



## IMPACTO DA DEFICIÊNCIA HÍDRICA SOBRE O *Eucalyptus*: ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS E DE CRESCIMENTO

TATAGIBA, Sandro Dan<sup>1</sup>

**RESUMO** – (IMPACTO DA DEFICIÊNCIA HÍDRICA SOBRE O *Eucalyptus*: ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS E DE CRESCIMENTO) O objetivo do presente trabalho foi investigar o impacto da deficiência hídrica no crescimento, produção e ecofisiologia em plantas do gênero *Eucalyptus*. Para isto, foi realizada uma revisão bibliográfica através de buscas em plataformas digitais de cunho científico, por trabalhos relacionados a temas envolvendo a deficiência hídrica e seus impactos sobre as trocas gasosas (fotossíntese, condutância estomática, transpiração e eficiência de uso da água), crescimento e produção, além de procurar entender as mudanças morfológicas que podem ser atribuídas ao estresse por falta de água em plantas do gênero *Eucalyptus*. De acordo com a literatura consultada, foi verificado que a deficiência hídrica diminui o teor de água nos tecidos vegetais das plantas, provocando redução na abertura dos estômatos e, conseqüentemente, leva a queda nas taxas de fotossíntese e de transpiração, já que compartilham a mesma rota de difusão dos gases, CO<sub>2</sub> e vapor d'água, respectivamente. A deficiência hídrica pode reduzir a eficiência de captação de energia luminosa pelo complexo antena do FS II, reduzindo o fluxo de elétrons, o que pode causar redução da fotossíntese. Ainda fica evidente que a deficiência hídrica reduz a área foliar das plantas, podendo levar a abscisão foliar, acarretando perda de biomassa vegetal e queda de produtividade potencial em *Eucalyptus*.

**Palavras chave:** crescimento, *Eucalyptus*, relações hídricas, trocas gasosas.

**ABSTRACT** – (IMPACT OF WATER DEFICIENCY ON *Eucalyptus*: ECOPHYSIOLOGICAL AND GROWTH ASPECTS) The objective of the present work was to investigate the impact of water deficiency on the growth, production and ecophysiology of plants of the genus *Eucalyptus*. For this, a bibliographic review was carried out through searches on digital platforms of a scientific nature, for works related to themes involving water deficiency and its impacts on gas exchange (photosynthesis, stomatal conductance, transpiration), growth and production, in addition to looking for understand the morphological changes that can be attributed to stress due to lack of water in plants of the genus *Eucalyptus*. According to the consulted literature, it was verified that the water deficiency decreases the water content in the plant tissues of the plants, causing a reduction in the opening of the stomata and, consequently, led to a drop in the rates of photosynthesis and transpiration, since they share the same route of diffusion of gases, CO<sub>2</sub> and water vapour, respectively. Water deficiency does not damage the FS II photosynthetic apparatus, as shown by the  $F_v/F_m$  ratio, but it can reduce the efficiency of light energy capture by the FS II antenna complex, reducing the flow of electrons, which may have contributed to the reduction of photosynthesis. It is still evident that water deficiency reduces the leaf area of plants, which can lead to leaf abscission, causing loss of plant biomass and potential productivity drop in *Eucalyptus*.

**Keywords:** growth, *Eucalyptus*, water relations, gas exchange.

<sup>1</sup> Engenheiro Agrônomo e Licenciado em Ciências Biológicas, Prof. Adjunto do Instituto Federal Catarinense (IFCatarinense), Videira-SC, sandrodantatagiba@yahoo.com.br

## 1. INTRODUÇÃO

Originário da Austrália, pertencente à família *Myrtaceae*, o gênero *Eucalyptus* destaca-se por seu valor econômico na produção de madeira para diversos fins, como a produção de papel e celulose, suprimento ao setor moveleiro, matéria prima na produção de aço, obtenção de carvão, além de propriedades medicinais (CARVALHO, 2000). Devido a esta importante atividade agroindustrial e ao apoio de instituições privadas e governamentais de pesquisa, o Brasil ocupa posição de liderança mundial quando o assunto é silvicultura.

O Brasil é o país com maior área de florestas plantadas estimada, totalizando em 2021, 9,5 milhões de hectares, sendo 7,3 milhões de hectares de eucalipto (AGÊNCIA BRASIL, 2022). Na maioria dos estados brasileiros, ou em estados considerados como novas fronteiras da silvicultura, o cultivo do eucalipto está em franca expansão. O sucesso do gênero *Eucalyptus*, é resultado de um conjunto de fatores que vem favorecendo o plantio em larga escala, entre os mais relevantes, podemos destacar, o rápido crescimento em ciclo de curta rotação, a alta produtividade e direcionamento de novos

investimentos por parte de empresas de segmentos que utilizam a madeira como matéria-prima em processos industriais (AGÊNCIA BRASIL, 2022). Apesar do alto volume produzido, os plantios estão sendo realizados com grande frequência, aumentando, assim, a necessidade de estratégia na obtenção de material genético de qualidade (TATAGIBA et al., 2016).

O aumento na intensidade e frequência da deficiência hídrica têm aumentado globalmente a mortalidade das árvores nos últimos anos (ADAMS et al., 2017; TRUEBA et al., 2017). Este aumento da mortalidade geralmente ocorre após uma seca severa, ou resulta da ocorrência de secas repetidas ao longo de anos ou décadas (MEIR et al., 2015), sendo responsável por reduzir a produtividade primária líquida e a quantidade de carbono armazenada nos ecossistemas terrestres (MALHI et al., 2015; CAVALERI et al., 2017).

O efeito da deficiência hídrica sobre a ecofisiologia de *Eucalyptus* é muito variado e depende principalmente da intensidade a que a planta está submetida. Uma redução na condutância estomática afeta uma série de interações planta-ambiente, uma vez que os estômatos controlam o fluxo de vapor d'água e

balanço de energia entre o vegetal e o ambiente. Embora a redução de perda de água possa representar uma vantagem imediata para prevenir a desidratação do tecido, esta, no entanto, pode afetar diretamente o balanço de calor sensível sobre o vegetal, e a absorção de CO<sub>2</sub>, (BRUNINI; CARDOSO, 1998). Quando as plantas percebem o déficit hídrico, podem ativar respostas para sincronizar seu desenvolvimento e atividades moleculares, a fim de garantir sua sobrevivência, respondendo dessa forma, as mudanças ambientais alterando diretamente sua fisiologia e morfologia, para sobreviverem no ambiente (TAIZ; ZEIGER, 2017).

Lima et al. (2003) analisando as trocas gasosas em cinco espécies de *Eucalyptus* (*E.grandis*, *E.urophylla*, *E.camaldulenses*, *E.torelliana* e *E.pharotrica*), submetidas ao aumento na concentração de CO<sub>2</sub> e a interação com o estresse hídrico, observaram que as taxas de fotossíntese, condutância estomática e transpiração foram menores em todas as plantas submetidas ao déficit hídrico, quando comparada com as mesmas plantas irrigadas. O efeito do estresse hídrico no fechamento dos estômatos foi similar em ambas as concentrações de CO<sub>2</sub> utilizadas, embora os efeitos positivos do aumento da concentração de CO<sub>2</sub> dentro da câmara

sobre a fotossíntese e a eficiência do uso de água se mantiveram por um período comparativamente mais longo.

Percebe-se, assim, que a compreensão da adaptação e aclimação de plantas a deficiência hídrica é de grande importância para avaliar a tolerância das plantas ao ambiente natural ou às condições controladas, podendo ser utilizada na gestão e manejo de sistemas florestais para uma compreensão profunda do papel ecofisiológico à adaptação a falta de água, uma vez que, eventos de seca no solo ocasionam mudanças significativas na produtividade florestal (MITCHELL; O'GRADY, 2016).

Dessa forma, com o intuito de destacar o atual estado da arte, este trabalho tem o objetivo de investigar o impacto da deficiência hídrica sobre a ecofisiologia e o crescimento de *Eucalyptus*.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

Realizou-se uma busca em plataformas digitais de cunho científico, por trabalhos relacionados a temas envolvendo a deficiência hídrica e seus impactos sobre as trocas gasosas (fotossíntese, condutância estomática, transpiração), crescimento e produção,

além de procurar entender as mudanças morfológicas que podem ser atribuídas em plantas do gênero *Eucalyptus*. Para isso, utilizou-se palavras-chaves de buscas, tais como; (i) – trocas gasosas em eucalipto; (ii) crescimento e produção de eucalipto; e (iii) ecofisiologia do eucalipto. Na revisão foram utilizadas 60 referências bibliográficas entre artigos, dissertações, teses, sites e livros. De posse das referências, a revisão bibliográfica foi construída fazendo inicialmente uma abordagem sobre o estado da arte, sensibilizando o leitor sobre a importância da temática. Em seguida, reúne informações que apontam o impacto da deficiência hídrica sobre as trocas gasosas e a eficiência de utilização de energia luminosa pelo complexo antena, assim como, os efeitos do ácido abscísico (ABA) sobre o fechamento dos estômatos. Por fim, enfatizou-se o efeito da deficiência hídrica no crescimento e produção do *Eucalyptus*.

### 3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

#### 3.1 A DEFICIÊNCIA HÍDRICA DIMINUI A PRESSÃO DE TURGOR, A ABERTURA ESTOMÁTICA E LIMITA A FOTOSSÍNTESE

O funcionamento dos estômatos constitui um comprometimento fisiológico,

quando abertos, permitem a assimilação de gás carbono. Fechando-se, conservam água e reduzem o risco de desidratação (TONELLO; TEIXEIRA FILHO, 2013; MUGUNGA et al. 2015). Segundo Barlow (1983), à medida que a disponibilidade de água no solo diminui, a taxa de transpiração decresce como resultado do fechamento dos estômatos. Esse é um dos importantes mecanismos de defesa que as plantas apresentam contra as perdas exageradas de água e eventual morte por dessecação.

Otto et al. (2014), com a finalidade de avaliar a fotossíntese, a condutância estomática e a produtividade de *Eucalyptus* sp. instalaram dois experimentos, um em área úmida, com precipitação bem distribuída ao longo do ano, e outro em área seca, com precipitação concentrada nos meses quentes do ano. Estes autores observaram que na área seca que a deficiência hídrica foi um fator limitante para a abertura estomática, o que contribuiu para a queda na assimilação de carbono pela fotossíntese. Ao contrário da área úmida, que apresentou maiores valores das taxas fotossintéticas e produtividade. O mesmo ocorreu em experimento conduzido por Tatagiba et al. (2007a), em que os clones de *Eucalyptus* sp. submetidos na época seca tiveram

condutância estomática reduzida, quando comparados com os clones submetidos na época chuvosa. A maior abertura estomática encontrada durante a época chuvosa contribuiu para os maiores valores de fotossíntese, devido à ocorrência de um excedente hídrico no solo.

Outro fator ecofisiológico desencadeado pela deficiência hídrica que é eficaz no fechamento estomático é a redistribuição ou a biossíntese de ácido abscísico (ABA). Seu acúmulo nas folhas estressadas exerce um papel importante na redução da perda de água, pela transpiração, sob condição de estresse hídrico. O fechamento estomático pode também ser causado pelo transporte de ABA sintetizado nas raízes e transportado para a parte aérea (TAIZ; ZEIGER, 2017).

Em condições controladas, há, freqüentemente, boa correlação entre o aumento da resistência estomática e o da concentração de ABA na solução do xilema e no floema, em plantas submetidas à deficiência hídrica (TARDIEU; DAVIES, 1993; THOMPSON et al., 1997). No entanto, em condições de campo, pode ocorrer variação na abertura estomática para um mesmo nível de ABA na seiva (SCHURR et al., 1992).

Segundo Tardieu e Davies (1992; 1993), as respostas estomáticas ao ABA no

xilema são diretamente afetadas pelo estado hídrico da folha, alterando a sensibilidade das células-guarda ao ABA. Reduções muito pequenas no potencial hídrico foliar ( $< -0,06$  MPa) (THOMPSON et al., 1997), valor abaixo do normalmente encontrado em planta no seu ambiente de crescimento, são suficientes para potencializar a resposta dos estômatos ao ABA. Estudos mostram que outros fatores, como estado nutricional da planta, composição iônica (SCHURR et al., 1992) e pH da solução do xilema e no floema (THOMPSON et al., 1997) influenciam as respostas estomáticas ao ABA.

Segundo Mansfield e Davies (1985), a lenta recuperação da condutância estomática após um período de estresse de água é atribuída à alta concentração de ABA acumulado durante a deficiência hídrica. A condutância estomática é recuperada apenas quando a concentração de ABA diminui e o tempo gasto para esta recuperação varia com o grau de estresse em que a planta foi submetida (BENGTON et al., 1977).

A radiação é outro fator importante no controle estomático, principalmente a faixa de luz azul presente no espectro da luz solar. A luz é um sinal ambiental dominante que controla os movimentos estomáticos em folhas de plantas bem

hidratadas. O efeito da luz no movimento estomático pode ser indireto, aumentando a fotossíntese (aumentando o conteúdo de solutos) ou no efeito específico da luz azul atuando como sinalizador no seu controle de abertura e fechamento. A luz azul estimula o bombeamento de prótons através da H<sup>+</sup>ATPase pela membrana plasmática, promovendo a absorção de íons nas células guardas, fazendo com que o potencial osmótico da célula se reduza e ocorra então entrada de água nas células guardas, traduzindo em aumento na abertura estomática (TAIZ; ZEIGER, 2017).

Segundo Larcher (2004), mais de 90% da água absorvida pela planta pode ser consumida pela transpiração, ocorrendo em qualquer parte do organismo vegetal acima solo, sendo no caso, as folhas, as principais responsáveis. A transpiração nas folhas acontece através da perda de água da superfície das células do mesófilo, principalmente, através dos estômatos, cutícula, e em menor extensão, através das lenticelas e da casca.

As perdas de água por transpiração das plantas de eucalipto, como a da maioria de outras espécies vegetais, são determinadas, principalmente, pela demanda evaporativa da atmosfera, que é resultante das relações entre radiação solar,

déficit de saturação de vapor, temperatura e velocidade do vento. Mecanismos relacionados com a resposta estomática a fatores ambientais, como estrutura da copa, particularmente, pelo índice de área foliar e disponibilidade de água no solo, também afetam a transpiração (CALDER et al., 1992; LIMA, 1996).

Em uma manhã ensolarada, quando há água abundante e a radiação solar incidente nas folhas favorece a atividade fotossintética, cresce a demanda por CO<sub>2</sub> e os estômatos se abrem, diminuindo a resistência estomática à difusão de CO<sub>2</sub>. A perda de água por transpiração é também substancial em tais condições, mas, uma vez que o suprimento hídrico é abundante, é vantajoso para a planta intercambiar a água por produtos da fotossíntese, essenciais ao crescimento e reprodução (VELLINI et al., 2008; TAIZ; ZEIGER, 2017). Inoue e Ribeiro (1988), Tatagiba et al., 2007a, Vellini et al. 2008, estudando clones de *Eucalyptus sp.*, demonstraram que em clones que apresentaram alto potencial fotossintético foram também os que alcançaram as maiores taxas de transpiração. Por outro lado, quando a água do solo é menos abundante, os estômatos abrirão menos ou até mesmo permanecerão fechados em uma manhã ensolarada, evitando a perda de água por transpiração.

Mantendo seus estômatos fechados sob condição de seca, a planta evita a desidratação.

A transpiração em clones de *Eucalyptus* sp. foi investigada por Tatagiba et al. (2007a), apontando que na época chuvosa houve maior transpiração em relação à época seca. Desse modo, na época chuvosa, os dois clones estudados apresentaram valores de transpiração cerca de 48,57 % e 31,44 % maiores aos encontrados durante a época seca. Esse fato foi explicado pela ocorrência do excedente hídrico, disponibilizando considerável quantidade de água no solo na época chuvosa, enquanto na época seca não havia disponibilidade suficiente de água no solo para os clones manterem altas taxas de transpiração. De acordo com Tatagiba et al. 2007a, os elementos climáticos, como: o déficit pressão de vapor, a temperatura e a umidade relativa do ar afetaram significativamente a transpiração dos clones avaliados, sendo este efeito pronunciado nas duas épocas avaliadas, seca e chuvosa.

Chaves et al. (2004), estudando o comportamento das trocas gasosas em função de ciclos sucessivos de seca no solo em plantas jovens de clones de eucalipto, verificou que a transpiração foliar seguiu a mesma tendência da condutância

estomática, havendo decréscimos de suas taxas em função do aumento dos períodos de seca.

Uma variável que indica o grau de hidratação de uma planta é o potencial hídrico foliar, podendo representar o *status* hídrico ao que a planta está submetida (TAIZ; ZEIGER, 2017). Assim, o potencial hídrico foliar antemanhã, medido antes do nascer do sol, na ausência do fluxo de água, após atingir o equilíbrio entre o potencial hídrico da planta e o solo, pode ser uma ferramenta para avaliar o *status* hídrico em que a planta está submetida. De acordo com Larcher (2004), o potencial hídrico antemanhã corresponde aproximadamente ao potencial hídrico do solo, o qual é dependente do conteúdo de umidade do solo, da capacidade de absorção de água pelas raízes e da condutividade hidráulica de tecidos das raízes e das partes aéreas. Quando o solo está saturado (capacidade de campo), o potencial hídrico do solo pode aproximar-se de zero. Contudo, quando o solo está seco, seu potencial hídrico pode ficar abaixo de -1,5 MPa e nesse ponto ocorre a murcha permanente (TAIZ; ZEIGER, 2017).

Em estudo realizado por Tatagiba et al., 2015a em plantio clonal de eucalipto foi observado que à medida que os valores

do potencial hídrico foliar diminuía, os valores de fotossíntese também diminuía, indicando que a redução no potencial hídrico foliar, durante a estação seca, causada pela deficiência hídrica no solo, afetou negativamente as taxas fotossintéticas nas plantas, reduzindo a assimilação de CO<sub>2</sub> e, conseqüentemente, a produção de fotoassimilados, diminuindo a produtividade potencial das plantas.

A redução do potencial hídrico foliar na estação seca, causada pela deficiência hídrica do solo, sugere que a planta está sofrendo desidratação do protoplasma, podendo prejudicar os processos vitais de crescimento (LARCHER, 2004). Quando o potencial hídrico foliar é reduzido, a taxa fotossintética pode ser diminuída na mesma proporção. Segundo Kozłowski e Pallardy (1996), é difícil estabelecer um potencial hídrico foliar no qual a fotossíntese começa a decrescer porque esse valor varia com a espécie, genótipo, habitat e as condições prevaletentes no ambiente.

Muitas plantas podem se aclimatar a um estresse por falta de água através do ajustamento osmótico, que possibilita a manutenção da turgescência celular e, conseqüentemente, o crescimento em potenciais de água foliares mais baixos. A

manutenção da turgescência é obtida pela diminuição do potencial osmótico resultante do acúmulo de diferentes solutos no simplasma. O ajustamento osmótico tem sido utilizado como critério de seleção para tolerância ao estresse de falta de água entre espécies de eucalipto (LEMCOFF et al., 1994).

Mielke (1997), observando o potencial hídrico antemanhã e o potencial hídrico foliar ao meio dia de povoamentos de *Eucalyptus grandis*, relatou que os valores acompanharam as variações observadas no teor de umidade do solo. Os valores mínimos observados pelo autor, com base na média de dois níveis do dossel, superior (32 a 30 m de altura) e inferior (29 a 27 m), foram respectivamente, -2,9 e -1,3 MPa, período experimental onde foi verificado a maior escassez de chuva e menor teor de umidade no solo. Os valores de potencial hídrico ao meio dia foram sempre mais negativos do que os valores encontrados no antemanhã. Chaves et al. (2004), também observaram queda no potencial hídrico foliar antemanhã, ao final dos ciclos de seca, em clones jovens de eucalipto submetidos à deficiência hídrica, variando de -0,80 a -1,98 MPa. Enquanto que, nas plantas plenamente irrigadas, o potencial hídrico foliar variou de -0,25 a -0,35 MPa.



A deficiência de água tem sido considerada um dos principais fatores do ambiente a limitar a fotossíntese. À medida que a deficiência hídrica é imposta, ocorre redução na condutância estomática, no influxo de CO<sub>2</sub> até os cloroplastos, e, conseqüentemente, queda na taxa fotossintética. Por outro lado, a restrição ao influxo de CO<sub>2</sub>, devido ao fechamento dos estômatos, nem sempre explica as quedas observadas na fotossíntese. Nesse sentido a interação da deficiência hídrica com outros fatores do ambiente, como altas intensidades luminosas ou temperaturas elevadas, os quais muitas vezes desencadeiam o fenômeno da fotoinibição, parece ser a principal responsável pela limitação não-estomática da fotossíntese (CORNIC, 1994).

O estresse hídrico além de reduzir a fotossíntese, também reduz o consumo de assimilados nas folhas em expansão, como conseqüência, diminui indiretamente a quantidade de fotoassimilados exportados nas folhas, uma vez que o transporte do floema depende do turgor. Dessa forma, plantas que passaram por um período de deficiência hídrica são irrigadas, a taxa de fotossíntese pode ou não retornar aos níveis anteriores, dependendo do material genético, severidade e duração da seca e umidade do ar. Aquela planta que

consegue recuperar-se e voltar a fotossintetizar como anteriormente ao estresse possui, certamente, uma maior tolerância ao déficit hídrico. Os efeitos prejudiciais da seca no processo fotossintético podem durar semanas ou até meses e a capacidade de plantas estressadas recuperarem a sua capacidade fotossintética pode estar associada à capacidade dos estômatos reabrirem parcial ou totalmente e com as injúrias sofridas pelo aparelho fotossintético, como a síntese de proteínas (KOZLOWSKI; PALLARDY, 1996).

Tatagiba et al., 2015a, estudando o efeito da deficiência e do excedente hídrico sobre a cinética de emissão de fluorescência das clorofilas *a* durante a fotossíntese em um povoamento florestal de eucalipto encontraram diferenças significativas entre as médias para as variáveis  $F_0$  e  $F_m$ , onde foram significativamente superiores na estação chuvosa quando comparadas com a estação seca. A maior média de  $F_0$  encontrada na estação chuvosa evidencia que as condições edafoclimáticas prevaletentes, como temperatura, umidade relativa do ar, radiação solar e, principalmente, o excedente hídrico no solo, contribuíram para aumento da eficiência de captação de energia luminosa pelo complexo antena do

FS II, quando comparado com as condições prevalecentes na estação seca. Resultados semelhantes foram obtidos para  $F_m$ , indicando que na estação seca pode ter havido deficiência na fotorredução da quinona A ( $Q_A$ ) e no fluxo de elétrons entre os fotossistemas. De Las Rivas e Barber (1997) relataram que a perda de atividade do FS II em espécies suscetíveis está provavelmente associada à diminuição da capacidade de reoxidação das quinonas, resultando em menor eficiência no transporte de elétrons para o fotossistema I (PS I). Apesar da diferença significativa encontrada em  $F_0$  e  $F_m$ , o rendimento quântico máximo efetivo do FS II, estimado pela razão  $F_v/F_m$ , não apresentaram diferenças significativas entre as médias nas estações seca e chuvosa. A relação  $F_v/F_m$  é um indicador sensível do desempenho fotossintético das plantas (KRAUSE; WEIS, 1991). Alterações na  $F_v/F_m$  são atribuídas às mudanças na eficiência do *quenching* não fotoquímico. Segundo Bolhàr-Nordenkamp et al. (1989), valores de  $F_v/F_m$  entre 0,75 a 0,85 são indicativos de que as plantas submetidas a algum tipo de estresse ambiental não apresentaram, em particular, danos fotoinibitórios. Assim, os valores semelhantes de 0,81, obtidos para  $F_v/F_m$  nas estações seca e chuvosa,

evidenciam que a deficiência hídrica no solo e as condições climáticas prevalecentes na estação seca não foram suficientes para provocar danos fotoinibitórios no aparato fotossintético do FS II. Conclui-se, então que a deficiência hídrica não causa danos no aparato fotossintético do FS II, como mostrado pelo razão  $F_v/F_m$ , mas pode reduzir a eficiência de captação de energia luminosa pelo complexo antena do FS II, reduzindo o fluxo de elétrons, o que pode ter contribuído para a redução da fotossíntese.

Um fator ecofisiológico que é estudado em investigações sobre deficiência hídrica em *Eucalyptus* e a eficiência no uso de água. De acordo com Taiz e Zeiger (2017), quando os estômatos se fecham nos estádios iniciais de estresse hídrico, a eficiência no uso de água pode aumentar, ou seja, mais  $CO_2$  pode ser absorvido por unidade de água transpirada, porque o fechamento estomático inibe a transpiração mais do que diminui as concentrações intercelulares de  $CO_2$ . Quando o estresse torna-se severo, no entanto, a desidratação de células do mesófilo inibe a fotossíntese, o metabolismo do mesófilo é prejudicado e a eficiência do uso de água decresce.

O conhecimento sobre a eficiência do uso de água se tornou uma prática

silvicultural importante para maximizar a produção de plantas em ambientes com déficit hídrico (BLUN, 2005). A preocupação com o uso da água em plantações foi construída sobre uma série de pressupostos que não foram totalmente testados. Muitos fatores têm o potencial de afetar a eficiência do uso de água em plantios florestais, como as alterações de cobertura do solo, as quais podem ser correlacionadas com outras mudanças ambientais, podendo afetar a transpiração, a precipitação e o escoamento superficial (VANCLAY, 2009).

O uso da água em uma floresta compreende os processos de transpiração, de evaporação da água no solo e de interceptação da copa (ROBERTS et al., 2015). No entanto, a eficiência do uso de água é sensível as alterações ambientais (LACLAU et al., 2016). Em virtude disso, deficiência hídrica no solo afeta o uso da água, pois as árvores usam a água preferencialmente na camada superior (1 metro) do solo, onde estão concentradas as raízes finas responsáveis principalmente pela absorção da água (CALDATO; SCHUMACHER, 2013).

Tatagiba et al. (2008), avaliando as relações hídricas em *Eucalyptus* com o solo experimentando deficiência hídrica, observaram que os clones que sofreram

déficit hídrico registraram os menores valores de eficiência do uso de água, quando comparados com as plantas mantidas irrigadas. Martins et al. (2008), por sua vez, avaliando o efeito da deficiência hídrica no solo no desenvolvimento de duas espécies de mudas de eucaliptos observou que os valores de eficiência do uso de água e o total de água consumido para o *E. grandis* e *E. saligna* foram de 282 e 275 L kg<sup>-1</sup> de H<sub>2</sub>O de massa seca no tratamento com irrigação e de 241 e 228 L kg<sup>-1</sup> de H<sub>2</sub>O de massa seca no tratamento sem irrigação, indicando que *E. saligna* pode utilizar mais eficientemente a água do que o *E. grandis*, por apresentar menor valor de eficiência do uso de água em ambas as épocas estudadas.

Já White et al. (2014) estudando a eficiência do uso de água em *Eucalyptus globulus* notaram que a fertilização nitrogenada aumenta a massa de madeira produzida por volume de água utilizada, indicando que as parcelas não fertilizadas usaram mais água do que as parcelas adubadas com nitrogênio.

### 3.2 IMPACTO DA DEFICIÊNCIA HÍDRICA NO CRESCIMENTO E NA MORFOLOGIA

O crescimento e a produtividade florestal são dependentes da interceptação da radiação solar e da alocação dos compostos de carbono, formados durante o processo fotossintético nos diferentes órgãos da planta (KOZLOWSKI; PALLARDY, 1996).

Nas plantas sob condições ambientes controladas, muitas vezes, verifica-se uma correlação altamente significativa entre as taxas de fotossíntese líquida e de crescimento. Nas plantas crescendo em condições naturais, entretanto, a fotossíntese e a partição de assimilados são constantemente afetadas pela maior ou menor disponibilidade de água e de nutrientes. A carência de um ou outro fator desses recursos constitui num fator de estresse ambiental e, conseqüentemente, redução da floresta (KOZLOWSKI; PALLARDY, 1996).

Quando a deficiência hídrica apresenta evolução suficientemente lenta para permitir mudanças nos processos de desenvolvimento, o estresse hídrico tem vários efeitos sob o crescimento. Segundo Larcher (2004), a deficiência hídrica reduz a turgescência das células e, com a progressiva desidratação do protoplasma, aumenta a concentração do conteúdo celular. Em geral todos os processos vitais são afetados pelo decréscimo do potencial

hídrico, comprometendo o crescimento da planta, uma vez que a primeira resposta do déficit hídrico é a diminuição do turgor e, conseqüentemente, redução do crescimento (TAIZ; ZEIGER, 2017; LARCHER, 2004).

Segundo Taiz e Zeiger (2017), a resposta das plantas ao estresse hídrico limita o tamanho e o número de folhas, levando à redução no consumo de carbono e energia por esse órgão, ocorrendo grande alocação de fotoassimilados para o sistema radicular. Witschoreck et al. (2003), estudando a biomassa e o comprimento de raízes finas em *Eucalyptus urophylla* com 10 anos de idade, observaram que aproximadamente 57,9% da densidade de raízes finas foi encontrada nos primeiros 20 cm de profundidade do solo, e que a densidade de raízes finas diminuiu à medida que a profundidade do solo aumentava, havendo pouca variação após os 30 cm de profundidade.

As raízes se desenvolvem adequadamente em solos úmidos e suficientemente arejados. A presença da água na região meristemática e de alongação é necessária para manter a turgescência das células e ocorrer à divisão e extensão celular. Entretanto, o desenvolvimento da raiz em diâmetro é mais afetado pela deficiência hídrica do

que a elongação (RENDIG; TAYLOR, 1989). Durante o período seco, as raízes finas que se encontram na camada de solo com deficiência hídrica podem morrer parcialmente e haver modificações nas reservas de carboidratos, afetando a produção e sobrevivência da planta (REIS; REIS, 1991).]

Matos et al. (2016) conduziram um experimento em casa de vegetação com mudas de *Eucalyptus urocan* (cruzamento entre *E. urophylla* x *E. camaldulensis*), com cinco tratamentos (plantas irrigadas diariamente com água correspondente a 25, 50, 75, 100 e 125% da evapotranspiração diária). Estes autores observaram que sob condição de déficit hídrico o *E. urocan* mostrou significativo investimento no sistema radicular. Já Tatagiba et al., 2016, constatou que o investimento em biomassa do sistema radicular em profundidade pode ser um mecanismo de defesa da planta contra a seca, e está relacionado com sua capacidade de sobrevivência. A exploração de grande volume de solo a maiores profundidades pode evitar que as plantas experimentem deficiência hídrica capaz de prejudicar o crescimento em condições de campo (SASSE; SANDS, 1996).

Observa-se também, que a deficiência hídrica pode causar redução da

expansão foliar, altura e diâmetro das plantas, resultando em menor acúmulo de biomassa vegetal (FERNANDES et al., 2013; SCHWIDER et al., 2013; KLIPPEL et al., 2014; SANTOS et al., 2015; TATAGIBA et al., 2016). As folhas que crescem durante o período de deficiência hídrica não são apenas menores, mas podem apresentar baixa condutância estomática, mesmo quando a disponibilidade de água for restabelecida. As reduções na biomassa das folhas e área foliar das plantas podem ser resultantes da queda das folhas, a depender da intensidade da deficiência de água no solo. Silva et al. (2004), observaram uma redução na área foliar no tratamento com déficit hídrico, sendo esta diminuição de 63% na área total da folha, quando a água fornecida para os vasos foi de apenas 50% para a planta. Já Maseda e Fernández (2016) avaliando o crescimento de mudas de seis procedências de *Eucalyptus* em três regimes hídricos (100 % (controle); 72 % (seca moderada) e 51 % (seca severa) da capacidade de campo) observaram que para todas as procedências a biomassa total e a área foliar foram reduzidas quando a intensidade das secas aumentou.

Chaves (2001), estudando o comportamento de cinco clones de eucalipto submetidos a ciclos sucessivos de

deficiência hídrica no solo, verificou que a produção de matéria seca total dos clones submetidos ao déficit hídrico foi reduzida em relação às plantas irrigadas. As maiores reduções foram verificadas no tratamento severo, onde a irrigação era suspensa até que o solo atingisse o potencial hídrico de -1,50 MPa. A maior e menor redução na matéria seca das folhas observadas foram respectivamente, 68,6% e 31,7%, em função da abscisão foliar e redução da expansão foliar dos clones submetidos ao estresse hídrico. Xavier et al. (2013) também verificaram reduções de área foliar em procedências da mesma espécie do gênero *Eucalyptus*, submetidas à deficiência hídrica no solo. Tatagiba et al. (2015b), traz evidências de que o estresse provocado pela alta demanda evaporativa atmosférica associado a deficiência hídrica pode limitar ainda mais o crescimento das folhas em diferentes clones de eucalipto.

Torna-se importante salientar que podem existir diferenças no comportamento de resistência à seca em procedências e espécies de eucalipto, que pode ser percebido nas características fisiológicas e morfológicas das plantas ao longo de seu crescimento e desenvolvimento. Estudos realizados por Tatagiba et al. (2016), e Xavier et al. (2013), têm comparado materiais genéticos

bastante distintos, como espécies diferentes ou procedências diferentes de uma mesma espécie. A identificação desses mecanismos pode explicar as causas da resistência à seca de clones de eucalipto a servir como base para programas de melhoramento florestal.

Diversos parâmetros morfológicos das folhas têm sido relacionados com a adaptação das diferentes espécies vegetais à disponibilidade hídrica do ambiente (TAIZ; ZEIGER, 2017; LARCHER, 2004). O incremento no peso da matéria seca com relação à área foliar pode, muitas vezes, está relacionada às mudanças anatômicas internas das folhas, como a redução do tamanho das células, a maior densidade do sistema vascular e a maior quantidade de parênquima paliçádico em relação ao parênquima lacunoso (NOBEL, 1991).

Por outro lado, a deficiência hídrica também afeta razão da biomassa de raízes para a parte aérea. A razão da biomassa de raízes para a parte aérea parece ser governada por um balanço funcional entre absorção de água pelas raízes e fotossíntese pela parte aérea (TAIZ; ZEIGER, 2017). Segundo estes autores, a parte aérea continuará crescendo até que a absorção de água pelas raízes torne-se limitante, inversamente, as raízes crescerão

até que a demanda por fotossintatos da parte aérea iguale-se ao suprimento. Este balanço funcional é alterado se o suprimento hídrico decrescer.

A expansão foliar é muito precocemente afetada, quando a absorção de água é reduzida. No entanto, a atividade fotossintética é muito menos atingida. A inibição da expansão foliar reduz o consumo de carbono e energia, e uma maior proporção de assimilados vegetais pode ser distribuída ao sistema radicular, onde eles podem sustentar o crescimento posterior de raízes (TAIZ; ZEIGER, 2017), possibilitando absorver água das camadas mais profundas do solo, uma vez que os ápices das raízes perdem turgor em solo seco. Por outro lado, árvores que se desenvolvem em solos rasos podem sofrer com mais severidade uma eventual falta de água no solo (LARCHER, 2004).

Se as plantas passarem por um período de estresse hídrico após desenvolvimento substancial da área foliar, as folhas vão senescer e subseqüentemente cairão. A abscisão durante a deficiência hídrica resulta em grande parte da síntese acentuada e da sensibilidade ao etileno (TAIZ; ZEIGER, 2017). Em determinadas plantas o estresse hídrico não limita apenas o tamanho, mas também o número de folhas, pois ele diminui o número e a taxa

de crescimento dos ramos. O crescimento do caule tem sido menos estudado do que a expansão foliar, mas provavelmente ele é afetado pelas mesmas forças que limitam o crescimento das folhas durante o estresse.

Tatagiba et al., 2015b estudando a máxima capacidade de retenção de água (MCRA) no substrato em que as mudas de eucalipto podem ser submetidas, verificaram que a área foliar nos níveis de 90, 80 e 70% da MCRA registraram os maiores valores. A menor disponibilidade hídrica imposta pelos níveis de 60 e 50% da MCRA proporcionou redução média de 29% na área foliar em relação ao nível de 90% da MCRA. Entre os vários efeitos no crescimento das plantas, a redução da área foliar pode ser considerada uma das primeiras respostas decorrentes do estresse hídrico, constatando que a área foliar é um parâmetro que pode indicar a produtividade das culturas, uma vez que a intensidade do processo fotossintético é proporcional à área de interceptação da energia luminosa pelas folhas (CARON et al., 2012). Em alguns trabalhos, têm sido observadas reduções da área foliar de mudas em várias espécies do gênero *Eucalyptus*, submetidas ao déficit hídrico, sob diferentes condições ambientais (TATAGIBA et al.; 2007b, 2009; PEREIRA et al., 2010; KLIPPEL et al.,

2014). Em eucalipto a deficiência hídrica não limita apenas o tamanho das folhas, mas também o número, uma vez que pode haver diminuição no número de ramos.

#### 4. CONCLUSÃO

A deficiência hídrica causa alterações importantes nos processos fisiológicos e morfológicos, levando a redução no acúmulo de biomassa das plantas. A primeira reação à deficiência hídrica é o fechamento estomático, reduzindo a perda de água e, conseqüentemente, causando danos aos tecidos, afetando o crescimento, uma vez que reduz o tamanho e o número das folhas, e a taxa de expansão de galhos e caules, limitando assim a produtividade potencial em *Eucalyptus*. Dessa forma, conhecer os mecanismos ecofisiológicos responsáveis pelo crescimento e produção de *Eucalyptus* é de fundamental importância na busca de materiais genéticos tolerantes a seca.

#### 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADAMS, H. D.; ZEPPEL, M. J.; ANDEREGG, W. R.; HARTMANN, H.; LANDHÄUSSER, S. M.; TISSUE, D. T.; ANDEREGG, L. D. A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. **Nature Ecology & Evolution**, v.1, n. 9, p. 1285-1291, 2017.

AGÊNCIA BRASIL. Disponível em: <<https://agenciabrasil.ebc.com.br/geral/noticia/202209/florestasplantadasnobrasilocuparam-95-milhoes-hectares-2021>>. Acesso em: 19 marde 2023.

BENGTON, C.; FALK, S.; LARSSON, S. The after effect of water stress on transpiration rate change in abscisic acid content of young what plants. **Physiologia Plantarum**, v. 41, .p.149-154, 1977.

BLUN, A. Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential - are they compatible, dissonant, or mutually exclusive. **Australian Journal of Agricultural Research**, v. 56, n. 11, p. 1159–1168, 2005.

BOLHÀR-NORDENKAMPF, H.R.; LONG, S.P.; BAKER, N.R.; OQUIST, G.; SCHREIBER, U.; LECHNER, E.G. Chlorophyll fluorescence as probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrument. **Functional Ecology**, v.3, p.497-514, 1989.

BRUNINI, O.; CARDOSO, M. Efeito do déficit hídrico do solo sobre o comportamento estomático e potencial da água em mudas de seringueira. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.33, n.7, p.1053-1060, 1998.

CALDATO, S.L.; SCHUMACHER, M.V. O uso de água pelas plantações florestais – uma revisão. **Ciência Florestal**, v. 23, n. 3, p. 507- 516, 2013.

CALDER. I. R. Water use of eucalyptus – a review. In: CALDER, I.R., HAAL,R.L.; ADLARD, P.G (Ed.). Growth and water use of forest plantations. Chichester: John Wiley & Sons, 1992, p.167-179.p.381.

CARON, B. O.; SOUZA, V. Q.; TREVISAN, R.; BEHLING, A.;



SCHIMIDR, D.; ELOY, R. B. Eficiência de conversão de radiação fotossinteticamente ativa interceptada em fitomassa de mudas de eucalipto. **Revista Árvore**, v. 36, n. 5, p. 833 - 842, 2012.

CARVALHO, A. M. **Valorização da Madeira do híbrido *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla* através da produção conjunta de madeira serrada em pequenas dimensões, celulose e lenha**. 2000. 129 f. Dissertação (Mestrado em Ciências e Tecnologia de Madeiras) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

CAVALERI, M. A.; COBLE, A. P.; RYAN, M. G.; BAUERLE, W. L.; LOESCHER, H. W.; OBERBAUER, S. F. Tropical rainforest carbon sink declines during El Niño as a result of reduced photosynthesis and increased respiration rates. **New Phytologist**, v. 216, n. 1, p. 136-149, 2017

CHAVES, J. H. **Crescimento, fotossíntese e relações hídricas de clones de eucalipto sob diferentes regimes hídricos**. Viçosa: UFV, 2001. 106f. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2001.

CHAVES, J. H.; REIS, G. G.; REIS, M. G. F. et al. Early selection of eucalypt clones to be planted in environments with varying soil water availability: water relations of plants in small size plastic tubes. **Revista Árvore**, v.28, n.3, p.333-341, 2004.

CORNIC, G. Drought stress and high effects on leaf photosynthesis. In : BAKER, N.R., BOWYER, J.R (Ed.). Photoinhibition of photosynthesis, from molecular mechanisms to the field. Oxford: BIOS Cientific Publihers, 1994. p. 297-313.

DE LAS RIVAS, J.; BARBER, J. Structure and thermal stability of photo system II reaction centers studied by infrared spectroscopy. **Biochemistry**, v.36, p.8897-8903, 1997.

FERNANDES, E. T. et al. Crescimento de clones de eucalipto sob deficiência hídrica. **Enciclopédia Biosfera**, , v.9, n.17; p. 867-875, 2013

INOUE, M.T.; RIBEIRO, F.A. Fotossíntese e transpiração em *Eucalyptus grandis* e *saligna*. IPEF, n.40, p.15-20, 1988.

KLIPPEL, V. H.; PEZZOPANE, J. E. M.; PEZZOPANE, J. R. M.; TOLEDO, J. V. Impacto da deficiência hídrica no crescimento inicial de eucalipto. **Revista Científica Eletrônica de Engenharia Florestal**, v. 23, n. 1, p 48-59, 2014.

KOSLOWSKI, T.T.; PALLARDY, S.G. Physiology of woody plants, 2.ed. San Diego, Academic Press, 1996, 411p.

KRAUSE, G.H.; WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. Annual Review Plant Physiology. **Plant Molecular Biology**, v.42, p.313-349, 1991.

LACLAU, P. B.; DELGADO-ROJAS, J. B.; CHRISTINA, M, NOUVELLON, Y.; BOUILLET, J. P.; PICCOLO, M. C.; MOREIRA, M. Z.; GONÇALVES, J. L. M.; ROUPSARD, O.; LACLAU, J. P. Potassium fertilization increases water-use efficiency for stem biomass production without affecting intrinsic water-use efficiency in *Eucalyptus grandis* plantations. **Forest Ecology and Management**, v. 364, p. 77–89, 2016.

LARCHER, W. Ecofisiologia vegetal. São Carlos: Rima, 2004. 531p.

- LEMCOFF, J.L.; GUARNASCHELL, A.B.; GARAU, A.M.; BASCIALLI, M.E.; GHERSA, C.M. Osmotic adjustment and its use as a selection criterion in *Eucalyptus* seedlings. **Canadian Journal Forest Research**, v.24, p. 2404-2408, 1994.
- LIMA, W.P. Impacto ambiental do eucalipto. São Paulo: Universidade de São Paulo, 1996. 301p.
- LIMA, W. P.; JARVIS, P.; RHIZOPOULOU, S. Stomatal responses of *Eucalyptus* species to elevated CO<sub>2</sub> concentration and drought stress. **Scientia Agricola**, v.60, n.2, p.231-238, 2003.
- MALHI, Y.; DOUGHTY, C. E.; GOLDSMITH, G. R.; METCALFE, D. B.; GIRARDIN, C. A.; MARTHEWS, T. R.; DA COSTA, A. C. The linkages between photosynthesis, productivity, growth and biomass in lowland Amazonian forests. **Global Change Biology**, v. 21, n. 6, p. 2283-2295, 2015.
- MANSFIELD, T.A.; DAVIES, W.J. Mechanisms for leaf control of gas exchange. **BioScience**, v.35, p.158-164, 1985.
- MARTINS, F.B. et al. Deficiência hídrica no solo e seu efeito sobre transpiração, crescimento e desenvolvimento de mudas de duas espécies de eucalipto. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 32, n. 3, p. 1297-1306, 2008.
- MASEDA, P.H.; FERNÁNDEZ, R.J. Growth potential limits drought morphological plasticity in seedlings from six *Eucalyptus* provenances. **Tree physiology**, v. 36, n. 2, p.243-251, 2016.
- MATOS, F.S. *Eucalyptus urocan* drought tolerance mechanisms. **African Journal of Agricultural Research**, v. 11, n. 18, p. 1617- 1622, 2016.
- MEIR, P.; MENCUCCINI, M.; DEWAR, R. C. Drought- related tree mortality: addressing the gaps in understanding and prediction. **New Phytologist**, v. 207, n. 1, p. 28-33, 2015.
- MITCHELL, P.J.; O'GRADY, A.P. Adaptation of Leaf Water Relations to Climatic and Habitat Water Availability. **Forests**, v. 6, p. 2281-2295, 2015.
- MIELKE, M.S. **Regulação fisiológica e ambiental das trocas gasosas num plantio clonal de híbridos de *Eucalyptus grandis* Hill ex-Maiden**. Viçosa: UFV, 1997. 92f. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 1997.
- MUGUNGA, C. P. et al. Water use by short rotation *Eucalyptus* woodlots in southern Rwanda. **Agroforestry Systems**, v. 89, n. 6, p. 1119–1139, 2015.
- NOBEL, P.S. Physicochemical and environmental plant physiology. San Diego: Academic press, 1991. 635p.
- OTTO, M.S.G et al. Dominant clonal *Eucalyptus grandis* x *urophylla* trees use water more efficiently. **Forest Ecology and Management**. v. 328, p. 117-121, 2014.
- PEREIRA, M. R. R.; SOUZA, G. S. F. de; RODRIGUES, A. C. P.; MELHORANÇA FILHO, A. L.; KLAR, A. E. Growth analysis of clone eucalipto under hydric stress. **Irriga**, v. 15, n. 1, p. 98-110, 2010.
- REIS, G.G.; REIS, M.G.F. Respostas estomáticas e mudanças nos níveis de reservas de plantas intactas e de brotações de Dehn submetidas à deficiência hídrica

no solo. **Revista Árvore**, v.15, n.2 p.112-125, 1991.

RENDIG, V. V. & TAYLOR, H. M. Root growth and distribution. In: - Principles of soil-plant interrelationships. New York, McGraw-Hill, 1989. p. 37-77.

ROBERTS, S. et al. Predicting the water use of *Eucalyptus nitens* plantation sites in Tasmania from inventory data, and incorporation of water use into a forest estate model. **Forest Ecology and Management**, v. 343, p. 110–122, 2015.

SASSE, J.; SANDS, R. Comparative responses of cuttings and seedlings of *Eucalyptus globulus* to water stress. **Tree Physiology**, v. 16, n. 1, p. 287-294, 1996.

SCHURR, U.; GOLLAN, T.; SCHULTZE, E.D. Stomatal response to drying soil in relation to changes in the xylem sap composition of *Helianthus annuus*. II. Stomatal sensitivity to abscisic acid imported from the xylem sap. **Plant Cell Environment**, v.15, p. 561-567, 1992.

SILVA, F.C. et al. Responses to water stress in two *Eucalyptus globulus* clones differing in drought tolerance. **Tree Physiology**, v. 24, n. 10, p.1165–1172, 2004.

SCHWIDER, Y. S.; PEZZOPANE, J. E. M.; CORREA, V. B.; TOLEDO, J. V.; XAVIER, T. M. Efeito do déficit hídrico sobre o crescimento de eucalipto em diferentes condições microclimáticas. **Enciclopédia Biosfera**, v. 9, n. 16, p. 888-900, 2013.

TAIZ, L.; ZEIGER E. Fisiologia vegetal. 6. ed. Porto Alegre: Artemed, 2017. 858p.

TARDIEU, F.; DAVIES W.,J. Stomatal response to ABA is a function of current

plant water status. **Plant Physiology**, v.98, p. 540-545, 1992.

TARDIEU, F.; DAVIES, W.J. Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. **Plant Cell Environment**, v.16, p. 341-349, 1993.

TATAGIBA, S.D. et al. Comportamento fisiológico de dois clones de *Eucalyptus* na época seca e chuvosa. **Cerne**, v. 13, n. 2, p. 149- 159, 2007a.

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, 2007b.

TATAGIBA, S. D.; PEZZOPANE, J. E. M.; REIS, E. F. Relações hídricas e trocas gasosas na seleção precoce de clones de eucalipto para ambientes com diferenciada disponibilidade de água no solo. **Floresta**, v. 38, n. 2, p. 387-400, 2008.

TATAGIBA, S. D PEZZOPANE, J.E.M; REIS, E. F. Fotossíntese em *Eucalyptus* em diferentes condições edafoclimáticas. **Engenharia na Agricultura**, v. 23, n. 4, p. 336-345, 2015a.

TATAGIBA, S. D.; XAVIER, T. M. T.; TORRES, H.; PEZZOPANE, J. E. M.; CECÍLIO, R. A.; ZANETTI, S. S. Determinação da máxima capacidade de retenção de água no substrato para produção de mudas de eucalipto em viveiro. **Floresta**, v.45, n. 4, p. 745-754, 2015b.

TATAGIBA, S. D.; PEZZOPANE, J. E; M.; VINCO, J. S.; PINHEIRO, A. A. Crescimento de clones de eucalipto em diferentes condições microclimáticas e

laminas de água no substrato. **Irriga**, v. 21, n. 1, p. 104-118, 2016.

THOMPSON, D.D.; WILKINSON, S.; BACON, M.A.; DAVIES, W.J. Multiple signals and mechanisms that regulate leaf growth and stomatal behavior during water deficit. **Physiologia Plantarum**, v.100, p. 303-313, 1997.

TONELLO, K. C.; TEIXEIRA FILHO, J. Transpiração e condutância estomática de *Eucalyptus* sp em resposta à radiação global e diferentes condições hídricas. **Irriga**, v. 18, n. 4, p. 607-623, 2013.

TRUEBA, S.; POUTEAU, R.; LENS, F.; FEILD, T. S.; ISNARD, S.; OLSON, M. E.; DELZON, S. Vulnerability to xylem embolism as a major correlate of the environmental distribution of rain forest species on a tropical island. **Plant, Cell & Environment**, v. 40, n. 2, p. 277-289, 2017.

VANCLAY, J. K. Managing water use from forest plantations. **Forest Ecology and Management**, v. 257, n. 2, p. 385-389, 2009.

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

XAVIER, T. M. T.; PEZZOPANE, J. E. M.; PENCHEL R. M.; CALDEIRA M. V. W.; REIS, F. R. Influence of water deficit and season on biomass yield from clonal stands of *Eucalyptus*. **Cerne**, v. 19, n. 3, p. 473-479, 2013

WHITE, D. A. Managing for water-use efficient wood production in *Eucalyptus globules* plantations. **Forest Ecology and Management**, v. 331 p. 272–280, 2014.

WITSCHORECK, R.; SCHUMACHER, M. V.; CALDEIRA, M. V. W. Estimativa da biomassa e do comprimento de raízes finas em *Eucalyptus urophylla* S.T. Blake no município de Santa Maria-RS. **Revista Árvore**, v. 27, n. 2, p. 177-183. 2003.