7 milhões de hectares, sendo 116.798 hectares plantados no Tocantins (IBÁ, 2017). Entre as espécies mais cultivadas atualmente no Brasil estão o *Eucalyptus grandis*, o *Eucalyptus camaldulensis* e *Eucalyptus urophylla*, entre outras. Além de cruzamentos desenvolvidos entre as espécies, resultando em híbridos, como é o caso do *Eucalyptus urograndis* (*E. grandis* X *E. urophylla*) (EMBRAPA, 2011).

Ainda que a espécie tenha apresentado um crescimento expressivo tanto em área quanto em produção, dados levantados pela Indústria Brasileira de Árvores mostram que houve um menor crescimento da produtividade da espécie nos últimos cinco anos, sendo este crescimento mais tímido atribuído ao impacto das alterações climáticas no regime de chuva de grande parte do território nacional, além do avanço do plantio para novas fronteiras florestais (IBÁ, 2017).

O estresse hídrico é um dos fatores ambientais mais importantes que pode regular o crescimento e desenvolvimento, limitando a produção e levando a ocorrência de mudanças em todo o funcionamento bioquímico e fisiológico das plantas (ZOBAYED et al., 2007).

Há uma série de reações na planta quando essa sofre estresse hídrico, de modo geral, as respostas fisiológicas e bioquímicas levam primeiro a aclimação e, logo depois, quando o estresse hídrico torna-se mais severo ocorrem danos funcionais e perdas de parte das plantas (CHAVES et al., 2003).

Na fase de aclimação, o estresse hídrico tipicamente resulta em diminuições nas taxas de crescimento devido a inibição da expansão celular, reduções na assimilação do carbono (OSORIO et al., 1998) e na utilização dos carboidratos, por alterar, basicamente, a eficiência com que os fotoassimilados são convertidos para o desenvolvimento de partes novas na planta, ocasionando mudanças na partição dos carboidratos e condicionando as plantas a desenvolverem mecanismos de adaptação e tolerância a seca (SANCHES, 2012).

Apesar de povoamentos florestais mostrarem alguma plasticidade para lidar com condições instáveis, o crescimento e a vitalidade devem sofrer com as mudanças no tempo e a duração do estresse hídrico. As respostas induzidas pelo

estresse hídrico em plantas incluem alterações nas concentrações de uma grande variedade de metabólitos, proteínas protetoras, hormônios, alterações na membrana celular, carboidratos e alterações na expressão de genes (REDDY, 2004).

O déficit hídrico diminui progressivamente a taxa de assimilação de CO₂ devido à redução da condutância estomática e também induz a redução dos conteúdos e atividades das enzimas do ciclo de redução de carbono fotossintéticos (REDDY, 2004). Estas respostas dependem da espécie, do estágio de desenvolvimento, do estado metabólico da planta e da duração e intensidade do estresse.

Devido a importância da prevenção da perda extensiva de produção ocasionados pela seca em plantações de *Eucalyptus*, considerando a extensa área ocupada mundialmente por essa espécie, sua importância econômica, bem como, os plausíveis cenários de alterações climáticas que preveem um aumento do estresse hídrico em determinadas zonas do Brasil, como é o caso do Estado do Tocantins, este estudo pretende interligar informações a respeito dos processos envolvidos na tolerância à seca.

Diante do exposto o presente estudo permitirá reunir uma vasta gama de dados extremamente úteis em programas de melhoramento, onde pretende-se encontrar indicadores capazes de assegurar a seleção precoce de plantas no cenário de alterações climáticas e selecionar os melhores materiais para propagação em viveiro.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 Eucalipto

O gênero *Eucalyptus* pertence à família Myrtaceae, ordem Myrtales das Angiospermas. Segundo Macedo et al. (2008), o gênero engloba mais de 600 espécies e grande número de variedades e híbridos que se adaptam facilmente a diversas condições de solo e clima (ANDRADE, 1961; CIB, 2014).

As principais espécies cultivadas atualmente no Brasil incluem o *Eucalyptus grandis*, o *Eucalyptus camaldulensis* e *Eucalyptus urophylla*, entre outras. Além disso, foram desenvolvidos cruzamentos entre as espécies, resultando em híbridos, como é o caso do *Eucalyptus urograndis* (*E. grandis* X *E. urophylla*) (EMBRAPA, 2011).

Entre as diversas espécies de eucalipto o *Eucalyptus grandis* apresenta a maior área plantada no Brasil, por possuir elevada qualidade da madeira para serraria e celulose. Além disso, apresenta fuste ereto, desrrama espontânea e um maior incremento volumétrico em comparação a outras espécies. É uma espécie sensível ao fungo *Cryphonectria cubensis*, agente causal do “cancro bacteriano”, quando plantada em regiões tropicais úmidas. É bastante empregada em programas de melhoramento na obtenção de híbridos, pois possui elevada plasticidade genética (MORA e GARCIA, 2000).

Eucalyptus camaldulensis é conhecida por ser uma espécie adaptada as mais diversas condições de solo e clima, podendo se desenvolver em condições consideradas limitantes para outras espécies, como baixa disponibilidade hídrica e problemas relacionados ao solo. No Brasil, é plantada desde o Sul ao Nordeste, podendo ocupar os ambientes mais diversos, sendo tolerante a condições de inundações temporárias, assim como temperaturas elevadas e seca, apresenta madeira com coloração avermelhada, apta para serraria, postes, dormentes, lenha e carvão (DEL QUIQUI e outros, 2001).

A espécie *Eucalyptus urophylla*, é oriunda do norte da Austrália, é considerada rústica em relação às outras espécies. Além de apresentar resistência ao déficit hídrico, possui grande estabilidade genética. É uma das espécies de maior interesse no Brasil, por ser resistente ao cancro do eucalipto, sendo muito utilizada na

produção de híbridos (FERREIRA, 1992; MORA e GARCIA, 2000; BARROSO, 1999).

Por possuir boa adequação ao clima e ao solo do país e crescimento rápido, a cultura do eucalipto apresenta ciclo de produção relativamente curto (BARRETO et al., 2007) e alta produtividade, sendo assim a espécie mais difundida em território nacional.

A área povoada por plantios florestais no Brasil totalizou 7,8 milhões de hectares em 2015, sendo 71,8% correspondente à área de plantios de *Eucalyptus*, ou seja, mais de 5 milhões de hectares, sendo que os principais plantios estão localizados nos Estados de Minas Gerais (25,2%), São Paulo (17,6%) e Mato Grosso do Sul (14,5%) (IBÁ, 2015).

O aumento de investimentos e investidores e também à atenção destinada pelas empresas resultaram na expansão da cultura da espécie no país, que a exploram como matéria prima para vários seguimentos, dentre eles a extração de essências, produção de mourões, carvão, papel e celulose, etc (PAIVA e VITAL, 2008).

Segundo dados da Associação Brasileira de Produtores de Florestas Plantadas, os estados de Mato Grosso do Sul, Maranhão, Tocantins, Minas Gerais e Pará, foram os que obtiveram maiores índices de crescimento em área plantada com espécies florestais no ano de 2010 (com valores respectivos de 27,4%; 10,2%; 7,2%, 6,4% e 6,4%) (ABRAF, 2011).

O gênero *Eucalyptus* tem sido muito aproveitado e a sua produção tem abrangido os setores da indústria de madeira processada, energia, papel e celulose. O óleo combustível em caldeiras pode ser substituído pelo carvão vegetal oriundo de eucaliptos, porém, o uso da cultura para serraria ainda é principiante no Brasil, por consequência da exploração ilegal de madeira de espécies nativas em locais como a Amazônia. Devido às necessidades do mercado consumidor, que se preocupa com a preservação de florestas nativas e com a produção sustentável, a utilização dos produtos florestais proveniente de florestas plantadas tem aumentado (OLIVEIRA, 2012).

Segundo Arruda et al. (2011), para atender à demanda mundial de papel, a indústria de celulose vem obtendo incrementos expressivos de produção, o que faz que haja aumento da demanda de matéria-prima. Conforme Almeida (2008), a

necessidade de aumento de produção faz com que as empresas do setor procurem opções de manejo que aumentem a produtividade florestal.

De acordo com Tonini et al. (2006), a instância de se obter florestas cada vez mais produtivas, objetivando uma ou outra característica da madeira, seja uma maior densidade, baixos teores de extrativos ou outras características, vem atraindo as empresas brasileiras a investir ainda mais em programas de melhoramento genético e técnicas que possibilitem uma maior homogeneidade da matéria prima, permitindo um aumento da qualidade final do produto.

As áreas que apresentam vegetação nativa remanescente são impactadas de maneira positiva pelo cultivo do eucalipto, de forma que a espécie enseja um alívio na demanda crescente de madeira devido à sua alta produtividade em volume de madeira (MARCHIORI e SOBRAL, 1997).

Vellini (2008) relata que plantios desta espécie são encontrados espalhados por quase todo o território nacional, de modo que uma vasta área de cultivo apresenta fatores que limitam o desenvolvimento das plantas, como diversos níveis de estresse hídrico.

Deste modo, de acordo com Stape et al. (2004), é difícil a escolha de indivíduos adaptados, tornando-se necessário identificar os materiais mais promissores para cada situação. A identificação destes materiais pode se dar através do emprego de características fisiológicas adequadas para seleção, beneficiando o melhoramento genético (NOGUEIRA et al., 2001), buscando equilíbrio entre os caracteres que otimizam o crescimento com aqueles que conferem maior resistência à seca (PITA et al., 2005).

2.2 Eucalipto no Estado do Tocantins

O Estado do Tocantins pertence à região Norte do Brasil e está localizado numa zona de transição geográfica, possuindo dois dos principais domínios vegetacionais que cobrem o país: a Amazônia, com uma extensa área de Floresta Ombrófila, e o Cerrado, que, além da savana, inclui Florestas Estacionais representadas pelo Cerradão e áreas Ribeirinhas (RIZZINI, 1997).

De acordo com a Indústria Brasileira de Árvores, no ano de 2015, o Estado apresentava uma área de 116.250 hectares de florestas plantadas com eucalipto (IBÁ, 2016). Conforme a Secretaria de Agricultura, Pecuária e Abastecimento, que é

a entidade do governo estadual que vem criando políticas para estimular o setor, há uma previsão de aumento para mais 350.000 hectares, nos próximos três anos.

A implantação e exploração de florestas plantadas com essências florestais exóticas ou não, é uma realidade no Estado, sendo apontada como alternativa de renda “sustentável”. Entretanto, essa atividade vem se expandindo em áreas de pastagens degradadas e avançando sobre áreas de vegetação nativa pela supressão do Cerrado, cuja biomassa é convertida em carvão. Esse panorama ressalta a necessidade de geração de conhecimento científico acerca dos impactos sobre a biodiversidade do bioma, bem como, sobre as espécies mais adaptadas às condições edafoclimáticas regionais e as formas mais adequadas de manejo dessas espécies.

Os plantios do eucalipto no Tocantins são relativamente recentes. A principal utilização da madeira no mercado é para geração de energia (sobretudo à secagem de grãos), a produção de carvão para fins siderúrgicos e madeira tratada, em todos os casos ainda em baixa escala (SEMADES, 2013a).

O cultivo do eucalipto no Tocantins teve início com a criação do Estado por volta dos anos de 1990 a 1992, tinham como principal finalidade a sustentabilidade das fazendas, eram constituídos de pequenas áreas de no máximo cinco hectares (JESUS, 2014).

De acordo com os dados levantados pela ABRAF, em 2005 no Tocantins foram registrados 2.124 hectares de plantio de eucalipto. Estes plantios foram realizados em caráter experimental por determinadas empresas do ramo de celulose interessadas em implantar fábricas na região. Em 2012 o plantio de eucalipto atingiu 109.000 hectares, saltando para 116.250 em 2015 (ABRAF, 2013; IBÁ, 2016).

O eucalipto possui uma capacidade muito grande de adaptação e potencial de desenvolvimento. Devido às condições edafoclimáticas, o eucalipto vem sendo plantado comercialmente de forma crescente no Tocantins, mas, ao mesmo tempo, requer atenção e cuidados adequados para se atingir a taxa de sucesso e produtividades almejadas (SEMADES, 2013a).

Ainda que no mercado comercial existam muitos clones com o possível potencial de adaptação para a região quente e seca, há algumas restrições com relação à escolha do manejo, o que é um desafio para produtor. Ainda assim, a região sul do Tocantins apresenta uma melhor oportunidade de investimento em comparação a muitos países (SILVA, 2011).

Na região sul do Tocantins as concentrações de plantios com eucalipto encontram-se nos municípios de Dueré, São Valério, Ponte Alta, Peixe, Paranã e Conceição do Tocantins. Essa região tem sido bastante procurada atualmente para ampliação da área de plantios florestais, no entanto, com base no mapeamento a maioria destes municípios está incluída em áreas com restrições ao plantio, decorrentes de solos rasos e pedregosos, principalmente em Dueré. Exceção do município de Peixe e região do entorno (SEMADES, 2013a).

2.3 Estresse hídrico

A deficiência hídrica é um dos fatores ambientais que diminuem o desenvolvimento e o crescimento vegetal, e apresenta uma das limitações de maior importância à distribuição e à produtividade dos vegetais, exercendo influência negativa a uma média de 10% das áreas agrícolas do mundo (BARTELS e SUNKAR, 2005).

As espécies de *Eucalyptus* podem apresentar diferenças em relação à resistência a seca. Algumas desenvolvem capacidades que as tornam tolerantes, suportando potenciais hídricos severos, outras apenas desenvolvem uma capacidade reduzida de controle da transpiração, ou não desenvolvem nenhuma capacidade (LIMA, 1996).

Conforme Martins et al. (2007) mudas de *Eucalyptus grandis* são capazes de se desenvolverem em temperaturas entre 10 e 36°C. Quanto à umidade relativa, podem suportar valores mínimos de 35% e máximo de 84%.

As respostas de plantas de eucalipto ao estresse hídrico podem variar muito dependendo da espécie, do genótipo, do estágio de desenvolvimento da planta, da intensidade e duração do estresse (RODRIGO, 2007; TAIZ e ZEIGER, 2009) e estão relacionadas a outros fatores, entre eles as alterações morfológicas (altura, diâmetro, biomassa) e fisiológicas (eficiência no uso da água, potencial osmótico, condutância estomática, taxa de crescimento, transpiração, fotossíntese, potencial hídrico foliar) (LI; WANG, 2003; MERCHANT et al., 2007; COOPMAN et al., 2008; PEREIRA et al., 2010).

Tatagiba et al. (2007), observaram haver redução da matéria seca total de clones de *E. grandis* x *E. urophylla* em condição de estresse hídrico. Ao avaliar sintomas de deficiência hídrica, Silva (2013) observou que mudas clonais de *E.*

camaldulensis x *E. grandis* mostraram maior resistência, quando comparadas a mudas de *E. grandis* x *E. urophylla*, que apresentaram danos mais severos.

O entendimento dos mecanismos de tolerância a falta de água pelas plantas torna-se assim fundamental para uma seleção criteriosa de genótipos tolerantes a esta limitação ambiental, de forma a promover a exploração economicamente viável (EVANS, 1972).

2.3.1 Alterações fisiológicas e metabólicas em plantas submetidas a estresse hídrico

Apesar de povoamentos florestais mostrarem alguma plasticidade para lidar com condições instáveis, o crescimento e a vitalidade devem sofrer com as mudanças no tempo e a duração do estresse hídrico. As respostas induzidas pelo estresse hídrico em plantas incluem alterações nas concentrações de uma grande variedade de metabólitos, proteínas protetoras, hormônios, alterações na membrana celular, carboidratos e alterações na expressão de genes (REDDY, 2004).

Ao avaliarem os efeitos do estresse hídrico em plantas de *Eucalyptus camaldulensis*, Cha-um e Kdmanee (2012), observaram incremento no conteúdo de prolina, degradação dos pigmentos fotossintéticos, mudanças no rendimento fotoquímico do fotossistema II e diminuição do crescimento de plantas, como também, redução na área foliar. Lemcoff et al. (1994) trabalhando com o mesmo clone, notaram que as plantas apresentaram redução no ajustamento estomático. Segundo os autores, esses aspectos atribuem maior resistência ao déficit hídrico, podendo serem utilizados em programas de melhoramento na seleção de genótipos resistentes.

2.3.2 Enzimas antioxidantes (SOD, APX e CAT)

O estresse oxidativo é uma resposta da planta, que se manifesta em rápida e transitória geração de EROs (APEL & HIRT 2004), quando a planta é submetida a estresse biótico e/ou abiótico. A produção adicional de EROs nas células vegetais altera a taxa de sua eliminação pelos sistemas antioxidantes (HALLIWELL, 2006).

Para mitigar os danos oxidativos causados pelas EROs, as plantas possuem um complexo sistema antioxidativo de defesa, envolvendo antioxidantes de baixa massa, composto por moléculas hidrofílicas como o ácido ascórbico e a glutatina

reduzida, ou lipofílicas como o α -tocoferol e os carotenóides, e por enzimas antioxidantes tais como superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT), ascorbato peroxidase (APX), glutathione peroxidase (GPX), peroxidase não específicas (POX), redutase da glutathione (GR), monodesidroascorbato redutase (MDHA) e desidroascorbato redutase (DHAR) (GILL e TUTEJA, 2010). Além disso, as enzimas do sistema antioxidante são bastante sensíveis às condições de estresse ambientais servindo como sinalizadores do estresse, como também podem indicar que a planta está mais estressada. Assim, o papel das enzimas antioxidantes em situações de estresse é o de controlar a acumulação de EROs e assim limitar os danos oxidativos (SHARMA et al., 2012).

A enzima superóxido dismutase (SOD, EC 1.15.1.1) é considerada a primeira barreira enzimática contra o estresse oxidativo (APEL; HIRT, 2004), é uma metaloproteína multimérica, única enzima, das plantas, capaz de eliminar o poder tóxico causado pelo radical $O_2^{\bullet-}$, formando-se H_2O_2 que é posteriormente eliminado pela CAT ou através da APX (SHARMA et al., 2012). A SOD encontra-se presente em todos os compartimentos celulares, sejam mitocôndrias, cloroplastos, glioxissomas, peroxissomas, apoplasto e citosol, sendo produzido em todos locais onde a cadeia transportadora de elétrons encontra-se presente (GILL; TUTEJA, 2010).

O segundo sistema de prevenção é muito mais simples, sendo formado pela enzima catalase (CAT, EC 1.11.1.6) que atua na dismutação do peróxido de hidrogênio (H_2O_2) em oxigênio e água. É uma enzima tetramérica que contém um grupo heme (MITTLER, 2002). Em plantas, a CAT é encontrada nos peroxissomos, glioxissomos, citosol e mitocôndrias, porém a sua localização é quase restringida aos peroxissomos onde funciona essencialmente para remover o H_2O_2 formado durante a fotorespiração, o que limita dessa forma a sua capacidade para manter os teores de H_2O_2 baixos o suficiente para prevenir danos noutros compartimentos celulares, como nos cloroplastos (CARVALHO, 2008).

A ascorbato peroxidase (APX, EC 1.11.1.11) são membros de classe I da super-família de heme-peroxidases, cujo grupo prostético é a protoporfirina e são reguladas por sinal redox de H_2O_2 . A APX apresenta alta especificidade por ascorbato como substrato redutor e catalisa a redução de H_2O_2 onde ocorre a oxidação de ascorbato, reação que resulta em monodeidroascorbato (MDHA) e H_2O (SHARMA et al., 2012). A regeneração do ascorbato é mediada no ciclo Halliwell-

Asada. As APXs são encontradas em plantas superiores, clorófitas e algas vermelhas. Apresentam-se localizadas no citosol, em membranas dos peroxissomos e em cloroplastos (estroma e membranas dos tilacóides) (GILL e TUTEJA, 2010).

Elementos antioxidantes não-enzimáticos como ascorbato (ASC) e a glutathione (GSH) são cruciais na defesa contra estresse oxidativo, exercendo papel de tampões antioxidantes (MITTLER, 2002). Esses mantidos no seu estado reduzido por um conjunto de enzimas dependentes de ATP e NADPH, participam do processo de detoxicação de H_2O_2 catalisado pela enzima ascorbatoperoxidase (APX), essas reações em conjunto, formam uma das vias antioxidantes mais importantes presentes na plantas, o ciclo do ascorbato-glutathione conhecido também por ciclo Halliwell-Asada (ASADA, 2006).

Em adição, diferentemente da maioria dos organismos, as plantas têm múltiplos genes que são codificados de acordo com a enzima chave originando diferente isoformas. Essas são especificamente orientadas para cloroplastos, mitocôndrias, peroxissomos, bem como para o citosol e apoplasto, as quais participam também dos mecanismos de defesas contra as EROs e desempenham papéis fisiológicos distintos nas organelas (GILL e TUTEJA, 2010).

3 MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi conduzido em casa de vegetação na Estação Experimental de Pesquisa do Campus Universitário de Gurupi, pertencente à Universidade Federal do Tocantins - UFT, localizado na região sul do estado do Tocantins a 11° 43' S e 49° 04' W, a 280m de altitude. O Clima local segundo a classificação de Köppen é Tropical de savana (Aw), e úmido com pequena deficiência de água no inverno, megatérmico com concentração da evapotranspiração no verão inferior a 48% do total anual (B1wA'a'), segundo a classificação de Thornthwaite (PEEL, 2007). A temperatura média anual é de 28°C e precipitação média anual de 1.600 mm, sendo verão chuvoso, inverno seco e elevado déficit hídrico entre os meses de maio a setembro.

3.1 Exposição ao Déficit Hídrico: Estresse por deficit hídrico e posterior recuperação

Para o experimento Foram utilizadas mudas de três clones de eucalipto produzidas pela Marka Florestal Comércio e Serviços Florestais Ltda, localizada no município de Carolina, no estado do Maranhão. As mudas foram produzidas através de miniestaquia, em tubetes de plástico com volume aproximado de 54ml, onde foram mantidas durante 90 dias. Logo após as plantas passaram por uma seleção em relação à uniformidade e foram transportadas para a Universidade Federal do Tocantins, Campus de Gurupi, onde foram transplantadas para vasos com 16 cm de diâmetro e 26 cm de altura, com capacidade de 3,8 L.

O substrato usado era composto de subsolo extraído a uma profundidade aproximada de 80 cm (55%), areia lavada (30%) e composto orgânico (casca de arroz carbonizada, fibra de coco e substrato comercial) (15%). A aplicação de adubos e corretivos foi realizada de acordo com a necessidade da cultura, com base na análise química do substrato (Tabela 1).

Tabela 1. Análise química e fertilidade do substrato.

pH	P (Mehlich) mg/dm ³	M.O.	Cmol _c /DM ⁻³ de solo					V	
			H+Al	K+	Ca ⁺²	Mg ⁺²	SB	CTC	(%)
5,9	0,5	0,6	1,50	0,03	0,2	0,1	0,33	1,83	18

As mudas permaneceram nos vasos, mantidos à capacidade de campo, definida conforme Bernardo et al., (2005), como a máxima capacidade de água que o substrato pode reter depois que o excesso tenha sido drenado, por aproximadamente 120 dias. Após isto, as plantas foram submetidas aos três regimes hídricos distintos até o final do experimento, que teve duração de 20 dias.

Durante o período experimental, os vasos foram mantidos em casa de vegetação com um sistema de aspersão e dois exaustores controlados por temporizador (com frequência de 1 em 1 hora, das 8 as 16 horas). Os vasos foram vedados com plástico e fita adesiva, para evitar a entrada de água. As plantas foram divididas em três grupos, conforme os manejos hídricos aplicados, que foram:

Grupo 1 irrigado

Mantido a 70% da capacidade de campo durante toda a duração do experimento.

Grupo 2 retomada da irrigação.

As plantas foram estressadas por déficit hídrico até o substrato atingir 50% da capacidade de campo, após foram submetidas a 70% da capacidade de campo até o final do experimento.

Grupo 3 déficit

As plantas estressadas por déficit hídrico foram mantidas a 50% da capacidade de campo durante todo o período experimental.

Para a determinação da disponibilidade de água na Capacidade de Campo foram utilizados três vasos contendo o substrato utilizado durante o experimento. Os mesmos foram irrigados até encharcar, após isso, os mesmos foram cobertos com uma lona plástica para evitar perdas por evaporação na superfície até que o excesso de água fosse drenado.

Esse processo de encharcamento e drenagem do solo foram realizados por um período de 72 horas, até o solo atingir equilíbrio de retenção. Em seguida, foi realizada a determinação do teor de umidade no solo na Capacidade de Campo (CC) pelo método termogravimétrico, segundo Embrapa (1997), que consiste em pesar a massa de solo úmido (M_u) e em seguida secá-lo em estufa a 105 – 110°C por 24 horas, e após, determinar sua massa seca (M_s). A partir da equação 1, calculou-se a umidade do solo.

$$U(\%) = \frac{Mu - Ms}{Ms} \times 100$$

Em que:

U = Umidade do solo, %

Mu = Massa de solo úmido, g

Ms = Massa de solo seco em estufa, g

Os tratamentos correspondentes aos diferentes níveis de umidade do solo foram determinados a partir da Capacidade de Campo (CC), que é definida como à capacidade máxima de retenção de água pelo substrato, de forma a mantê-lo com 70% ou 50% desta capacidade de retenção até o final do experimento, que teve duração de 20 dias. A reposição diária da quantidade de água suficiente para manter a umidade desejada dos tratamentos foi feita pelo método gravimétrico.

O experimento foi montado em um esquema fatorial 3x3, com três clones (Clone 1- *Eucalyptus urophylla*, Clone 2- *E. urophylla* x *E. grandis*, Clone 3- *E. urophylla* x *E. camaldulensis*) e três manejos hidricos (Irrigado, retomada da irrigação e déficit), em um delineamento inteiramente casualizado (Figura 1).



Figura 1. Disposição do experimento, em Gurupi, TO.

3.2 Características climáticas

Os dados diários de radiação solar incidente, umidade relativa e temperatura máxima, mínima e média, foram obtidos do Banco de Dados Meteorológicos para Ensino e Pesquisa (BDMEP) do INMET (Instituto Nacional de Meteorologia) (INMET, 2017), referente a Estação Meteorológica da Universidade Federal do Tocantins, Campus de Gurupi.

3.3 Descrição das variáveis analisadas

Foram utilizadas 10 plantas de cada tratamento: 4 para avaliações das variáveis fisiológicas e morfológica, e 6 para avaliação das variáveis bioquímicas.

3.3.1 Variáveis fisiológicas

Foram realizadas medições na parte externa do terço superior da planta, na superfície de duas folhas completamente expandidas de quatro plantas. Utilizando-se o analisador portátil de gás infravermelho (IRGA, modelo LI- 6400 XT, LI-COR, inc. Lincoln, NE, EUA), utilizando uma fonte luminosa fixa em $1500 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ de intensidade de radiação fotossinteticamente ativa.

Foram avaliados condutância estomática ($g_s - \text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), taxa de assimilação líquida de CO_2 ($A - \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), e taxa de transpiração ($E - \text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Através dos dados fisiológicos foi realizada a quantificação da eficiência da carboxilação (A/C_i) ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e da eficiência instantânea no uso de água (EUA) (A/E) [$(\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}) (\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$] (MACHADO et al. 2005; MELO et al. 2009).

Foram realizada leituras ao longo do dia após a retomada da irrigação e durante todo o período experimental de 3 em 3 dias. As leituras realizadas ao longo do dia foram feitas em cinco horários durante o dia, às 8:00, 10:00, 12:00, 14:00 e 16:00 horas. As demais avaliações foram feitas entre 9 e 11h da manhã, de forma que as condições ambientais fossem mantidas homogêneas.

O potencial hídrico foliar (Ψ_w) foi obtido por meio de uma câmara de pressão do tipo Scholander. Para as medições foram escolhidos galhos com dois pares de folhas totalmente expandidas de 2 plantas de cada clone. Para evitar a perda de água por transpiração, os galhos foram envoltos em saco plástico e acondicionados em caixas de isopor. Logo em seguida foram realizadas avaliações às 4:30 (antemanhã) e as 12:00 (meio dia).

O Conteúdo Relativo de água (CRA) foi determinado usando 10 discos foliares (10mm de diâmetro), determinando imediatamente a massa dos mesmos (MF) em balança analítica (0,0001 g). Logo após, os discos foram transferidos para placas de Petri, contendo 35 mL de água destilada, e mantidos em B.O.D, a 10°C por 24 h. Em seguida, os discos foram colocados em papel filtro por 1 min para retirar o excesso de água e posteriormente foram pesados para determinar a massa

túrgida (MT). Depois, os discos foram inseridos em sacos de papel e levados a estufa (75°C) por 48 h e pesados para determinar a massa seca (MS). O CRA foi calculado utilizando a relação descrita por Weatherley (1950).

$$CRA (\%) = \frac{MF - MS}{MT - MS} \times 100$$

3.3.2 Variáveis bioquímicas

- Clorofila a e b

A medição de clorofila foi realizada de acordo com o método descrito por Sims e Gamon (2002), onde as amostras de tecido da folha congeladas em nitrogênio líquido (50 mg) foram moídas em 2 ml de solução tampão de acetona/Tris (80/20; vol:vol, pH 7,8), a solução foi transferida para tubos falcon de 15 ml e centrifugada para remover partículas em suspensão. O sobrenadante foi então retirado e transferido para tubos falcon cobertos com papel alumínio, e adicionados 3 ml do tampão acetona/Tris e centrifugado novamente. Em seguida o sobrenadante foi diluído para um volume final de 6 ml com o tampão acetona/Tris. A absorbância das soluções de extrato foram medidas com espectrofotômetro a 537, 647 e 663 nm. O conteúdo de clorofila a (Cl a) e clorofila b (Cl b) determinados conforme a seguinte equação:

$$Cl_a = 0,01373A_{663} - 0,000897A_{537} - 0,003046A_{647}$$

$$Cl_b = 0,02405A_{647} - 0,004305A_{537} - 0,005507A_{663}$$

- Prolina

A quantificação de prolina foi realizada conforme o método descrito por Bates et al. (1973). Cerca de 250 mg de tecido do limbo foliar, sem a nervura principal, foram macerados em nitrogênio líquido, juntamente com 5 ml de ácido sulfosalicílico 3% e centrifugados a 3000 rpm durante 5 min a temperatura ambiente. Em seguida foi coletado 1 ml do extrato e transferido para um tubo falcon 15 ml, onde foram adicionados 1 ml de ninidrina ácida e 1 ml de ácido acético glacial. Posteriormente, as amostras foram colocadas em banho-maria por 1 h a 100 °C. A mistura de reação foi rapidamente arrefecida em gelo, adicionou-se 2 ml de tolueno e misturou-se vigorosamente em vortex. A absorbância da fase de tolueno foi medida a 520 nm. A concentração de prolina foi determinada em seguida a partir de uma curva de calibração padrão (0 a 0,150 µmol.mL⁻¹) com L-prolina.

- Enzimas antioxidantes

Para a determinação da atividade enzimática, foram utilizados aproximadamente 200 mg de massa fresca do tecido foliar, macerados em nitrogênio líquido e homogeneizados em tampão de extração (fosfato de potássio 100mM, pH 7,0, adicionado de EDTA 1mM e ácido ascórbico 1mM). Após ser homogeneizada a solução foi transferida para eppendorff e centrifugada a 10.000 rpm por 25 min a 4°C, o sobrenadante foi então recolhido e utilizado para as análises enzimáticas da superóxido dismutase – SOD (EC 1. 15. 1. 1), catalase – CAT (EC 1. 11. 1. 6).

A atividade da superóxido dismutase (SOD) foi determinada pela metodologia descrita em Giannopolitis e Ries (1977). A atividade da catalase (CAT) foi determinada pela metodologia descrita em Havir e McHale (1987).

3.3.3 Variável morfológica

Para a análise destrutiva de massa seca total, foram realizadas avaliações da biomassa seca da parte aérea e radicial (48 horas em estufa a 65 °C, pesadas em balança analítica de precisão 0,001 g).

3.4 Análise dos dados

Os dados experimentais foram submetidos à análise de variância, e quando significativas, as médias foram comparadas pelo teste de Tukey a 5% utilizando-se o programa software SISVAR (Ferreira, 2011).

4 RESULTADOS

4.1 Caracterização do clima durante o período experimental

Na Figura 2 estão presentes os dados diários de radiação solar incidente, umidade relativa e temperatura máxima, mínima e média, medidos na estação meteorológica da Universidade Federal do Tocantins, durante o período experimental.

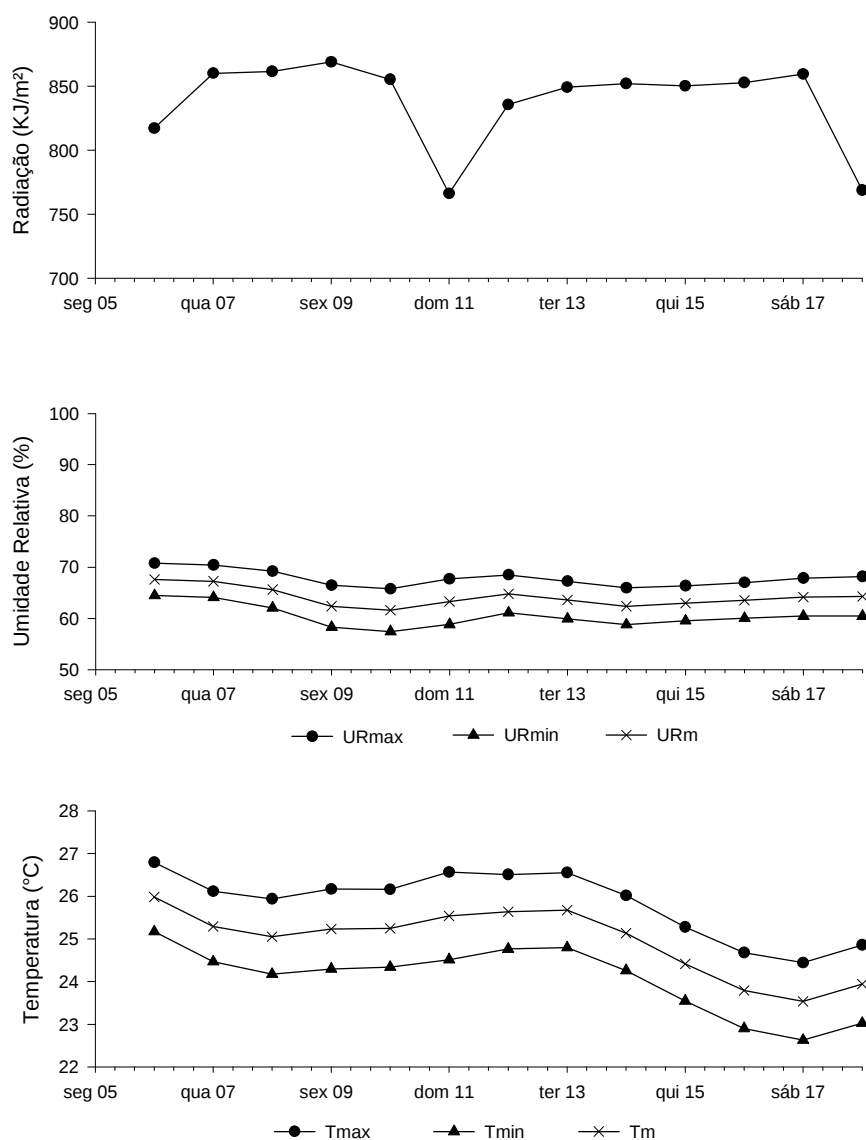


Figura 2. Valores diários de radiação solar incidente, umidade relativa máxima (URmax), mínima (URmin), média (URm) e temperatura máxima (Tmax), mínima (Tmin), média (Tm).

4.2 Variáveis fisiológicas avaliadas ao longo do período experimental

Na Figura 3 estão presentes os valores da condutância estomática de cada clone durante o período experimental. Observa-se que os maiores valores de condutância foram observados nos manejos irrigado e de retomada da irrigação, e os menores, sob déficit hídrico.

No manejo irrigado os três clones apresentaram inicialmente maior abertura estomática. Ao longo dos dias, as médias reduziram, tornando-se similares as obtidas no regime de retomada da irrigação, com exceção para o clone 3.

No manejo irrigado o maior valor de condutância foi observado para o clone 3, com $0,36 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e o menor para o clone 2, com $0,13 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. No manejo de retomada da irrigação como os estômatos se encontravam parcialmente fechados inicialmente, o menor valor obtido foi de $0,005 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ para o clone 3. Um dia após a reidratação as plantas reconheceram que se encontravam em boas condições hídricas, havendo a abertura dos estômatos, sendo que o maior valor de condutância estomática foi de $0,20 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, para o clone 1. Nas plantas submetidas ao manejo de déficit o menor valor foi de $0,005 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, no clone 2 e o maior de $0,07 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, para o clone 3.

Conforme Chaves (1991), essas alterações na abertura e fechamento dos estômatos são muito importantes, pois as plantas que são capazes de exercerem esse controle ao serem expostas a restrição hídrica podem ser mais tolerantes/resistentes nessas condições, pois podem controlar a falta de água e a taxa de assimilação de CO_2 necessária para a realização da fotossíntese. A condutância estomática tem o papel de controlar as necessidades de água exigidas pela cultura e manter a assimilação da água em níveis equivalentes a taxa de fixação de carbono no mesófilo foliar (TONELLO, 2010).

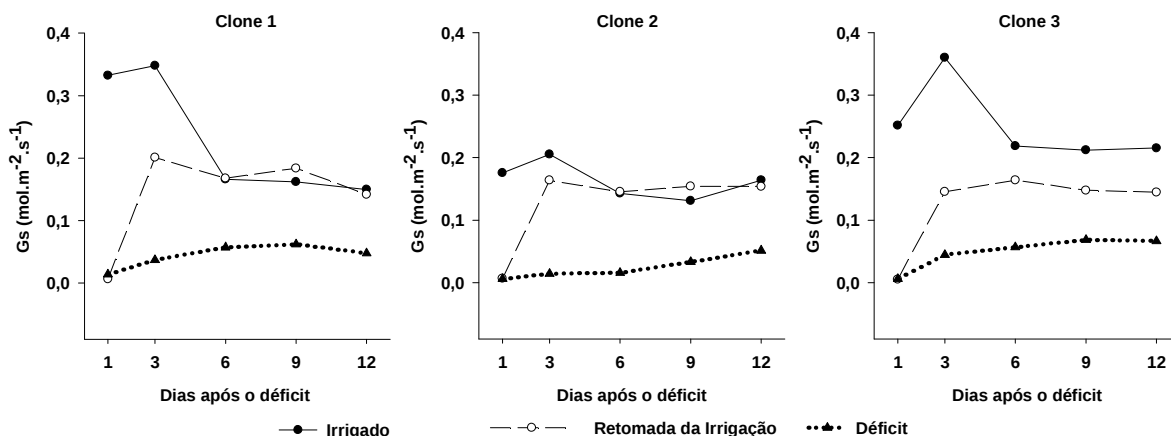


Figura 3. Condutância estomática (Gs) de plantas de três clones de eucalipto (Clone 1- *E. urophylla*; Clone 2- *E. urophylla* x *E. grandis*; Clone 3- *E. urophylla* x *E. camaldulensis*), crescendo em vasos sob diferentes regimes hídricos, ao longo do período experimental.

Ao analisar os dados referentes à assimilação líquida de carbono nos três manejos hídricos, para cada clone ao longo do período experimental (Figura 4), nota-se que as plantas mantidas sob o manejo de retomada da irrigação apresentaram inicialmente valores baixos, semelhantes aos obtidos sob déficit, e posteriormente houve a recuperação das plantas, onde os clones mantiveram suas taxas semelhantes às obtidas no manejo irrigado. Entretanto as plantas do tratamento de déficit apresentaram as menores taxas de assimilação de CO_2 durante todo o período experimental em relação aos outros manejos adotados, porém, nota-se que ao final do período experimental os valores obtidos sob déficit se elevaram, demonstrando uma certa adaptação fisiológica.

A menor diferença na assimilação líquida de CO_2 entre o manejo irrigado e sob déficit foi apresentada pelo clone 2, com valores de 10,57 e 10,11 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, respectivamente, observados ao final do experimento.

Sob o manejo irrigado o clone 1 apresentou o maior taxa de assimilação de CO_2 , com valores variando entre 13,78 e 9,00 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. O clone 2 apresentou menor taxa, com valores entre 10,38 e 7,08 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, o que pode indicar menor eficiência na assimilação de CO_2 .

No manejo de retomada da irrigação em decorrência do déficit sofrido as plantas apresentaram inicialmente seus estômatos fechados e não foi observada assimilação de CO_2 , posteriormente, com a abertura dos estômatos observou-se que

o clone 1 apresentou maior taxa de assimilação líquida de carbono com $10,57 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

As plantas sob déficit hídrico também apresentaram seus estômatos fechados inicialmente, no entanto nota-se que a partir do 3º dia de avaliação as plantas dos clones 1 e 3 começaram a recuperar sua capacidade fotossintética, já as plantas do clone 2 começaram a se recuperar a partir do 6º dia. Sendo que ao final do experimento o clone 3 apresentou maior taxa de assimilação sob déficit, com $8,05 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, mostrando que o mesmo apresentou uma maior capacidade de recuperação.

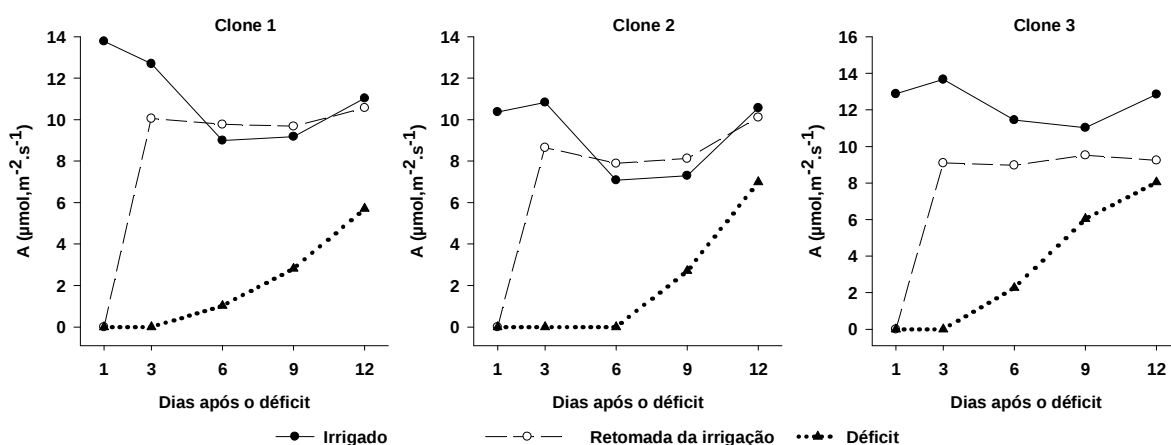


Figura 4. Assimilação líquida de carbono (A) de plantas de três clones de eucalipto (Clone 1- *E. urophylla*; Clone 2- *E. urophylla* x *E. grandis*; Clone 3- *E. urophylla* x *E. camaldulensis*), crescendo em vasos sob diferentes regimes hídricos, ao longo do período experimental.

Assim como aconteceu para a condutância e assimilação líquida de CO_2 , inicialmente foram observadas maiores taxas de transpiração no manejo irrigado e menores no manejo de déficit em todos os clones (Figura 15).

A partir do 3º dia de avaliação, nota-se houve elevação na taxa transpiratória no manejo de retomada da irrigação, por apresentar uma maior quantidade de água após a reidratação. Pode-se observar que, o clone 1 chegou a apresentar valores maiores de transpiração que os observados no manejo irrigado, o que de acordo com Tatagiba (2006), pode estar relacionado a perda em área foliar ocasionada pelo déficit hídrico que reduziu a superfície de transpiração das plantas, e consequentemente, reteve maior umidade no substrato durante um período maior de tempo.

O valor mais alto de transpiração encontrado foi de $5,10 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ verificado para o clone 1, sob manejo irrigado, e o menor para o clone 3, com $0,27 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ obtido no manejo de déficit.

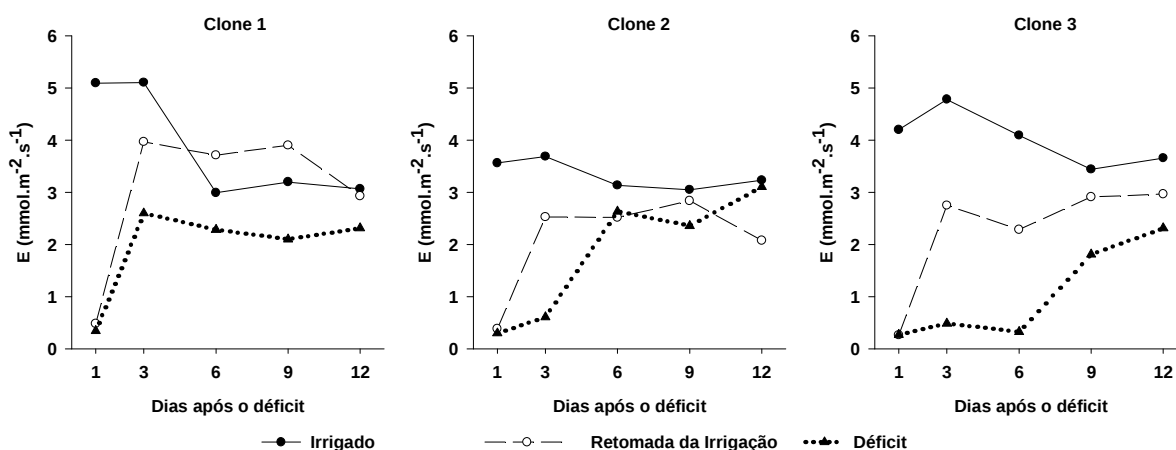


Figura 5. Transpiração (E) de plantas de três clones de eucalipto (Clone 1- *E. urophylla*; Clone 2- *E. urophylla* x *E. grandis*; Clone 3- *E. urophylla* x *E. camaldulensis*), crescendo em vasos sob diferentes regimes hídricos, ao longo do período experimental.

Houve variação na eficiência da carboxilação nos diferentes regimes hídricos (Figura 6). Os maiores valores foram obtidos no regime irrigado e os menores sob déficit hídrico e retomada da irrigação.

Pode-se observar que no regime irrigado os maiores valores de eficiência da carboxilação foram observados nos primeiros dias de avaliação, com redução a partir do terceiro dia e acréscimo em seguida. Sob regime irrigado, o menor valor foi observado para o clone 2, com $0,028 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, e o maior para o clone 3, com $0,062 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

No regime de retomada da irrigação, os valores de eficiência da carboxilação, apresentaram comportamento contrário ao obtido no regime irrigado. Os menores valores foram obtidos no primeiro dia de avaliação, após o déficit hídrico. No terceiro dia, observou-se aumento dos valores, chegando a apresentar valores semelhantes aos analisados no regime irrigado para o clone 3, e superiores para os clones 1 e 2. O menor valor obtido foi de $0,00012 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ para o clone 3 no início do período experimental, e o maior foi de $0,058 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ para o mesmo clone ao final do experimento.

Para as plantas mantidas sob o regime de déficit hídrico, observou-se comportamento semelhante ao apresentado no regime de retomada da irrigação,

sendo que os menores valores foram observados inicialmente, com posterior acréscimo. O menor valor foi de $0,00009 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ para o clone 1 e o maior de $0,056 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ para o clone 3.

Conforme Cornic (2000), a diminuição do potencial de água na folha devido restrição hídrica reduz a abertura estomática, limitando a entrada de CO_2 na folha, reduzindo também os valores de Ci , o que acaba afetando a eficiência da carboxilação.

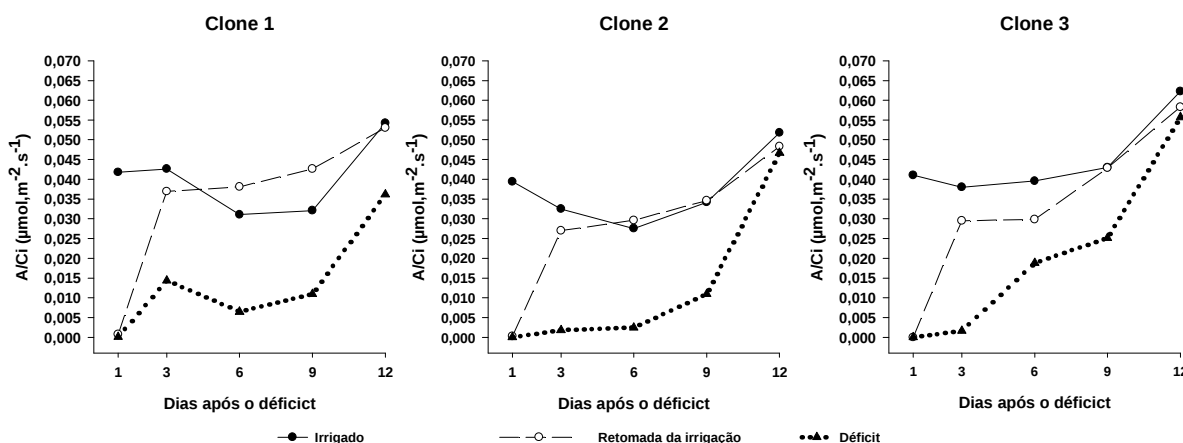


Figura 6. Eficiência da carboxilação (A/C_i) de plantas de três clones de eucalipto (Clone 1- *E. urophylla*; Clone 2- *E. urophylla* x *E. grandis*; Clone 3- *E. urophylla* x *E. camaldulensis*), crescendo em vasos sob diferentes regimes hídricos, ao longo do período experimental.

Para os dados de eficiência do uso da água observou-se que houve variação dos dados durante o período experimental nos três manejos hídricos em cada clone (Figura 7). Os valores máximos de eficiência observados para os três clones, nos diferentes manejos hídricos foram obtidos ao final do período experimental.

Observa-se que o clone 3 apresentou maior variação dos dados de eficiência ao longo do período experimental. Já os clones 1 e 2 apresentaram menor diferença entre os três manejos hídricos.

No manejo irrigado, o maior valor de eficiência do uso da água foi encontrado para o clone 3, com $3,66 \mu\text{mol.mmol}^{-1}$, e o menor para o clone 2, com $2,12 \mu\text{mol.mmol}^{-1}$. Nos clones sob manejo de retomada da irrigação o maior valor também foi obtido para o clone 3, com $3,96 \mu\text{mol.mmol}^{-1}$ ao final do experimento e o menor para o mesmo clone, com $0,24 \mu\text{mol.mmol}^{-1}$ no início do experimento. Para os clones submetidos ao manejo de déficit, o maior e o menor valor de eficiência foram obtidos pelo clone 3, com $4,18 \mu\text{mol.mmol}^{-1}$ ao final do experimento e $0,04$

$\mu\text{mol.mmol}^{-1}$ ao início, respectivamente. Nota-se que em geral o clone 3 apresentou maior eficiência na abertura e fechamento estomático em todos os tratamentos.

Observa-se que os clones 2 e 3 apresentaram uma tendência no aumento na eficiência do uso da água ao longo do período experimental sendo mais evidente aos 9 e 12 dias após o início do estresse induzido.

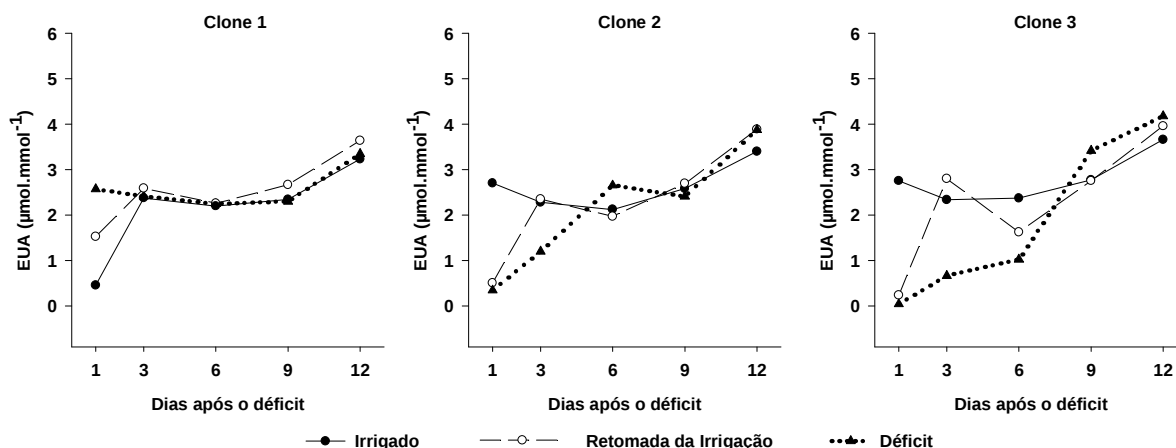


Figura 7. Eficiência do uso da água (EUA) de plantas de três clones de eucalipto (Clone 1- *E. urophylla*; Clone 2- *E. urophylla* x *E. grandis*; Clone 3- *E. urophylla* x *E. camaldulensis*), crescendo em vasos sob diferentes regimes hídricos, ao longo do período experimental.

4.3 Variáveis bioquímicas

Quanto aos teores de clorofila a e b, observou-se que houve variação entre os tratamentos dentro de cada clone (Figura 8). O clone 1 apresentou redução de 43,88% no teor de clorofila a e 36,88% de clorofila b no regime de déficit hídrico, em relação ao regime irrigado. Entretanto, ao contrário do observado para o clone 1, houve a manutenção dos teores de clorofila a e b dos clones 2 e 3 após a limitação hídrica.

Sob o manejo irrigado o clone 1 apresentou os maiores teores de clorofila a e b, com 0,98 e 0,34 mmol/gFW respectivamente. Os menores valores observados para o mesmo manejo, foram obtidos pelo clone 2, com valores respectivos de 0,55 e 0,18 mmol/gFW.

No manejo de retomada da irrigação o clone 2 apresentou os maiores valores, com 0,72 mmol/gFW para clorofila a e 0,25 mmol/gFW para a clorofila b. O clone 3 apresentou os menores valores, com 0,65 mmol/gFW para a clorofila a e 0,21 mmol/gFW, para a clorofila b.

O clone 2 também apresentou os maiores valores para clorofila a e b no manejo de déficit, com teores de 0,72 e 0,26 mmol/gFW, respectivamente. Entretanto, o clone 1 apresentou os menores, com 0,43 e 0,12 mmol/gFW.

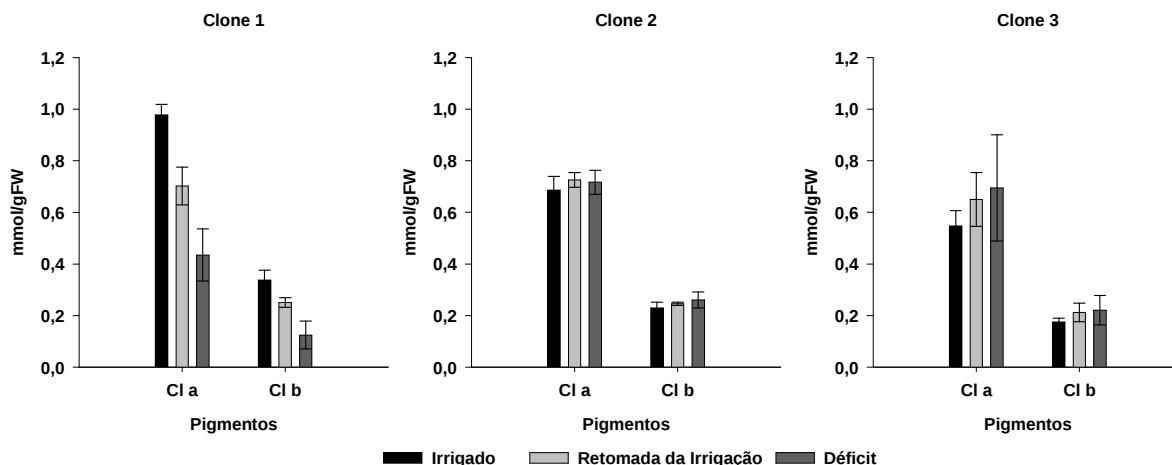


Figura 8. Concentração de clorofila a e b (Cl a e Cl b) em três clones de eucalipto (Clone 1- *E. urophylla*; Clone 2- *E. urophylla* x *E. grandis*; Clone 3- *E. urophylla* x *E. camaldulensis*), crescendo em vasos sob diferentes regimes hídricos.

Houve variação dos teores de prolina entre os tratamentos, dentro de cada clone. As plantas de todos os clones apresentaram acúmulo de prolina quando submetidas ao déficit hídrico (Figura 9).

No regime irrigado, o maior teor de prolina foi observado para o clone 3 ($0,19 \mu\text{mol.g}^{-1}$), sendo que os clones 1 e 2 apresentaram valores semelhantes sob esse mesmo regime ($0,14 \mu\text{mol.g}^{-1}$).

Para os clones submetidos ao regime de retomada da irrigação, a maior concentração de prolina também foi obtida pelo clone 3, com $0,24 \mu\text{mol.g}^{-1}$, enquanto o clone 2 apresentou a menor, com $0,16 \mu\text{mol.g}^{-1}$.

O clone 1 apresentou o maior teor de prolina no regime de déficit ($0,34 \mu\text{mol.g}^{-1}$), e o menor foi observado para o clone 2 ($0,26 \mu\text{mol.g}^{-1}$).

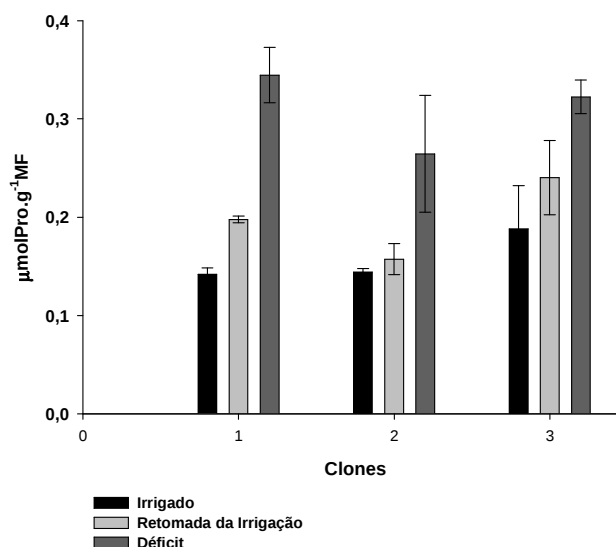


Figura 9. Teores de prolina ($\mu\text{mol.g}^{-1}$ de massa fresca) em três clones de eucalipto (Clone 1- *E. urophylla*; Clone 2- *E. urophylla* x *E. grandis*; Clone 3- *E. urophylla* x *E. camaldulensis*), crescendo em vasos sob diferentes regimes hídricos.

No presente estudo, observou-se que houve variação na atividade da SOD, nos diferentes manejos hídricos dentro de cada clone (Figura 10).

Sob o manejo irrigado, a atividade da SOD foi maior no clone 3, em todas as avaliações realizadas. Já o clone 1, apresentou os menores valores.

No manejo de retomada da irrigação, houve incremento da atividade no 9º dia de avaliação, e logo após houve redução, atingindo valores próximos aos observados no regime irrigado ao 15º dia. Assim como observado no manejo irrigado, os maiores valores foram obtidos pelo clone 3, e os menores pelo clone 1.

Houve maior atividade da SOD quando as plantas foram submetidas a estresse hídrico em relação aos outros manejos. Observou-se que a atividade da SOD do clone 1 aumentou gradualmente. O clone 2, apresentou os maiores valores de atividade quando comparado aos demais clones avaliados, com valores mais ou menos constantes. Já o clone 3, apresentou redução a partir do 9º dia de avaliação, sendo que ao 15º dia de avaliação o valor obtido foi próximo ao observado nos demais regimes hídricos avaliados.

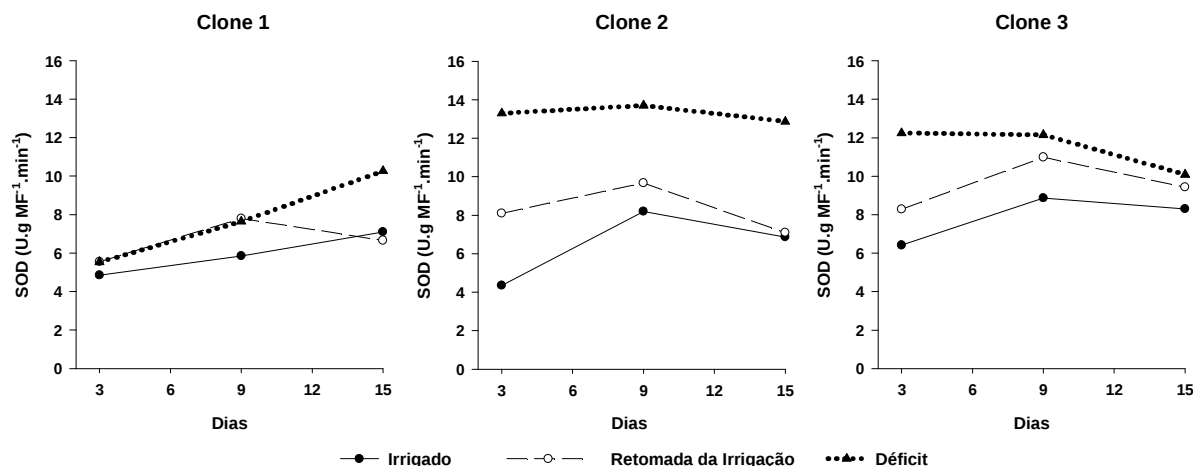


Figura 10. Atividade da Superóxido Dismutase (SOD) em folhas, de três clones de eucalipto (Clone 1- *E. urophylla*; Clone 2- *E. urophylla* x *E. grandis*; Clone 3- *E. urophylla* x *E. camaldulensis*), crescendo em vasos sob diferentes regimes hídricos, ao longo do período experimental.

A atividade da catalase (CAT) foi observada em maior quantidade em condições de déficit hídrico (Figura 11).

No regime de retomada da irrigação não houve muita variação da atividade quando relacionada ao regime irrigado. Pode-se notar que houve um pequeno incremento no clone 1 ao 9º dia de avaliação, e no clone 2 ao 15º dia, sendo que o clone 2 apresentou os maiores valores após a retomada da irrigação, e o clone 1 os menores.

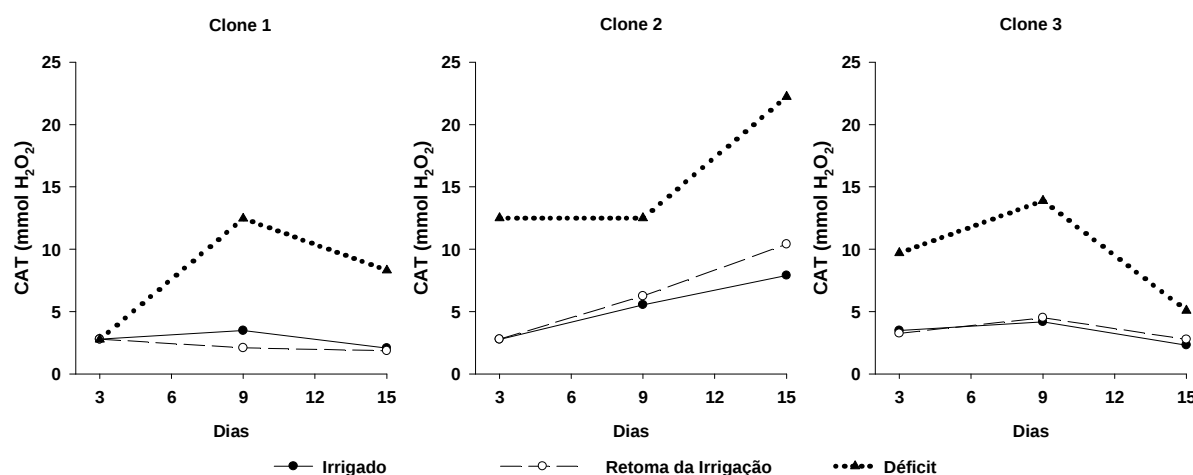


Figura 11. Atividade da Catalase (CAT) em folhas, de três clones de eucalipto (Clone 1- *E. urophylla*; Clone 2- *E. urophylla* x *E. grandis*; Clone 3- *E. urophylla* x *E. camaldulensis*), crescendo em vasos sob diferentes regimes hídricos, ao longo do período experimental.

4.4 Variável morfológica

Houve redução no acúmulo de massa seca total de todos os clones pelo déficit hídrico em relação às plantas irrigadas (Figura 12). Pode-se observar, que o acúmulo de massa seca apresentou diferença estatística entre os manejos hídricos para cada clone. Os clones 2 e 3 diferiram estatisticamente entre os três manejos hídricos avaliados. Porém para o clone 1 não foi observada diferença entre os manejos hídricos irrigado e retomada da irrigação.

Os menores valores de massa seca total foram obtidos nas plantas mantidas no manejo de déficit hídrico, com redução de 26,29, 30,25 e 30,56% para os clones 1, 2 e 3, respectivamente. A partir da análise dos resultados, pode-se deduzir que ocorreu uma retomada no crescimento das plantas após o retorno da irrigação, pois não houve diferença estatística quando comparado ao manejo irrigado, e as reduções de matéria seca total após a retomada da irrigação foram de: 6,07, 8,02 e 6,52% para os clones 1, 2 e 3, respectivamente.

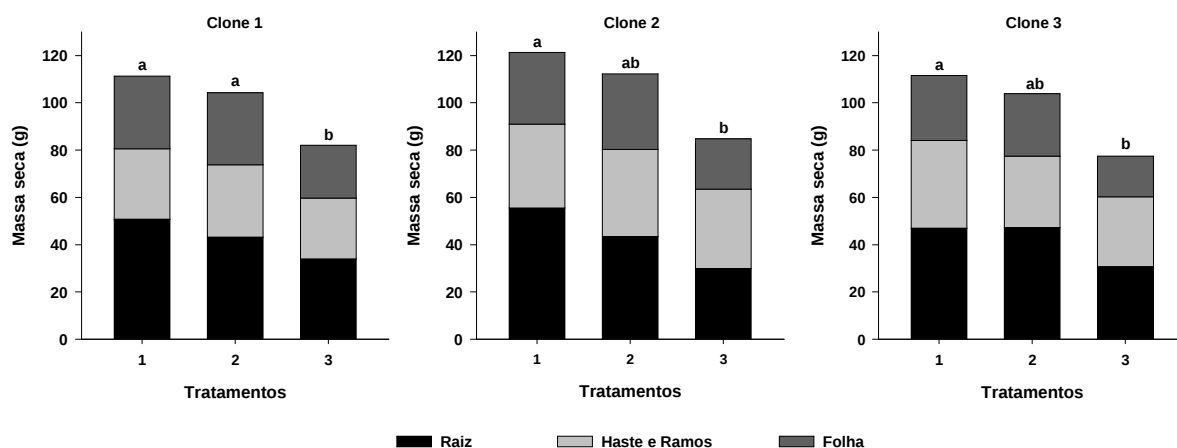


Figura 12. Massa seca total de plantas de três clones de eucalipto (Clone 1- *E. urophylla*; Clone 2- *E. urophylla* x *E. grandis*; Clone 3- *E. urophylla* x *E. camaldulensis*) crescendo em vasos sob diferentes manejos hídricos (1-Irrigado; 2-Retomada da Irrigação; 3- Déficit).

5 DISCUSSÃO

5.1 Variáveis fisiológicas avaliadas ao longo do período experimental

Os valores obtidos para condutância estomática e transpiração sofreram redução após o estresse e recuperação após a reidratação. O que mostra que plantas de eucalipto possuem um controle estomático eficiente quando em condições de estresse, sendo capaz de tolerar condições adversas de déficit sem alterar de forma significativa a condutância estomática. Entretanto quando a planta atinge níveis críticos de potencial hídrico foliar, os estômatos são fechados parcialmente ou quase totalmente (LIMA, 1996).

Assim como observado nesse trabalho, diversos autores também notaram que houve redução da assimilação de CO₂ em eucalipto por causa da limitação hídrica (MESCHANT et al., 2007; SILVA, 2013; COSTA et al., 2015).

Essa redução ocorre, pois é através dos estômatos que ocorrem as trocas gasosas e a assimilação de CO₂, entretanto, com a abertura dos estômatos ao absorver CO₂ a planta acaba perdendo água. Para reduzir a perda de água e evitar danos de desidratação, a planta acaba fechando os estômatos (LARCHER, 2004).

No terceiro dia de avaliação, houve a recuperação na assimilação líquida de CO₂ pelas plantas após a reidratação, sendo que no sexto dia de avaliação os clones 1 e 2 atingiram valores bem próximos dos observados no manejo irrigado. Stoneman et al. (1994), ao avaliarem a resposta de mudas de *Eucalyptus marginata* ao déficit, observaram que as mesmas recuperaram sua capacidade fotossintética cinco dias após a reidratação, apresentando resultados semelhantes aos obtidos no manejo irrigado.

Com o tempo, houve aumento da assimilação de CO₂ nos clones sob déficit. Conforme Condon et al. (2004) algumas plantas em condições de déficit hídrico, tem a capacidade de manter os estômatos parcialmente abertos, mantendo, dessa forma a assimilação de CO₂ para a realização da fotossíntese, o que confere maior eficiência do uso da água pela planta.

5.2 Variáveis bioquímicas

Os teores de clorofila podem ser afetados pelo estresse hídrico (HUSSEIN et al., 2008), e podem variar conforme a gravidade, intensidade e duração do déficit hídrico (HUANG et al., 2013).

Lenhard. et al. (2010) observaram que mudas de *Caesalpinia ferrea* apresentaram maior teor de clorofila no tratamento a 70% da capacidade de campo, havendo redução quando submetidas ao estresse. Conforme Xue et al. (2011), essa redução da taxa de clorofila em plantas sob déficit hídrico é um sintoma de estresse oxidativo que pode causar a foto-oxidação de pigmentos e degradação da clorofila.

Por outro lado, há casos em que foram obtidos maiores teores de clorofila em plantas sob condições de supressão hídrica (SILVA et al., 2004; VELLINI et al., 2008; MENDES et al., 2013). Silva et al. (2016) observaram menores teores de clorofila em clones de eucalipto sensíveis a seca, e maiores teores em clones mais tolerantes.

O aumento da concentração de clorofila pode ser uma resposta defensiva para reduzir os efeitos nocivos do estresse por seca (FAROOQ et al., 2009), bem como, a presença de um sistema antioxidante eficiente (SILVA et al., 2016). Correia et al. (2014), supõem que o incremento das taxas de clorofila em plantas sob estresse também pode estar ligada a provável função exercida pelos carotenóides como protetores da atividade da molécula de clorofila, evitando a degradação e contribuindo para a manutenção da atividade fotossintética da molécula.

Em condições de restrição hídrica, algumas plantas são capazes de armazenar solutos compatíveis, que podem auxiliar na proteção das células, e são capazes de evitar os danos causados pela desidratação e oxidação, além de atuar no ajustamento osmótico. Esses solutos podem ainda estar ligados a tolerância de algumas espécies (ANAMI et al., 2009).

Entre esses solutos encontra-se a prolina, que é um aminoácido, que pode atuar na manutenção da turgescência celular, o que pode ajudar a sustentar os processos fisiológicos, como fotossíntese, abertura estomática e crescimento da expansão em condições de seca (BLUM, 1996). E ainda que encontrada em concentrações elevadas, não causam danos sobre as enzimas ou outras macromoléculas do citoplasma (LAMBERS et al., 1998).

Alguns autores têm relatado que existe uma relação proporcional entre a elevação no teor de prolina e a severidade do estresse (MEDEIROS et al., 2012). O acúmulo de prolina, principalmente no citoplasma, pode proteger membranas celulares e proteínas e aumentar a tolerância à desidratação (RATHINASABAPATHI, 2000).

Em condições de estresse biótico e abiótico existem enzimas do mecanismo antioxidante que atuam em defesa da planta, contribuindo para a sua sobrevivência. Entre as enzimas que possuem atividade antioxidante, a SOD é considerada uma das principais, por ser a primeira linha de defesa na eliminação de EROs, sendo que além de eliminar o ânion superóxido (O_2^*) pode controlar outras EROs (BRAMORSKI, 2011; CARNEIRO et al., 2011; OLIVEIRA; 2012).

Os resultados obtidos nesse trabalho corroboram com os observados por Coscolin et al. (2011), onde, avaliando os efeitos da deficiência hídrica em clones de *Eucalyptus grandis*, notaram que a ação do déficit hídrico sobre o fechamento dos estômatos e a diminuição da capacidade fotossintética das plantas podem ter contribuído para o aumento da atividade da SOD.

Quando as plantas são submetidas a muitos estresses ambientais como a seca, salinidade do solo, temperaturas altas ou baixas, alta intensidade da luz e vários estresses bióticos, ocorre o aumento da atividade da SOD (BROETTO et al., 2002).

Conforme Alves et al. (2012) o aumento da atividade enzimática mostra que com o estresse, há produção de radicais livres ou EROs, com posterior remoção pelo mecanismo antioxidante. Para Rosa et al. (2005), a atividade da SOD, pode ser interpretada como um marcador de reação das plantas em condições de estresse ambiental, atuando na dismutação de EROs.

Nota-se que o clone 1 apresentou os menores valores de atividade da SOD, já o clone 2 mostrou-se mais sensível, e embora o clone 3 tenha apresentado valores altos, ao 15º dia de avaliação os resultados obtidos sob déficit foram próximos aos observados no regime irrigado. Conforme Fortunato et al. (2010), a capacidade da planta em controlar o estresse oxidativo pode indicar seu nível de tolerância a estresses abióticos e consequentemente os danos causados por esses as células.

A catalase (CAT) assim como a SOD é outra enzima importante do mecanismo antioxidante, sendo que a combinação de suas atividades diminui a

ação tóxica e altamente reativa dos radicais hidroxil ($\text{OH}\cdot$). A CAT pode atuar na decomposição de H_2O_2 para formar H_2O nos peroxissomas durante a fotorrespiração (GERBLING et al., 1984; SCANDALIOS, 1993).

Observou-se neste trabalho que a CAT apresentou atividade reduzida no regime de retomada da irrigação. Conforme Luiz (2009), a menor atividade da CAT, pode indicar que não foi necessário a enzima atuar devido à baixa produção de H_2O_2 , ou que outra enzima pode ter atuado na degradação do H_2O_2 .

Entretanto, houve incremento sob condições de déficit, o que corrobora com os resultados obtidos por Carvalho et. al. (2012), onde observaram atividade da CAT em condições mais severas de estresse hídrico (25% da CC).

5.3 Variável morfológica

Quanto à produção de matéria seca, Tatagiba et al. (2016) observaram que a diminuição do teor de água disponível, promove a redução do acúmulo de massa pelas plantas. Conforme Tatagiba (2007), o estresse ocasionado por déficit hídrico pode atuar como mediador na sobrevivência de diferentes procedências dentro de uma mesma espécie, que pode ser quantificada pela assimilação primária de CO_2 ou pela produtividade, que estão ligados ao crescimento das plantas.

6 CONCLUSÕES

Foram obtidas respostas diferentes dos materiais avaliados em relação aos manejos hídricos.

O clone 2 apresentou os menores valores de condutância estomática ($0,005 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), taxa de assimilação líquida ($7,08 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), eficiência da carboxilação ($0,028 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e eficiência do uso da água ($2,12 \text{ } \mu\text{mol.mmol}^{-1}$), e maior atividade da catalase no manejo irrigado (7,90, podendo indicar maior sensibilidade às condições climáticas da região. Entretanto, o clone 3 apresentou resultados que evidenciaram boa adaptabilidade em condições ótimas de disponibilidade hídrica.

As maiores taxas de assimilação líquida de carbono ($10,57 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e condutância estomática ($0,20 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), apresentadas no regime de retomada da irrigação mostram que o clone 1 apresenta uma rápida recuperação do crescimento.

No manejo de déficit hídrico, pode-se notar que os maiores valores de condutância estomática ($0,07 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), taxa de assimilação líquida ($8,05 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), eficiência da carboxilação ($0,056 \text{ } \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e eficiência do uso da água ($4,18 \text{ } \mu\text{mol.mmol}^{-1}$), foram obtidos pelo clone 3, mostrando ser o mais indicado para plantio em áreas com baixa disponibilidade hídrica. Por outro lado, as menores taxas de assimilação líquida de carbono e o maior teor de prolina apresentados pelos clones 1 e 2 indicam maior sensibilidade desses materiais em condições de déficit hídrico.

7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABRAF. Anuário Estatístico da ABRAF: ano base 2010/ABRAF. Brasília: DF, 2011.

ABRAF. Anuário estatístico da ABRAF 2013: ano base 2012. ABRAF – Brasília, 2013.

ALMEIDA, I. C.C. Atributos físicos do solo em resposta à adição de efluente tratado de indústria de celulose. 2008. 68 f. Dissertação (Mestrado em Solos e Nutrição de Plantas) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2008.

ALVES, J. D.; ZANANDREA, I.; DEUNER, S.; GOULART, P. F. P.; SOUZA, K. R. D.; SANTOS, M. S. Antioxidative responses and morpho-anatomical adaptations to waterlogging in *Sesbania virgata*. *Trees*, 2012.

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

ANDRADE, E.N. O eucalipto. 2ª ed., Cia Paulista de Estradas de Ferro, 1961.

APEL, K.; HIRT, H. Reactive Oxygen Species: Metabolism, Oxidative Stress, and Signal Transduction. *Annual Review of Plant Biology*, v. 55, p. 373-399, 2004.

ARRUDA, O.G.et al. Comparação de custos de implantação de eucalipto com resíduo celulósico em substituição ao fertilizante mineral. *Revista Ceres*, Viçosa, v. 58, n.5, p. 576-583, 2011.

ASADA, K. Production and Scavenging of Reactive Oxygen Species in Chloroplasts and Their Functions. *Plant Physiology*, Rockville, v. 141, p. 391-396, 2006.

BARRETO, V. C. M.et al. Eficiência de uso de boro no crescimento de clones de eucalipto em vasos. *Revista Scientia Forestalis*, Piracicaba, n. 76, p. 21-33, dez. 2007.

BARROSO, D. G. Qualidade de mudas de *Eucalyptus camaldulensis* e *E. urophylla* produzidas em tubetes e em blocos prensados com diferentes substratos. 1999. 77p. Universidade Estadual do Norte Fluminense, Tese (Doutorado em Produção Vegetal), Universidade Estadual do Norte Fluminense, Campo de Goytacases, Rio de Janeiro - RJ.

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

BATES, L. S. Rapid determination of free proline for water stress studies. *PlantSoil*, Dordrecht, v. 39, p. 205-207, 1973.

BERNARDO, S.; SOARES, A. A.; MANTOVANI, E. C. Manual de irrigação. 7. ed. Viçosa, MG: UFV, 2005. 611 p.

BLUM, A. 1996. Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. *Plant Growth Reg.* 20:135–148.

BRAMORSKI, A. *Gaylussacia brasiliensis* (Spreng) Meisn. (Ericaceae): Caracterização química e atividade biológica do fruto *In Vitro* e *In Vivo*. Tese (Doutor em Ciência dos Alimentos), Universidade Federal de Santa Catarina -SC, 2011.

- BROETTO, F., U. LÜTTGE e R. RATAJCZAK. Influence of light intensity and salt-treatment on mode of photosynthesis and enzymes of the antioxidative response system of *Mesembryanthemum crystallinum*. *Functional Plant Biol.* v. 29, p. 13-23, 2002.
- CARNEIRO, M. M. L. C.; DEUNER, S.; OLIVEIRA, P. V.; TEIXEIRA, S. B.; CAMILA PINHO SOUSA, C. P.; BACARIN, M. A.; MORAES, D. M. Atividade antioxidante e viabilidade de sementes de girassol após estresse hídrico e salino. *Revista Brasileira de Sementes*, vol. 33, nº 4 p. 752 - 761, 2011.
- CARVALHO, J. S. B.; MARTINS, J. D. L.; MOREIRA, K. A. Respostas fisiológicas de *Hyptis pectinata* (L.) Poit. ao estresse hídrico. *Revista de Biologia e Ciências da Terra*. v. 12, n. 2, 2012.
- CARVALHO M.H.C. Drought stress and reactive oxygen species: production, scavenging and signaling. *Plant Signaling & Behavior*, Austin, v.3, 156-165, 2008.
- CHA-UM, S. and KIRDMANEE, C. Response of *Eucalyptus camaldulensis* DEHNH. to different salt affected soils. *Acta Hort. (ISHS)* 937. p. 1057-1064, 2012.
- CHAVES, M. M. Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, v. 42, n. 234, p. 1-16, 1991.
- CHAVES, M. M.; MAROCO, J. P.; PEREIRA, J. S. Understanding plant responses todrought – from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, Victoria, v. 30, p. 239-264, 2003.
- CIB - Conselho de informações sobre biotecnologia. Guia do Eucalipto: oportunidades para um desenvolvimento sustentável. 2014, 20 p.
- CONDON, A. G.; RICHARDS, R. A.; REBETZKE, G. J.; FARQUHAR, G. D. Breeding for high water-use efficiency. *Journal of Experimental Botany*, v. 55, n. 407, p. 2447-2460, 2004.
- CORREIA B, PINTÓ-MARIJUAN M et al. Water stress and recovery in the performance of two *Eucalyptus globulus* clones: Physiological and biochemical profiles. *Physiologia Plantarum*, v. 150, n. 4, p.580-592, 2014.
- COSCOLIN, R. B. S.; BROETTO, F.; MARCHESI, J. A.; CAMPOHERMOSO, M. C.; PALADINI, M. V. Effects of hydric deficiency on gas exchange parameters and metabolism of *Eucalyptus grandis* clones. *Brazilian Journal of Plant Physiology*. v. 23, n. 4, p. 255-262, 2011.
- COSTA, M. A. A.; SANTOS, V. A. H. F.; VIEIRA, C. V.; NETO, A. L. F.; MENEGUCCI, J. L. P.; ZOLIN, C. A.; LULU, J.; PORFÍRIO-DA-SILVA, V. Aspectos ecofisiológicos e de crescimento de *Eucalyptus urograndis* submetido à suplementação hídrica em plantios clonais. *Revista de Biologia Neotropical*. v. 12, n. 1, p. 44-57 . 2015.
- COOPMAN, R. E.; JARA, J. C.; BRAVO, L. A.; SÁEZ, K. L.; MELLA, G. R.; ESCOBAR, R. Changes in morpho-physiological attributes of *Eucalyptus globulus* plants in response to different drought hardening treatments. *Electronic Journal of Biotechnology*, Valparaíso, v. 11, n. 2, 2008.
- DEL QUIQUI, E.; MARTINS, S. S; SHIMIZU, J. Y. Avaliação de espécies e procedência de *Eucalyptus* spp. Para o Noroeste do Estado do Paraná. *Acta Scientiarum*, v. 23, n. 5, p. 1173-1177, 2001.
- EVANS, G.C. The quantitative analysis of plant growth. Oxford: Blackwell Scientific, 1972. 734p.

EMBRAPA – EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. Manual de métodos de análises de solo. Centro Nacional de Levantamento e Conservação do Solo. Rio de Janeiro: Embrapa Solos. 1997. 212p.

EMBRAPA, O guia do eucalipto. Disponível em: <http://biblioembrapa.wordpress.com/2011/09/20/guia-do-eucalipto> acesso em: 18/08/2017.

FERREIRA, M. Melhoramento e silvicultura clonal. IPEF, Piracicaba, n. 45, p. 22-30, 1992.

FAROOQ, M.; WAHID, A.; KOBAYASHI, N.; FUJITA, D.; BASRA, S. M. A. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development*. v. 29, p. 153–188, 2009.

FERREIRA, D.F. Sisvar: A computer statistical analysis system. *Ciência e Agrotecnologia*, Lavras, v.35, n.6, p.1039-1042. 2011.

FORTUNATO, A. S.; GOULAO, L. F.; RODRIGUES, A. D.; JACKSON, P.; PARTELLI, F. L.; RIBEIRO, A. I.; RAMALHO, J. C. Sistema antioxidativo de *coffea* sp. na capacidade de aclimação a estresse simultâneo de frio e seca. VII Simpósio de Pesquisa dos Cafés do Brasil, 2011.

GERBLING, K.P.; KELLY, G.J.; FISHER, K.H. e LATZKO, E. Partial purification and properties of soluble ascorbate peroxidase from pea leaves. *J. Plant Physiology*. v. 115, p. 59-67, 1984.

GIANNOPOLITIS, C. N. e REIS, S. K. Superoxide dismutase I. Occurrence in higher plants. *Plant Physiol*. v. 59, p. 309-314, 1977.

GILL, S.S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, Paris, v.48, p.909-930, 2010.

HALLIWELL, B.; CHIRICO, S. Lipid peroxidation: its mechanism, measurement and significance. *American Journal of Clinical Nutrition*, Houston, v. 57, p. 715-725, 1993.

HAVIR, E. A. e MCHALE, N. A. Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalase in tobacco leaves. *Plant Physiol*. v. 84, p. 450-455, 1987.

HUANG, C. J.; ZHAO, S. Y.; WANG, L. C.; ANJUM, S. A, ZHANG, B.; CHEN, M.; WANG, L.; YANG Y. Alteration in yield, gas exchange and chlorophyll synthesis of ramie to progressive drought stress. *Journal of Food, Agriculture and Environment*. v. 11, p. 302-305, 2013.

HUSSEIN M. M.; KASSAB O. M.; ELLIL A. A. Evaluating water stress influence on growth and photosynthetic pigments of two sugar beet varieties. *Research Journal of Agriculture and Biological Sciences*. v. 4, n. 6, p. 936–941, 2008.

IBÁ. Indústria Brasileira de Árvores. Brasília, 2015, 100 p.

IBÁ. Indústria Brasileira de Árvores. Brasília, 2016, 100 p.

IBÁ. Indústria Brasileira de Árvores. Brasília, 2017, 80 p.

INSTITUTO NACIONAL DE METEOROLOGIA – INMET. Disponível em: <<http://www.inmet.gov.br/portal/>>. Acesso em agosto de 2017.

- JESUS, F. P. G. de. Plantio de eucalipto no sul do Estado do Tocantins: desafios e oportunidades. 2014. 59 f. Monografia (Pós-Graduação em Gestão Florestal) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2014.
- LAMBERS, H.; CHAPIN, F.S.; PONS, T.L. 1998. Plant Physiological Ecology. New York, Springer-Verlag. 540p.
- LARCHER, W. Ecofisiologia vegetal. São Carlos: Rima, 2004. 531 p.
- LEMCOFF, J. H.; GUARNASCHELLI, A. B.; GARAU, A. M.; BASCIALLI, M. E.; GUERSA, C. M. Osmotic adjustment and its use as a selection in *Eucalyptus* seedlings. Canadian Journal of Forest Research, Ottawa, v. 24, n. 12, p. 2404-2408. 1994.
- LENHARD, N. R.; SCALON, S. P. Q.; NOVELINO, J. O. Crescimento inicial de mudas de pau ferro (*Caesalpinia ferrea* MART. ex Tul. var. *leiostachya* Benth.) sob diferentes regimes hídricos. Ciência e Agrotecnologia, Lavras, v. 34, n. 4, p. 870-877, 2010.
- LI, C.; WANG, K. Differences in drought responses of three contrasting *Eucalyptus microtheca* F. Muell. populations. Forest Ecology and Management, v.179, n.1-3, p.377-385, 2003.
- LIMA, W. P. Impacto ambiental do eucalipto. São Paulo: EDUSP, 1996. 301 p.
- LUÍZ, R. M. F. C. B. Respostas de *Jatropha curcas* L. ao déficit hídrico: Caracterização bioquímica e ecofisiológica. 2009. 62 f. Dissertação (Mestrado) – Universidade Técnica de Lisboa, Lisboa, 2009.
- MACEDO, R.L.G.; VALE, A.B.; VENTURIN, N.; Eucalipto em sistemas silvipastoris e agrossilvipastoris. Informe Agropecuário, Belo Horizonte, v.29, n.242, p.71 - 85, 2008.
- MACHADO, E. C.; SCHMIDT, P. T.; MEDINA, C. L.; RIBEIRO, R. V. Respostas da fotossíntese de três espécies de citros a fatores ambientais. Pesquisa Agropecuária Brasileira, v. 40, n. 12, p. 1161-1170, 2005.
- MARCHIORI, J. N. C.; SOBRAL, M. Dendrologia das angiospermas: Myrtales. Santa Maria: Editora da UFSM, 1997. 304p.
- MARTINS, M. O.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; NETO, A. D. A.; SANTOS, M. G. Crescimento de plantas jovens de nim-indiano (*Azadirachta indica* A. Juss. – MELIACEAE) sob diferentes regimes hídricos. Revista Árvore, Viçosa, v. 34, n. 5, p. 771- 779, 2010.
- MEDEIROS, D. B.; SILVA, E. C.; SANTOS, H. R. B.; PACHECO, C. M.; MUSSER, R. S.; NOGUEIRA, R. J. M. C. Physiological and biochemical responses to drought stress in Barbados cherry. Brazilian Journal Plant Physiology, 24(3): 181-192, 2012.
- MELO, A. S. de; SILVA JÚNIOR, C. D. da; FERNANDES, P. D.; SOBRAL, L. F.; BRITO, M. E. B.; DANTAS, J. D. M. Alterações das características fisiológicas da bananeira sob condições de fertirrigação. Ciência Rural, Santa Maria, v. 39, n. 3, p. 733-741, 2009.
- MENDES, H. S. J.; PAULA, N. F. E.; SCARPINATTI, A.; PAULA, R. C. Respostas fisiológicas de genótipos de *Eucalyptus grandis* x *E. urophylla* à disponibilidade hídrica e adubação potássica. Cerne, Lavras, v. 19, n. 4, p. 603-611, 2013.
- MERCHANT, A., A. CALLISTER, S. ARNDT, M. TAUSZ; M. ADAMS. Contrasting physiological responses of six *Eucalyptus* species to water deficit. Annals of Botany. v. 100, p. 1707-1515, 2007.

MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance, *Plant Science*, Limerick, v.7, n.9, 2002.

MORA, A. L. ; GARCIA, C. H. A cultura do eucalipto no Brasil. São Paulo: Sociedade Brasileira de Silvicultura, 2000. 112 p.

NOGUEIRA, R. J. M. C.; MORAES, J. A. P. V. de; BURITY, H. A.; BEZERRA NETO, E. Alterações na resistência à difusão de vapor das folhas e relações hídricas em aceroleiras submetidas à déficit de água. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, Londrina, v.13, p.75-87, 2001.

OLIVEIRA, G. Q. Desenvolvimento inicial de plantas de eucalipto irrigado em Aquidauana-MS. 2012. 31f. Dissertação (Mestrado em Agronomia/Produção Vegetal) - Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul, Aquidauana, 2012.

OSORIO, J.; OSORIO, M. L.; CHAVES, M. M.; PEREIRA, J. S. Water deficits are more importante in delaying growth than in changing patterns of carbono allocation in *Eucalyptus globulus*. *Tree Physiology*, Victoria, v. 18, p. 363-373, 1998.

PAIVA, H. N.; VITAL, B. R. Escolha da Espécie Florestal. Viçosa: Editora UFV, 2008. P. 10-20.

PEEL, M. C.; FINLAYSON, B. L.; MCMAHON, T. A. Update world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*, European Geosciences Union, v. 11, p. 1633-1644. 2007.

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

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

RATHINASABAPATHI, B. Metabolic engineering for stress tolerance: installing osmoprotectant synthesis pathways. *Annals of Botany*, 86, p. 709-716, 2000.

REDDY, K. V. C. and VIVEKANANDAN, M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology* 161 (11): p. 1189–1202, 2004.

RIZZINI, C. T. 1997. Tratado de Fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos. Rio de Janeiro: Âmbito Cultural Edições Ltda. 747p.

RODRIGO, V. H. L. Ecophysiological factors underpinning productivity of *Hevea brasiliensis*. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, v.19, n.4, p. 245-255, 2007.

ROSA, S.D.V.F.; VON PINHO, E.V.R.; VIEIRA, E.S.N. E VEIGA, R.D. Enzimas removedoras de radicais livres e proteínas *lea* associadas à tolerância de sementes de milho à alta temperatura de secagem. *Rev Bras Sementes*, v. 27, p. 91-101, 2005.

SANCHES, R.F.E. Relações hídricas e respostas ao déficit hídrico da espécie *Bauhinia forficata* Link: mecanismos de manutenção do status hídrico. 2012. 78f. Dissertação (mestrado) – Pós-graduação em fisiologia e bioquímica de plantas, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba, 2012.

SCANDALIOS, J. G. Oxygen stress and superoxide dismutases. *Plant Physiology*, Rockville, v. 101, n. 1, p. 7-12, 1993.

Secretaria do Meio Ambiente e Desenvolvimento Sustentável do Tocantins (SEMADES) - Reformulação da política estadual de florestas e elaboração do plano estadual de florestas do Tocantins (PEF/TO) - PRODUTO 3 – Estudos voltados para o setor florestal - 05 STO 0113 R02 - Curitiba, Brasil 2013a, p.180.

SHARMA, P. et al. Reactive Oxygen Species, Oxidative Damage, and Antioxidative Defense Mechanism in Plants under Stressful Conditions. *Journal of Botany*, New York, v. 2012, p. 1-26, 2012.

SILVA, I. M. A. Efeito do déficit hídrico sobre a expressão gênica e morfofisiologia em *Eucalyptus* spp. 2013. 110 f. Dissertação (mestrado) Pós-Graduação em Ciência Florestal, Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri. Diamantina, 2013.

SILVA, I. M. A.; SOUZA, M. W. R.; RODRIGUES, A. C. P.; CORREIA, L. P.S.; VELOSO, R. V. S.; SANTOS, J. B.; TITON, M.; GONÇALVES, J. F.; LAIA, M. L. Determination of parameters for selection of *Eucalyptus* clones tolerant to drought. *African Journal of Agricultural Research*. v. 11, n. 40, p. 3940-3949, 2016.

SILVA, M. R.; KLAR, A. E.; PASSOS, J. R. Efeitos do manejo hídrico e da aplicação de potássio nas características morfofisiológicas de mudas de *Eucalyptus grandis* (Hill ex. Maiden). *Irriga, Botucatu*, v. 9, n. 1, p. 31-40, 2004.

SILVA, J.C. Manual prático do fazendeiro florestal: produzindo madeira com qualidade/ 3°. Ed. rev. ampli. – Viçosa, MG, 2011. 106 p.

SIMS, D.A. e J.A. GAMON. 2002. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote Sens. Environ.* v. 81, p. 337-354.

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*, Amsterdam, v.193, p.17-31, 2004.

STONEMAN, G.L.; TURNER, N.C.; DELL, B. Leaf growth, photosynthesis and tissue water relations of greenhouse-grown *Eucalyptus marginata* seedlings in response to water deficits. *Tree Physiology*, Victoria, v.14, n.6, p.633-646, 1994.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. *Fisiologia vegetal*. 3. ed. Porto Alegre: Artmed, 2009. 719p.

TATAGIBA, S. D. Crescimento inicial, trocas gasosas e status hídrico de clones de eucalipto sob diferentes regimes de irrigação. 2006. 128f. Dissertação (Mestrado em Produção Vegetal) - Universidade Federal do Espírito Santo, Espírito Santo, 2006.

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

TATAGIBA, S. D.; PEZZOPANE, J. E. M.; VINCO, J. S.; PINHEIRO, ANDRÉ A. Crescimento de clones de eucalipto em diferentes condições microclimáticas e lâminas de água no substrato. *Irriga*, v. 21, n. 1, p. 104-118, 2016.

TONELLO, K. C. Comportamento ecofisiológico de clones de *Eucalyptus*. 2010. 161f. Tese (Doutorado em Engenharia Agrícola) Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP, 2010.

TONINI, H.; SCHNEIDER, P. R.; FINGER, C. A. G. Curvas de índice de sítio para povoamentos clonais de *Eucalyptus saligna* smith para a Depressão Central e Serra do Sudeste, Rio Grande do Sul. Ciência Florestal, Santa Maria, v. 16, n. 1, p. 27-43, 2006.

VELLINI, A. L. T. T. et al. Respostas fisiológicas de diferentes clones de eucalipto sob diferentes regimes de irrigação. Revista Árvore, Viçosa, v. 32, n. 4, p. 651-663, 2008.

WEATHERLEY, P. E. Studies in the water relations of the cotton plant I: the field measurements of water deficits in leaves. New Phytologist, Cambridge, v. 49, p. 81-97, 1950.

XUE, L.; ANJUM, S. A.; WANG, L.; SALEEM, M. F.; LIU, X.; IJAZ, M. F.; BILAL, M. F. Influence of straw mulch on yield, chlorophyll contents, lipid peroxidation and antioxidant enzymes activities of soybean under drought stress. Journal of Food, Agriculture and Environment, v.9, n.2, p.699-704, 2011.

ZOBAYED, S. M. A.; AFREEN, F.; KOZAI, T. Phytochemical and physiological changes in the leaves of St John's wort plants under a water stress condition. Environmental and Experimental Botany 59: 109-116. 2007.