



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

MARIANA DUARTE SILVA FONSECA

**TROCAS GASOSAS E CRESCIMENTO INICIAL DE CLONES DE EUCALIPTO EM
DIFERENTES CONDIÇÕES TÉRMICAS E HÍDRICAS**

JERÔNIMO MONTEIRO – ES

2019

MARIANA DUARTE SILVA FONSECA

**TROCAS GASOSAS E CRESCIMENTO INICIAL DE CLONES DE EUCALIPTO EM
DIFERENTES CONDIÇÕES TÉRMICAS E HÍDRICAS**

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

Orientador: Prof. Dr. José Eduardo Macedo Pezzopane

Coorientadora: Dra. Talita Miranda Teixeira Xavier

JERÔNIMO MONTEIRO – ES

2019

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

F676t Fonseca, Mariana Duarte Silva, 1989-
Trocas gasosas e crescimento inicial de clones de eucalipto
em diferentes condições térmicas e hídricas / Mariana Duarte
Silva Fonseca. - 2019.
82 f. : il.

Orientador: José Eduardo Macedo Pezzopane.
Coorientadora: Talita Miranda Teixeira Xavier.
Tese (Doutorado em Ciências Florestais) - Universidade
Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Agrárias e
Engenharias.

1. Amplitude térmica. 2. Biomassa. 3. Estresse hídrico. 4.
Estresse térmico. 5. Onda de calor. 6. Temperatura. I.
Pezzopane, José Eduardo Macedo. II. Xavier, Talita Miranda
Teixeira. III. Universidade Federal do Espírito Santo. Centro de
Ciências Agrárias e Engenharias. IV. Título.

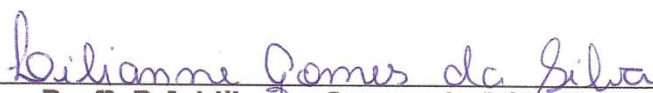
CDU: 630*38

**TROCAS GASOSAS E CRESCIMENTO INICIAL DE CLONES DE EUCALIPTO EM
DIFERENTES CONDIÇÕES TÉRMICAS E HÍDRICAS**

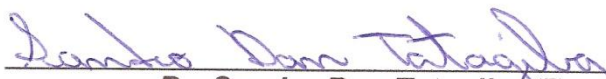
Mariana Duarte Silva Fonseca

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

Aprovada em 26 de Fevereiro de 2019



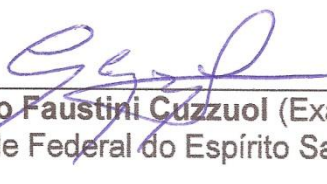
Prof^a. Dr^a. Lilianne Gomes da Silva (Examinadora externa)
Instituto Federal do Espírito Santo



Dr. Sandro Dan Tatagiba (Examinador externo)
Instituto Federal do Pará



Dr. João Vitor Toledo (Examinador externo)
Universidade Federal do Espírito Santo



Prof. Dr. Geraldo Rogerio Faustini Cuzzuol (Examinador Externo)
Universidade Federal do Espírito Santo



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

AGRADECIMENTOS

À Deus, soberano de todas as coisas, sou grata pela vida e todas as lições, surpresas, alegrias e tristezas que permearam meu caminho no doutorado.

À Universidade Federal do Espírito Santo e ao Programa de pós-graduação em Ciências Florestais pela oportunidade de expandir meus conhecimentos no curso de doutoramento.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

À minha família, pelo amor e suporte nesta empreitada chamada doutorado.

Ao meu caro orientador José Eduardo Macedo Pezzopane, pelo apoio e orientação tanto profissional quanto pessoal ao longo dos anos de convivência.

À Talita Miranda Teixeira Xavier, pela co-orientação, amizade e companheirismo.

À empresa Clonar Engenharia e Empreendimentos Florestais em nome de José Mauro Gomes, pela disponibilidade de material vegetal.

Aos professores Gilson Fernandes da Silva, Adriano Ribeiro de Mendonça, Paulo Cezar Cavatte, Geraldo Rogerio Faustini Cuzzuol, Willian Bucker Moraes pelas contribuições a minha formação e pesquisa.

Aos companheiros do Laboratório de Meteorologia e Ecofisiologia Florestal que me ajudaram nesta caminhada: Genilda Amaral, João Vitor Toledo, Vanessa Gomes, Raquel de Souza, Roberto da Costa, Luciana Paschoa, Elayne Galvão, Rogério Nória Júnior, Carol Firmino, Breno Oliveira.

Aos companheiros Valéria Klippel, Denise Soranso, Siléia Guimarães, Jessily Quaresma, Brunela Rodrigues, Daiana de Jesus, Julia Moreau, Laiz Ravani, Sandro Barros, Caroline de Araujo, Eduardo Araujo, Silvia C. G. de Souza, Tatiane Paulino, Luciana Ferreira, Kallil Castro, Elbya Gibson e Elizangela de Almeida por me ajudarem nas pesquisas e/ou suporte emocional.

Aos meus queridos vizinhos do prédio Republica Amarelinha, pela amizade, união e um pouco de açúcar.

Aos vários moradores da cidade de Jerônimo Monteiro, pelo acolhimento e amizade.

RESUMO

FONSECA, Mariana Duarte Silva Fonseca. **Trocas gasosas e crescimento inicial de clones de eucalipto em diferentes condições térmicas e hídricas**. 2019. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) – Universidade Federal do Espírito Santo, Jerônimo Monteiro, ES. Orientador: José Eduardo Macedo Pezzopane. Coorientador: Talita Miranda Teixeira Xavier.

A temperatura e a disponibilidade hídrica do solo são fatores cruciais para o estabelecimento das plantas. A variação da temperatura ao longo do dia e a disponibilidade hídrica do solo influenciam as trocas gasosas e o crescimento inicial das plantas, em especial de plantios de eucalipto. Este estudo objetivou analisar as trocas gasosas e o crescimento inicial de clones de eucalipto submetidas a diferentes regimes térmicos e hídricos. Foram realizados dois experimentos em casas de vegetação climatizadas para simulação de diferentes ambientes. O primeiro teve como objetivo analisar as trocas gasosas e o crescimento inicial de seis clones de eucalipto submetidas a ambientes com diferentes regimes térmicos. Como resultado, o clone AEC 1528 apresentou melhor produção de biomassa em ambientes mais quentes, acima de 19,9 °C de temperatura média; os clones GG157 e GG100 requerem ambiente com temperatura média de 21,4 °C; o AEC 144 foi tolerante à todos regimes térmicos estudados; temperatura média de 24,8 °C e menor amplitude térmica diária beneficiaram a produção do CNB 001, enquanto que temperaturas médias intermediárias (21,4 e 24,8 °C) foram as melhores para o clone CNB 002. Temperaturas médias baixas (19,9 °C) diminuíram a taxa de assimilação líquida dos clones. No segundo experimento, as plantas foram submetidas à ondas de calor (36,3; 42,8 e 45,4 °C) e deficiência hídrica. A deficiência hídrica causou maior interferência nas alterações das trocas gasosas, na massa seca (total, parte aérea, raiz) e área foliar do que a temperatura máxima da onda de calor em ambos os clones. O clone AEC 144 foi afetado pela condição hídrica, mas indiferente quanto às ondas de calor. O clone TP-361 foi afetado na onda de calor de 45,4 °C e 47% de disponibilidade de água no substrato. Variações de temperatura mínima, máxima, amplitude térmica e déficit hídrico apresentaram interferência direta nos valores de trocas gasosas e, conseqüentemente, produção de biomassa de clones de eucalipto.

Palavras-chave: Amplitude térmica, biomassa, estresse hídrico, estresse térmico, onda de calor, temperatura.

ABSTRACT

FONSECA, Mariana Duarte Silva Fonseca. **Gas exchange and initial growth of eucalyptus clones in different thermal and water conditions**. 2019. Thesis (Doctorate in Forest Sciences) - Federal University of Espírito Santo, Jerônimo Monteiro, ES. Advisor: José Eduardo Macedo Pezzopane. Co-advisor: Talita Miranda Teixeira Xavier.

The temperature and water availability of the soil are crucial factors for establishing the plants. The variation of temperature during the day the water availability of the soil influence the gas exchange and the initial plants growth, especially of eucalyptus plantations. This study aimed to analyze the gas exchange and initial growth of clonal eucalyptus seedlings submitted to different thermal regimes and water. Two experiments were carried out in climatized greenhouses for simulating different environments. The first one had as objective to analyze gas exchange and the initial growth of six eucalyptus clones submitted to environments with different thermal regimes. As a result, clone AEC 1528 showed better biomass production in warmer environments, above 19.9 °C average temperature; GG157 and GG100 clones require an average temperature of 21.4 °C; the AEC 144 was tolerant to all thermal regimes studied; average temperature of 24.8 °C and lower daily thermal amplitude benefited the production of CNB 001, while average intermediate temperatures (21.4 and 24.8 °C) were the best for clone CNB 002. Low average temperatures (19.9 °C) decreased the net assimilation rate of the clones. In the second experiment, the plants were submitted to heat waves (36.3, 42.8 and 45.4 °C) and water deficit. Water deficit caused greater interference in most in gas exchange alterations, dry matter (total, shoot, root) and leaf area than the maximum temperature of the heat wave in both clones. The AEC 144 clone was affected by the water condition, but was indifferent to heat waves. TP-361 clone was affected in the heat wave of 45.4 °C and 47% of substrate water availability. Variations of minimum temperature, maximum, thermal amplitude and water deficit presented direct interference in the gas exchange values and, consequently, biomass production of eucalyptus clones.

Keywords: Thermal amplitude, biomass, water stress, thermal stress, heat wave, temperature.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	9
REFERÊNCIAS	12
2 OBJETIVOS	14
2.1 OBJETIVO GERAL	14
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	14
3 REVISÃO DE LITERATURA	15
3.1 PLANTIOS DE EUCALIPTO E AS NOVAS FRONTEIRAS	15
3.2 REGIME TÉRMICO DO AR E AS RESPOSTAS FISILOGIAS DA PLANTA	16
3.3 ALTAS TEMPERATURAS E DEFICIÊNCIA HÍDRICA NAS RESPOSTAS FISILOGIAS DE PLANTAS	18
REFERÊNCIAS	24
CAPÍTULO 1	30
TROCAS GASOSAS E CRESCIMENTO INICIAL DE CLONES DE EUCALIPTO EM AMBIENTES COM DIFERENTES REGIMES TÉRMICOS DIÁRIOS	30
RESUMO	31
1 INTRODUÇÃO	32
2 MATERIAL E MÉTODOS	34
2.1 AVALIAÇÕES DE CRESCIMENTO	37
2.2 TROCAS GASOSAS	37
2.3 ANÁLISES ESTATÍSTICAS	37
3 RESULTADOS	39
4 DISCUSSÃO	50
5 CONCLUSÕES	55
REFERÊNCIAS	56
CAPÍTULO 2	60
TROCAS GASOSAS E CRESCIMENTO INICIAL DE CLONES DE EUCALIPTO SUBMETIDOS A ESTRESSES TÉRMICO E HÍDRICO	60
RESUMO	61
1 INTRODUÇÃO	62
2 MATERIAL E MÉTODOS	64
2.1 TROCAS GASOSAS	67
2.2 ANÁLISES DO CRESCIMENTO INICIAL	68
2.3 ANÁLISES ESTATÍSTICAS	68
3 RESULTADOS	70
4 DISCUSSÃO	75
5 CONCLUSÕES	78
REFERÊNCIAS	79
CONCLUSÕES GERAIS	82

1 INTRODUÇÃO

No Brasil, a maior parte das áreas de florestas plantadas comerciais, cerca de 73%, é constituída de plantios de eucalipto (IBÁ, 2017). A expansão da eucaliptocultura no mundo tem avançado fronteiras para regiões mais quentes e que, por vezes, apresentam baixa disponibilidade hídrica e fertilidade do solo (IBÁ, 2017; MATOS et al., 2016). Também, nos últimos anos, eventos climáticos causaram diminuição da precipitação e aumento da temperatura, o que afetou negativamente áreas produtoras de eucalipto no Brasil, com diminuição da produção e aumento da mortalidade de árvores (BOAS, 2014; BRITO et al., 2015). Esse panorama intensificou as pesquisas com ênfase na seleção de genótipos de eucalipto tolerantes e seus comportamentos em diferentes condições climáticas (BINKLEY et al., 2017).

A Temperatura do ar e disponibilidade de água são fatores climáticos fundamentais para o metabolismo das plantas. A temperatura regula a fluidez da membrana celular, a conformação de enzimas, atua nos processos de termoindução, termoperiodismo e termomorfismo, enquanto que a água atua na constituição do protoplasma, dissolução de substâncias, no preenchimento dos vacúolos e vesículas, na pressão de turgor da célula, transporte de solutos e regulação da temperatura da planta (LACHER, 2000). Além disso, temperatura e água são fatores elementares para mecanismos da planta que controlam a fotossíntese, respiração, condutância estomática, concentração e difusão do CO₂ e ativação enzimática, interferindo, desse modo, diretamente no processo fotossintético e produção de biomassa pela planta (HIKOSAKA et al., 2006).

As atividades vitais das plantas dependem da temperatura do meio ambiente no qual estão inseridas, de modo que existe uma temperatura ótima na qual as plantas se desenvolvem e crescem com total potencialidade. Valores extremos acima ou abaixo do ótimo podem paralisar ou não estimular o desenvolvimento e crescimento (NAGARAJAN; NAGARAJAN, 2010). Do mesmo modo, existe um nível de água ótimo no qual as plantas se desenvolvem e crescem com total potencialidade. O excesso de água pode reduzir a disponibilidade de oxigênio do solo e criar uma situação anaeróbica para as raízes, bem como baixos níveis de

água no solo prejudicam sua absorção pelas raízes e diminuem o fluxo de seiva, afetando o desenvolvimento e crescimento das plantas (TAIZ; ZEIGER, 2013).

A temperatura média do ambiente é o elemento meteorológico amplamente estudado por exercer importante influência sobre a fisiologia das plantas. Todavia, ambientes com mesmas temperaturas médias podem apresentar variação térmica diária diferentes entre si, o que proporciona diferentes amplitudes térmicas. A amplitude térmica também afeta o metabolismo do carbono nas plantas, contudo é pouco explorada pelas pesquisas científicas (BUENO et al., 2012). Estudos sobre como o regime térmico diário afeta a fisiologia de plantas envolvem predominantemente espécies de cunho agrônomo, portando, há uma lacuna científica sobre sua interferência na fisiologia de espécies florestais, em especial do eucalipto, dado que no Brasil a expansão da eucaliptocultura tem ido em direção à regiões onde há grande variação térmica diária.

Em um âmbito maior, eventos extremos de seca e calor decorrentes das mudanças climáticas têm afetado o crescimento e desenvolvimento de plantas de determinadas espécies, quando a temperatura do ar e o nível de disponibilidade hídrica no solo se distanciam da faixa ótima para elas (HATFIELD; PRUEGER, 2015). Algumas espécies de eucaliptos, a exemplo de *Eucalyptus parramattensis*, podem apresentar tolerância a ondas de calor extremo por meio de respostas fisiológicas conjuntas, compreendendo o aumento da tolerância térmica das folhas, desacoplamento da fotossíntese e condutância estomática (levando ao resfriamento da folha mesmo com fotossíntese zero ou negativa) e manutenção de sistema hidráulico funcional (DRAKE et al., 2018). Entretanto, outras espécies florestais podem ser prejudicadas fisiologicamente com o aquecimento, de modo a diminuir a fotossíntese, condutância estomática, sensibilidade estomática ao potencial hídrico e, por conseguinte, o saldo positivo de carbono (WU et al., 2018). O aumento previsto da frequência e duração de ondas de calor extremo eleva os riscos de aquecimento letal das folhas pela extrapolação das margens de segurança de tolerância térmicas do metabolismo foliar, colocando em risco a sobrevivência de um grande número de espécies em diferentes biomas (O'SULLIVAN et al., 2017).

Ondas de calor podem vir seguidas de estresse hídrico e as respostas fisiológicas obtidas dessa integração podem ser potencialmente negativas às plantas que, em casos extremos, acarreta em morte do indivíduo (SILVA et al., 2010; MITTLER, 2006; TESKEY et al., 2015). Considerando as previsões do aumento da

temperatura e escassez hídrica em um cenário futuro (IPCC, 2014), a compreensão da associação desses dois fatores pode esclarecer como plantas de eucalipto respondem quando está tensionada térmica e hidricamente.

Esta tese subdividi-se em dois capítulos. No primeiro, investigou-se as variações dos regimes térmicos diários no comportamento das trocas gasosas e crescimento inicial de seis clones de eucalipto. No segundo capítulo, investigou-se as trocas gasosas e crescimento inicial de dois clones de eucalipto após serem submetidos à ondas de calor e deficiência hídrica.

Trabalhos dessas naturezas, envolvendo o regime térmico diário e a associação de estresses são essenciais para que se compreenda os efeitos edafoclimáticos em plantas de clones de eucalipto frente às mudanças climáticas e adequar a escolha do material genético ao ambiente de plantio.

REFERÊNCIAS

- BINKLEY, D.; CAMPOE, O. C.; ALVARES, C.; CARNEIRO, R. L.; CEGATTA, Í.; STAPE, J. L. The interactions of climate, spacing and genetics on clonal Eucalyptus plantations across Brazil and Uruguay. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 405, n. p. 271-283, Dec 2017.
- BOAS, R. V. Análise: Seca atinge eucaliptos e pode elevar custos de celulose no Brasil. **REUTERS**: São Paulo, 9 abr. 2014. Disponível em: <http://br.reuters.com/article/domesticNews/idBRSPEA3802520140409>. Acesso em: 7 maio 2016.
- BRITO, T. T.; PONTES DA SILVA, B. F.; PANTOJA, P. H. B.; RAMOS, H. E. dos A.; SILVA, J. G. F. da.; MAIA, I. F.; THOMAZ, L. B. Análise climática do trimestre outubro a dezembro de 2015. **Boletim Climatológico Trimestral do Espírito Santo**, Vitória, v. 1, n. 4, p. 4-24, 2015.
- BUENO, A. C. R.; PRUDENTE, D. A.; MACHADO, E. C.; RIBEIRO, R. V. Daily temperature amplitude affects the vegetative growth and carbon metabolism of orange trees in a rootstock-dependent manner. **Journal of Plant Growth Regulation**, New York, v. 31, n. 3, p. 309-319, Nov. 2012.
- DRAKE, J. E.; TJOELKER, M. G.; VÅRHAMMAR, A.; MEDLYN, B. E.; REICH, P. B.; LEIGH, A.; PFAUTSCH, S.; BLACKMAN, C. J.; LÓPEZ, R.; ASPINWALL, M. J.; CROUS, K. Y.; DUURSMA, R. A.; KUMARATHUNGE, D.; KAUWE, M. G. D.; JIANG, M.; NICOTRA, A. B.; TISSUE, D. T.; CHOA, B.; ATKIN, O. K.; CROUS, K. Trees tolerate an extreme heatwave via sustained transpirational cooling and increased leaf thermal tolerance. **Global change biology**, Oxford, v. 24, n. 6, Jan. 2018.
- HATFIELD, J. L.; PRUEGER, J. H. Temperature extremes: effect on plant growth and development. **Weather and Climate e Extremes**, Amsterdam, v. 10, part A, p. 4-10, Dec. 2015.
- HIKOSAKA, K.; ISHIKAWA, K.; BORJIGIDAI, A.; MULLER, O.; ONODA, Y. Temperature acclimation of photosynthesis: mechanisms involved in the changes in temperature dependence of photosynthetic rate. **Journal of experimental botany**, Oxford, v. 57, n. 2, p. 291-302, Jan. 2006.
- INDÚSTRIA BRASILEIRA DE ÁRVORES (IBÁ). **Anuário estatístico do IBÁ 2017 - ano base 2016**. Brasília: IBÁ. 2017. 80 p.
- IPCC. **Climate Change 2014**: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC, Geneva, Switzerland, 2014. 151 p.
- LACHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos: RiMa Artes e Textos, 2000. 351 p.
- MATOS, F. S.; OLIVEIRA, P. R. C.; GIL, J. L. R. A., SOUSA, P. V. de; GONÇALVES, G. A.; SOUSA, M. P. B. L.; SILVEIRA, P. S. da; SILVA, L. M. da. Eucalyptus urocan

drought tolerance mechanisms. **African Journal of Agricultural Research**, [S.l.], v. 11, n. 18, p. 1617-1622, May 2016.

MITTLER, R. Abiotic stress, the field environment and stress combination. **Trends in Plant Science**, Cambridge, v.11, n.1, p. 15-19, Jan. 2006.

NAGARAJAN, S.; NAGARAJAN, S. Abiotic tolerance and crop improvement. In PAREEK, A.; SOPORY, S. K.; BOHNERT, H.; GOBINDJEE, A. (editors) **Abiotic Stress Adaptation in Plants**. Amsterdam: Springer, 2010. p. 1-11.

O'SULLIVAN, O. S.; HESKEL, M. A.; REICH, P. B.; TJOELKER, M. G.; WEERASINGHE, L. K.; PENILLARD, A.; ZHU, L.; EGERTON, J. J. G.; BLOOMFIELD, K. J.; CREEK, D.; BAHAR, N. H. A.; GRIFFIN, K. L.; HURRY, V.; MEIR, P.; TURNBULL, M. H.; ATKIN, O. K. Thermal limits of leaf metabolism across biomes. **Global change biology**, Oxford, v. 23, n. 1, p. 209-223, Jan. 2017.

SILVA, E. N.; FERREIRA-SILVA, S. L.; FONTENELE, A. de V.; RIBEIRO, R. V.; VIÉGAS, R. A.; SILVEIRA, J. A. G. Photosynthetic changes and protective mechanisms against oxidative damage subjected to isolated and combined drought and heat stresses in *Jatropha curcas* plants. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 167, n. 14, p. 1157-1164, Sep. 2010.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 5. ed. Porto Alegre: Artmed, 2013. 918 p.

TESKEY, R.; WERTIN, T.; BAUWERAERTS, I.; AMEYE, M.; MCGUIRE, M. A.; STEPPE, K. Responses of tree species to heat waves and extreme heat events. **Plant, Cell & Environment**, Hoboken, v. 38, n. 9, p. 1699-1712, Set. 2015.

WU, G.; LIU, H.; HUA, L.; LUO, Q.; LIN, Y.; HE, P.; FENG, S.; LIU, J.; YE, Q. Differential responses of stomata and photosynthesis to elevated temperature in two co-occurring subtropical forest tree species. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 9, p. 467, Apr. 2018.

2 OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GERAL

Avaliar a trocas gasosas e o crescimento inicial de eucalipto submetidas a diferentes regimes térmicos diário e hídricos.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Avaliar a trocas gasosas e o crescimento inicial de mudas de seis clones de eucalipto submetidas a ambientes com diferentes regimes térmicos diários. (Capítulo 1).
- Avaliar a trocas gasosas e o crescimento inicial de mudas de dois clones eucalipto submetidos à ondas de calor e deficiência hídrica. (Capítulo 2).

3 REVISÃO DE LITERATURA

3.1 PLANTIOS DE EUCALIPTO E AS NOVAS FRONTEIRAS

Eucalipto é um dos grupos de espécies florestais comerciais mais usados, priorizados e plantados em todo o mundo. Há fortes investimentos em biotecnologia e estudos genômicos para alcançar a máxima produtividade dos plantios de eucalipto, como os notáveis programas de melhoramento do Brasil, os quais selecionaram e desenvolveram híbridos de espécies desse grupo que resultaram em árvores com o crescimento mais rápido no mundo (FAO, 2014).

Em 2016, a produtividade média dos plantios brasileiros alcançou $35,5 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$, contudo tem ela aumentado a taxas menores nos últimos anos devido às mudanças climáticas, como a diminuição da precipitação, e a expansão das fronteiras florestais para regiões mais secas (IBÁ, 2017). O incremento médio anual das plantações do eucalipto no Brasil pode variar de 20 a $45 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$, onde os menores incrementos são encontrados em sítios sujeitos à estresses ambientais, notadamente nutricional e hídrico (GONÇALVES et al., 2017).

Os plantios de eucalipto no Brasil têm se expandindo para as regiões centro-oeste e nordeste de clima tropical, destacando-se os estados de Tocantins, Maranhão, Mato Grosso do Sul e Piauí (GONÇALVES et al., 2013), em razão do aumento dos custos de terras e do valor das culturas agrícolas nas regiões Sul e Sudeste, onde se localizam a maioria dos plantios. Entretanto, como essas novas regiões de plantio apresentam uma estação seca que tende a estressar hidricamente as plantas, torna-se imprescindível a seleção de genótipos adaptados a locais quentes e secos (BINKLEY et al., 2017; GONÇALVES et al., 2013).

Estudo recente sobre respostas de clones de eucalipto ao longo do gradiente de latitude do Brasil mostrou que o crescimento dessa cultura está diretamente relacionado à temperatura e precipitação. A expansão da eucaliptocultura para locais mais quentes pode reduzir o crescimento e produção das árvores na mesma intensidade que o deslocamento dos plantios para locais pouco mais secos pode causar. Como as respostas dos clones diferem tanto entre si, quanto ao longo do gradiente geográfico, é possível selecionar clones mais apropriados a determinada região (BINKLEY et al., 2017).

Uma vez que existe grande diversidade de espécies e híbridos de eucaliptos com diferentes capacidades edafoclimáticas, os programas de melhoramento e seleção genética procuram estabelecer os melhores genótipos para as regiões brasileiras. Sabe-se que plantios clonais de híbridos de eucalipto são mais adaptáveis a regiões com sazonalidade acentuada e longos períodos de seca por apresentarem maior resistência, em especial, a fatores bióticos e abióticos (GONÇALVES et al., 2013).

Entre os materiais genéticos, os híbridos do cruzamento *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis*, apresentam melhor aptidão edafoclimática na maioria das regiões brasileiras (GONÇALVES et al., 2013). Além desses híbridos, os genótipos de *E. grandis*, *E. urophylla*, *E. saligna*, *E. vitaminalis*, *E. benthamii* e *E. dunii* são os mais plantados no Brasil (PINTO JÚNIOR; SANTAROSA; GOULART, 2014).

3.2 REGIME TÉRMICO DO AR E AS RESPOSTAS FISIOLÓGICAS DA PLANTA

O desenvolvimento e a produtividade das plantas está atrelado tanto à fatores ambientais bióticos (plantas, animais e microorganismos) como abióticos (atmosfera, solo e água). Neste segundo caso, o clima tem grande influência nos processos fisiológicos como a fotossíntese e, conseqüentemente, a produção de biomassa (PEREIRA; ANGELOCCI; SENTELHAS, 2002), em especial o fator temperatura.

O crescimento e desenvolvimento das plantas depende do regime diário de temperatura (GRIMSTAD; FRIMANSLUND, 1993). As temperaturas máximas ocorrem durante o dia e influenciam a taxa de fotossíntese líquida das plantas, enquanto as mínimas acontecem a noite. As temperaturas durante o dia normalmente têm maior influência no desenvolvimento da planta do que as noturnas (YIN; KROFF; GOUDRIANN, 1996). Essas variações de temperatura ao longo do dia dão origem ao regime térmico ou valor médio desse componente. Considerando que a amplitude térmica do ar (AT) é uma variável climática definida pela diferença entre a temperatura máxima e mínima do dia, mudanças na AT também podem exercer importante efeito no crescimento das plantas (CERASOLI et al., 2014).

Nas últimas décadas, observou-se um aumento da temperatura mínima em todas as regiões da Terra, com repercussão na diminuição da amplitude térmica global e, conseqüentemente, na fisiologia das plantas (VOSE; EASTERLING; GLEASON, 2005; PENG et al., 2004; PRASAD; BHEEMANAHALLI; JAGADISH,

2017; VALVERDE et al., 2015). Quando ocorre diminuição da amplitude térmica, principalmente devido ao aumento das temperaturas noturnas, ocorre aumento da respiração noturna das folhas com diminuição do *pool* de carboidratos e aumento do custo de manutenção celular, o que desfavorece a formação de componentes estruturais do carbono e resulta menores investimentos e rendimentos em produção de biomassa (SHI et al., 2013; SUNOJ et al., 2016; TAIZ; ZEIGER, 2013).

Heuvelink (1989) observando o comportamento de tomate em ambientes com diferentes temperaturas diurnas e noturnas, notou que quando as temperaturas noturnas foram maiores que as diurnas ocorreu diminuição do crescimento da planta assim como a redução da área foliar específica.

Em pepino, Grimstad e Frimanslund (1993) observaram que o desenvolvimento da planta estava atrelado ao regime de temperatura. Contudo, ressalva-se que não são todas as espécies que são influenciadas pelo regime temperaturas diárias.

Em plantas de *Campanula isophylla*, Moe (1990) relatou que a diferença das temperaturas diurnas e noturnas (DIF) influenciou no alongamento da haste e altura final da planta. Quanto maior foi a DIF, maior foi a altura da planta. Nessa espécie a DIF mostrou grande importância no alongamento da haste do que os valores de temperatura média, temperatura diurna ou temperatura noturna. Uma variação da DIF de -12 a +12 °C proporcionou um incremento de 230% na altura final da planta no estágio de antítese. Quando aplicado o regulador de crescimento no alongamento do caule e floração da planta observou-se que o aumento da altura em relação a DIF foi menor que o tratamento controle. Os resultados sugeriram que o ácido giberélico, principalmente, possa estar mediando o alongamento do caule sob efeito da DIF.

Em *Araucaria angustifolia*, espécie de clima subtropical, Castro, Kissmann, Habermann (2017) constataram que maior amplitude da temperatura diária beneficiou o crescimento da espécie em condições quentes. Os autores observaram maior aumento do crescimento da planta crescendo em ambiente em condições quentes (19-33 °C, AT = 14,5°C) do que em frias (17,5-20,8 °C, AT = 3,3 °C), embora a fotossíntese não tenha sido influenciada e que esse aumento se deva a ampliação da área foliar por planta.

Bueno et al. (2012), estudando o efeito da amplitude térmica diária no crescimento e metabolismo do carbono em duas variedades de laranjeiras jovens,

observaram que o aumento da AT afetou o metabolismo do carbono. Plantas submetidas à amplitude térmica de 15 °C (17,5 – 32,5 °C) apresentaram maiores partição de matéria seca da parte aérea, crescimento e eficiência fotossintética, melhorando o metabolismo em relação a plantas submetidas ao ambiente com 0 °C de amplitude térmica. Neste estudo a respiração noturna, a respiração diária das folhas, pigmentos fotossintetizantes e a concentração de nitrogênio foliar não foram influenciados pelas amplitudes utilizadas. Os autores sugeriram que esse efeito da AT possa ser mediado por alterações hormonais como a giberelina.

Em milho, Sunoj et al. (2016) testando duas médias diárias de temperatura (30 °C e 35 °C) com três amplitudes de temperatura diurna (2 °C, 10 °C e 18 °C) observaram que a maior amplitude térmica estimulou o aumento da área foliar, biomassa total e altura e diminuiu a taxa de respiração noturna e a eficiência fotoquímica do PSII da planta. Em amplitudes menores ocorreu maior respiração foliar, indicando que temperaturas noturnas mais altas afetam negativamente o crescimento e os teores dos carboidratos na planta. Contudo, a taxa fotossintética não foi diferente entre os tratamentos indicando que pode ter ocorrido maior consumo do carbono produzido para atender a alta taxa de respiração noturna nas amplitudes térmicas menores, o que acarretou em menores valores de biomassa.

3.3 ALTAS TEMPERATURAS E DEFICIÊNCIA HÍDRICA NAS RESPOSTAS FISIOLÓGICAS DE PLANTAS

As mudanças climáticas impactam fortemente os sistemas naturais. Estima-se que a temperatura terrestre aumente de 0,3 °C a 1,7 °C até o final do século XXI, no cenário mais otimista. Eventos extremos mais graves e frequentes, como ondas de calor, incêndios florestais, seca, inundações e ciclones afetam não somente os ecossistemas, mas também a produção de alimentos, fornecimento de água e outros produtos e serviços. Para as Américas Central e do Sul, o aumento da temperatura, a diminuição da precipitação e o aumento da seca devem elevar os riscos da produção de culturas alimentares e não alimentares. Algumas culturas poderão se beneficiar com essas mudanças incrementando sua produção em 10%, enquanto outras poderão apresentar perdas de rendimento em 25% (IPCC, 2014). No Brasil, prevê-se aumento do risco climático para as culturas e formações florestais em decorrência do aumento da temperatura e da deficiência hídrica (PBMCI, 2014).

Temperaturas elevadas podem estimular a fotossíntese das plantas (GARRUÑA-HERNÁNDEZ et al., 2014). Entretanto, sob temperaturas supraótimas podem desenvolver estresse térmico causando instabilidade na fotossíntese e uma recuperação lenta ou reduzida dos níveis de fotossíntese após a eliminação do agente estressor (HÜVE et al., 2011).

A alteração do metabolismo, fisiologia, função ou desempenho normal da planta de forma que lhe cause dano ou injúria a longo prazo é considerado como estresse. O estresse térmico pode ser causado por extremos de temperatura, sejam altas ou baixas. Do mesmo modo, extremos de níveis de água, tanto para a falta d'água no solo quanto alagamento, podem levar a planta a manifestar estresse hídrico (NAGARAJAN; NAGARAJAN, 2010; TAIZ; ZEIGER, 2013). Os estresses térmico e hídrico, em especial por altas temperaturas e por deficiência hídrica, são os mais estudados atualmente devido as mudanças climáticas projetarem que haverá aumento de temperatura e escassez de água.

Em nível celular, altas temperaturas podem reduzir o funcionamento do fotossistema II (PSII) e da atividade da Rubisco, além de aumentar a fluidez da membrana do tilacoide e a expressão de proteínas do choque térmico – HSP (TESKEY et al., 2015). A exemplo, no trabalho de Hozain et al. (2010), *Populus balsamifera* e *P. Deltoides* apresentaram uma redução na eficiência da carboxilação em temperaturas acima do ótimo devido a diminuição da afinidade da Rubisco de capturar o CO₂ concomitante com o decréscimo da fotossíntese.

Na folha, altas temperaturas provocam elevação da respiração no escuro e da fotorrespiração, decréscimo da fotossíntese e pode haver aumento ou redução da condutância estomática e transpiração, bem como aumento ou nenhuma alteração na emissão de compostos orgânicos voláteis (TESKEY et al., 2015). Ao projetar o efeito das altas temperaturas para uma planta inteira, pode ser observado decréscimos no desenvolvimento foliar, crescimento, acúmulo de massa seca de raízes e fecundidade, bem como aumento do desfolhamento, brotação precoce de folhas e da mortalidade dos indivíduos (NOIA JUNIOR et al., 2018; TESKEY et al., 2015). Desses processos, poucos são os que tem variação genética conhecida aptos para uso na seleção genética quando se trata de árvores, o que torna útil na seleção de indivíduos mais resistentes a altas temperaturas, como acontece em importantes culturas agrícolas. Contudo, a maioria desses processos são passíveis de aclimação (TESKEY et al., 2015).

Em altas temperaturas ocorre a produção de espécies reativas de oxigênio (EROs) no PSII ou nas membranas dos tilacóides, o que pode levar a peroxidação lipídica e dano oxidativo às proteínas do PSII resultando em modificação da fluidez da membrana lipídica e clivagem ou agregação das proteínas do PSII (em especial a proteína D1). Em casos de estresse térmico leves, a proteína D1 pode ser danificada, mas substituída pela formação de uma outra, resultando em uma fotoinibição reversível. Em casos mais graves, quando os danos oxidativos levam à clivagem ou agregação das proteínas do PSII, ocorre fotoinibição irreversível e inativação do PSII (YAMAMOTO, 2016; POSPÍŠIL; YAMAMOTO, 2017).

As EROs também podem atuar como moléculas ativadoras das vias de resposta ao estresse e acionam mecanismos de defesa, assim há produção e acionamento de enzimas que tentarão proteger as plantas dos danos oxidativos (SUZUKI; MITTLER, 2006; BAXTER; MITTLER; SUZUKI, 2014). O sistema antioxidante das plantas atuará, então, de modo a reduzir e eliminar as EROs que prejudicam componentes celulares da planta dispondo de enzimas, a exemplo, da catalase (CAT), peroxidase (POX), peroxidase do ascorbato (APX) e a superóxido dismutase (SOD) (MITTLER, 2002). Outros componentes que a planta dispõe para a resposta ao estresse térmico são as proteínas de choque térmico (HSPs) comandadas por fatores de transcrição do estresse por calor (HSFs) que podem também ser induzidos pelas EROs; por fitohormônios como o ácido abscísico (ABA), ácido salicílico (SA) e etileno; e transientes citosólicos de Ca^{2+} (KOTAK et al., 2007).

Estima-se que, para o ano de 2050, o aumento das ondas de calor pode elevar as temperaturas a um nível que excede as margens de tolerância térmica do metabolismo foliar de um número crescente de espécies, em especial das latitudes de 20 a 50°, além da possibilidade de afetar vários biomas a medida que essa mudança climática se tornar mais severa (O'SULLIVAN et al., 2017).

Ondas de calor consecutivas podem afetar a performance fotossintética de espécies florestais, a exemplo de *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* submetidas à três ondas de calor de 30-44 °C. Neste estudo verificou-se decréscimos nas taxas fotossintéticas com o comprometimento nas taxas de transporte de elétrons e alterações na condutância estomática, com persistência dos sintomas mesmo depois de seis semanas após a última onda de calor (DUARTE et al., 2016).

Ameye et al. (2012), estudando ondas de calor e diferentes concentrações de CO_2 em mudas de *Pinus taeda* e *Quercus rubra*, observaram que a elevação do CO_2

atenuou os efeitos negativos da alta temperatura. Os autores ressaltaram ainda que altas temperaturas podem não afetar tanto o desempenho fotossintético se a planta estiver com suprimento adequado de água no solo. Nesse caso, o efeito negativo pode ser atenuado, contudo pode ser expressado se ocorrer alguma onda de calor extrema. Notou-se que os mecanismos que levaram a redução da fotossíntese foram diferentes entre as espécies estudadas. Em *P. taeda* foi devido a redução do rendimento quântico efetivo de PSII (F_v'/F_m') enquanto que para *Q. rubra* foi redução do rendimento quântico do PSII (ϕ_{II}) (AMEYE et al., 2012).

Bauweraerts et al. (2013) reportaram que ondas de calor em mudas de *Q. rubra* inibiram a produção de biomassa e as trocas gasosas, mas que a intensidade do efeito foi dependente dos níveis de CO₂ e disponibilidade de água no solo. Quando em condições normais de CO₂ e com elevado nível de água no solo, uma onda de calor de +3 °C em relação a temperatura do controle mostrou-se benéfico causando aumento da biomassa. Já o aumento de +6 °C e +12 °C resultaram em efeito negativo na biomassa que foi atenuado somente em condições elevadas de CO₂. Quando em baixo nível de água, as respostas foram semelhantes, contudo com o efeito negativo mais intenso.

O estresse térmico por altas temperaturas também pode causar a morte das plantas. Quando as consequências desse estresse térmico extrapolam o limiar de um indivíduo e afeta ecossistemas, percebe-se o quanto é preocupante a perspectiva das mudanças climáticas com a previsão de elevação da temperatura que pode resultar em estresses térmico mais severos e duradouros às plantas. No oeste dos Estados Unidos, o aumento da taxa de mortalidade de árvores de diferentes espécies em florestas de coníferas foi demonstrado estar firmemente relacionado com o aumento da temperatura da região nos últimos anos (VAN MANTGEM et al., 2009).

Em condições naturais, o aumento da temperatura do ar tende a estimular o consumo de água pelas plantas e, muitas vezes, a alta demanda atmosférica, resultado da temperatura elevada e baixa umidade relativa do ar, está correlacionada com a redução da disponibilidade hídrica, o que afeta a fisiologia vegetal (MORAES et al., 2011). Estudos mostram como as respostas fisiológicas e do crescimento do eucalipto são afetadas pela deficiência hídrica nas plantas e, em casos graves, podendo também levar a morte da planta (CORREIA et al., 2014; FERNANDES; CAIRO; NOVAES, 2015; GRANDA et al., 2014; MASEDA;

FERNANDEZ, 2016; MERCHANT et al., 2007; TATAGIBA; PEZZOPANE; REIS, 2008, WARREN; ARANDA; CANO, 2011; ZHOU; MEDLYN; PRENTICE, 2016).

A deficiência hídrica no solo pode desencadear estresse hídrico em clones de eucalipto, tendo como consequências a diminuição da fotossíntese, transpiração, condutância estomática, potencial hídrico da folha e teor relativo de água e aumento da concentração interna de CO₂ das folhas (FERNANDES; CAIRO; NOVAES, 2015). Além disso, pode causar a redução da área foliar e perdas de folhas (desfolhamento) (WHYTE et al., 2011), diminuição da eficiência do uso da água (TATAGIBA; PEZZOPANE; REIS, 2008) e alterações bioquímicas (CORREIA et al., 2014). Sob seca severa, clones de eucalipto podem apresentar redução da taxa de crescimento relativo, da área foliar, do comprimento específico da raiz e da capacidade de transporte de água, afetando a produção de biomassa total e seu fracionamento para órgãos da planta, com diminuição da massa foliar e aumento radicular (MASEDA; FERNANDEZ, 2016)

Otto (2015) observou que em mudas de clones de eucalipto, o estresse hídrico provocou diminuição da taxa fotossintética em todos os clones em aproximadamente 60% e aumentou a concentração de ácido gama-aminobutírico (GABA), hormônio relacionado a percepção da planta ao estresse. Além disso, o estresse hídrico reduziu a espessura da folha e aumentou a densidade estomática da face abaxial, bem como implicou na elevação do número de estômatos em todos os clones.

Alterações na condutância estomática podem indicar sinais do estresse hídrico em eucaliptos (VALADARES; PAULA; PAULA, 2014). Em *E. globulus*, plantas tolerantes ao estresse hídrico pela falta d'água apresentam sistema radicular bem desenvolvido, perda parcial de folhas, maiores quantidades de hormônios, proteínas de estresse e investimento de carbono nos processos de manutenção (VALDÉS et al., 2013). Ainda, plantas tolerantes ao estresse hídrico possuem maior eficiência quântica do PSII (F_v/F_m) (SILVA et al., 2016).

Na África do Sul, clones puros e híbridos de eucalipto foram plantados em quatro áreas de clima semi-árido. Testaram-se 50 materiais genéticos, sendo 13 espécies puras, 33 procedências e cinco híbridos interespecíficos de 17 procedências. Os resultados demonstraram que houve baixa taxa de sobrevivência. Os mais resistentes a condições de aridez em todas as áreas foram *E. gomphocephala*, *E. camaldulensis*, *E. tereticornis* e os clones híbridos de *E.*

camaldulensis e *E. tereticornis* com *E. grandis*. Por seus desempenhos no crescimento e qualidade da madeira, as espécies *E. gomphocephala* e *E. cladocalyx* foram as recomendadas para as áreas mais secas e mais úmidas, respectivamente, além de ambas serem resistentes a doenças da região estudada (DU TOIT et al. 2017).

Normalmente, quando ocorre eventos de ondas de calor, estas estão associadas com eventos de seca (TESKEY et al., 2015). Esses eventos climáticos podem acarretar em estresse térmico e hídrico nas plantas. Quando há a associação de estresses térmico e hídrico as respostas fisiológicas, como trocas gasosas, atividade fotoquímicas e metabolismo oxidativo, podem apresentar maiores danos do que quando cada um desses estresses ocorrem de forma isolada (SILVA et al., 2010). Em casos extremos, essa associação pode gerar a morte das árvores (TESKEY et al., 2015). Estudos indicam que as respostas a associação de estresses são singulares e, deste modo, podendo ser tratado como um novo estresse (GRIGOROVA et al., 2012; MITTLER, 2006).

Silva et al. (2010) observaram que a combinação de estresses térmico e hídrico em plantas de pinhão manso (*Jatropha curcas*) apresentaram diferentes respostas nas trocas gasosas, atividades fotoquímicas e metabolismo oxidativo, com maiores danos do que quando os estresses foram aplicados de forma isolada.

Na Austrália, plantios de *E. regnans* passaram por eventos extremos de calor e seca em 2009 onde registrou-se decréscimo do uso da água por toda a planta com a diminuição da água no solo, porém sem ter ocorrido o colapso do fluxo de seiva e morte das árvores. Isso pode ser devido a estrutura do solo e da capacidade da planta em desenvolver raízes e boas propriedades hidráulicas, como elevada limitação da condutância estomática à alta resistência ao déficit de pressão de vapor que favorece o aumento do potencial de água na folha e impede a cavitação do xilema. Associado a isso, observou-se diminuição do tamanho da folha e eventuais abscisões foliares (PFAUTSCH; ADAMS, 2013).

REFERÊNCIAS

- AMEYE, M.; WERTIN, T.; BAUWERAERTS, I.; MCGUIRE, M.; TESKEY, R.; STEPPE, K. The effect of induced heat waves on *Pinus taeda* and *Quercus rubra* seedlings in ambient and elevated CO₂ atmospheres. **New Phytologist**, London, v. 196, n. 2, p. 448-461, Oct. 2012.
- BAUWERAERTS, I.; WERTIN, T. M.; AMEYE, M.; MCGUIRE, M. A.; TESKEY, R. O.; STEPPE, K. The effect of heat waves, elevated [CO₂] and low soil water availability on northern red oak (*Quercus rubra* L.) seedlings. **Global Change Biology**, Oxford, v. 19, n. 2, p. 517-528, Feb. 2013.
- BAXTER, A.; MITTLER, R.; SUZUKI, N. ROS as key players in plant stress signalling. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 65, n. 5, p. 1229-1240, Mar. 2014.
- BINKLEY, D.; CAMPOE, O. C.; ALVARES, C.; CARNEIRO, R. L.; CEGATTA, Í.; STAPE, J. L. The interactions of climate, spacing and genetics on clonal Eucalyptus plantations across Brazil and Uruguay. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 405, n. p. 271-283, Dec. 2017.
- BUENO, A. C. R.; PRUDENTE, D. A.; MACHADO, E. C.; RIBEIRO, R. V. Daily temperature amplitude affects the vegetative growth and carbon metabolism of orange trees in a rootstock-dependent manner. **Journal of Plant Growth Regulation**, New York, v. 31, n. 3, p. 309-319, Nov. 2012.
- CASTRO, L. E. de; KISSMANN, C.; HABERMANN, G. Increased growth of *Araucaria angustifolia* under warm conditions is unaccompanied by increased photosynthetic performance. **Trees**, [S.l.], p. 1-11, Aug. 2017.
- CERASOLI, S.; WERTIN, T.; MCGUIRE, M. A.; RODRIGUES, A.; AUBREY, D. P.; PEREIRA, J. S.; TESKEY, R. O. Poplar saplings exposed to recurring temperature shifts of different amplitude exhibit differences in leaf gas exchange and growth despite equal mean temperature. **AoB PLANTS**, Oxford, v. 6, p. 1-9, May 2014.
- CORREIA, B.; PINTÓ-MARIJUAN, M.; NEVES, L.; BROSSA, R.; DIAS, M. C.; COSTA, A.; CASTRO, B. B.; ARAÚJO, C.; SANTOS, C.; CHAVES, M. M.; PINTO, G. Water stress and recovery in the performance of two Eucalyptus globulus clones: physiological and biochemical profiles. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 150, n. 4, p. 580-592, Apr. 2014.
- DU TOIT, B.; MALHERBE, G. F.; KUNNEKE, A.; SEIFERT, T.; WESSELS, C. B. Survival and long-term growth of eucalypts on semi-arid sites in a Mediterranean climate, South Africa. **Southern Forests: a Journal of Forest Science**, South Africa, v. 79, n. 3 p. 1-15, Jan. 2017.
- DUARTE, A. G.; KATATA, G.; HOSHIKA, Y.; HOSSAIN, M.; KREUZWIESER, J.; ARNETH, A.; RUEHR, N. K. Immediate and potential long-term effects of consecutive heat waves on the photosynthetic performance and water balance in Douglas-fir. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 205, p. 57-66, Oct. 2016.

FAO. **The state of the world's forest genetic resources**. Rome: Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture, 2014. 304 p.

FERNANDES, E. T.; CAIRO, P. A. R.; NOVAES, A. B. de. Respostas fisiológicas de clones de eucalipto cultivados em casa de vegetação sob deficiência hídrica. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 45, n. 1, p. 29-34, jan. 2015.

GARRUÑA-HERNÁNDEZ, R.; ORELLANA, R. LARQUE-SAAVEDRA, A.; CANTO, A. Understanding the Physiological Responses of a Tropical Crop (*Capsicum chinense* Jacq.) at High Temperature. **PLoS ONE**, San Francisco, v. 9, n. 11, p. 1-9, Nov. 2014.

GONÇALVES, J. L. de M.; ALVARES, C. A.; HIGA, A. R.; SILVA, L. D.; ALFENAS, A. C.; STAHL, J.; FERRAZ, S. F. de B.; LIMA, W. de P.; BRANCALION, P. H. S.; HUBNER, A.; BOUILLET, J. P. D.; LACLAU, J. P.; NOUVELLON, Y.; EPRON, D. Integrating genetic and silvicultural strategies to minimize abiotic and biotic constraints in Brazilian eucalypt plantations. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 301, p. 6-27, Aug. 2013.

GONÇALVES, J. L.; ALVARES, C. A.; ROCHA, J. H.; BRANDANI, C. B.; HAKAMADA, R. Eucalypt plantation management in regions with water stress. **Southern Forests: a Journal of Forest Science**, South Africa, v. 79, n. 3, p. 1-15, May. 2017.

GRANDA, V.; DELATORRE, C.; CUESTA, C.; CENTENO, M. L.; FERNÁNDEZ, B.; RODRÍGUEZ, A.; FEITO, I. Physiological and biochemical responses to severe drought stress of nine *Eucalyptus globulus* clones: a multivariate approach. **Tree Physiology**, Oxford, v. 34, n. 7, p. 778-786, July 2014.

GRIGOROVA, B.; VASSILEVA, V.; KLIMCHUK, D.; VASEVA, I.; DEMIREVSKA, K.; FELLER, U. Drought, high temperature, and their combination affect ultrastructure of chloroplasts and mitochondria in wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves. **Journal of Plant Interactions**, Milton Park, v. 7, n. 3, p. 204-213, Jan. 2012.

GRIMSTAD, S. O.; FRIMANSLUND, E. Effect of different day and night temperature regimes on greenhouse cucumber young plant production, flower bud formation and early yield. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 53, n. 3, p. 191-204, Feb. 1993.

HEUVELINK, E. Influence of day and night temperature on the growth of young tomato plants. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 38, n. 1-2, p. 11-22, Feb. 1989.

HOZAIN, M. I.; SALVUCCI, M. E.; FOKAR, M.; HOLADAY A. S. The differential response of photosynthesis to high temperature for a boreal and temperate *Populus* species relates to differences in Rubisco activation and Rubisco activase properties. **Tree Physiology**, Oxford, v. 30, n. 1, p. 32-44, Oct. 2010.

HÜVE, K.; BICHELE, I.; RASULOV, B.; NIINEMETS, Ü. When it is too hot for photosynthesis: heat-induced instability of photosynthesis in relation to respiratory

burst, cell permeability changes and H₂O₂ formation. **Plant, Cell & Environment**, Hoboken, v. 34, n. 1, p. 113-126, Jan. 2011.

INDÚSTRIA BRASILEIRA DE ÁRVORES (IBÁ). **Anuário estatístico do IBÁ 2017 - ano base 2016**. Brasília: IBÁ. 2017. 80 p.

IPCC. **Climate Change 2014**: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC, Geneva, Switzerland, 2014. 151 p.

KOTAK, S.; LARKINDALE, J.; LEE, U.; VON KOSKULL-DÖRING, P.; VIERLING, E.; SCHARF, K. D. Complexity of the heat stress response in plants. **Current Opinion in Plant Biology**, London, v. 10, n. 3, p. 310-316, June 2007.

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

MERCHANT, A.; CALLISTER, A.; ARNDT, S.; TAUSZ, M.; ADAMS, M. Contrasting physiological responses of six Eucalyptus species to water deficit. **Annals of Botany**, Oxford, v. 100, n. 7, p. 1507-1515, Dec. 2007.

MITTLER, R. Abiotic stress, the field environment and stress combination. **Trends in Plant Science**, Cambridge, v.11, n.1, p. 15-19, Jan. 2006.

MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in Plant Science**, Cambridge, v. 7, n. 9, p. 405-410, Sep. 2002.

MOE, R. Effect of day and night temperature alternations and of plant growth regulators on stem elongation and flowering of the long-day plant *Campanula isophylla* Moretti. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 43, n. 3-4, p. 291-305, July 1990.

MORAES, W. B.; JESUS JUNIOR, W. C. de; BELAN, L. L.; PEIXOTO, L. de A.; MORAES, W. B.; CECÍLIO, R. A. Mudanças climáticas e seus potenciais impactos sobre os métodos de manejo de doenças de planta. **Nucleus**, Ituverava, v. 8, n. 1, abr. 2011.

NAGARAJAN, S.; NAGARAJAN, S. Abiotic tolerance and crop improvement. In PAREEK, A.; SOPORY, S. K.; BOHNERT, H.; GOBINDJEE, A. (editors) **Abiotic Stress Adaptation in Plants**. Amsterdam: Springer, 2010. p. 1-11.

NOIA JÚNIOR, R. de S.; AMARAL, G. C. do; PEZZOPANE, J. E. M.; TOLEDO, J. V.; XAVIER, T. M. T. Ecophysiology of C₃ and C₄ plants in terms of responses to extreme soil temperatures. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, [S.l.], v. 30, n. 3, p. 261-274, Sept. 2018.

O'SULLIVAN, O. S.; HESKEL, M. A.; REICH, P. B.; TJOELKER, M. G.; WEERASINGHE, L. K.; PENILLARD, A.; ZHU, L.; EGERTON, J. J. G.; BLOOMFIELD, K. J.; CREEK, D.; BAHAR, N. H. A.; GRIFFIN, K. L.; HURRY, V.;

MEIR, P.; TURNBULL, M. H.; ATKIN, O. K. Thermal limits of leaf metabolism across biomes. **Global Change Biology**, Oxford, v. 23, n. 1, p. 209-223, Jan. 2017.

OTTO, M. S. G. **Physiological responses of forest species to water stress**. 2015. 84 f. Tese (Doutorado em Ciências, área de concentração em Fisiologia e Bioquímica de Plantas) – Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo. Piracicaba, 2015.

PBMC. **Impactos, vulnerabilidades e adaptação às mudanças climáticas**. Contribuição do Grupo de Trabalho 2 do Painel Brasileiro de Mudanças Climáticas ao Primeiro Relatório da Avaliação Nacional sobre Mudanças Climáticas. COPPE. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. 2014. 414 p.

PENG, S.; HUANG, J.; SHEEHY, J. E.; LAZA, R. C.; VISPERAS, R. M.; ZHONG, X.; CENTENO, G. S. KHUSH, G. S.; CASSMAN, K. G. Rice yields decline with higher night temperature from global warming. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 101, n. 27, p. 9971-9975, May 2004.

PEREIRA, A. R.; ANGELOCCI, L. R.; SENTELHAS, P. C. **Agrometeorologia: fundamentos e aplicações práticas**. 1. ed. Guaíba: Agropecuária, 2002.

PFAUTSCH, S.; ADAMS, M. A. Water flux of *Eucalyptus regnans*: defying summer drought and a record heatwave in 2009. **Oecologia**, Berlin, v. 172, n. 2, p. 317-326, June 2013.

PINTO JÚNIOR, J. E.; SANTAROSA, E.; GOULART, I. C. G. dos R. Histórico do cultivo de eucalipto. In: SANTAROSA, E.; PENTEADO JÚNIOR, J. F.; GOULART, I. C. G. dos R. **Transferência de tecnologia florestal: cultivo de eucalipto em propriedades rurais: diversificação da produção e renda**. Brasília, DF: Embrapa, 2014. Cap. 1. 138 p.

POSPÍŠIL, P.; YAMAMOTO, Y. Damage to photosystem II by lipid peroxidation products. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects**, Amsterdam, v. 1861, n. 2, p. 457-466, Feb. 2017.

PRASAD, P. V. V.; BHEEMANAHALI, R.; JAGADISH, S. V. K. Field crops and the fear of heat stress—Opportunities, challenges and future directions. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 200, p. 114-121, Jan. 2017.

SHI, W.; MUTHURAJAN, R.; RAHMAN, H.; SELVAM, J.; PENG, S.; ZOU, Y.; JAGADISH, K. S. Source-sink dynamics and proteomic reprogramming under elevated night temperature and their impact on rice yield and grain quality. **New Phytologist**, London, v. 197, n. 3, p. 825-837, Feb. 2013.

SILVA, E. N.; FERREIRA-SILVA, S. L.; FONTENELE, A. de V.; RIBEIRO, R. V.; VIÉGAS, R. A.; SILVEIRA, J. A. G. Photosynthetic changes and protective mechanisms against oxidative damage subjected to isolated and combined drought and heat stresses in *Jatropha curcas* plants. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 167, n. 14, p. 1157-1164, Sep. 2010.

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

SUNOJ, V. J.; SHROYER, K. J.; JAGADISH, S. K.; PRASAD, P. V. Diurnal temperature amplitude alters physiological and growth response of maize (*Zea mays* L.) during the vegetative stage. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v. 130, p. 113-121, Out 2016.

SUZUKI, N.; MITTLER, R. Reactive oxygen species and temperature stresses: A delicate balance between signaling and destruction. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 126, n. 1, p. 45-51, Jan. 2006.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 5. ed. Porto Alegre: Artmed, 2013. 918 p.

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

TESKEY, R.; WERTIN, T.; BAUWERAERTS, I.; AMEYE, M.; MCGUIRE, M. A.; STEPPE, K. Responses of tree species to heat waves and extreme heat events. **Plant, Cell & Environment**, Hoboken, v. 38, n. 9, p. 1699-1712, Set. 2015.

VALADARES, J.; PAULA, N. F.de; PAULA, R. C. de. Physiological changes in eucalyptus hybrids under different irrigation regimes. **Revista Ciência Agronômica**, Fortaleza, v. 45, n. 4, p. 805-814, out.-dez. 2014.

VALDÉS, A. E.; IRAR, S.; MAJADA, J. P.; RODRÍGUEZ, A.; FERNÁNDEZ, B.; PAGÈS, M. Drought tolerance acquisition in *Eucalyptus globulus* (Labill.): A research on plant morphology, physiology and proteomics. **Journal of Proteomics**, Amsterdam, v. 79, p. 263-276, Feb. 2013.

VALVERDE, P.; CARVALHO, M. DE; SERRALHEIRO, R.; MAIA, R.; RAMOS, V.; OLIVEIRA, B. Climate change impacts on rainfed agriculture in the Guadiana river basin (Portugal). **Agricultural Water Management**, Amsterdam, v. 150, p. 35-45, March 2015.

VAN MANTGEM, P. J.; STEPHENSON, N. L.; BYRNE, J. C.; DANIELS, L. D.; FRANKLIN, J. F.; FULÉ, P. Z.; HARMON, M. E.; LARSON, A. J.; SMITH, J. M.; TAYLOR, A. H.; VEBLEN, T. T. Widespread increase of tree mortality rates in the western United States. **Science**, Washington, v. 323, n. 5913, p. 521-524, Jan. 2009.

VOSE, R. S.; EASTERLING, D. R.; GLEASON, B. Maximum and minimum temperature trends for the globe: An update through 2004. **Geophysical Research Letters**, Washington, v. 32, n. 23, p. 1-5, Dez. 2005.

WARREN, C. R.; ARANDA, I.; CANO, F. J. Responses to water stress of gas exchange and metabolites in *Eucalyptus* and *Acacia* spp. **Plant, Cell & Environment**, Hoboken, v. 34, n. 10, p. 1609-1629, Oct. 2011.

WHYTE, G.; HOWARD, K.; HARDY, G. E. ST J.; BURGESS, T. I. Foliar pests and pathogens of *Eucalyptus dunnii* plantations in southern Queensland. **Australian Forestry**, London, v. 74, n. 3, p. 161-169, Apr. 2011.

YAMAMOTO, Y. Quality control of photosystem II: the mechanisms for avoidance and tolerance of light and heat stresses are closely linked to membrane fluidity of the thylakoids. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 7, p. 1-13, Aug. 2016.

YIN, X.; KROPFF, MARTIN J.; GOUDRIAAN, J. A. N. Differential effects of day and night temperature on development to flowering in rice. **Annals of Botany**, Oxford, v. 77, n. 3, p. 203-213, Mar. 1996.

ZHOU, S.; MEDLYN, B. E.; PRENTICE, I. C. Long-term water stress leads to acclimation of drought sensitivity of photosynthetic capacity in xeric but not riparian *Eucalyptus* species. **Annals of Botany**, Oxford, v. 117, n. 1, p. 133-144, Jan. 2016.

CAPÍTULO 1

TROCAS GASOSAS E CRESCIMENTO INICIAL DE CLONES DE EUCALIPTO EM AMBIENTES COM DIFERENTES REGIMES TÉRMICOS DIÁRIOS

RESUMO

A produção de eucaliptos é influenciada pelas condições climáticas, em especial às variações de temperatura do ar e da disponibilidade hídrica. A variação da temperatura ao longo do dia pode influenciar a fotossíntese das plantas e o crescimento. Este estudo avaliou as respostas das trocas gasosas e do crescimento inicial de seis clones de eucalipto submetidos a diferentes regimes térmicos. As mudas dos clones comerciais de eucalipto plantados em vários locais do Brasil (AEC 1528, GG 157, GG 100, AEC 144, CNB 001, CNB 002) foram inseridas em quatro ambientes com distintos regimes térmicos diários ($T_{\text{méd}}$): A1- 19,9 °C; A2- 24,4 °C; A3- 24,8 °C; A4- 28,5 °C. Em cada ambiente foi adotado um delineamento inteiramente casualizado. Após 73 dias de tratamento foram analisados a massa seca total, massa seca da parte aérea, massa seca de raízes, área foliar, área foliar específica, razão de área foliar e trocas gasosas ao longo do dia. Em baixas temperaturas houve decréscimo da massa seca total de todos os clones, exceto o clone AEC 144 que apresentou mesma biomassa em todos os ambientes. O aumento das temperaturas beneficiou o aumento de massa seca total, parte aérea e raízes, bem como de área foliar, área foliar específica e razão de área foliar associado ao aumento da taxa de assimilação líquida de CO_2 , da eficiência instantânea da carboxilação e eficiência intrínseca do uso da água. O clone AEC 1528 apresentou maior produção de biomassa nos ambientes mais quentes, intolerando o ambiente mais frio. Os clones GG 157 e GG 100 se desenvolveram melhor no ambiente com temperatura mínima mais baixa, temperatura máxima mais elevada e de maior amplitude térmica, sendo que temperaturas noturnas mais altas causaram diminuição da produção de biomassa. O clone CNB 001 apresentou maior produção de biomassa no ambiente com de menor amplitude térmica, enquanto o CNB 002 mostrou melhor performance nos ambientes com temperaturas médias intermediárias. Os componentes diários de temperatura média, temperatura mínima, temperatura máxima e amplitude térmica devem ser considerados para compreender o comportamento das trocas gasosas e crescimento inicial dos clones.

Palavras-chave: Amplitude térmica, biomassa, fisiologia, temperatura.

1 INTRODUÇÃO

Na área florestal, o eucalipto destaca-se como o grupo florestal mais plantado no mundo cujos plantios apresentam alta produtividade e cuja diversidade de espécies e híbridos de diferentes locais de origem permite que sejam implantados em diferentes condições edafoclimáticas (GONÇALVES et al., 2013; MOKOCHINSKI et al., 2018). O suprimento de madeira nos locais de plantios é diretamente influenciado pela temperatura (BINKLEY et al., 2017).

Com as mudanças climáticas, prevê-se o aumento da temperatura do ar global (IPCC, 2014). Alguns modelos estimam que haverá elevação da temperatura mínima do ar a uma taxa mais rápida do que as temperaturas máximas, o que ocasionará contínua diminuição da amplitude térmica total máxima (VALVERDE et al., 2015) e, conseqüentemente, alterará o regime térmico diário. Além das temperaturas médias, o estudo dos valores de temperaturas mínimas, máximas e da amplitude térmica de um determinado local podem complementar as lacunas de como esses componentes afetam a fisiologia e crescimento das plantas.

Temperaturas mais altas durante o dia podem favorecer a produção da fotossíntese e a baixa temperatura noturna diminuir o gasto energético de fotoassimilados na respiração noturna, o que resulta em maior investimento de energia em crescimento do que em processos de manutenção da planta. De maneira oposta, o aumento das temperaturas noturnas pode aumentar a respiração foliar em detrimento ao acúmulo de biomassa (SUNOJ et al., 2016).

Considerando-se que a temperatura de um determinado local é influenciada por diversos fatores, seja estação do ano ou localização geográfica, gerando mudanças diárias e sazonais na temperatura média, mínima e máxima, essas variações influenciam processos ecofisiológicos das plantas (MCCLUNG; DAVIS, 2010). Algumas espécies de plantas também apresentam sensibilidade à alteração da amplitude térmica diária do ar que pode influenciar na partição de matéria seca, no crescimento, na eficiência fotossintética e no metabolismo do carbono (BUENO et al., 2012; SUNOJ et al., 2016).

Estudos sobre o regime térmico ou a variação térmica diária do ar são comumente desenvolvidos para espécies agrônômicas, mas são escassos na área florestal. Como o alcance das mais altas produtividades do eucalipto está fortemente

atrelado tanto a genética e ao clima (BINKLEY et al., 2017), objetivou-se avaliar as trocas gasosas e o crescimento inicial de clones de eucalipto submetidos a ambientes com diferentes regimes térmicos.

2 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido em casas de vegetação climatizadas, situadas no Departamento de Ciências Florestais e da Madeira da Universidade Federal do Espírito Santo, no município de Jerônimo Monteiro, ES (latitude 20°47'25"S, longitude 41°23'48"W, e altitude de 120 m). Foram utilizadas mudas de clones comerciais empregados em plantios em várias regiões brasileiras: AEC 1528 (C1, *E. grandis* x *E. urophylla*), GG 157 (C2, *E. urophylla*), GG 100 (C3, *E. urophylla*), AEC 144 (C4, *E. urophylla*), CNB 001 (C5, *E. grandis* x *E. urophylla*), CNB 002 (C6, *E. grandis*).

As mudas em idade de expedição e produzidas por inicialmente em tubetes, foram transplantadas para vasos de 12 litros com dimensões 25x30x22 cm (altura x diâmetro superior x diâmetro inferior) preenchidos com substrato comercial (Vivatto Slim Pro 20[®]) e adubado com 4 g de adubo de liberação lenta (NPK 15-09-12) por quilo de substrato. Após o transplântio, as plantas foram mantidas em ambiente com temperatura média 24,8 °C (Ambiente 3, Tabela 1) para o estabelecimento inicial por 47 dias.

Após esse período, foram estabelecidos quatro ambientes com diferentes regimes térmicos diários e as mudas foram distribuídas entre eles para aplicação dos tratamentos durante 73 dias, totalizando 120 dias de experimentação. Dentro de cada ambiente foi estabelecido um delineamento inteiramente casualizado com seis tratamentos (clones) e quatro repetições cada, considerando-se uma planta como uma repetição.

Para caracterizar o microclima dos ambientes foram instaladas estações meteorológicas, compostas por sensores de temperatura e umidade relativa do ar (Marca Vaisala, modelo CS500), dentro de cada casa de vegetação. Os dados foram registrados a cada 10 segundos por um *data logger* (Campbell Scientific Inc, CR-10X) de armazenamento contínuo a cada 5 minutos. A partir dos dados de temperatura e umidade relativa do ar foi calculado o déficit de pressão de vapor (DPV), com base na diferença entre a pressão de saturação do vapor de água e a pressão parcial de vapor seguindo a metodologia de Pereira, Angelocci e Sentelhas (2002). A amplitude térmica (AT) dos ambientes foi calculada pela diferença entre as

temperaturas máxima e mínima de cada dia. Posteriormente, foi obtido a média das amplitudes durante o período de tratamento.

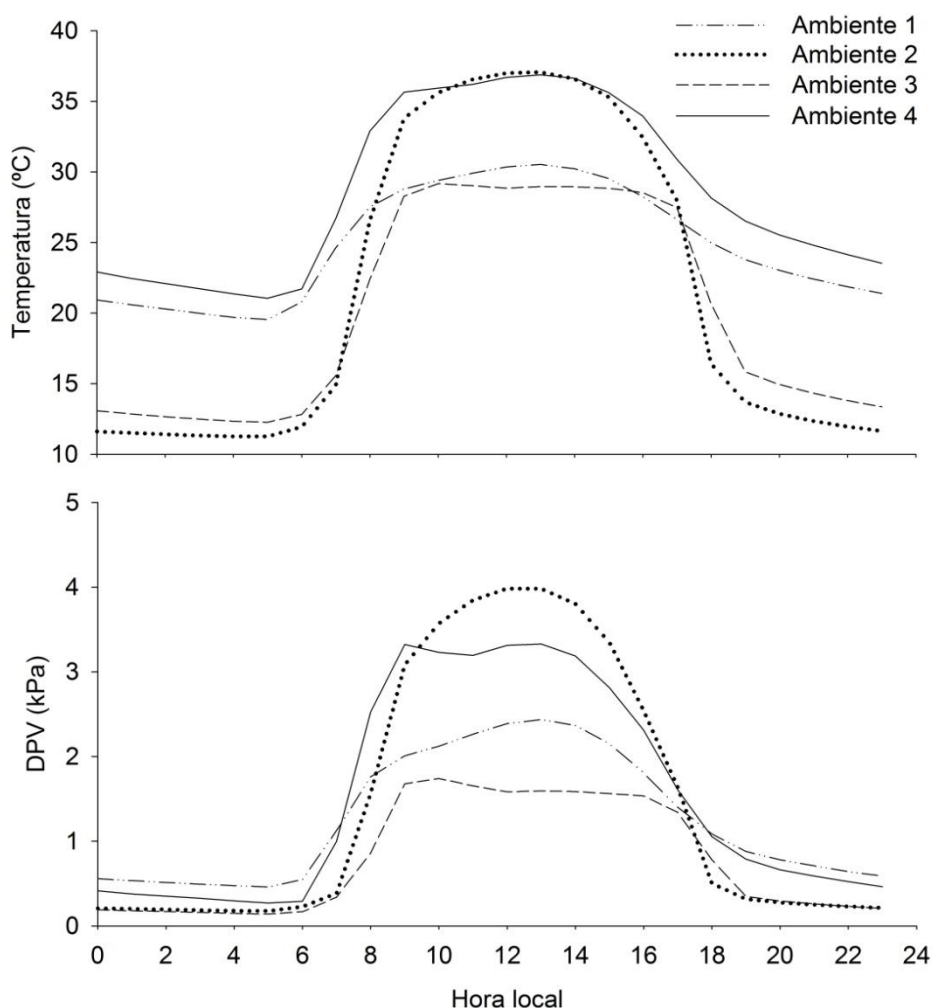
A caracterização microclimática dos ambientes com diferentes amplitudes térmicas diárias durante os 73 dias de tratamento, no período de 10 de agosto a 21 de outubro de 2016, está descrita na Tabela 1 e a variação média horária da temperatura e DPV ao longo desse período estão representados na Figura 1.

Tabela 1 – Caracterização climática dos ambientes das variáveis climáticas temperatura do ar (T), amplitude térmica do ar (AT) e déficit de pressão de vapor do ar (DPV), com seus valores médios, máximos e mínimos, em casas de vegetação climatizadas no município de Jerônimo Monteiro, ES, no período de 10 de agosto a 21 de outubro de 2016.

Variáveis	Ambiente 1	Ambiente 2	Ambiente 3	Ambiente 4
Temperatura do ar (T, °C)				
T _{med}	19,9	21,4	24,8	28,5
T _{máx}	30,5	37,6	30,8	38,1
T _{mín}	11,9	11,0	19,4	20,9
Amplitude térmica do ar (AT, °C)				
AT _{méd}	18,7	26,6	11,4	17,2
Déficit de pressão de vapor do ar (DPV, kPa)				
DPV _{méd}	0,8	1,5	1,3	1,5
DPV _{máx}	2,1	4,2	2,6	3,9
DPV _{mín}	0,1	0,2	0,4	0,2

Fonte: o autor.

Figura 1 – Variação horária da temperatura média do ar e do déficit de pressão de vapor (DPV) dos ambientes em casas de vegetação climatizada no município de Jerônimo Monteiro, ES, no período de 10 de agosto a 21 de outubro de 2016.



Fonte: o autor.

Durante todo o experimento as plantas foram mantidas com 80% da capacidade máxima de retenção de água do substrato através de pesagens diárias dos vasos, retornando, ao final do dia, o valor consumido por evapotranspiração. Para a determinação do valor da capacidade máxima de retenção, amostras do substrato foram secas em estufa de circulação de ar forçado e depois quantificados seus pesos. Após esse processo, essas amostras secas foram saturadas e deixadas até a completa drenagem da água gravitacional. Pela diferença entre os pesos seco e saturado do substrato foi determinado a capacidade máxima de água que o substrato retém.

2.1 AVALIAÇÕES DE CRESCIMENTO

Ao final do experimento foram determinadas a área foliar total, com integrador de área foliar (marca Li-Cor Inc, modelo LI-3100), e a massa seca da parte aérea, raiz e total. As raízes foram lavadas, para remoção do substrato com água corrente sobre peneira de malha fina. As partes das plantas foram acondicionadas em sacos de papel e levadas à estufa de circulação de ar forçado a 65 °C até atingir peso constante seguido de pesagem em balança semi-analítica. A massa seca total foi quantificada somando-se os valores de massa seca da parte aérea e raiz. A partir desses dados também foram calculadas a área foliar específica (AFE) e razão de área foliar (RAF) (BENINCASA, 2003).

$$AFE \text{ (cm}^2\text{g}^{-1}\text{)} = \text{área foliar total (cm}^2\text{)} / \text{massa seca de folhas (g)} \quad (1)$$

$$RAF \text{ (cm}^2\text{g}^{-1}\text{)} = \text{área foliar total (cm}^2\text{)} / \text{massa seca total (g)} \quad (2)$$

2.2 TROCAS GASOSAS

Ao final do experimento foram realizadas as análises de trocas gasosas em folhas totalmente expandidas do terço superior das plantas às 8, 10, 12, 14 e 16 horas por meio de um analisador de gás a infravermelho portátil - IRGA (marca Li-COR, modelo Li 6400). Utilizou-se intensidades luminosas fixas determinadas pela medição da radiação fotossinteticamente ativa (PAR) incidia no momento da análise: de 700, 1200, 1500, 1200 e 700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente a cada período de hora avaliado. A concentração externa de CO_2 permaneceu fixa de 400 ppm. Foram determinadas a taxa de assimilação líquida de CO_2 (A), taxa de transpiração (E), condutância estomática (g_s) e concentração intracelular de CO_2 (C_i), eficiência instantânea da carboxilação (A/C_i) e eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s).

2.3 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Dentro de cada ambiente foi adotado um delineamento inteiramente casualizado tendo os clones como tratamentos. Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância (ANOVA) conjunta para avaliar a interação entre clones e ambientes, por meio do modelo estatístico fixo abaixo:

$$Y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \alpha\beta_{ij} + \varepsilon_{ijk} \quad (3)$$

Onde:

Y_{ijk} = valor observado no i-ésimo clone ($i = 1, \dots, I$), no j-ésimo ambiente ($j = 1, \dots, J$) e na k-ésima repetição ($k = 1, \dots, K$);

μ = constante comum a todas as observações;

α_i = efeito do i-ésimo clone;

β_j = efeito do j-ésimo ambiente;

$\alpha\beta_{ij}$ = efeito da interação entre o i-ésimo clone e o j-ésimo ambiente;

ε_{ijk} = erro aleatório associado à observação Y_{ijk} , suposto como sendo normal e independentemente distribuído com média zero e variância σ^2 , isto é, $\varepsilon_{ijk} \sim \text{NID}(0; \sigma^2)$.

Foi utilizado o teste de Shapiro e Wilk (1965) para avaliar a pressuposição da normalidade dos dados. Para a análise conjunta, considerou-se as análises individuais cujas variâncias residuais sejam homogêneas. Para avaliar a homogeneidade das variâncias foi utilizado o teste de F máximo (F_m) proposto por Hartley (1950), ao nível de 5% de probabilidade:

$$F_m = \frac{\text{Maior } \hat{\sigma}^2}{\text{Menor } \hat{\sigma}^2} \quad (4)$$

O teste F_m foi aplicado para j variâncias independentes, sendo que o valor obtido foi usado para comparar com o valor da tabela com j e n' graus de liberdade associado a cada variância. O teste requereu mesmo número de graus de liberdade associados às variâncias residuais a serem comparadas (CRUZ, et al., 2012). As médias dos tratamentos foram comparadas pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$). As análises foram realizadas com o software R versão 3.1.1.

3 RESULTADOS

Os dados de massa seca total (MST) de clones de eucalipto em diferentes regimes térmicos diários estão apresentados na Tabela 2. O clone AEC 1528 apresentou maior massa seca total nos ambientes com regimes térmicos mais quentes. Contudo, houve inibição de sua produção no ambiente mais frio, de temperatura média de 19,9 °C (A1). Os clones GG 157 e GG 100 apresentaram maior MST no ambiente de regime térmico médio de 21,4 °C (A2). A MST do AEC 144 não variou entre os diferentes ambientes. O CNB 001 produziu maior MST no ambiente 3 (24,8 °C) e menor no A2 (21,4 °C). O clone CNB 002 apresentou maior produção de biomassa nos ambientes de temperaturas médias intermediárias de 21,4 °C (A2) e 24,8 °C (A3) e menores no A1 e A4.

Comparando os clones dentro dos ambientes, observa-se que o ambiente frio (A1) impactou negativamente na produção de MST do clone AEC 1528, porém favoreceu o clone AEC 144 em relação aos demais clones. O ambiente A2 propiciou igual MST aos clones avaliados, exceto o CNB 001 que mostrou menor valor. O regime térmico do A3 beneficiou maior produção de MST dos clones AEC 1528, CNB 001 e CNB 002, iguais entre eles. No A4 os clones não mostraram diferenças entre si, à exceção do clone GG 157.

Tabela 2 – Massa seca total (g) de seis clones de eucalipto submetidos a ambientes com diferentes regimes térmicos diários, após 73 dias de tratamento, em casas de vegetação climatizadas, em Jerônimo Monteiro - ES. Em que: $T_{\text{méd}}$ - temperatura média; T_{min} - temperatura mínima; $T_{\text{máx}}$ - Temperatura máxima; $AT_{\text{méd}}$ – amplitude térmica média.

Clones	Massa seca total (g)				
	Ambientes	A1	A2	A3	A4
	$T_{\text{méd}}$	19,9 °C	21,4 °C	24,8 °C	28,5 °C
	$T_{\text{min}} - T_{\text{máx}}$ ($AT_{\text{méd}}$)	11,9 - 30,5 °C (18,7 °C)	11,0 - 37,6 °C (26,6 °C)	19,4 - 30,8 °C (11,4 °C)	20,9 - 38,1 °C (17,2 °C)
AEC 1528		34,4 Cb	84,2 Aa	75,1 Aa	74,2 Aa
GG 157		59,6 Bb	71,9 Aa	57,0 Bb	49,5 Bb
GG 100		59,4 Bb	87,5 Aa	63,1 Bb	62,9 Ab
AEC 144		76,0 Aa	80,4 Aa	63,2 Ba	80,6 Aa
CNB 001		63,0 Bb	45,1 Bc	78,9 Aa	65,4 Ab
CNB 002		57,0 Bb	76,4 Aa	82,0 Aa	67,6 Ab
CV (%)		15,18			

Médias seguidas da mesma letra minúscula na linha e letras maiúsculas nas colunas não diferem entre si, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Scott-Knott. Fonte: o autor.

Os clones apresentaram tendência de comportamento similar da massa seca da parte aérea (MSPA) à MST entre os ambientes (Tabela 3), à exceção do clone AEC 144 no ambiente 3, o qual difere-se aos demais regimes térmicos, e do clone CNB 002 no ambiente 4, que assemelha-se neste atributo com os A2 e A3.

Comparando-se os clones, dentro do A1 e A3 os clones seguiram o mesmo comportamento da MST. No A2 os clones AEC 1528, GG 100 e AEC 144 apresentaram maiores valores de MSPA, enquanto no A4 sobressaíram-se os clones AEC 1528 e AEC 144.

Tabela 3 – Massa seca da parte aérea (g) de seis clones de eucalipto submetidos a ambientes com diferentes regimes térmicos diários, após 73 dias de tratamento, em casas de vegetação climatizadas, em Jerônimo Monteiro - ES. Em que: $T_{\text{méd}}$ - temperatura média; T_{min} - temperatura mínima; $T_{\text{máx}}$ - Temperatura máxima; $AT_{\text{méd}}$ – amplitude térmica média.

Clones	Massa seca da parte aérea (g)				
	Ambientes	A1	A2	A3	A4
	$T_{\text{méd}}$	19,9 °C	21,4 °C	24,8 °C	28,5 °C
	$T_{\text{min}} - T_{\text{máx}}$ ($AT_{\text{méd}}$)	11,9 - 30,5 °C (18,7 °C)	11,0 - 37,6 °C (26,6 °C)	19,4 - 30,8 °C (11,4 °C)	20,9 - 38,1 °C (17,2 °C)
AEC 1528		28,7 Cb	67,4 Aa	63,9 Aa	63,7 Aa
GG 157		47,3 Bb	58,1 Ba	46,4 Bb	40,4 Cb
GG 100		49,8 Bb	71,9 Aa	51,9 Bb	52,8 Bb
AEC 144		64,9 Aa	67,0 Aa	52,0 Bb	66,3 Aa
CNB 001		50,4 Bb	37,2 Cb	62,2 Aa	53,7 Ba
CNB 002		44,7 Bb	57,2 Ba	62,1 Aa	55,7 Ba
CV (%)		15,37			

Médias seguidas da mesma letra minúscula na linha e letras maiúsculas nas colunas não diferem entre si, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Scott-Knott. Fonte: o autor.

Para a massa seca de raiz (MSR) os clones GG 100, AEC 144, CNB 001 e CNB 002 apresentam mesmo desempenho observado na MST quando se compara os ambientes (Tabela 4). Já o clone AEC 1528 produziu maior valor de MSR no A2, enquanto o clone GG157 sobressai-se nos ambientes A1 e A2.

No ambiente 1 os clones foram semelhantes quanto à MSR, exceto pelo AEC 1528 que apresentou menor valor desse atributo. No A2 o grupo que apresentou maior produção de MSR foi constituído pelos clones AEC 1528 e CNB 002, enquanto que no A3 destacaram-se CNB 001 e CNB 002. O A4, de temperaturas mais elevadas, proporcionou igual comportamento de todos os clones quanto à essa variável.

Tabela 4 – Massa seca de raiz (g) de seis clones de eucalipto submetidos a ambientes com diferentes regimes térmicos diários, após 73 dias de tratamento, em casas de vegetação climatizadas, em Jerônimo Monteiro - ES. Em que: $T_{\text{méd}}$ - temperatura média; T_{min} - temperatura mínima; $T_{\text{máx}}$ - Temperatura máxima; $AT_{\text{méd}}$ – amplitude térmica média.

Clones	Massa seca de raiz (g)				
	Ambientes	A1	A2	A3	A4
	$T_{\text{méd}}$	19,9 °C	21,4 °C	24,8 °C	28,5 °C
	$T_{\text{min}} - T_{\text{máx}}$ ($AT_{\text{méd}}$)	11,9 - 30,5 °C (18,7 °C)	11,0 - 37,6 °C (26,6 °C)	19,4 - 30,8 °C (11,4 °C)	20,9 - 38,1 °C (17,2 °C)
AEC 1528		5,7 Bc	16,8 Aa	11,3 Bb	10,6 Ab
GG 157		12,4 Aa	13,8 Ba	10,6 Bb	9,0 Ab
GG 100		9,6 Ab	15,6 Ba	11,1 Bb	10,1 Ab
AEC 144		11,1 Aa	13,3 Ba	11,2 Ba	14,3 Aa
CNB 001		12,6 Ab	7,9 Cc	16,7 Aa	11,8 Ab
CNB 002		12,2 Ab	19,3 Aa	19,9 Aa	12,0 Ab
CV (%)		19,33			

Médias seguidas da mesma letra minúscula na linha e letras maiúsculas nas colunas não diferem entre si, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Scott-Knott. Fonte: o autor.

Quanto à área foliar (AF), observa-se que os clones apresentam maiores valores a medida que elevam-se as temperaturas médias, salvo o clone GG 157 que produziu igualmente em todos os ambientes (Tabela 5). O regime térmico mais frio do A1 não foi favorável à produção de área foliar dos clones quando compara-os entre os ambientes. Ressalta-se que para o clone AEC 144 maior AF foi alcançada no ambiente mais quente (A4).

Comparando-se os clones em cada regime térmico, observa-se que no A1 plantas do clone AEC 144 apresentaram maior AF em relação aos demais. No ambiente de A2 os clones AEC 1528, GG 100 e AEC 144 produziram maior área foliar. No A3 destacaram-se os clones AEC 1528, AEC 144, CNB 001 e CNB 002 e no A4 os clones AEC 1528 e AEC 144.

Tabela 5 – Área foliar (cm²) de seis clones de eucalipto submetidos a ambientes com diferentes regimes térmicos diários, após 73 dias de tratamento, em casas de vegetação climatizadas, em Jerônimo Monteiro - ES. Em que: $T_{\text{méd}}$ - temperatura média; T_{min} - temperatura mínima; $T_{\text{máx}}$ - Temperatura máxima; $AT_{\text{méd}}$ – amplitude térmica média.

Clones	Área foliar (cm ²)				
	Ambientes	A1	A2	A3	A4
	$T_{\text{méd}}$	19,9 °C	21,4 °C	24,8 °C	28,5 °C
	$T_{\text{min}} - T_{\text{máx}}$ ($AT_{\text{méd}}$)	11,9 - 30,5 °C (18,7 °C)	11,0 - 37,6 °C (26,6 °C)	19,4 - 30,8 °C (11,4 °C)	20,9 - 38,1 °C (17,2 °C)
AEC 1528		2545,5 Bb	6735,3 Aa	7175,5 Aa	7825,4 Aa
GG 157		4065,7 Ba	5464,6 Ba	5350,8 Ba	5226,9 Ca
GG 100		3588,9 Bb	6215,9 Aa	5833,1 Ba	6353,2 Ba
AEC 144		5611,8 Ab	6801,6 Ab	6483,8 Ab	8431,1 Aa
CNB 001		4372,6 Bb	3564,4 Cb	6865,5 Aa	6626,4 Ba
CNB 002		3674,6 Bc	5414,0 Bb	6765,9 Aa	6752,2 Ba
CV (%)		15,49			

Médias seguidas da mesma letra minúscula na linha e letras maiúsculas nas colunas não diferem entre si, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Scott-Knott. Fonte: o autor.

A área foliar específica (AFE) e razão de área foliar (RAF) não apresentaram interação entre os clones e os ambientes, cujos resultados estão apresentados na Tabela 6. A maior AFE foi obtida pelo clone GG 157, o que indica que este clone possui menor espessura do limbo foliar independente do ambiente em que esteja. Houve redução da AFE com a diminuição da temperatura média do ar, independente do clone.

A RAF foi maior no grupo formado pelos clones AEC 1528, GG 157 e AEC 144. Entre os ambientes, o resultado é semelhante à AFE, onde o ambiente A4, de elevada temperatura média, proporciona maior valor de RAF em contraponto ao A1, com baixa temperatura média.

Tabela 6 – Área foliar específica (AFE) e razão de área foliar (RAF) de seis clones de eucalipto submetidos a ambientes com diferentes regimes térmicos diários, após 73 dias de tratamento, em casas de vegetação climatizadas, em Jerônimo Monteiro - ES. Em que: $T_{\text{méd}}$ - temperatura média; T_{min} - temperatura mínima; $T_{\text{máx}}$ - Temperatura máxima; $AT_{\text{méd}}$ – amplitude térmica média.

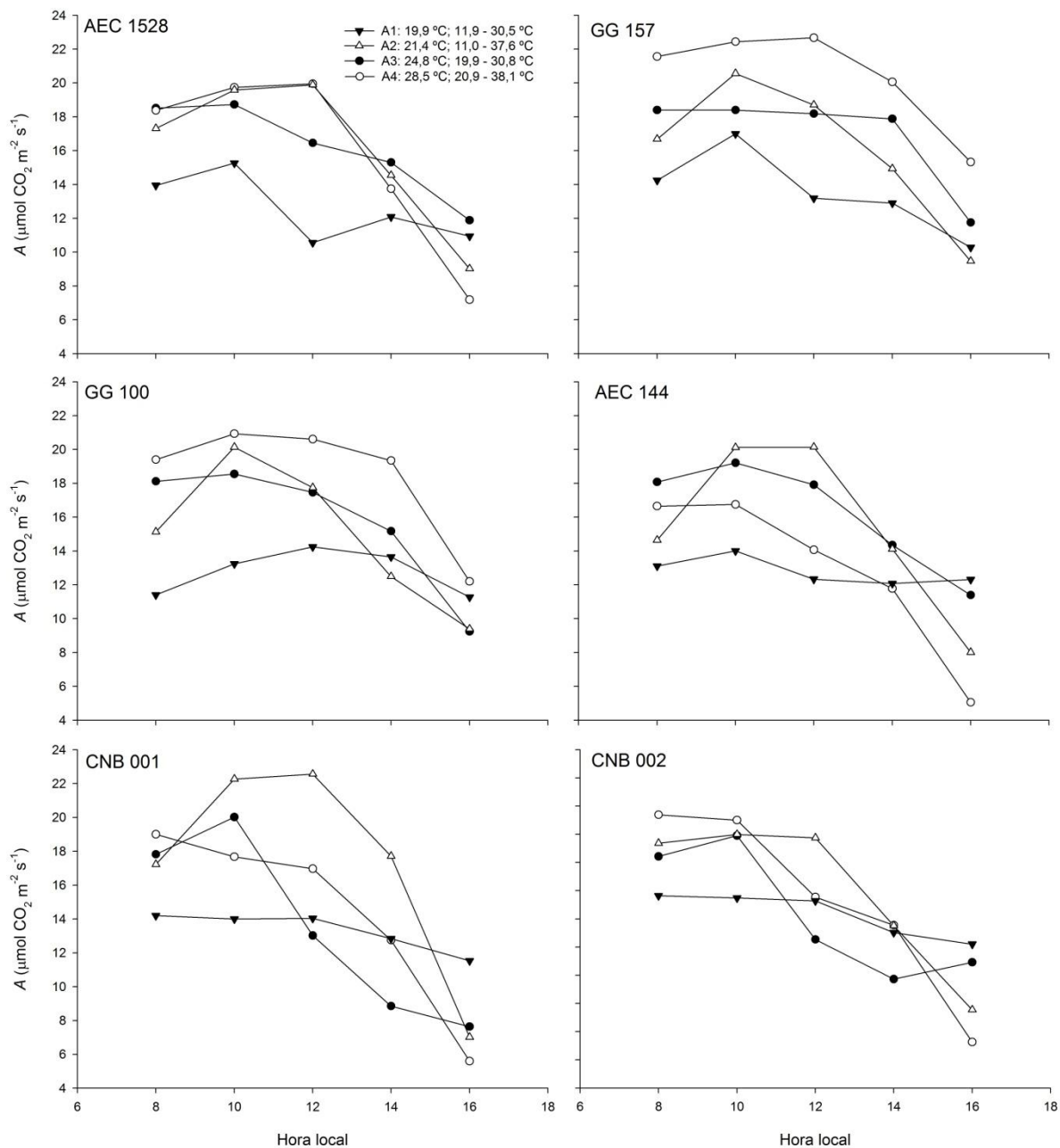
Clones	AFE ($\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$)		RAF ($\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$)	
AEC 1528	191,75 B		88,38 A	
GG 157	211,86 A		85,92 A	
GG 100	187,23 B		81,23 B	
AEC 144	197,23 B		91,29 A	
CNB 001	199,52 B		83,96 B	
CNB 002	192,23 B		80,50 B	
Ambientes	$T_{\text{méd}}$	$T_{\text{min}} - T_{\text{máx}} (AT_{\text{méd}})$		
A1	19,9 °C	11,9 - 30,5 °C (18,7 °C)	152,51 d	68,22 d
A2	21,4 °C	11,0 - 37,6 °C (26,6 °C)	186,73 c	77,14 c
A3	24,8 °C	19,4 - 30,8 °C (11,4 °C)	215,09 b	92,28 b
A4	28,5 °C	20,9 - 38,1 °C (17,2 °C)	232,21 a	103,22 a
CV (%)	8,93		7,49	

Médias seguidas da mesma letra maiúscula entre os clones e minúscula na entre os ambientes nas colunas não diferem entre si, ao nível de 5% de probabilidade, pelo teste de Scott-Knott. Fonte: o autor.

Todos os clones, independente do ambiente, apresentam variação do comportamento das trocas gasosas ao longo do dia em virtude da flutuação diária de elementos climáticos, em especial, temperatura e luminosidade (Figuras 2, 3, 4, 5, 6, e 7).

A taxa de assimilação líquida de CO_2 (A) de todos os clones no ambiente A1 foi menor em comparação com os demais ambientes na maior parte do dia, como também apresentou menor flutuação ao longo do dia (Figura 2). Os ambientes mais quentes (A2, A3 e A4) apresentaram comportamento similar de A para o clone AEC 1528. Os clones GG 157 e GG 100 apresentaram comportamentos semelhantes, com o A4 proporcionando a maior A. Os clones AEC 144, CNB 001 e CNB 002 demonstraram maior A nos ambientes mais quentes.

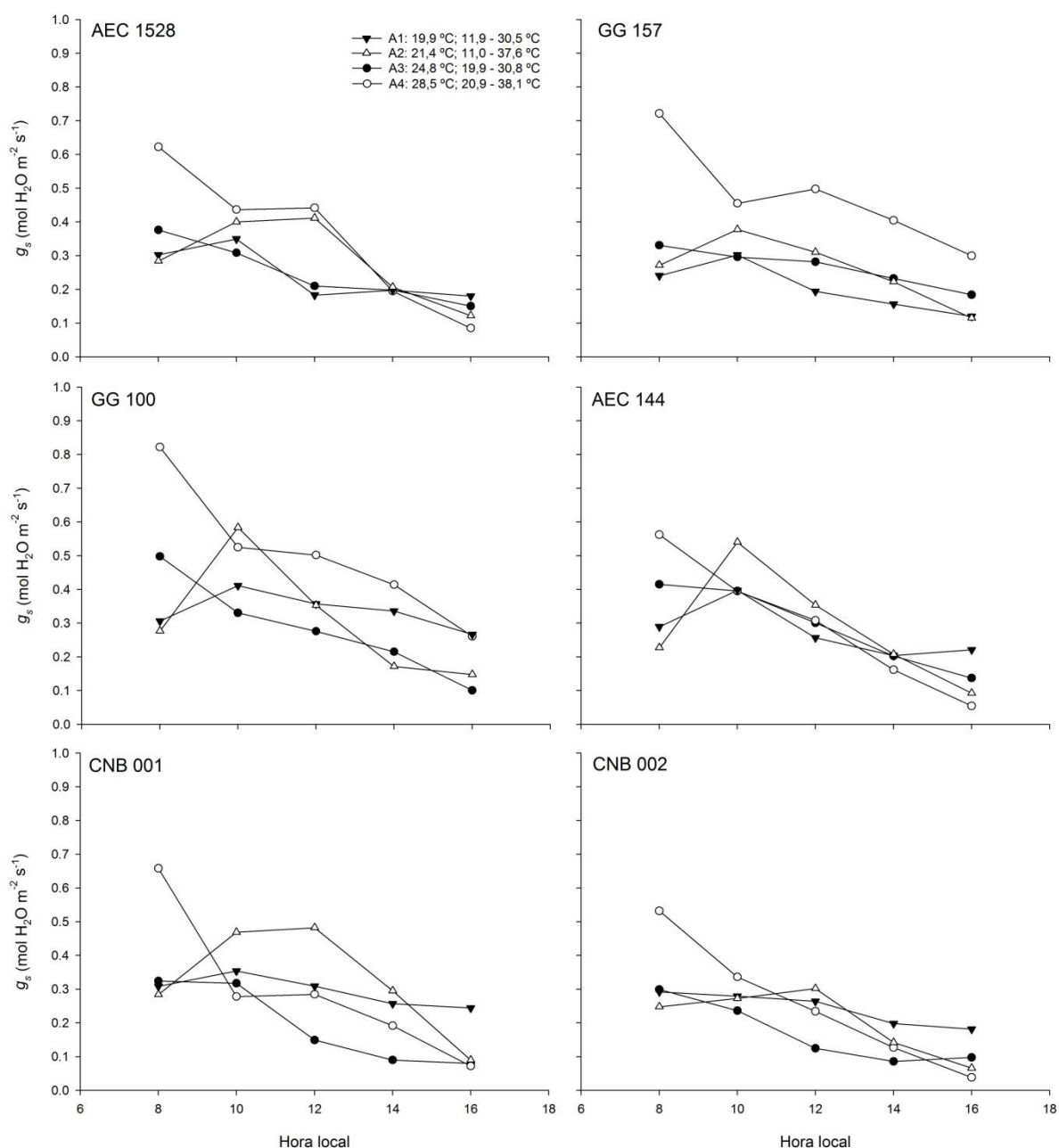
Figura 2 – Variação diurna da taxa de assimilação líquida de CO₂ (A) de seis clones de eucalipto submetidos a ambientes com diferentes regimes térmicos diários, após 73 dias de tratamento, em casas de vegetação climatizadas, em Jerônimo Monteiro - ES. Em que: A_x: temperatura média: temperatura mínima – temperatura máxima.



Fonte: o autor.

Em geral, a condutância estomática (g_s) decresceu ao longo do dia e de modo semelhante para todos os clones em todos os ambientes em função do aumento da temperatura como estratégia para diminuir a perda de água (Figura 3). Ressalta-se que os clones GG 157 e GG 100 no A4 apresentaram maior g_s que os demais.

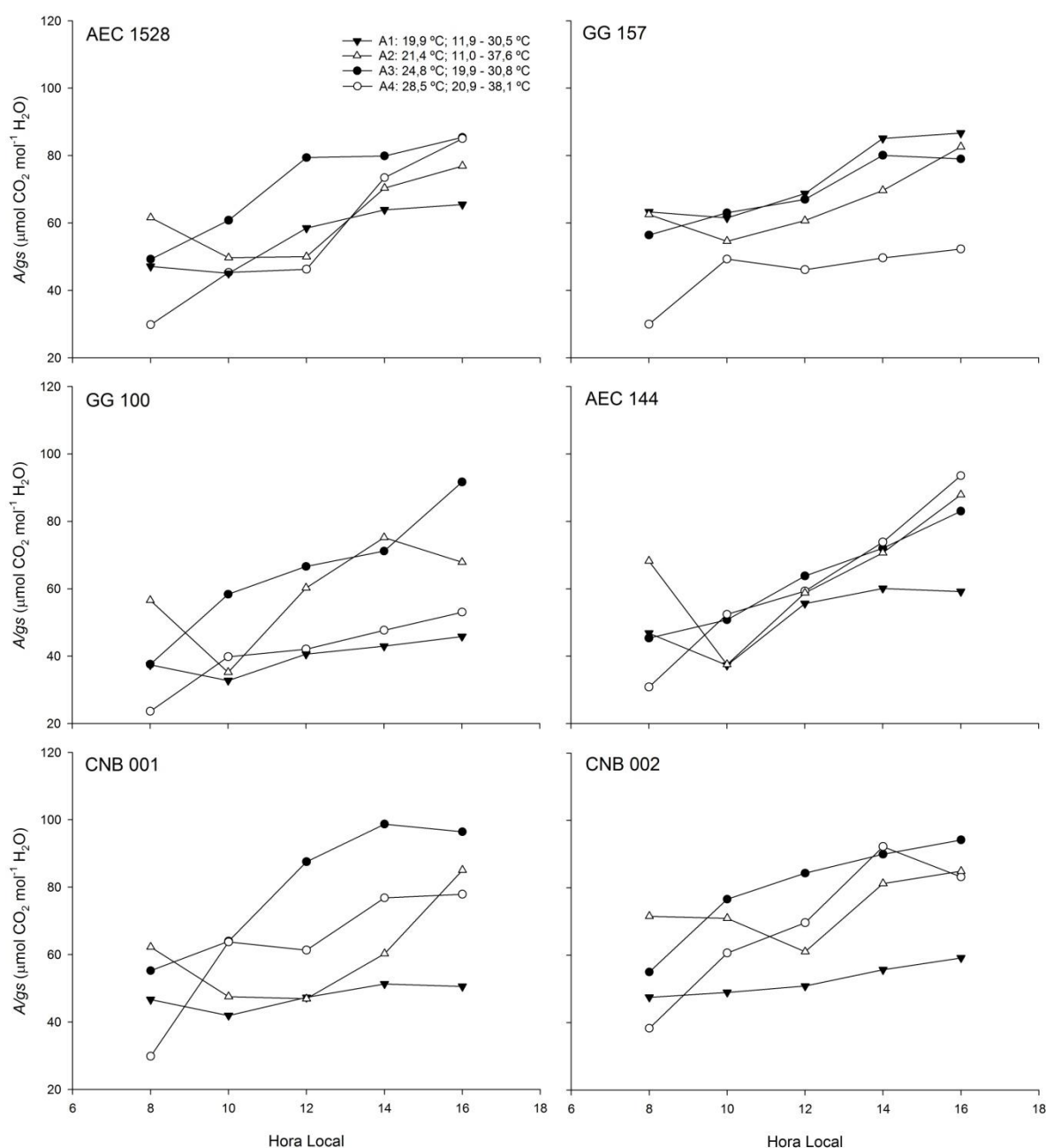
Figura 3 – Variação diurna da condutância estomática (g_s) de seis clones de eucalipto submetidos a ambientes com diferentes regimes térmicos diários, após 73 dias de tratamento, em casas de vegetação climatizadas, em Jerônimo Monteiro - ES. Em que: A_x: temperatura média: temperatura mínima – temperatura máxima.



Fonte: o autor.

A eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s) aumentou do longo do dia em todos os clones e ambientes (Figura 4). Observa-se que A1 acarretou em menor A/g_s para todos os clones, salvo GG 157 e GG 100 no A4.

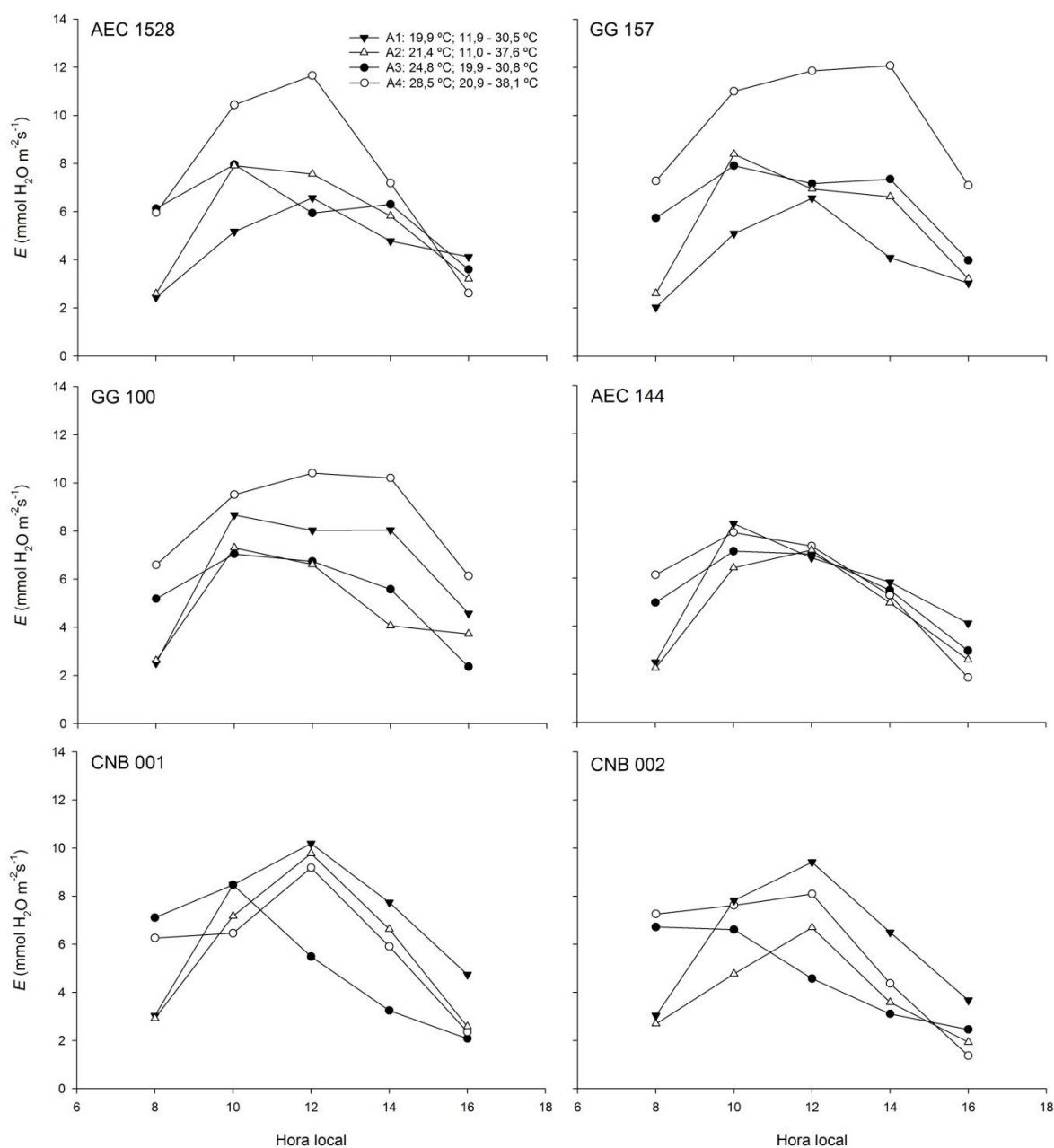
Figura 4 – Variação diurna da eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s) de seis clones de eucalipto submetidos a ambientes com diferentes regimes térmicos diários, após 73 dias de tratamento, em casas de vegetação climatizadas, em Jerônimo Monteiro - ES. Em que: A_x : temperatura média; temperatura mínima – temperatura máxima.



Fonte: o autor.

A transpiração (E) variou ao longo do dia alcançando seu máximo às 12 horas e decrescendo após esse horário (Figura 5). A taxa de transpiração comportou-se de maneira similar entre os ambientes para a maioria dos clones, exceto para AEC 1528, GG 157 e GG 100 apresentaram maior E no ambiente A4, mais quente.

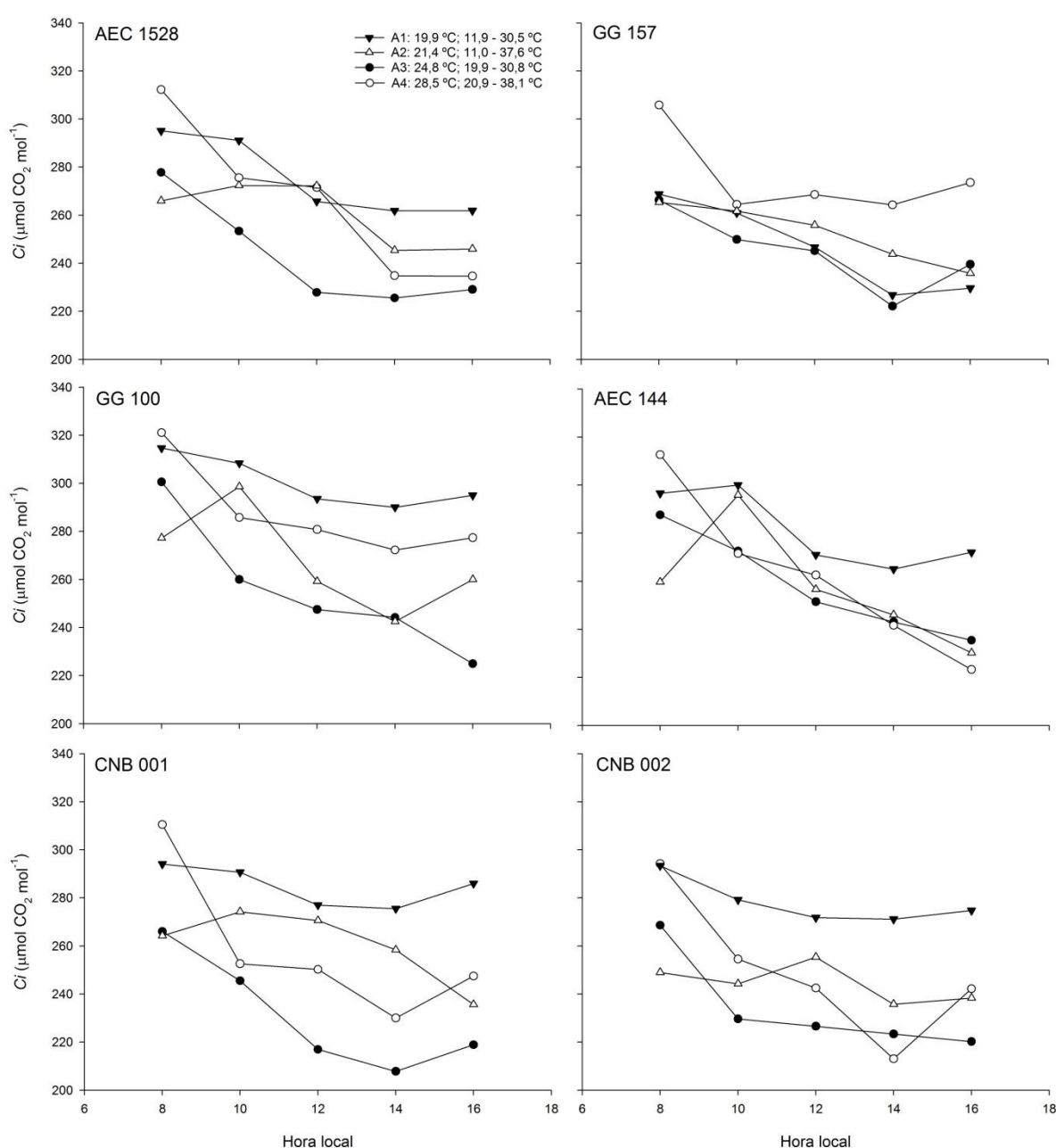
Figura 5 – Variação diurna da transpiração (E) de seis clones de eucalipto submetidos a ambientes com diferentes regimes térmicos diários, após 73 dias de tratamento, em casas de vegetação climatizadas, em Jerônimo Monteiro - ES. Em que: A_x: temperatura média: temperatura mínima – temperatura máxima.



Fonte: o autor.

A concentração intracelular de CO_2 (C_i) diminuiu ao longo do dia, o que pode ser em virtude do fechamento estomático, aumento da temperatura do ar e diminuição da luminosidade (Figura 6). Os clones nos ambientes mais quentes apresentaram menores valores de C_i em relação ao A1, salvo os clones AEC 1528, GG 157 e AEC 144.

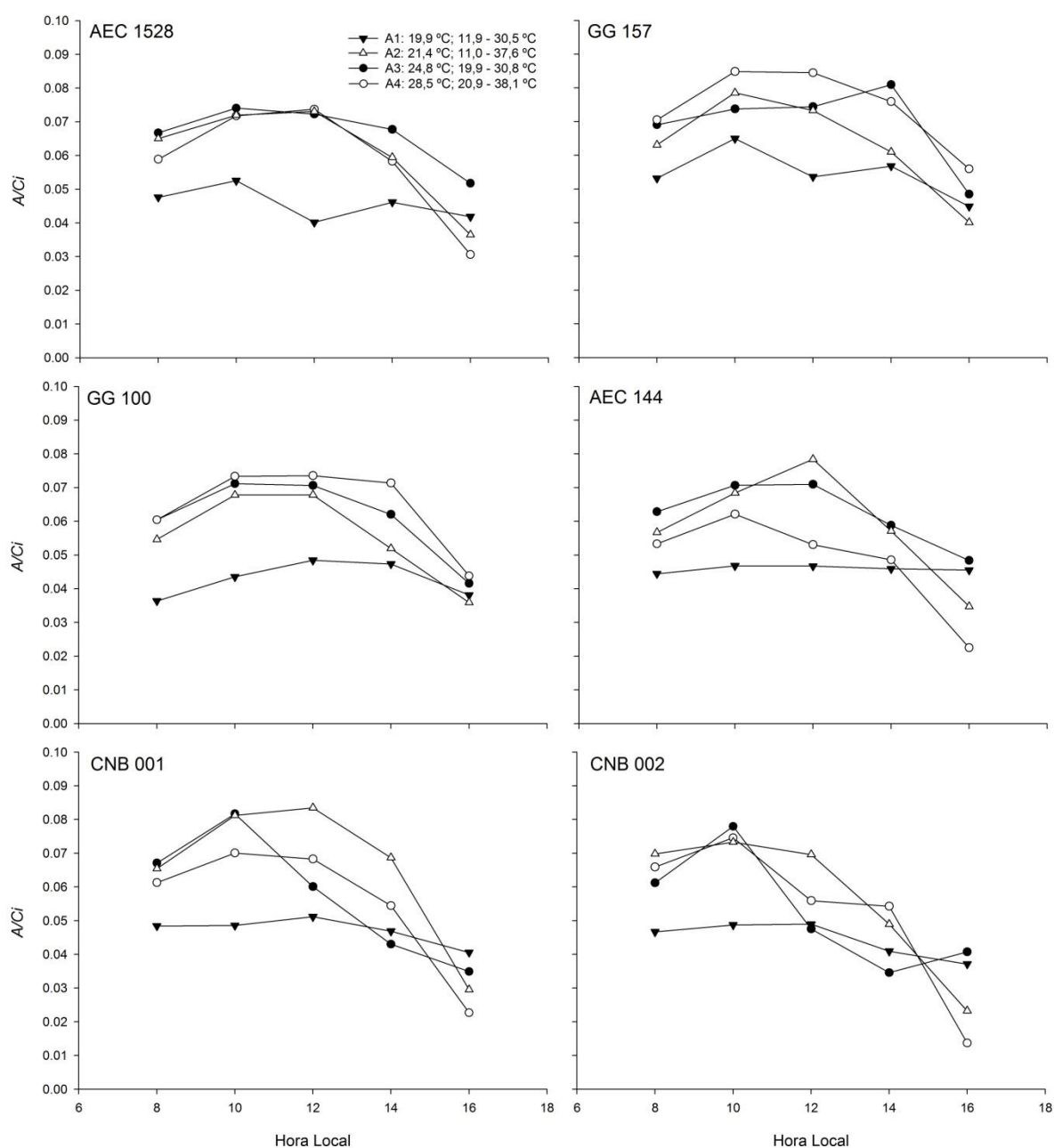
Figura 6 – Variação diurna da concentração intracelular de CO_2 (C_i) de seis clones de eucalipto submetidos a ambientes com diferentes regimes térmicos diários, após 73 dias de tratamento, em casas de vegetação climatizadas, em Jerônimo Monteiro - ES. Em que: A_x : temperatura média: temperatura mínima – temperatura máxima.



Fonte: o autor.

Para a eficiência instantânea da carboxilação (A/C_i), os clones nos ambientes mais quentes apresentaram semelhanças na variação e maior valor desse componente em relação ao ambiente A1 (Figura 7).

Figura 7 – Variação diurna da eficiência instantânea da carboxilação (A/C_i) de seis clones de eucalipto submetidos a ambientes com diferentes regimes térmicos diários, após 73 dias de tratamento, em casas de vegetação climatizadas, em Jerônimo Monteiro - ES. Em que: A_x : temperatura média: temperatura mínima – temperatura máxima.



Fonte: o autor.

4 DISCUSSÃO

À exceção do clone AEC 144, todos os outros clones estudados apresentaram alguma restrição de faixa de temperatura que influenciou a produção de biomassa, área foliar e trocas gasosas das plantas.

Em geral, os clones apresentaram melhor desempenho de produção de biomassa, em ambientes com regime térmico mais quentes, sendo desse modo são indicados para plantios em regiões com temperaturas mais elevadas. Observa-se que houve limitação da produção de biomassa na maioria dos clones estudados no ambiente A1 ($T_{\text{méd}} = 19,9 \text{ }^{\circ}\text{C}$) considerado o mais frio, salvo o clone AEC 144. Segundo Moura et al. (2012), o crescimento dos plantios de eucalipto são limitados em condições climáticas de baixa temperatura. Nessa condição, a fotossíntese tende a decrescer em plantas de clima quente, como o eucalipto (ALLEN; ORT, 2001).

O ambiente de temperatura média baixa (A1) acarretou um aumento da concentração intracelular de CO_2 (C_i) nas folhas de todos os clones. Contudo, ainda que tivesse CO_2 disponível na câmara subestomática, a temperatura mais baixa diminuiu a taxa de assimilação líquida do CO_2 (A) resultando em decréscimo da eficiência instantânea da carboxilação (A/C_i), eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s) e da produção de biomassa. Valores de C_i elevados tendem indicar baixa taxa fotossintética (MEJÍA-DE TAFUR et al., 2017). Neste caso, isso se deve ao fato que a atividade da Rubisco decresce em temperaturas baixas, o que ocasiona a diminuição da fotossíntese fazendo com que ocorra aumento na C_i , funcionando como sinalizador para o fechamento estomático (ALLEN; ORT, 2001).

Desse modo, o regime térmico de temperatura média baixa foi prejudicial para o crescimento dos clones, podendo ser considerado causador de estresse térmico (NIINEMETS, 2010). Como consequências, houve a diminuição da produção de biomassa, área foliar (AF), área foliar específica (AFE) e razão de área foliar (RAF) e alteração das trocas gasosas das plantas em relação aos demais ambientes. Ademais, baixas temperaturas tendem a diminuir o rendimento da produção, crescimento, transporte de elétrons, reações bioquímicas e fluidez de membrana, além de afetar o transporte de água, absorção de nutrientes, metabolismo de carboidratos, conformação de proteínas e ácidos nucleicos, a reprogramação da

expressão gênica e o crescimento das plantas (ALLEN; ORT, 2001; BOWMAN et al., 2014; CHINNUSAMY; ZHU; ZHU, 2007; HASANUZZAMAN; NAHAR; FUJITA, 2013; MCCLUNG; DAVIS, 2010; WAY; OREN, 2010).

A elevação das temperaturas médias promoveu aumento na A , A/C_i e A/g_s decorrentes, provavelmente, do aumento das atividades enzimáticas, assim, acarretando em maiores investimentos em produção de MST, MSPA, MSR, AF, AFE e RAF. Esse investimento em área foliar propicia aumento na capacidade de interceptação de luz que relaciona-se com o crescimento das plantas e sua produtividade (WERADUWAGE et al., 2015). Em árvores sempre verdes, como eucaliptos, foi observado o aumento da AFE em ambientes de temperaturas mais quentes (WAY; OREN, 2010), o que indica que houve maior investimento em área foliar por unidade de biomassa foliar que pode resultar em folhas de menor espessura foliar e maiores eficiências de captura de luz e uso no nitrogênio (SEFTON et al., 2002). Da mesma forma, maiores valores de RAF em resposta ao aumento das temperaturas dos ambientes implicou em maior área foliar por unidade de biomassa total da planta e, conseqüentemente, maior alocação de carbono fotoassimilado para a produção de folhas (DANTAS et al., 2018). Os clones AEC 1528, GG 157 e AEC 144 apresentaram os maiores valores de RAF, o que pode indicar que esses materiais genéticos investem mais em produção de área foliar do que os demais clones.

Segundo Flores (2016), espécies de eucaliptos podem ser encontrados em várias faixas de temperatura dependendo da especificidade do local de origem. Em si, as exigências térmicas da geração parental dos materiais estudados com base do local de origem para *Eucalyptus grandis* está compreendida entre 15 e 22 °C e para *E. urophylla* entre 16 e 27 °C (FLORES, 2016). Contudo, diante do ampliado do melhoramento e da seleção genética das espécies de eucalipto, a tolerância térmica dos materiais vegetais pode ser alterada e/ou expandida a faixas além das exigências climáticas do ambiente de origem, uma vez que temperaturas mais elevadas tendem a elevar a biossíntese de clorofila e o potencial fotossintético de espécies de eucaliptos, resultando em aumento da produção de biomassa do caule (MOKOCHINSKI et al., 2018). Em vista disso, observa-se que os clones aqui estudados provenientes de *Eucalyptus grandis*, *E. urophylla* e seus cruzamentos comportam-se de forma a apresentarem alguma restrição de faixa de temperatura para alcance do crescimento e produção em biomassa ótimo.

O aumento das temperaturas nos ambientes A2, A3 e A4 proporcionou ao clone AEC 1528 a elevação das taxas fotossintéticas conjuntamente com a maior eficiência intrínseca do uso da água e eficiência instantânea da carboxilação que culminaram no aumento da produção de biomassa. Contudo, a temperatura média de 19,9 °C foi prejudicial à produção de biomassa e área foliar do clone AEC 1528, o que indica que ele deve ser recomendado para áreas com temperaturas mais elevadas. É sabido que para determinadas plantas, a exemplo do observado no clone AEC 1528, os efeitos negativos da temperatura mínima noturna muito baixa sobre o crescimento da planta pode ser atenuado por pequenos períodos de temperaturas elevadas durante o período diurno (KLÄRING; SCHMIDT, 2017). Assim, locais que possuam grande variação térmica diária são propícios ao cultivo deste clone.

Uma maior taxa fotossintética proporcionada pela maior temperatura média dos ambientes testados nem sempre foi seguida pelo aumento de biomassa, como no caso dos clones GG 157 e GG 100, no qual os ambientes A3 e A4, que embora tenham apresentado alta taxa de assimilação líquida de CO₂, mantiveram baixos os níveis de eficiência do uso da água com elevada transpiração. Concomitantemente, esses dois ambientes apresentam temperaturas noturnas mais altas que podem ter afetado a produção de biomassa. O aumento das temperaturas noturnas ocasiona amplitudes térmicas menores, acarretando, em aumento da respiração noturna das folhas, desviando mais fotoassimilados para manutenção do metabolismo em detrimento do crescimento (SHI et al., 2013; SUNOJ et al., 2016). Em algumas espécies, o efeito das mudanças da variação térmica diária no crescimento das plantas pode não ser detectado com medições de fotossíntese e respiração (BUENO et al., 2012; CERASOLI et al., 2014). Isso pode ser devido à amplitude térmica do ar estar associada à regulação de fitohormônios que afetam no crescimento da planta (BUENO et al., 2012; MOE, 1990). O aumento da temperatura modula a expressão de genes para a biossíntese de giberelina, auxinas, fator de transcrição PIF4 (fator de interação com fitocromo 4) e, tardiamente, de brassinosteróides, que promovem o alongamento da planta (STAVANG et al., 2009). Em temperaturas noturnas mais quentes há inativação de giberelinas o que, conseqüentemente, prejudica o crescimento das plantas (STAVANG et al., 2005). A maior produção de biomassa dos clones GG100 e GG157 no ambiente A2 pode indicar que a temperatura máxima de 37,6 °C possibilitou maior taxa fotossintética, enquanto a temperatura

mínima de 11 °C possivelmente influenciou na baixa respiração noturna. A alta amplitude térmica deste ambiente deve ter beneficiado a maior produção de biomassa e menor gasto energético.

Para o clone AEC 144, embora a taxa de assimilação líquida de CO₂ ao longo do dia tenha sido diferente em cada ambiente, houve mesma produção de massa seca total e RAF entre eles. Neste caso, esse clone parece possuir mecanismos de tolerância tanto a baixas quanto a altas temperaturas compreendendo ajustes no metabolismo da planta, como variação no conteúdo de açúcares, fenóis e clorofila (ATKIN; HOLLY; BALL, 2000; COSTA; MAZZAFERA; BALBUENA, 2017; MOKOCHINSKI et al., 2018; TEULIÈRES et al., 2007). Estudos anteriores classificam esse clone como adaptável e plástico a diferentes condições climáticas, o que explica a razão dele ser o mais plantado em várias regiões do Brasil (BINKLEY et al., 2017).

Divergindo dos clones GG100 e GG157, o CNB 001 contraria as tendências citadas em que a temperatura noturna elevada diminuirá o crescimento das plantas (SHI et al., 2013; SUNOJ et al., 2016). Esse clone se adequou ao ambiente de temperaturas noturnas (mínimas) mais altas (19,4 °C) e temperaturas diurnas (máximas) mais baixas (30,8 °C), resultando em maior produção de biomassa no ambiente com menor amplitude térmica (A3) em relação às demais condições climáticas, apresentando menor condutância estomática e transpiração e valores mais altos de A/C_i e A/g_s . Ainda que o ambiente A2 ($T_{\text{máx}}$ 37,6 °C) tenha proporcionado maior A e A/C_i , esse clone não tolerou suas temperaturas diurnas muito altas ($\leq 37,6$ °C) podendo esse fator ter exercido um efeito negativo sobre a fisiologia e, conseqüentemente, na produção de biomassa (BOWMAN et al., 2014).

Já o clone CNB 002, expressou maior biomassa em ambientes com temperaturas médias intermediárias, não tolerando temperaturas médias muito baixas nem muito elevadas. O ambiente com temperatura média baixa (19,9 °C) promoveu queda da A , g_s , A/C_i e A/g_s com elevação da transpiração (E) e da C_i , o que inibe a produção de biomassa. No regime térmico de temperatura média elevada (28,5 °C) houve maiores valores de A , A/C_i e A/g_s e menores C_i e E , porém pode ter ocorrido maior aumento da respiração em prejuízo à produção de biomassa (TESKEY et al., 2015).

Diante da expansão dos plantios de eucalipto para áreas com diversa variação térmica (BINKLEY et al., 2017; GONÇALVES et al., 2013; IBÁ, 2017) torna-

se imprescindível que a seleção de clones para determinado local considere as preferências térmicas do material genético para maior sucesso e produção dos plantios. Os clones comerciais estudados, de ampla utilização em plantios de regiões brasileiras, possuem aptidões climáticas e expressões fisiológicas singulares. Além disso, a análise climática do local de plantio não deve somente se ater às temperaturas média mensais anuais, mas também aos componentes diários de temperatura média, mínima e máxima e da amplitude térmica.

5 CONCLUSÕES

- Os clones estudados requerem especificidades térmicas, por vezes distintas entre si, para alcançarem o máximo de sua produção em biomassa;
- A baixa temperatura média diária do ambiente mais frio (19,9 °C) propiciou menor produção de biomassa dos clones de eucalipto estudados, salvo o clone AEC 144, como consequência da diminuição da taxa de assimilação líquida de CO₂, da eficiência de uso da água e da eficiência instantânea da carboxilação, bem como aumento da concentração intracelular de CO₂ e da transpiração;
- O aumento das temperaturas propiciou o aumento de massa seca total, parte aérea e raízes, bem como de área foliar, área foliar específica e razão de área foliar pelo aumento da taxa de assimilação líquida de CO₂, da eficiência instantânea da carboxilação e eficiência intrínseca do uso da água dos clones;
- A variação diária da taxa de assimilação líquida dos clones não repercutiu na mesma tendência observada em produção de biomassa;
- O clone AEC 1528 não apresentou condições favoráveis de crescimento de ambiente de temperatura de 19,9 °C;
- Temperaturas noturnas elevadas ($\geq 19,9$ °C) e temperaturas médias muito baixas ($\leq 19,9$ °C) desfavoreceram a produção de biomassa dos clones GG 157 e GG 100;
- O clone AEC 144 possuiu alta tolerância nos diferentes regimes térmicos estudados;
- O clone CNB 001 apresentou maior produção de biomassa no ambiente de temperatura média de 24,8 °C, de menor amplitude térmica;
- O clone CBN 002 apresentou maior produção de biomassa em ambientes com temperaturas médias intermediárias (21,4 e 24,8 °C) .

REFERÊNCIAS

- ALLEN, D. J.; ORT, D. R. Impacts of chilling temperatures on photosynthesis in warm-climate plants. **Trends in Plant Science**, Cambridge, v. 6, n. 1, p. 36-42, Jan, 2001.
- ATKIN, O. K.; HOLLY, C.; BALL, M. C. Acclimation of snow gum (*Eucalyptus pauciflora*) leaf respiration to seasonal and diurnal variations in temperature: the importance of changes in the capacity and temperature sensitivity of respiration. **Plant, Cell & Environment**, Hoboken, v. 23, n. 1, p. 15-26, Jan. 2000.
- BENINCASA, M. M. P. **Análise de crescimento de plantas: noções básicas**. 2. ed. Jaboticabal: FUNEP, 2003. 41 p.
- BINKLEY, D.; CAMPOE, O. C.; ALVARES, C.; CARNEIRO, R. L.; CEGATTA, Í.; STAPE, J. L. The interactions of climate, spacing and genetics on clonal *Eucalyptus* plantations across Brazil and Uruguay. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 405, n. p. 271-283, Dec. 2017.
- BOWMAN, D. M.; WILLIAMSON, G. J.; KEENAN, R. J.; PRIOR, L. D. A warmer world will reduce tree growth in evergreen broadleaf forests: evidence from Australian temperate and subtropical eucalypt forests. **Global Ecology and Biogeography**, Oxford, v. 23, n. 8, p. 925-934, Aug. 2014.
- BUENO, A. C. R.; PRUDENTE, D. A.; MACHADO, E. C.; RIBEIRO, R. V. Daily temperature amplitude affects the vegetative growth and carbon metabolism of orange trees in a rootstock-dependent manner. **Journal of Plant Growth Regulation**, New York, v. 31, n. 3, p. 309-319, Nov. 2012.
- CERASOLI, S.; WERTIN, T.; MCGUIRE, M. A.; RODRIGUES, A.; AUBREY, D. P.; PEREIRA, J. S.; TESKEY, R. O. Poplar saplings exposed to recurring temperature shifts of different amplitude exhibit differences in leaf gas exchange and growth despite equal mean temperature. **AoB PLANTS**, Oxford, v. 6, p. 1-9, May 2014.
- CHINNUSAMY, V.; ZHU, J.; ZHU, J. K. Cold stress regulation of gene expression in plants. **Trends in Plant Science**, Cambridge, v. 12, n. 10, p. 444-451, 2007.
- COSTA, M. G. de S.; MAZZAFERA, P.; BALBUENA, T. S. Insights into temperature modulation of the *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus grandis* antioxidant and lignification subproteomes. **Phytochemistry**, London, v. 137, p. 15-23, May 2017.
- CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. v. 1, 4. ed. Viçosa: UFV, 2012. 514 p.
- DANTAS, R. de P.; OLIVEIRA, F. de A. de; CAVALCANTE, A. L. G.; PEREIRA, K. T. O.; OLIVEIRA, M. K. T. de; MEDEIROS J. F. de. Qualidade de mudas de *Tabebuia aurea* (Mansô) Benth. & Hook. em dois ambientes e diferentes níveis de fertirrigação. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 28, n. 3, p. 1253-1262, jul-set. 2018.

FLORES, T. B.; ALVARES, C. A.; SOUZA, V. C.; STAPE, J. L. 2016. ***Eucalyptus no Brasil***: zoneamento climático e guia para identificação. IPEF, Piracicaba, 2016. 448p.

GONÇALVES, J. L. de M.; ALVARES, C. A.; HIGA, A. R.; SILVA, L. D.; ALFENAS, A. C.; STAHL, J.; FERRAZ, S. F. de B.; LIMA, W. de P.; BRANCALION, P. H. S.; HUBNER, A.; BOUILLET, J. P. D.; LACLAU, J. P.; NOUVELLON, Y.; EPRON, D. Integrating genetic and silvicultural strategies to minimize abiotic and biotic constraints in Brazilian eucalypt plantations. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 301, p. 6-27, 2013.

HARTLEY, H. O. The use of range in analysis of variance. **Biometrika**, London, v. 37, p.271-280, Dec. 1950.

HASANUZZAMAN, M.; NAHAR, K.; FUJITA, M. Extreme temperature responses, oxidative stress and antioxidant defense in plants. In: VAHDATI, K. (ed.) **Abiotic stress-Plant responses and applications in agriculture**. London: Intech, 2013. cap. 6, p.169-205.

INDÚSTRIA BRASILEIRA DE ÁRVORES (IBÁ). **Anuário estatístico do IBÁ 2017 - ano base 2016**. Brasília: IBÁ. 2017. 80 p.

IPCC. **Climate Change 2014**: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC, Geneva, Switzerland, 2014. 151 p.

KLÄRING, H. P.; SCHMIDT, A. Diurnal temperature variations significantly affect cucumber fruit growth. **HortScience**, Alexandria, v. 52, n. 1, p. 60-64, Jan. 2017.

MCCLUNG, C. R.; DAVIS, S. J. Ambient thermometers in plants: from physiological outputs towards mechanisms of thermal sensing. **Current Biology**, Cambridge, v. 20, n. 24, p. R1086-R1092, Dec. 2010.

MEJÍA-DE TAFUR, M. S.; RIAÑO-HERRERA, N. M.; URREGO-MESA, J. B.; IBARRA-ESPINOSA, D. M.; ZAPATA-DUQUE, C. M. Effect of soil water availability on gas exchange in young trees of *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden. **Acta Agronómica**, Palmira, v. 66, n. 4, p. 549-557, Oct./Dec. 2017.

MOE, R. Effect of day and night temperature alternations and of plant growth regulators on stem elongation and flowering of the long-day plant *Campanula isophylla* Moretti. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 43, n. 3-4, p. 291-305, July 1990.

MOKOCHINSKI, J. B.; MAZZAFERA, P.; SAWAYA, A. C. H. F.; MUMM, R., DE VOS, R. C. H.; HALL, R. D. Metabolic responses of *Eucalyptus* species to different temperature regimes. **Journal of Integrative Plant Biology**, [S.l.], v. 60, n. 5, p. 397-411, May 2018.

MOURA, J. C. M. S.; ARAÚJO, P.; BRITO, M. DOS S.; SOUZA, U. R.; VIANA, J. O. F.; MAZZAFERA, P. Validation of reference genes from *Eucalyptus* spp. under different stress conditions. **BMC research notes**, London, v. 5, n. 1, p. 634, Nov. 2012.

NIINEMETS, Ü. Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 260, n. 10, p. 1623-1639, Oct. 2010.

PEREIRA, A. R.; ANGELOCCI, L. R.; SENTELHAS, P. C. **Agrometeorologia: fundamentos e aplicações práticas**. 1. ed. Guaíba: Agropecuária, 2002.

SEFTON, C. A.; MONTAGU, K.; ATWELL, B. J.; CONROY, J. P. Anatomical variation in juvenile eucalypt leaves accounts for differences in specific leaf area and CO₂ assimilation rates. **Australian Journal of Botany**, East Melbourne, v. 50, n. 3, p. 301-310, Jun. 2002.

SHAPIRO, S. S.; WILK, M. B. An analysis of variance test for normality (complete samples). **Biometrika**, London, v. 52, n. 3/4, p. 591-611, Dec. 1965.

SHI, W.; MUTHURAJAN, R.; RAHMAN, H.; SELVAM, J.; PENG, S.; ZOU, Y.; JAGADISH, K. S. Source-sink dynamics and proteomic reprogramming under elevated night temperature and their impact on rice yield and grain quality. **New Phytologist**, London, v. 197, n. 3, p. 825-837, Feb. 2013.

STAVANG, J. A.; GALLEGU-BARTOLOMÉ, J.; GÓMEZ, M. D.; YOSHIDA, S.; ASAMI, T.; OLSEN, J. E.; GARCÍA-MARTÍNEZ, J. L.; ALABADÍ D.; BLÁZQUEZ, M. A. Hormonal regulation of temperature-induced growth in Arabidopsis. **The Plant Journal**, Oxford, v. 60, n. 4, p. 589-601, Aug. 2009.

STAVANG, J. A.; LINDGÅRD, B.; ERNTSEN, A.; LID, S. E.; MOE, R.; OLSEN, J. E. Thermoperiodic stem elongation involves transcriptional regulation of gibberellin deactivation in pea. **Plant Physiology**, Belmont, v. 138, n. 4, p. 2344-2353, Aug. 2005.

SUNOJ, V. J.; SHROYER, K. J.; JAGADISH, S. K.; PRASAD, P. V. Diurnal temperature amplitude alters physiological and growth response of maize (*Zea mays* L.) during the vegetative stage. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v. 130, p. 113-121, Oct. 2016.

TEULIÈRES, C.; GERD BOSSINGER, G.; MORAN, G.; MARQUE, C. Stress Studies in *Eucalyptus*. **Plant Stress**, [S.l.], v. 1, n. 2, p. 197-215, Aug. 2007.

VALVERDE, P.; CARVALHO, M. DE; SERRALHEIRO, R.; MAIA, R.; RAMOS, V.; OLIVEIRA, B. Climate change impacts on rainfed agriculture in the Guadiana river basin (Portugal). **Agricultural Water Management**, Amsterdam, v. 150, p. 35-45, March 2015.

WAY, D. A.; OREN, R. Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. **Tree Physiology**, Oxford, v. 30, n. 6, p. 669-688, June 2010.

WERADUWAGE, S. M.; CHEN, J.; ANOZIE, F. C.; MORALES, A.; WEISE, S. E.; SHARKEY, T. D. The relationship between leaf area growth and biomass

accumulation in *Arabidopsis thaliana*. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 6, p. 167, Apr. 2015.

CAPÍTULO 2

TROCAS GASOSAS E CRESCIMENTO INICIAL DE CLONES DE EUCALIPTO SUBMETIDOS A ESTRESSES TÉRMICO E HÍDRICO

RESUMO

A expansão dos plantios de eucalipto para locais mais quentes e secos gera a hipótese de que o comportamento ecofisiológico das plantas frente a essas condições edafoclimáticas podem ser estressantes ao ponto de impactar negativamente a produção. A combinação da temperatura com a disponibilidade hídrica em nível estressante para as plantas pode alterar seu metabolismo com maior dano do que o efeito dos estresses aplicados individualmente. Desse modo, o objetivou-se avaliar a ecofisiologia e o crescimento inicial de mudas de clones eucalipto após serem submetidos à ondas de calor e deficiência hídrica. O experimento foi desenvolvido em casas de vegetação climatizadas em Jerônimo Monteiro-ES, Brasil. Mudas de dois clones comerciais de eucalipto AEC 144 e TP-361 foram submetidos a tratamentos com diferentes ondas de calor e deficiência hídrica. Os tratamentos controle com e sem deficiência hídrica permaneceram no ambiente inicial de temperatura máxima média mais baixa de 33,1 °C. Os demais tratamentos consistiram em plantas com supressão da irrigação e diferentes ambientes com temperaturas máximas médias de 36,3; 42,8 e 45,4 °C simulando por cinco dias ondas de calor, sendo as trocas gasosas das plantas monitoradas a cada dois dias após o início dos tratamentos. Após 22 dias de início dos tratamentos, foram avaliados as trocas gasosas, massa seca (total, parte aérea, raiz) e área foliar. Dentro de cada ambiente foi adotado um delineamento inteiramente casualizado. Observou-se que a condição de deficiência hídrica apresentou maior influência nas alterações das trocas gasosas, na massa seca (total, parte aérea, raiz) e área foliar do que a temperatura máxima da onda de calor. O clone AEC 144 somente foi afetado pela condição hídrica, enquanto o clone TP-361 foi afetado por uma onda de calor de 45,4 °C e 47% de disponibilidade de água do substrato interferindo o incremento em biomassa e área foliar, além de lenta recuperação das trocas gasosas.

Palavras-chave: Onda de calor, deficiência hídrica, biomassa.

1 INTRODUÇÃO

Dentre as perspectivas climáticas projetadas, há uma previsão que a temperatura terrestre aumente de 0,3 °C a 1,7 °C até o final do século XXI no cenário mais otimista (se estabilizadas as emissões dos gases de efeito estufa), e, no mais pessimista, de 2,6 °C e 4,8 °C (se houver crescentes emissões), segundo o *Intergovernmental Panel on Climate Change* (IPCC, 2014). Quanto à distribuição da precipitação, projeta-se alterações desuniformes de aumento ou diminuição da pluviosidade dependendo da latitude. A tendência para as regiões subtropicais secas é de decréscimo no volume de chuvas, enquanto para as regiões tropicais úmidas podem ocorrer eventos extremos de precipitação (IPCC, 2014). No Brasil, o impacto do aquecimento global é observado pela elevação das temperaturas e diminuição da precipitação. Prevê-se diminuição da precipitação e aumentos de eventos extremos de seca e estiagem nas regiões centro-Norte-Nordeste do território brasileiro. Episódios de altas temperaturas e baixa precipitação, como observados no período de 2014-2015 no Brasil, tem se tornado cada vez mais frequentes, o que, por conseguinte, implica no aumento do risco climático para as culturas (PBMC, 2014).

Elevadas temperaturas podem acarretar em estresse térmico nas plantas e ocasionar alteração na fotossíntese, redução do crescimento da planta, estresse oxidativo, redução da produção (quantitativa e qualitativamente), perda de água, mudanças na partição de matéria seca, inibição da germinação de sementes e desenvolvimento inadequado (HASANUZZAMAN et al., 2013). A seca pode causar estresse hídrico levando a diminuição da condutância estomática, da produção de biomassa e do crescimento em altura, alteração da partição de matéria seca, modificação do ajuste osmótico (SAPETA et al., 2013), redução da fotossíntese, diminuição da concentração de CO₂ nos cloroplastos e aumento da atividade enzimática (POMPELLI et al., 2010).

Dado as previsões do aumento da temperatura e escassez hídrica em um cenário futuro, bem como pelo fato desses fatores possuírem importante papel nos processos fisiológicos das plantas, a compreensão da associação desses dois fatores pode esclarecer como plantas, em especial as de metabolismo C₃, respondem em campo quando está tensionada térmica e hidricamente. Estudos

indicam que as respostas fisiológicas das plantas obtidas aplicando cada um desses estresses isoladamente podem não ser as mesmas quando estes estão associados. As respostas à associação de estresses são singulares e, deste modo, podendo ser tratado como um novo estresse o qual é necessário uma nova resposta das plantas. Nesse caso, a combinação dos estresses térmico e hídrico tende a ser uma interação potencialmente negativa. (CHOUDHARY; PANDEY; SENTHIL-KUMAR, 2016; GRIGOROVA et al., 2012; MITTLER, 2006; SILVA et al., 2010).

As consequências provocadas pela seca e calor também atingem as florestas, tornando-as vulneráveis às mudanças climáticas, e muitas vezes elevando a mortalidade de árvores (ANDEREGG; KANE; ANDEREGG, 2013). Em casos extremos, como na Austrália, a combinação de altas temperaturas e seca no período de 2010-2011, devido a um evento climático, resultou no colapso, seca da copa e morte de uma floresta de *Eucalyptus marginata* adultos (MATUSICK et al., 2013).

Atualmente, a necessidade de expansão dos plantios de eucalipto tem levado esta cultura para locais mais quente e secos, demandando, desta forma, o uso de genótipos mais adaptados a estas condições ambientais e mudanças nas práticas de manejo (BINKLEY et al., 2017). Altas temperaturas e seca na fase inicial de crescimento do eucalipto em condições de campo poderão afetar no sucesso e a produtividade futura do plantio. Desse modo, objetivou-se avaliar a trocas gasosas e o crescimento inicial de mudas de clones eucalipto após serem submetidos à ondas de calor e deficiência hídrica.

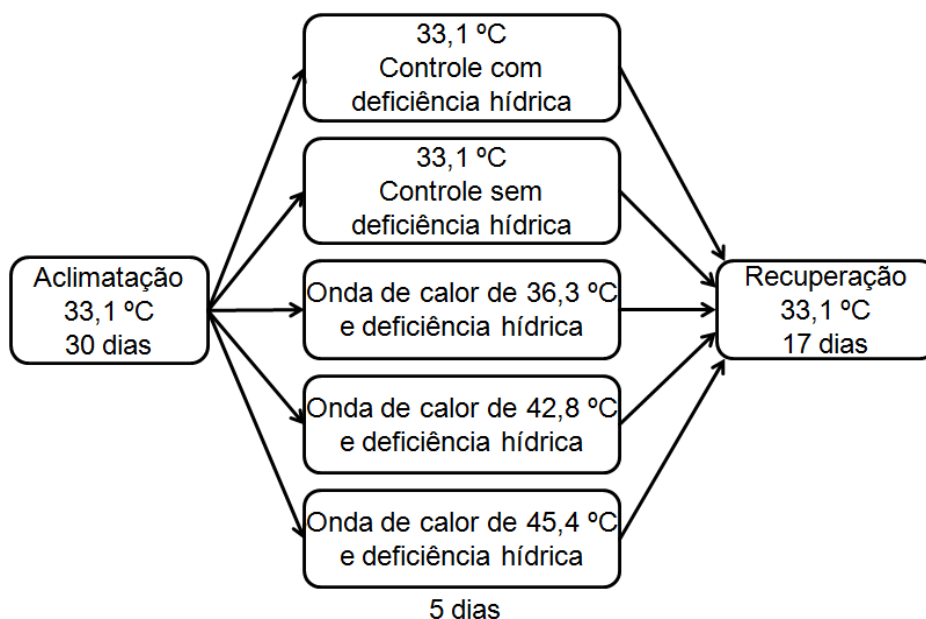
2 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi realizado no período de 31 de outubro de 2016 a 23 de janeiro de 2017, no Departamento de Ciências Florestais e da Madeira da Universidade Federal do Espírito Santo, no município de Jerônimo Monteiro, ES (latitude 20°47'25"S, longitude 41°23'48"W, e altitude de 120 m).

Mudas de clones comerciais de eucalipto AEC 144 (*Eucalyptus urophylla*) e TP361 (*E. grandis* x *E. urophylla*) em idade de expedição, uniformes e com boa fitossanidade, foram adquiridas no viveiro Du Campo, localizado em Sooretama, ES (latitude 19°11'49"S, longitude 40°05'52"W, e altitude de 59 m). As mudas foram transplantadas para vasos brancos de 12 L com dimensões 25x30x22 cm (altura x diâmetro superior x diâmetro inferior) e preenchidos com substrato comercial (Vivatto Pro-20). A parte superior dos vasos foi coberta com isopor para impedir a perda direta de água do solo por evaporação.

Após o transplântio, as mudas foram acomodadas na casa de vegetação programada com temperatura máxima média de 33,1 °C para aclimação por 30 dias e mantidas irrigadas a 80% da capacidade máxima de retenção do substrato (CMR) por meio de pesagens diárias ao final do dia para reposição do teor de água perdido por transpiração. Após o período de aclimação, as plantas foram submetidas à tratamentos de simulação de ondas de calor e deficiência hídrica por cinco dias, com cinco plantas por tratamento (Figura 1). Um grupo de plantas de cada clone permaneceu no ambiente original com suprimento normal de água no solo, sendo considerado como tratamento controle sem deficiência hídrica (33,1 °C sd). Neste mesmo ambiente, outro grupo de plantas foi submetido a interrupção do suprimento de água diário e denominado como tratamento controle com deficiência hídrica (33,1 °C). Os demais tratamentos consistiram na interrupção da irrigação e alocação das plantas em ambientes que atingiam diferentes temperaturas máximas médias diariamente, de intensidades mais elevadas que o ambiente original (36,3; 42,8 e 45,4 °C), simulando, assim possíveis estresses conjuntos de ondas de calor e deficiência hídrica.

Figura 1 – Fluxograma dos tratamentos.



Fonte: o autor.

Para melhor visualizar o impacto da temperatura sobre a combinação de ondas de calor e deficiência hídrica, foi mantida a mesma queda do nível hídrico de todos os tratamentos com restrição hídrica com base no nível de água presente no tratamento controle com deficiência hídrica.

Para a determinação da quantidade de água presente em cada vaso, foi definida a capacidade máxima de retenção de água pelo substrato (CMR) pesando-se 2 kg de amostras do substrato seguido de secagem em estufa de circulação de ar forçada para eliminação de toda a umidade presente definir o peso seco do substrato. Posteriormente, as amostras secas do substrato foram hidratadas até sua saturação e, depois, drenagem completa da água gravitacional. A quantidade de água retida na amostra determinou a CMR. A diferença entre o peso seco do substrato e seu valor na CR forneceu a quantidade de água presente no nível máximo. A seguir, estabeleceu-se uma relação para determinar o nível de água presente no substrato de cada vaso. A partir da pesagem ao final do dia, foi calculado o teor de água em todos os tratamentos com deficiência hídrica, sendo repostos, quando necessário, para que todos os tratamentos com deficiência hídrica apresentasse a mesma variação na umidade do substrato ao longo dos cinco dias.

No sexto dia após a simulação das ondas de calor e deficiência hídrica as plantas retornaram à condição hídrica (80% da CMR) e temperatura inicial (33,1 °C) para avaliar a recuperação das plantas por mais 17 dias.

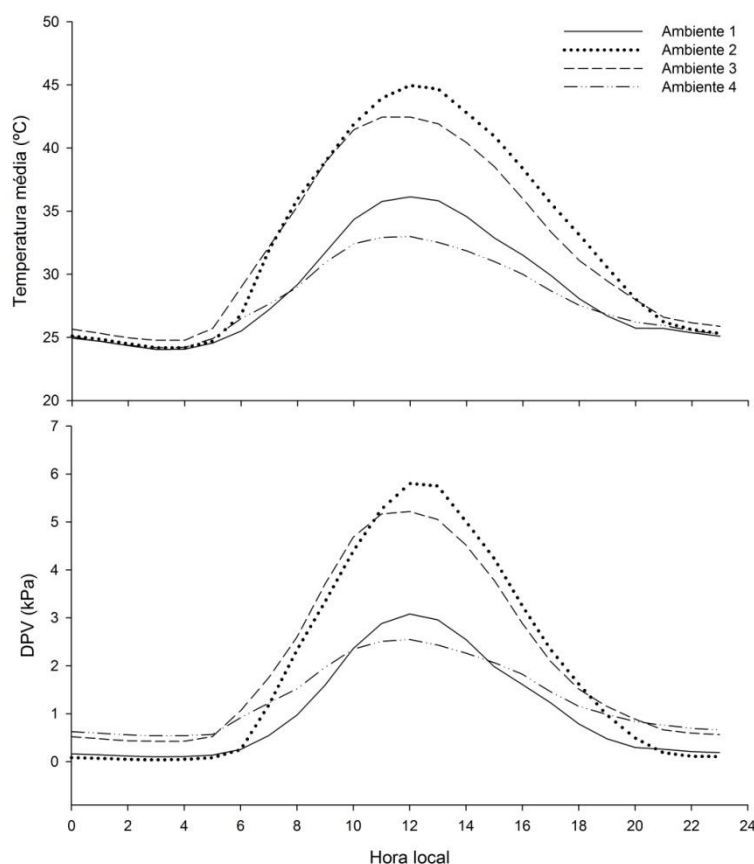
As condições microclimáticas simuladas em casas de vegetação climatizadas, com controle de temperatura e umidade relativa do ar estão na Tabela 1 e Figura 2. As variáveis climáticas foram obtidas através estações meteorológicas instaladas nas casas de vegetação. Essas estações são compostas por sensores de temperatura e umidade relativa do ar (Marca Vaisala, modelo CS500). Os dados obtidos foram coletados de um datalogger (Campbell Scientific Inc, CR-10X) com leituras pontuais a cada 10 segundos e armazenadas a cada 5 minutos.

Tabela 1 – Média, máxima e mínima da temperatura do ar, déficit de pressão de vapor (DPV) e umidade relativa do ar, nos ambientes simulados, durante cinco dias de implementação das ondas de calor e deficiência hídrica.

Variáveis	Ambiente 1	Ambiente 2	Ambiente 3	Ambiente 4
Temperatura do ar (°C)				
Temperatura média	28,7	32,6	32,1	28,0
Temperatura máxima	36,3	45,4	42,8	33,1
Temperatura mínima	24,0	24,1	24,7	24,0
Déficit de pressão de vapor do ar (kpa)				
DPV médio	1,0	2,0	2,1	1,3
DPV máximo	3,1	6,0	5,3	2,6
DPV mínimo	0,1	0,0	0,4	0,5
Umidade Relativa do ar (%)				
UR média	78,6	73,4	65,4	67,8
UR máxima	97,5	99,3	87,2	82,7
UR mínima	48,0	38,7	37,3	48,6

Fonte: o autor.

Figura 2 – Variação horária da temperatura média do ar e do déficit de pressão de vapor (DPV) dos ambientes em casas de vegetação climatizada no município de Jerônimo Monteiro, ES, durante cinco dias de implementação das ondas de calor e deficiência hídrica.



Fonte: o autor.

2.1 TROCAS GASOSAS

A cada dois dias após início dos tratamentos foram realizadas as análises de trocas gasosas até 13 dias depois. As análises de trocas gasosas foram realizadas às 8 horas da manhã, em folhas totalmente expandidas do terço apical superior da planta. Foram determinadas a taxa de assimilação líquida de CO_2 (A), taxa de transpiração (E), condutância estomática (g_s), concentração intracelular de CO_2 (C_i) e eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s) por meio de um analisador de gás infravermelho portátil - IRGA (marca Li-COR, modelo Li 6400) empregando-se intensidade luminosa de $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e concentração externa de CO_2 de 400 ppm, em quatro plantas por tratamento.

2.2 ANÁLISES DO CRESCIMENTO INICIAL

Para avaliar o impacto das ondas de calor e a deficiência hídrica no crescimento inicial dos clones, obteve-se ao final do experimento as massas secas da parte aérea, raiz e total, bem como a área foliar total nas cinco plantas por tratamento. As plantas foram seccionadas e cada parte foi acondicionada em sacos de papel e levados à estufa de circulação de ar forçado a 65 °C até a secagem completa e, posteriormente, pesados em balança semi-analítica. As raízes foram lavadas, para remoção do substrato com água corrente sobre peneira de malha fina. A massa seca total foi obtida pela soma dos valores de massa seca da parte aérea e raiz. A área foliar total de cada planta foi mensurada por meio de integrador de área foliar (marca Li-Cor Inc, modelo LI-3100).

2.3 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Dentro de cada ambiente foi adotado um delineamento inteiramente casualizado tendo os clones como tratamentos, com cinco repetições. Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância (ANOVA) conjunta para avaliar a interação entre clones e os ambientes com combinação de ondas de calor e deficiência hídrica, por meio do modelo estatístico fixo abaixo:

$$Y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \alpha\beta_{ij} + \varepsilon_{ijk} \quad (1)$$

Onde:

Y_{ijk} = valor observado no i-ésimo clone ($i = 1, \dots, I$), no j-ésimo ambiente ($j = 1, \dots, J$) e na k-ésima repetição ($k = 1, \dots, K$);

μ = constante comum a todas as observações;

α_i = efeito do i-ésimo clone;

β_j = efeito do j-ésimo ambiente;

$\alpha\beta_{ij}$ = efeito da interação entre o i-ésimo clone e o j-ésimo ambiente;

ε_{ijk} = erro aleatório associado à observação Y_{ijk} , suposto como sendo normal e independentemente distribuído com média zero e variância σ^2 , isto é, $\varepsilon_{ijk} \sim \text{NID}(0; \sigma^2)$.

Foi utilizado o teste de Shapiro e Wilk (1965) para avaliar a pressuposição da normalidade dos dados. Para a análise conjunta, considerou-se as análises individuais cujas variâncias residuais sejam homogêneas. Para avaliar a

homogeneidade das variâncias foi utilizado o teste de F máximo (F_m) proposto por Hartley (1950), ao nível de 5% de probabilidade:

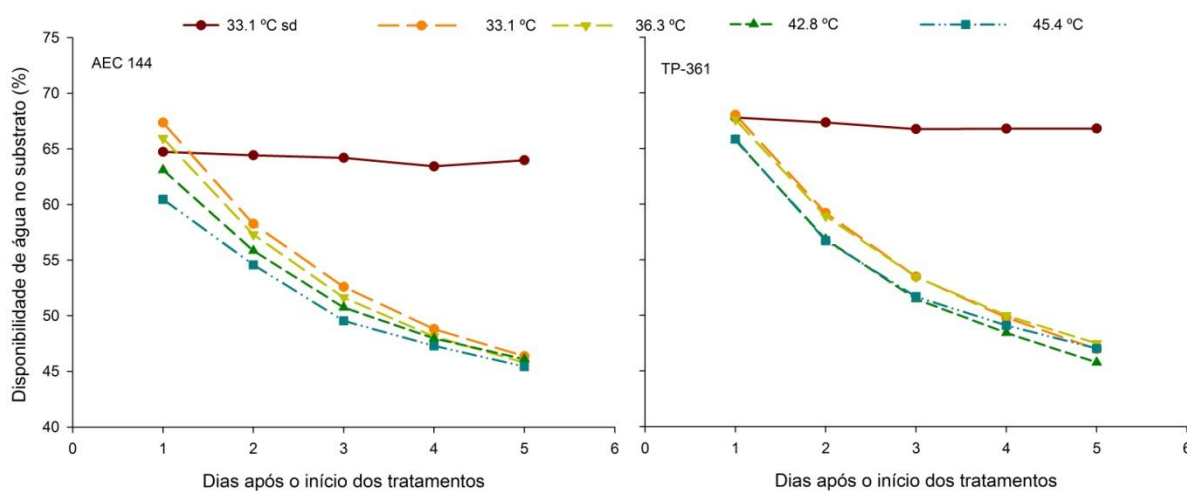
$$F_m = \frac{\text{Maior } \hat{\sigma}^2}{\text{Menor } \hat{\sigma}^2} \quad (2)$$

O teste F_m foi aplicado para j variâncias independentes, sendo que o valor obtido foi usado para comparar com o valor da tabela com j e n' graus de liberdade associado a cada variância. O teste requereu mesmo número de graus de liberdade associados às variâncias residuais a serem comparadas (CRUZ, et al., 2012). As médias foram comparadas pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$). As análises foram realizadas com o software R versão 3.1.1.

3 RESULTADOS

Durante o período de simulação da combinação dos estresses hídrico e térmico (cinco dias), as plantas do tratamento controle sem deficiência hídrica de ambos os clones permaneceram sob condições ótimas de hidratação (65% da CMR) ao final do dia (Figura 3). Os tratamentos sob ondas de calor e deficiência hídrica apresentaram queda gradual de água no substrato, sendo que, ao final da simulação, o substrato dos clones AEC 114 e TP-361 continham em média 46,5% de disponibilidade de água ao final do dia.

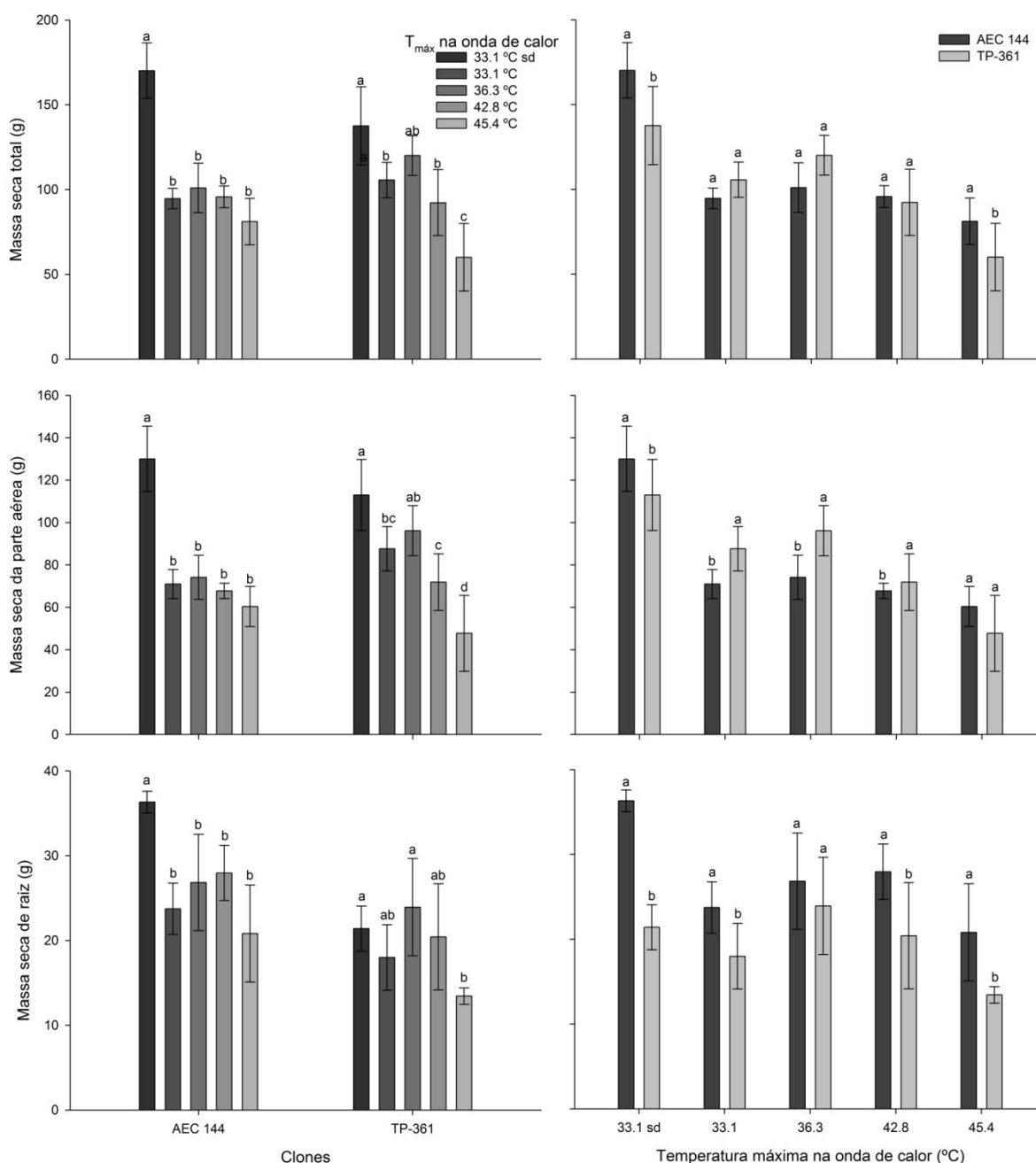
Figura 3 – Disponibilidade de água no substrato ao final do dia ao longo do período de tratamento dos clones AEC 144 (*Eucalyptus urophylla*) e TP-361 (*E. grandis* x *E. urophylla*) submetidos à ondas de calor e deficiência hídrica.



Fonte: o autor.

Os valores de massa seca total, massa seca da parte aérea e massa seca de raiz dos clones AEC 144 (*Eucalyptus urophylla*) e TP361 (*E. grandis* x *E. urophylla*) submetidos às ondas de calor e deficiência hídrica são representados na Figura 4.

Figura 4 – Massa seca total, massa seca da parte aérea e massa seca de raiz dos clones AEC 144 (*Eucalyptus urophylla*) e TP-361 (*E. grandis* x *E. urophylla*) submetidos às ondas de calor e deficiência hídrica aos 22 dias após o início dos tratamentos.



Médias seguidas por mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade. Barras representam o desvio padrão da média. Fonte: o autor.

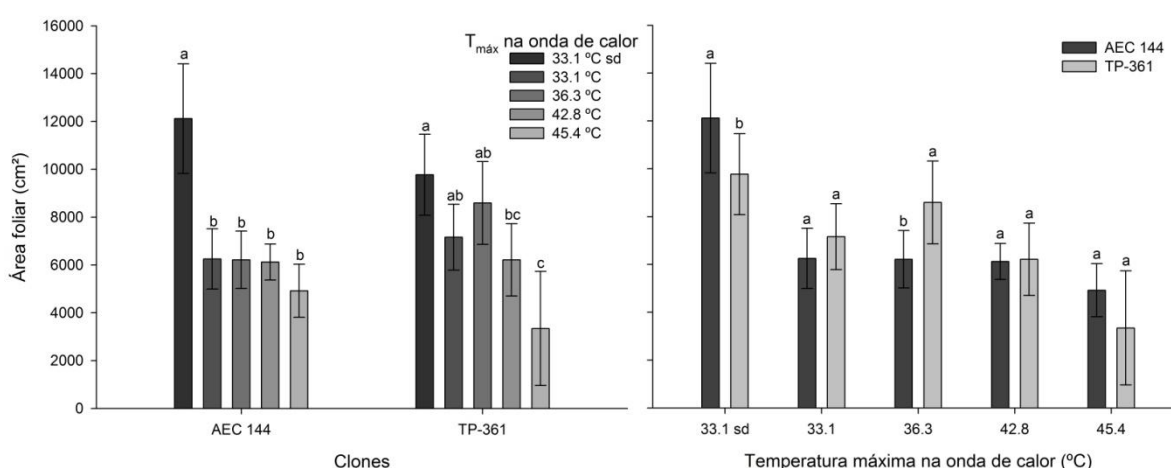
Quando se compara os tratamentos, o clone AEC 144 apresentou diminuição da massa seca total, da parte aérea e raiz igualmente em todos os tratamentos com deficiência hídrica. Neste caso, observa-se que a intensidade da temperatura na onda de calor foi indiferente para a produção de biomassa da planta. Para o clone TP-361, a interação da deficiência hídrica com a onda de calor de temperatura

máxima de 45,4 °C que promoveu maior diminuição da massa seca total e parte aérea das plantas do que os demais tratamentos. A massa seca de raiz do clone TP-361 foi similar entre os controles e os tratamentos com ondas de calor de 36,3 °C e 42,8 °C e deficiência hídrica, bem como entre o controle com deficiência hídrica e os tratamentos com ondas de calor de 42 °C e 45,4 °C.

Comparando os clones em cada ambiente observa-se que a massa seca total apresenta diferença entre eles somente no ambiente controle de 33,1 °C com suprimento de água e no tratamento de onda de calor de 45,4 °C e deficiência hídrica, sendo, nestes casos, o clone AEC 144 detentor de maior produção. A massa seca da parte aérea somente não difere entre os clones no tratamento de 45,4 °C. O clone TP-361 produziu menor massa seca de raiz do que o AEC 144 em todos os tratamentos, exceto no de 36,3 °C no qual os clones foram semelhantes.

Quanto a área foliar, o clone AEC 144 teve a área foliar reduzida de forma semelhante nos tratamentos de ondas de calor e deficiência hídrica, em relação ao tratamento controle (Figura 5). Para o clone TP-361 os tratamentos de 33,1 °C e 36,3 °C com deficiência hídrica foram semelhantes ao tratamento controle sem restrição hídrica. O tratamento de 45,4 °C apresentou menor área foliar, embora seja semelhante ao tratamento de 42,8 °C.

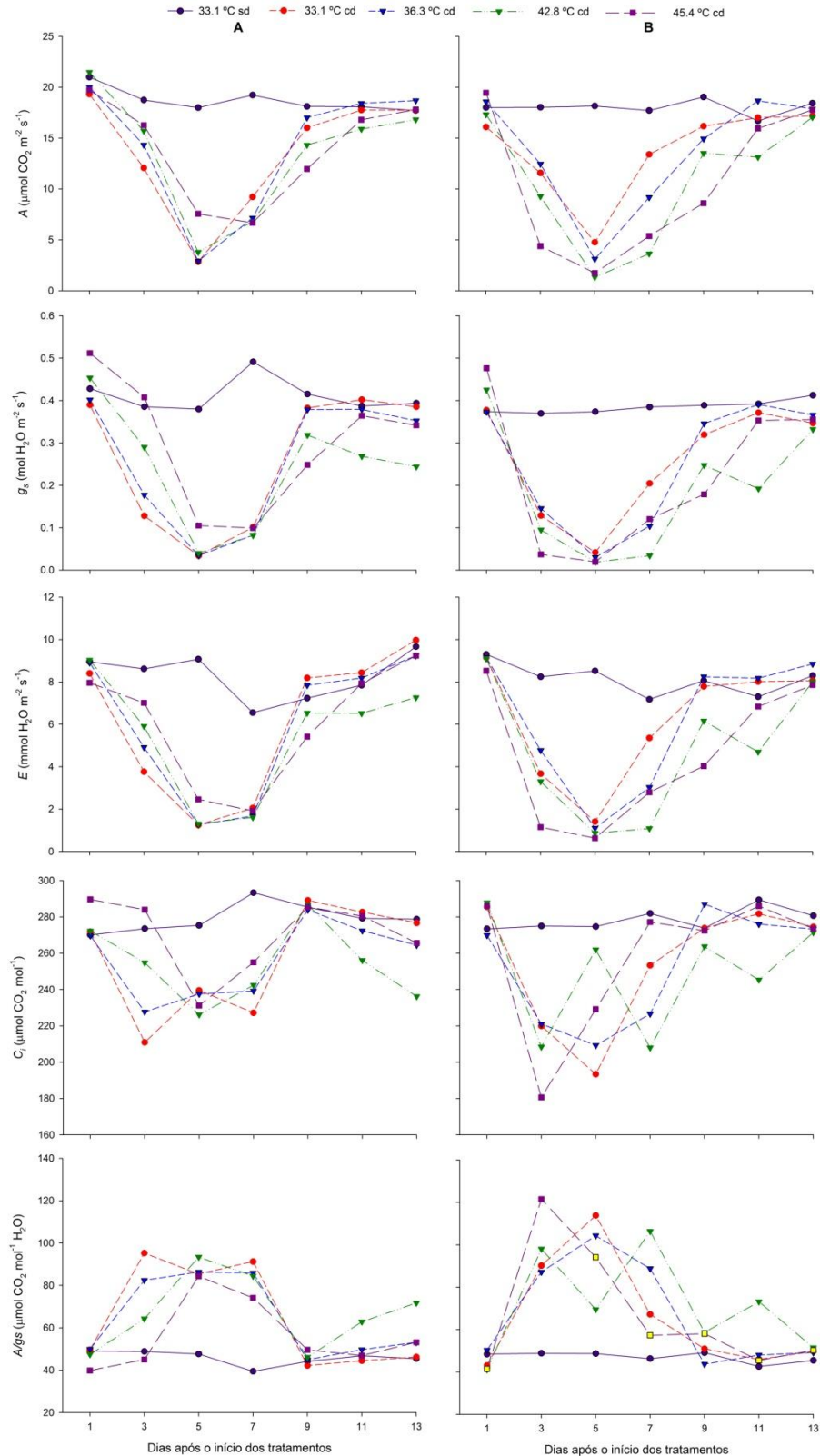
Figura 5 – Área foliar dos clones AEC 144 (*Eucalyptus urophylla*) e TP-361 (*E. grandis* x *E. urophylla*) submetidos à ondas de calor e deficiência hídrica aos 22 dias após o início dos tratamentos.



Médias seguidas por mesma letra não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade. Barras representam o desvio padrão da média. Fonte: o autor.

As trocas gasosas das plantas controle sem deficiência hídrica (33,1 °C sd) de ambos os clones permaneceu constante ao longo do período avaliado (Figura 6).

Figura 6 – Efeito de ondas de calor e deficiência hídrica sobre as trocas gasosas dos clones de eucalipto A - AEC 144 (*Eucalyptus urophylla*) e B – TP-361 (*E. grandis* x *E. urophylla*) durante 22 dias de tratamento. Em que: A: taxa de assimilação líquida de CO₂; E: taxa de transpiração; g_s : condutância estomática; C_i : concentração intracelular de CO₂; A/g_s : eficiência intrínseca do uso da água; sd: tratamento sem deficiência hídrica; cd: tratamento com deficiência hídrica.



Fonte: o autor.

Plantas submetidas à tratamentos de ondas de calor e deficiência hídrica diminuíram gradativamente a taxa de assimilação líquida de CO_2 (A) atingindo valores mais baixos nas avaliações cinco dias após o início dos tratamentos, independente do clone ou ambiente. Além disso, nesse período houve decréscimo da condutância estomática (g_s), transpiração (E) e concentração interna de CO_2 (C_i) ao longo do tempo, o que implicou no aumento da relação de eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s).

Com o retorno das plantas ao ambiente inicial com reabastecimento de água, as trocas gasosas recuperaram-se lentamente até atingir, após 13 dias, valores semelhantes às plantas controle que não foram submetidas às ondas de calor e deficiência hídrica. Observa-se que as plantas do clone AEC 144 recuperaram-se rapidamente e de modo similar entre tratamentos de ondas de calor e controle com deficiência hídrica em relação as plantas do clone TP-361.

4 DISCUSSÃO

A restrição da disponibilidade hídrica teve maior impacto na massa seca total e nas trocas gasosas dos clones de eucalipto estudados do que as temperaturas máximas das ondas de calor, o que corrobora com outros autores na afirmativa que a produtividade dos plantios de eucalipto brasileiros está fortemente atrelada ao abastecimento de água, sendo este o principal fator (STAPE; BINKLEY; RYAN, 2004; STAPE et al., 2010).

Altas temperaturas podem não afetar tanto o desempenho fotossintético se a planta estiver com suprimento adequado de água no solo. Nesse caso, o efeito negativo pode ser atenuado. Contudo, pode ser expressado se ocorrer alguma onda de calor extrema (AMEYE et al., 2012). Aumentos na temperatura de um local podem não causar prejuízo no crescimento de algumas espécies de plantas, até o ponto que não excedam o limite crítico ou a faixa de temperatura ótima do ar (HATFIELD; PRUEGER, 2015; O'SULLIVAN et al., 2017), como foi o caso do clone AEC 144 que demonstrou maior tolerância às elevadas temperaturas estudadas, mesmo sob deficiência hídrica, indicando que seu limite térmico crítico não foi excedido.

Por outro lado, a onda de calor de 45,4 °C associada à deficiência hídrica fez com que as plantas do clone TP-361 reduzissem a área foliar, também em função do desfolhamento observado, com prejuízo à produção da biomassa. O que pode sinalizar que o limite de tolerância térmica das folhas foi excedido (O'SULLIVAN et al., 2017), uma vez que a sobreposição de tensões múltiplas, como a combinação do estresse térmico e hídrico, podem amplificar as respostas negativas nas plantas ao ponto de ter maior impacto sobre a sobrevivência de árvores maduras do que se fosse um único estresse (NIINEMETS, 2010).

Contudo, independente da onda de calor e do clone, o comportamento observado nas trocas gasosas esteve mais ligado a intensificação do estresse hídrico. As trocas gasosas das plantas de todos os tratamentos com ondas de calor e deficiência hídrica foram alteradas decrescendo a condutância estomática, a transpiração e a taxa de assimilação líquida de CO₂ com o passar do tempo à medida que decrescia o nível de água no solo e o estresse se intensificava na planta, fazendo com que houvesse aumento da eficiência intrínseca do uso da água.

Estudos em árvores jovens de *E. grandis* observaram que a diminuição da condutância estomática e da transpiração constituem mecanismos de defesa da planta ao estresse hídrico, mas estas respostas implicam também no decréscimo da taxa de assimilação líquida de CO₂ (MEJÍA-DE TAFUR et al., 2017a) que eleva os gastos energéticos, ainda mais no caso de intensificação do estresse ou inserção de outro fator, como o estresse térmico, resultando em restrição da produção da biomassa (MEJÍA-DE TAFUR et al., 2017b). Correia et al. (2018) estudando alterações fisiológicas e bioquímicas em *E. globulus* em função de estresses térmico e hídrico, observaram que as respostas dessas duas tensões combinadas, modifica o metabolismo vegetal de forma distinta aos estresses separadamente. Os autores encontraram decréscimo da taxa fotossintética, transpiração e condutância estomática em todos os tratamentos de estresses, mas era ainda mais intenso na combinação de tensões. Estes estudos corroboram com os resultados obtidos.

Mesmo que trocas gasosas tenham sido inicialmente afetadas, no final do período de recuperação as plantas readquiriram níveis iguais ao tratamento controle sem deficiência hídrica, entretanto houve danos e perdas nas plantas, como observado na massa seca total. A recuperação fisiológica das espécies a logo prazo após ondas de calor pode variar dependendo da espécie e da sua sensibilidade às altas temperaturas; duração, frequência e intensidade do estresse; e disponibilidade de água no solo. Quanto maior o tempo de exposição a essa temperatura, maiores são os danos causados que podem chegar ao ponto de serem irreversíveis e levar a mortalidade da planta (AMEYE et al., 2012; DUARTE et al., 2016; TESKEY et al., 2015).

A manutenção da mesma queda do nível hídrico entre os tratamentos com deficiência hídrica contribuiu para observar melhor o efeito da temperatura em condições controladas. Contudo, ressalta-se que no campo as condições hídricas poderiam ser diferentes entre ambientes com distintas temperaturas máximas e demandas atmosféricas. Os resultados obtidos indicam que baixos níveis de água levaram os dois clones a apresentarem estresse hídrico, mas o estresse térmico somente foi observado no clone TP-361 quando houve onda de calor de maior intensidade (45,4 °C). Embora possa haver mudanças ao longo da ontogenia das plantas de eucalipto quanto à sensibilidade diante das combinações de estresses ambientais (NIINEMETS, 2010), os resultados obtidos demonstram os clones AEC 144 e TP-361 na fase inicial respondem de modo distinto à combinação de ondas de

calor e deficiência hídrica, o que pode interferir na sobrevivência e produção do plantio.

Os resultados indicam que o clone TP-361 não seria indicado para ser plantado em locais com tendência a ter longos períodos do ano propensos a seca e altas temperaturas, ao passo que o clone AEC 144 poderia ser o recomendado a esses locais por sua plasticidade e resistência térmica (BINKLEY et al., 2017). A amplificação das respostas pela interação dos efeitos da deficiência hídrica e aumento da temperatura do ar com uma onda de calor de 45,5 °C observados no clone TP-361 indica a necessidade de desenvolver estratégias para mitigação dos impactos que eventos climáticos extremos de ondas de calor e deficiência hídrica, decorrentes das mudanças climáticas, cada vez mais frequentes e intensos, que podem infligir nos plantios de eucalipto (HAMADA et al 2017; HATFIELD; PRUEGER, 2015; IPCC, 2014).

5 CONCLUSÕES

- A restrição hídrica teve maior impacto nas trocas gasosas dos clones de eucalipto do que as temperaturas máximas das ondas de calor dos ambientes.
- O clone AEC 144 apresentou decréscimo da produção de biomassa sob deficiência hídrica independente das temperaturas máximas das ondas de calor nos tratamentos.
- A associação da onda de calor 45,4 °C com deficiência hídrica acarretou em maior queda na produção de biomassa do clone TP-361.

REFERÊNCIAS

- AMEYE, M.; WERTIN, T.; BAUWERAERTS, I.; MCGUIRE, M.; TESKEY, R.; STEPPE, K. The effect of induced heat waves on *Pinus taeda* and *Quercus rubra* seedlings in ambient and elevated CO₂ atmospheres. **New Phytologist**, London, v. 196, n. 2, p. 448-461, Oct. 2012.
- ANDEREGG, W. R. L.; KANE, J. M.; ANDEREGG, L. D. L. Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. **Nature Climate Change**, London, v. 3, n. 1, p. 30-36, Jan. 2013.
- BINKLEY, D.; CAMPOE, O. C.; ALVARES, C.; CARNEIRO, R. L.; CEGATTA, Í.; STAPE, J. L. The interactions of climate, spacing and genetics on clonal Eucalyptus plantations across Brazil and Uruguay. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 405, n. p. 271-283, Dec. 2017.
- CHOUDHARY, A.; PANDEY, P.; SENTHIL-KUMAR, M. Tailored responses to simultaneous drought stress and pathogen infection in plants. In: HOSSAIN, M. A. et al. (eds.) **Drought Stress Tolerance in Plants**, v. 1. Switzerland: Springer International Publishing, 2016. p. 427-438.
- CORREIA, B.; HANCOCK, R. D.; AMARAL, J.; GOMEZ-CADENAS, A.; VALLEDOR, L.; PINTO, G. C. Combined drought and heat activates protective responses in *Eucalyptus globulus* that are not activated when subjected to drought or heat stress alone. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 9, p. 819, June 2018.
- CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. v. 1, 4. ed. Viçosa: UFV, 2012. 514 p.
- DUARTE, A. G.; KATATA, G.; HOSHIKA, Y.; HOSSAIN, M.; KREUZWIESER, J.; ARNETH, A.; RUEHR, N. K. Immediate and potential long-term effects of consecutive heat waves on the photosynthetic performance and water balance in Douglas-fir. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 205, p. 57-66, Oct. 2016.
- GRIGOROVA, B.; VASSILEVA, V.; KLIMCHUK, D.; VASEVA, I.; DEMIREVSKA, K.; FELLER, U. Drought, high temperature, and their combination affect ultrastructure of chloroplasts and mitochondria in wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves. **Journal of Plant Interactions**, Milton Park, v. 7, n. 3, p. 204-213, Jan. 2012.
- HAKAMADA, R.; HUBBARD, R. M.; FERRAZ, S.; STAPE, J. L.; LEMOS, C. Biomass production and potential water stress increase with planting density in four highly productive clonal Eucalyptus genotypes. **Southern Forests: a Journal of Forest Science**, South Africa, v. 73, n. 3, p. 251-257, Feb. 2017.
- HARTLEY, H. O. The use of range in analysis of variance. **Biometrika**, London, v. 37, p. 271-280, Dec. 1950.
- HASANUZZAMAN, M.; NAHAR, K.; ALAM, M. M.; ROYCHOWDHURY, R.; FUJITA, M. Physiological, Biochemical, and Molecular Mechanisms of Heat Stress Tolerance

in Plants. **International Journal of Molecular Sciences**, Basel, v. 14, n. 5, p. 9643-9684, June 2013.

HATFIELD, J. L.; PRUEGER, J. H. Temperature extremes: effect on plant growth and development. **Weather and Climate e Extremes**, Amsterdam, v. 10, part A, p. 4-10, Dec. 2015.

IPCC. **Climate Change 2014**: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC, Geneva, Switzerland, 2014. 151 p.

MATUSICK, G.; RUTHROF, K. X.; BROUWERS, N. C.; DELL, B.; HARDY, G. ST. J. Sudden forest canopy collapse corresponding with extreme drought and heat in a mediterranean-type eucalypt forest in southwestern Australia. **European Journal of Forest Research**, Heidelberg, v. 132, n. 3, p. 497-510, May 2013.

MEJÍA-DE TAFUR, M. S.; RIAÑO-HERRERA, N. M.; URREGO-MESA, J. B.; IBARRA-ESPINOSA, D. M.; ZAPATA-DUQUE, C. M. Effect of soil water availability on gas exchange in young trees of *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden. **Acta Agronómica**, Palmira, v. 66, n. 4, p. 549-557, Oct./Dec. 2017a.

MEJÍA-DE TAFUR, M. S.; ZAPATA-DUQUE, C. M.; URREGO-MESA, J. B.; IBARRA-ESPINOSA, D. M.; LEAL, J. J. Efecto del estrés hídrico sobre la acumulación y distribución de biomasa en *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden. **Acta Agronómica**, Palmira, v. 66, n. 1, p. 56-62, enero-marzo 2017b.

MITTLER, R. Abiotic stress, the field environment and stress combination. **Trends in Plant Science**, Cambridge, v.11, n.1, p. 15-19, Jan. 2006.

NIINEMETS, Ü. Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 260, n. 10, p. 1623-1639, Oct. 2010.

O'SULLIVAN, O. S.; HESKEL, M. A.; REICH, P. B.; TJOELKER, M. G.; WEERASINGHE, L. K.; PENILLARD, A.; ZHU, L.; EGERTON, J. J. G.; BLOOMFIELD, K. J.; CREEK, D.; BAHAR, N. H. A.; GRIFFIN, K. L.; HURRY, V.; MEIR, P.; TURNBULL, M. H.; ATKIN, O. K. Thermal limits of leaf metabolism across biomes. **Global change biology**, Oxford, v. 23, n. 1, p. 209-223, Jan. 2017.

PBMC. **Impactos, vulnerabilidades e adaptação às mudanças climáticas**. Contribuição do Grupo de Trabalho 2 do Painel Brasileiro de Mudanças Climáticas ao Primeiro Relatório da Avaliação Nacional sobre Mudanças Climáticas. COPPE. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. 2014. 414 p.

POMPELLI, M. F.; BARATA-LUÍS, R.; VITORINO, H. S.; GONÇALVES, E. R.; ROLIM, E. V.; SANTOS, M. G.; ALMEIDA-CORTEZA, J. S.; FERREIRAC, V. M.; LEMOSC, E. E.; ENDRES, L. Photosynthesis, photoprotection and antioxidant activity of purging nut under drought deficit and recovery. **Biomass and Bioenergy**, Oxford, v. 34, n. 8, p. 1207-1215, Aug. 2010.

SAPETA, H.; COSTA, J. M.; LOURENCO, T.; MAROCO, J.; VAN DER LINDE, P.; OLIVEIRA, M. M. Drought stress response in *Jatropha curcas*: growth and physiology. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v. 85, p. 76-84, Jan. 2013.

SHAPIRO, S. S.; WILK, M. B. An analysis of variance test for normality (complete samples). **Biometrika**, London, v. 52, n. 3/4, p. 591-611, Dec. 1965.

SILVA, E. N.; FERREIRA-SILVA, S. L.; FONTENELE, A. de V.; RIBEIRO, R. V.; VIÉGAS, R. A.; SILVEIRA, J. A. G. Photosynthetic changes and protective mechanisms against oxidative damage subjected to isolated and combined drought and heat stresses in *Jatropha curcas* plants. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 167, n. 14, p. 1157-1164, Sep. 2010.

STAPE, J. L.; BINKLEY, D.; RYAN, M. G.; FONSECA, S.; LOOS, R. A.; TAKAHASHI, E. N.; SILVA, C. R.; SILVA, S. R.; HAKAMADA, R. E.; FERREIRA, J. M. de A.; Lima, A. M. N.; GAVA, J. L.; LEITE, F. P.; ANDRADE, H. B.; ALVES, J. M.; SILVA, G. G. C.; AZEVEDO, M. R. The Brazil Eucalyptus Potential Productivity Project: Influence of water, nutrients and stand uniformity on wood production. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 259, n. 9, p. 1684-1694, April 2010.

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, n. 1-2, p. 17-31, May 2004

TESKEY, R.; WERTIN, T.; BAUWERAERTS, I.; AMEYE, M.; MCGUIRE, M. A.; STEPPE, K. Responses of tree species to heat waves and extreme heat events. **Plant, Cell & Environment**, Hoboken, v. 38, n. 9, p. 1699-1712, Set. 2015.

CONCLUSÕES GERAIS

O estudo das trocas gasosas e o crescimento inicial de clones de eucalipto frente às alterações dos fatores temperatura e água fornece base para a seleção e o comportamento de materiais genéticos adaptados às condições ambientais dos plantios levando-se em consideração as mudanças climáticas e a expansão dos plantios para áreas mais quentes e secas. Desse modo, os estudos dessa tese demonstraram que:

1- As variações diárias do regime térmico influenciaram as trocas gasosas e o crescimento inicial dos clones de eucalipto de maneira distinta. A consideração não somente a temperatura média do ambiente, mas também as temperaturas mínimas, máximas e amplitude térmica diária foi importante para melhor compreensão das respostas das plantas. Observou-se que as temperaturas médias baixas (19,9 °C) diminuíram a taxa de assimilação líquida dos clones. Ademais, temperaturas noturnas (mínimas) mais elevadas influenciaram a queda da produção dos clones GG 157 e GG 100; O clone AEC 1528 apresentou melhor produção de biomassa em ambientes mais quentes acima de 19,9 °C de temperatura média; os clones GG157 e GG100 requerem ambiente com temperatura média de 21,4 °C; o AEC 144 foi tolerante à todos regimes térmicos estudados; temperatura média de 24,8 °C e menor amplitude térmica diária beneficiaram a produção do CNB 001, enquanto que temperaturas médias intermediárias (21,4 e 24,8 °C) foram as melhores para o clone CNB 002.

2- O fator hídrico apresenta maior influência sobre as trocas gasosas e o crescimento inicial dos clones do que as temperaturas máximas das ondas de calor. A temperatura elevada de uma onda de calor de 45,4 °C causou dano na produção de biomassa do clone TP-361 associado a deficiência hídrica no substrato. Para o clone AEC 144, a produção de biomassa do foi afetada somente pela deficiência hídrica, tendo ele mostrado tolerante às temperaturas das ondas de calor aplicadas.