

TATIANI MARIA PECH

**GENÉTICA E GRADIENTE CLIMÁTICO COMO DETERMINANTES DE
VARIAÇÕES ESTOMÁTICAS EM CLONES DE *Eucalyptus***

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-graduação em Engenharia Florestal, da Universidade do Estado de Santa Catarina, como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Engenharia Florestal.

Orientador: Prof^o. Dr.^o Otávio Camargo Campoe
Co-orientador: Prof^o. Dr.^o Paulo Cesar Poeta Fermino Junior

LAGES, SC

2020

**Ficha catalográfica elaborada pelo programa de geração automática da
Biblioteca Setorial do CAV/UEDESC,
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)**

Pech, Tatiani Maria

Genética e gradiente climático como determinantes de variações
estomáticas em clones de Eucalyptus / Tatiani Maria Pech. -- 2020.
58 p.

Orientador: Otávio Camargo Campoe

Coorientador: Paulo Cesar Poeta Fermino

Dissertação (mestrado) -- Universidade do Estado de Santa
Catarina, Centro de Ciências Agroveterinárias, Programa de
Pós-Graduação em Engenharia Florestal, Lages, 2020.

I. Características estomáticas. 2. Plasticidade. 3. Ecofisiologia.
I. Camargo Campoe, Otávio . II. Poeta Fermino, Paulo Cesar. III.
Universidade do Estado de Santa Catarina, Centro de Ciências
Agroveterinárias, Programa de Pós-Graduação em Engenharia
Florestal. IV. Título.

TATIANI MARIA PECH

**GENÉTICA E GRADIENTE CLIMÁTICO COMO DETERMINANTES DE
VARIAÇÕES ESTOMÁTICAS EM CLONES DE *Eucalyptus***

Dissertação apresentada ao curso de Pós-graduação em Engenharia Florestal do Centro de Ciências Agroveterinárias da Universidade do Estado de Santa Catarina, como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Engenharia Florestal.

Banca examinadora

Orientador:

Prof. Dr. Otávio Camargo Campoe
Universidade do Estado de Santa Catarina

Membros:

Prof. Dra. Magali Ribeiro da Silva
Universidade Estadual Paulista

Dr. Paulo Henrique Müller da Silva
Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais

DEDICATÓRIA

A todos que lutaram e estiveram diariamente ao meu lado, transmitindo fé, amor, alegria, determinação, paciência e coragem, tornando esta caminhada mais fácil, independente das dificuldades encontradas no caminho.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus pela vida e oportunidades.

Aos membros da minha família que de alguma forma colaboraram para realização deste trabalho, em especial a minha mãe Matilde, pelo incentivo, carinho, paciência e confiança que em mim depositou, e ao meu padrasto (*in memorian*), pelo carinho e paciência que recebi desde que cheguei em sua vida.

Ao Professor Dr. Otávio Camargo Campoe pela confiança, oportunidade oferecida e constante estímulo na busca por conhecimento. Por todos os ensinamentos transmitidos nestes anos de orientação.

Ao Professor Dr. Paulo Poeta pela atenção e disposição para a condução deste trabalho. Por ter disponibilizado o Laboratório de Anatomia Vegetal para a condução das análises deste trabalho e pela imensa contribuição em minha evolução profissional.

Ao IPEF e aos coordenadores do Projeto TECHS pela oportunidade para a realização deste trabalho.

À UDESC, em especial ao Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal pela estrutura oferecida para a realização deste mestrado.

À UFSC pela oportunidade de aprendizado, crescimento profissional, e pela disponibilidade de laboratórios.

Ao meu namorado Caio Cesar Della Giustina, pelos momentos felizes compartilhados e pela alegria que transmite. Obrigada pelo suporte e pela confiança constante em meu potencial.

Aos meus amigos que de alguma forma colaboraram para realização deste trabalho em especial a Mayrine Silva, Guilherme Diego Fockink e Natalia Martinazzo.

E a todos aqueles que de alguma forma contribuíram para a realização deste mestrado.

“Nada é difícil se for dividido em pequenas partes”

Henry Ford

RESUMO

As espécies do gênero *Eucalyptus* são amplamente utilizadas em plantios florestais no Brasil. Endente-se como os processos fisiológicos que controlam seu crescimento, porém, não como esses processos são regulados por fatores genéticos e climáticos. Os estômatos são essenciais no controle dos fluxos de carbono e água entre as florestas e a atmosfera. Estudos sobre sua distribuição pelas folhas e dimensões auxilia no entendimento de como as árvores absorvem carbono, usam água, e toleram períodos de seca. Portanto, o objetivo do trabalho foi caracterizar densidade e dimensões dos estômatos de dois diferentes clones do gênero *Eucalyptus*, e avaliar a plasticidade dessas variáveis ao longo de um forte gradiente climático no Brasil. As áreas experimentais fazem parte do Programa Cooperativo TECHS-IPEF, localizado em SC, PR, SP, MG. Os clones avaliados foram *E. urophylla* e *E. grandis* x *E. camaldulensis*. Lâminas histológicas das superfícies foliares abaxial e adaxial foram preparadas a partir de folhas de três árvores de cada clone em cada local e as imagens analisadas em microscópio óptico, com sistema digital de captura de imagem e mensuração Cell Sens Standard®. Para a análise estatística utilizou-se Análise de Variância (ANOVA) seguida do teste de Tukey ($p < 0,05$) e Teste t, comparando-se os valores obtidos por espécies entre os sítios estudados. Regimes hídricos e térmicos contrastantes foram observados entre os locais de estudo, com déficit anuais de inexistentes para locais mais frio a mais de 500 mm ano^{-1} para o local mais quente. Declínio na produtividade foi observado com o aumento do déficit hídrico. Entre os dois clones, o *E. grandis* x *E. camaldulensis* apresentou estômatos em ambos os lados das folhas e o *E. urophylla* apenas no lado abaxial, independentemente da variabilidade climática, classificando-os como anfistomáticos e hipoestomáticos. A densidade estomática foi diferente entre os clones em cada local, variando de aproximadamente 260 a 1200 estômatos por mm^2 , havendo também diferença estatística para o mesmo clone entre os sítios. Sendo a densidade superior na face abaxial em comparação a face adaxial para clones anfistomáticos. Diferenças significativas também foram observadas para as características morfométricas, sendo a densidade correlacionada negativamente com as demais características, ou seja, uma maior densidade resultou em menores valores para comprimento e largura do estômato e do poro estomático. Nosso estudo apoia evidências de que os gradientes climáticos afetam significativamente os atributos morfoanatômicos de clones de eucaliptos no Brasil, principalmente naqueles com características climáticas contrastantes. Entretanto, características genéticas específicas também foram observadas, como exemplo a alocação dos estômatos na face das folhas. Nossos resultados reforçam a importância da avaliação na escolha de clones para cada região, principalmente em locais com características climáticas extremas.

Palavra-chave: Características estomáticas; Plasticidade; Ecofisiologia

ABSTRACT

The species of the *Eucalyptus* genus are widely used in forest plantations in Brazil. It is understood as the physiological processes that control its growth, however, not as these processes are regulated by genetic and climatic factors. Stomata are essential in controlling carbon and water fluxes between forests and the atmosphere. Studies on their distribution and dimensions help to understand how trees absorb carbon, use water, and tolerate periods of drought. Therefore, the objective of the work was to characterize the density and dimensions of stomata of two different clones of the *Eucalyptus* genus, and to evaluate the plasticity of these variables over a strong climatic gradient in Brazil. The experimental sites are part of the TECHS-IPEF Corporate Program, located in SC, PR, SP, MG. The evaluated clones are *E.urophylla*, *E.grandis* x *E.camaldulensis*. Histological slides of the leaf surfaces abaxial and adaxial were prepared from leaves of three trees from each clone at each location and the images analyzed under an optical microscope, with a digital image capture and measurement system Cell Sens Standard®. For the statistical analysis, Analysis of Variance (ANOVA) was used, followed by the Tukey test ($p < 0.05$) and the t Test, comparing the values obtained by species between the studied sites. Contrasting water and thermal regimes were observed between the study sites, with annual deficits of nonexistent for the coldest places over 500 mm year⁻¹ for the hottest place. Decline in productivity was observed with increasing water deficit. Among the two clones, *E. grandis* x *E. camaldulensis* presented stomata on both sides of the leaves and *E. urophylla* only on the abaxial side, regardless of climatic variability, classifying them as amphistomatic and hypostomatic. Stomatal density was different among clones at each site, varying from approximately 260 to 1200 stomata per mm², with statistical difference for the same clone between sites. The higher density on the abaxial face compared to the adaxial face for amphistomatic clones. Significant differences were also observed for the morphometric characteristics, with the density being negatively correlated with the other characteristics, that is, a higher density resulted in lower values for stoma and pore length and width. Our study supports evidence that climatic gradients significantly affect the morpho-anatomical attributes of eucalyptus clones in Brazil, especially those with contrasting climatic characteristics. However, specific genetic characteristics were also observed, such as the allocation of stomata on the face of leaves. Our results reinforce the importance of evaluation when choosing clones for each region, especially in places with extreme climatic characteristics.

Keywords: Stomatal characteristics; Plasticity; Ecophysiology.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Localização e classificação climática dos locais de estudo.....	26
Figura 2 – Matriz de distâncias genéticas entre os clones e as espécies puras.....	27
Figura 3 – Posição de retirada das folhas nas árvores e impressão da lâmina foliar.....	28
Figura 4 – Determinação das dimensões dos estômatos e do poro estomático.....	29
Figura 5 – Área sem exclusão de chuva e com exclusão de chuva, ambas no sitio em Telêmaco Borba – PR	30
Figura 6 – Impressões paradérmicas da face abaxial e adaxial de folhas de clones <i>E. grandis</i> x <i>camaldulensis</i> e <i>E. urophylla</i>	35
Figura 8 – Correlação entre a densidade e área estomática em folhas de clones de <i>E. urophylla</i> e <i>E. grandis</i> x <i>camaldulensis</i>	40

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Os dois clones de <i>Eucalyptus</i> estudados, heterozigosidade genética e o clima em que cada clone foi desenvolvido.....	26
Tabela 2 – Dados meteorológicos.....	31
Tabela 3 – Características dos solos de 04 locais no Brasil, nos quais os dois clones de <i>Eucalyptus</i> foram cultivados.....	32
Tabela 4 – Características de crescimento para os clones estudados aos 6 anos de idade, sem exclusão de chuva.....	33
Tabela 5 – Características de crescimento para os clones estudados aos 6 anos de idade, com exclusão de chuva.....	34
Tabela 6 – Características morfométricas de estômatos de folhas de <i>E. grandis</i> x <i>camaldulensis</i> e <i>E. urophylla</i> desenvolvidos em um gradiente climático, sem exclusão de chuva.....	37
Tabela 7 – Características morfométricas de estômatos de folhas de <i>E. grandis</i> x <i>camaldulensis</i> e <i>E. urophylla</i> desenvolvidos em um gradiente climático, com exclusão de chuva.....	38

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	12
1.1 OBJETIVOS	15
1.1.1 Objetivo geral	15
1.1.2 Objetivos específicos	15
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	16
2.1 PLANTIOS FLORESTAIS	16
2.2 GÊNERO <i>Eucalyptus</i>	18
2.2.1 <i>Eucalyptus urophylla</i>	19
2.2.2 <i>Eucalyptus grandis</i>	20
2.2.3 <i>Eucalyptus camaldulensis</i>	20
2.3 ANATOMIA FOLIAR	21
2.3.1 Estômatos	22
3 MATERIAL E MÉTODOS	25
3.1 ÁREA DE ESTUDO	25
3.2 COLETA E PREPARO DAS LÂMINAS HISTOLÓGICAS	28
3.4 SISTEMA DE REDUÇÃO DA CHUVA	30
3.5 ANÁLISE DOS DADOS	30
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO	31
4.1 CARACTERIZAÇÃO DOS SÍTIOS	31
4.2 CARACTERIZAÇÃO DA LÂMINA FOLIAR	34
4.2 CARACTERIZAÇÃO MORFOMÉTRICA	36
5 CONCLUSÃO	45
REFERÊNCIAS	46

1 INTRODUÇÃO

A madeira de espécies de *Eucalyptus* são conhecidas mundialmente como uma importante fonte de matéria-prima para a celulose (YANG et al., 2018). A maioria das espécies pertencentes a este gênero são nativa da Austrália e da Tasmânia (FLORES et al., 2016). Representam espécies de rápido crescimento, sendo plantadas extensivamente em muitas partes do mundo para atender à crescente demanda por madeira (ZHU et al., 2015). Apresentam outras vantagens, como curta rotação (6 a 8 anos), possível ser usado para plantio em terras marginais, capacidade de talhadia, alta densidade, boas propriedades da madeira e fibras (DOUGHERTY e WRIGHT, 2012).

No Brasil os plantios florestais com espécies do gênero *Eucalyptus* ocupam 7,5 milhões de hectares, cobrem apenas 1% do território nacional total, entretanto, são responsáveis pela grande geração de emprego, contribuição para o PIB, sendo uma das principais madeiras utilizadas para fins produtivos no país (IBGE, 2018). O setor de florestas plantadas no Brasil, de forma geral, contribui ainda para a conservação das florestas nativas e conservação da biodiversidade, evitando o desmatamento, manutenção dos regimes hídricos, fertilidade do solo e qualidade do ar e da água (ABRAEF, 2012).

As plantações deste gênero estão localizadas em diferentes estados, com maior concentração na região Sudeste, Centro-oeste e Nordeste do Brasil (IBÁ, 2019), em regiões com diferentes graus de estresse hídrico, nutricional e de geada de baixo e alto grau (GONÇALVES et al., 2013). A diversidade de espécies de *Eucalyptus* e híbridos com diferentes condições climáticas e edáficas relacionadas à facilidade de propagação viabiliza a adaptação das plantações em várias regiões tropicais e subtropicais do Brasil (GONÇALVES et al., 2013). Porém, a produtividade entre plantações pode variar de 20 a 60 m³ ha⁻¹ ano⁻¹, a depender do nível de condições ambientais de cada local (GONÇALVES et al., 2013; BINKLEY et al., 2017).

Em processos de seleção de genótipos, os fatores mais pertinentes a serem analisados são a característica da madeira, nível de produtividade, suscetibilidade a pragas e a doenças, e sua interação com o manejo, condições climáticas e resistência a estresses bióticos e abióticos (GONÇALVES et al., 2013). Entretanto, os ganhos esperados em programas de melhoramento genético não têm sido compatíveis com os observados em campo. Reconhecer quando a temperatura, a luminosidade, CO₂, nutrientes, água são fatores limitantes para o crescimento é

fundamental para compreender a interação genótipo x ambiente (OTTO et al., 2013). Características como as funcionais (morfo-fisio-fenológica), oferecem, pistas sobre e porque uma planta pode se comportar da mesma maneira, onde cresce e onde não, como interação com outras plantas e como é influenciada pelo ambiente abiótico e biótico ao seu redor (WESTOBY e WRIGHT, 2006; CAVENDER-BARES et al., 2009; REICH, 2014). Para conhecer as estratégias que favorecem a sobrevivência e o desenvolvimento da espécie em diferentes ambientes e os efeitos das condições ambientais, o uso da anatomia foliar se torna uma ferramenta de extremo potencial (CUTLER et al., 2011).

Como a folha é o órgão da planta mais flexível, em respostas às condições ambientais (NEVO et al., 2000), a análise de sua estrutura pode ser um modelo preciso para avaliar e identificar os efeitos dos estresses. Os estômatos são responsáveis pelas trocas gasosas nas folhas, como a captação de CO₂ para a fotossíntese e a perda de vapor de água por transpiração (NEJAD e MEETEREN, 2005; DOHENY-ADAMS et al., 2012). Características estomáticas, como densidade e dimensões, são muito afetadas por fatores ambientais, por exemplo, a alta umidade relativa do ar durante o desenvolvimento das folhas resultou em menor resposta estomática, porém, a uma maior densidade estomáticas e maiores dimensões das demais características morfométricas (NEJAD e MEETEREN, 2005). A partir destes dados, pode-se considerar que as características estruturais dos estômatos regulam sua funcionalidade, e a capacidade da planta em lidar com alguns tipos de estresse (XU e ZHOU, 2008; DOHENY-ADAMS et al., 2012).

Estudos morfo-anatômicos com foco na lâmina foliar de *Eucalyptus* foram realizados com algumas espécies, que revelaram a ocorrência de caracteres adaptáveis as condições ambientais que estavam inseridas, (ALMEIDA et al., 2007; GAO et al., 2015; GAO e TIAN, 2019), entretanto, poucos deles em condições de campo. Na busca de informações a respeito das adaptações morfo-anatômicas em diferentes condições ambientais, o presente trabalho visou a obtenção de dados morfométricos de estômatos a fim de contribuir para o entendimento das variações em espécies do gênero *Eucalyptus* em um gradiente climático. Foram testadas 4 hipóteses gerais sobre as variáveis estomáticas e associações com as variáveis climáticas:

1. A distribuição dos estômatos nas faces das folhas é uma característica genética específica do clone e não sofrerá efeito do clima;
2. O comprimento e largura do estômato e do poro estomático aumentarão com o déficit hídrico, independente do clone;

3. A densidade estomática reduzirá com o aumento do déficit hídrico, independente do clone; e
4. Variáveis morfométricas serão diferentes, em razão das características genéticas de cada clone e do gradiente climático que estão inseridos.

1.1 OBJETIVOS

1.1.1 Objetivo geral

Comparar características estruturais dos estômatos em dois diferentes clones do gênero *Eucalyptus*, e relacioná-las com variáveis climáticas contrastantes das diferentes regiões de plantio no Brasil.

1.1.2 Objetivos específicos

- Determinar a densidade estomática na lâmina foliar e relaciona-la com as variáveis climáticas;
- Determinar o comprimento e largura da célula-guarda e do poro estomático;
- Determinar a distribuição dos estômatos nas folhas (epi, hipo ou anfiestomática);

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 PLANTIOS FLORESTAIS

Embora a Europa já tivesse uma extensa história de plantios de árvores voltadas para o manejo florestal, o plantio de árvores para fins industriais só começou a se estabelecer em meados do século 20 em países como Austrália, Nova Zelândia e Estados Unidos. E partir de plantações em larga escala ocorreu um aumento significativo em áreas para fins industriais, principalmente em países tropicais e subtropicais (COSSALTER e PYE-SMITH, 2003).

O uso de madeira tem sido um recurso natural essencial para os seres humanos, sendo a principal fonte de combustível para a existência humana e para diversos outros usos (WARMAN, 2014). No entanto, em decorrência da escassez de madeira, está sendo necessário um crescente aumento no cultivo de árvores, principalmente como monoculturas. Desde 1989, produtos madeireiros oriundos de madeiras a partir de florestas naturais vêm declinando, com plantios florestais preenchendo esta lacuna de fornecimento de madeira principalmente em tora (WARMAN, 2014). Por este motivo, expandiram-se as plantações florestais, diminuindo então a pressão sobre as florestas naturais (BULL et al., 2006).

As florestas plantadas são definidas como florestas que são prioritariamente compostas por árvores estabelecidas por plantio e/ou semeadura deliberada (FAO, 2010), incluindo florestas plantadas de forma mais intensiva, comumente compostas por alguns gêneros de árvores de crescimento rápido como *Pinus* spp., *Picea* spp., *Populus* spp., *Eucalyptus* spp., *Hevea* spp. *Acacia* spp. e *Tectona* spp. (BROCKERHOFF et al., 2008).

Os plantios florestais estão se expandindo em todo mundo, resultado atribuído a uma demanda crescente por madeira e celulose, e já representam cerca de 7% da cobertura florestal do mundo, espera-se que chegue em 20% da cobertura mundial até o final do próximo século (BROCKERHOFF et al., 2013; HARTLEY, 2002), sendo o aumento mais rápido na zona temperada, e regionalmente na Ásia Oriental, seguido pela Europa, América do Norte e Sul e Sudeste Asiático (PAYN et al., 2015, FAO, 2014). Com recursos do governo os países como Brasil, Chile, China, Índia e Rússia tornaram-se importantes no que diz respeito a plantações de árvores para a produção de celulose (BULL et al., 2006; ZHANG e SONG, 2006).

Embora ainda exista uma lacuna sobre os efeitos negativos das florestas plantadas, alguns autores (BROCKERHOFF et al., 2008; HARTLEY, 2002; BROCKERHOFF et al., 2013; BEGOTTI et al., 2018) sugerem que as mesmas possam contribuir para conservação da biodiversidade por diversos meios, como melhorar a conectividade entre manchas de habitat e oferecer um para a biota em paisagens muito fragmentadas e ainda reduzir os efeitos da perda e fragmentação do habitat em escalas locais.

As áreas de florestas plantadas brasileiras estão inseridas em todo território nacional, sendo a Região Sudeste (53%) representando a maior quantidade de área plantada, seguida pelas Regiões Nordeste (15,8%), Centro-Oeste (13,4%), Sul (11,5%) e Norte (6,2%) (SANTAROSA et al., 2014). A produção média anual história das florestas plantadas, entre 2002 a 2012, foi de 152,6 milhões de m³ de madeira, com um crescimento médio anual de 4,5% neste período (SANTAROSA et al., 2014). No Brasil a consolidação do setor florestal brasileiro se deu com base em programas de melhoramento, aumento da produtividade, ampliação de áreas cultivadas, diversificação do uso de produtos e preocupação com questões sociais e ambientais (ABRAEF, 2012). E a demanda por produtos oriundos da madeira vem aumentando consideravelmente a cada ano (HIMAMAN et al., 2016).

No Brasil, a área aproximada de florestas plantadas totalizou 9,9 milhões de hectares, destes, plantios com espécies de eucalipto correspondem a 7,5 milhões de hectares. Os plantios de eucalipto estão localizados nos Estados de Minas Gerais (26%), São Paulo (17%) e Mato Grosso do Sul (16%) (IBGE, 2018). A maioria dessas plantações fornece a matéria-prima para biocombustíveis, celulose e papel e em geral é conduzida em rotações curtas (sistema de madeira rápida) (FERRAZ et al., 2013). De acordo com Santarosa et al. (2014), as espécies de eucaliptos mais utilizadas são *E. grandis*, *E. saligna*, *E. urophylla*, *E. viminalis* e híbridos de *E. grandis* x *E. urophylla*.

2.2 GÊNERO *Eucalyptus*

O gênero *Eucalyptus* pertencente à família Myrtaceae, é originário da Austrália, Tasmânia e outras ilhas da Oceania (FLORES et al., 2016). Atualmente, cerca de 730 espécies são reconhecidas botanicamente, porém, não mais que 20 delas são utilizadas para fins comerciais em todo o mundo. No Brasil, há relatos que os primeiros exemplares foram plantados nas áreas pertencentes ao Jardim Botânico e Museu Nacional do Rio de Janeiro, entre 1825 a 1868 (SANTAROSA et al., 2014). Os primeiros plantios comerciais de *Eucalyptus* no Brasil datam do final do século XIX, entretanto, de forma mais organizada a partir de 1908 por ação de Edmundo Navarro de Andrade, que visava naquela época suprir a demanda de madeira a rede ferroviária (FOELKEL, 2005; QUEIROZ e BARRICHELO, 2007; SANTAROSA et al., 2014).

A mais de um século de introdução no país, o gênero *Eucalyptus* ocupa a maior área com floresta plantada no Brasil (SNIF, 2013). As espécies do gênero são cultivadas em larga escala por suas características favoráveis, como o rápido crescimento, fácil manejo, diversidade de espécies. Nos últimos anos a produtividade dos eucaliptais brasileiros se elevaram, passando dos 15 a 10 m³ ha⁻¹ ano⁻¹ para os atuais 36 m³ ha⁻¹ ano⁻¹ (IBÁ, 2019), com rotações de 6 a 7 anos (ATTIA et al. 2019).

O aumento da produtividade está relacionado a pesquisas em melhoramento e silvicultura, práticas de plantio e condução (STAPE et al., 2010; SANTOS et al., 2017). Esses incrementos foram alcançados através do aperfeiçoamento de práticas silviculturais (SOUSA et al., 2010), melhoramento genético, controle de pragas e doenças (MIRANDA et al., 2013).

Em alguns casos, devido as tecnologias avançadas na silvicultura das espécies desse gênero, pode-se alcançar um rendimento de cerca de 60m³/ha em rotações de 7 anos (ROSA et al., 2017). A constituição de povoamentos florestais com espécies de crescimento rápido, como exemplo as do gênero *Eucalyptus*, teve como intuito de expandir a oferta de madeira e/ou outros produtos oriundos para reduzir a pressão sobre as florestas nativas (FERREIRA et al., 2017). Espécies desse gênero apresentam alta adaptação às condições edafoclimáticas existentes em diferentes regiões do país que estão inseridos (SANTAROSA et al., 2014). Além de apresentar benefícios econômicos, por exemplo, o tronco pode ser utilizado para a fabricação de celulose e papel (MOTA et al., 2012; LIAO et al., 2017), madeira serrada (SANTAROSA et al., 2014), as folhas têm propriedades antioxidantes e antimicrobiano (AKIN et al., 2010; LUIS et al.,

2014; LUIS et al., 2016), já o óleo de eucalipto pode ser utilizado como inseticida (KNEZEVIC et al., 2016).

Atualmente, os plantios clonais de *Eucalyptus* são comuns em áreas tradicionais como em novas fronteiras florestais. Porém, em áreas tradicionais há uma maior segurança quanto à adaptação e capacidade produtiva dos clones, quando comparado as novas áreas, onde ocorre maiores riscos associados à produção florestal devido a estresses ambientais (STAPE, 2014).

Em decorrência da amplitude de ambientes que as espécies do gênero *Eucalyptus* ocorrem, várias alterações fenotípicas foram necessárias para a sobrevivência dos indivíduos diante das especificidades de cada região (THOLEN et al., 2012). Uma destas ferramentas de ajuste às condições ambientais é a própria alteração da anatomia de suas folhas (CUTLER et al., 2011).

2.2.1 *Eucalyptus urophylla*

Eucalyptus urophylla é uma das espécies mais importantes para a silvicultura tropical. Sendo utilizado comercialmente como espécie pura em regiões do Sudeste da Ásia, no Brasil e ao longo da costa do golfo no México. Entretanto, é comumente utilizado em processos de hibridação, geralmente é cruzado com outras espécies de eucalipto a fim de produzir progênies que apresentem maior vigor híbrido para crescimento (HODGE e DVORAK, 2015; JOKER, 2004). A espécie é nativa de sete ilhas do arquipélago de Sumba, na Indonésia (WRIGHT e OSORIO, 1996; DVORAK et al., 2008), ocorrendo em altitudes variando de 70 a 2900 metros, com temperaturas entre 17 e 30°C e precipitação anual variando de 800 a 2000 mm (GUNN e MCDONALD, 1991).

É uma espécie de porte grande, normalmente atingem de 30 a 40 m de altura e 60 a 80 cm de diâmetro à altura do peito (DAP), porém, muitas vezes em seu habitat natural podem chegar a mais de 50 metros de altura e 2 m de DAP (DVORAK et al., 2008). Segundo Hein et al. (2012); Denis et al. (2013) a densidade básica da madeira varia 0,42 a 0,71 g/cm³. Sendo apropriada para a produção de papel e celulose (JOKER, 2004; MAID e BHUMIBHAMON, 2009).

Apresenta tolerância ao déficit hídrico e susceptibilidade à geada, e devido a essas peculiaridades, a espécie é utilizada em programas de melhoramento, proporcionando um

notável vigor para o crescimento e produção de sementes viáveis. Devido a estas atribuições da espécie têm sido tradicionalmente usada na silvicultura brasileira (PUPIN et al., 2019).

Segundo Martins et al. (2018), na América do Sul um dos híbridos com maior importância econômica é o *Eucalyptus camaldulensis* vs *Eucalyptus urophylla*, fato atribuído à sua tolerância a seca, qualidade da madeira, resistência a doenças e desenvolvimento de brotações.

2.2.2 *Eucalyptus grandis*

Eucalyptus grandis Hils ex Maiden é considerada como uma das espécies mais importante economicamente do mundo (SILVA et al., 2013; COSTA et al., 2017a). É uma espécie arbórea, originário da Austrália (COSTA et al., 2017b). Em seus locais de origem a precipitação pluviométrica varia de 1000 a 1700 mm, as estações secas não ultrapassam três meses. Temperaturas nos meses mais quentes pode chegar a 32°C e nos meses mais frios a 6°C (FERREIRA et al., 1979).

No Brasil foi introduzida no século XIX e costuma-se utilizar a espécie pura ou combinada como híbrido (MIRANDA et al., 2019). Apresenta variabilidade genética, plasticidade e adaptabilidade (MIRANDA et al., 2013; MIRANDA et al., 2015). Devido ao seu potencial produtivo e características da madeira, é utilizada para produção de celulose e papel (PARK et al., 2012), painéis de fibra e aglomerados, combustível industrial (INABOL et al., 2015; JOUBERT et al., 2015). A densidade básica média da madeira segundo Perreira et al. (2000) varia 0,47 a 0,50 g/cm³, é leve e fácil de ser trabalhada, tem boa forma e rápido crescimento, além de propriedades desejáveis para usos múltiplos, como acabamento e cor vermelho claro (FERREIRA et al., 1979). Apresenta ramificações finas, com uma boa desrama natural, baixos teores de casca e características desejáveis para a polpação (PUPO, 2015).

2.1.3 *Eucalyptus camaldulensis*

A espécie *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. é originário da Austrália, comumente conhecido pelos nomes goma de mascar, goma vermelha. É uma espécie perene, caule único, tronco grande, com uma altura média de 30 m, porém, relatos que podem chegar até 45 m de

altura (GHASEMIAN et al., 2019; MCDONALD et al., 2009). É uma espécie de ampla distribuição, uma das mais plantada no mundo. As folhas desta espécie têm coloração azul-acinzentadas, alternas, 8 a 22 cm de comprimento e aproximadamente 2 cm de largura, geralmente apresentam curvaturas e são afiladas em uma das extremidades (SABO e KNEZEVIC, 2019).

De acordo com Grotkopp et al. (2010), na disponibilidade de água, plantas desta espécie apresentam maiores taxas de crescimento que outras espécies lenhosas. Segundo Yang et al. (2018), a rápida taxa de crescimento da espécie supõe-se que esteja relacionada com sua alta taxa de ganho de carbono na dependência da fotossíntese. Geralmente a madeira da espécie é utilizada como fonte de matéria prima na indústria de aglomerados, painéis e papel (BUSH et al., 2013; TEWARI et al., 2002). Sendo apropriada para aplicação, como construção civil, naval e como combustível (AWAN et al., 2012). E em alguns lugares é utilizado na medicina popular (MUSA et al., 2011; ASHRAF et al., 2015; KNEZEVIC et al., 2016).

É facilmente propagada vegetativamente, sendo um método preferido em muitos lugares. Apresenta características como tolerância a secas, salinidades e solos encharcados, tais características fazem deste uma boa opção para ser utilizado na hibridação (BUSH et al., 2013; SAADAOUI et al., 2018).

2.3 ANATOMIA FOLIAR

Durante o crescimento vegetativo, novas folhas se formam continuamente à medida que as plantas crescem. Quando um ambiente muda, as plantas podem responder a estímulos ambientais, alterando as características dos novos tecidos gerados (MIZUTANI e KANAOKA, 2017). Segundo Nevo et al. (2000), a folha é órgão mais flexível das plantas, em respostas às condições ambientais. A anatomia vegetal pode indicar características que atribuem tolerância a diferentes condições ambientais, como temperatura (SILVA et al., 2005), condições de seca (BATISTA et al., 2010; MORI e MURATA, 2011), qualidade e intensidade da radiação que incide sobre as folhas (CASSON e HATHERINGTON, 2010; GERADIN et al., 2018), concentração de CO₂ (HUANG et al., 2018).

Cutler et al. (2011), consideram a anatomia foliar como uma excelente ferramenta para auxiliar na identificação, taxonomia, filogenia e ecologia de espécies de plantas, tornando-se mais informativo que somente a morfologia externa. Uma vez que, o conhecimento da anatomia

das plantas é essencial para uma melhor compreensão dos ajustes para um determinado ambiente (SIMIONI et al., 2017).

A anatomia foliar pode variar entre espécies e dentro de espécies quando estas se encontram sob diferentes ambientes, e a variação da anatomia está intimamente relacionada as propriedades fotossintéticas (WRINGHT et al., 2004). A anatomia foliar pode ainda estar ligada à massa foliar por unidade de área, que é oriundo da espessura da folha e da densidade foliar e se correlaciona com as taxas de crescimento da planta (POORTER et al., 2009). As folhas são os principais órgãos fotossintetizantes e que estão diretamente expostos à atmosfera, realizando trocas gasosas controladas sob condições variáveis (ROTH-NEBELSICK e KONRAD, 2019). Mudanças estruturais desempenham um papel crucial na sobrevivência das plantas, seja para as que crescem perpetuamente em ambientes secos, bem como para as plantas que sofrem estresse hídrico ocasional ou em outras situações.

Plantas inseridas em ambientes de baixa irradiância apresentam alterações fenotípicas, por exemplo, maior área foliar, maiores concentrações de clorofila por unidade de área foliar e folhas mais espessas, além de células parenquimáticas mais alongadas (GERARDIN et al., 2018). Entretanto, plantas inseridas em locais mais sombreados têm como características folhas mais finas, menor fotoproteção e parece celular mais finas (NIINEMETS, 2007).

Já as folhas de plantas inseridas em locais com restrição hídrica, evidenciam na superfície das folhas pilosidade densa, cutícula espessa e estômatos protegidos por tricomas e/ou protuberâncias cuticulares (FERREIRA et al., 2015; BOSABALIDIS e KOFIDIS, 2002). E em condições de seca os estômatos desempenham um importante papel, a fim de economizar água, estes se desenvolvem em depressões epidérmicas foliares locais (BOSABALIDIS e KOFIDIS, 2002).

2.3.1 Estômatos

A troca gasosa entre a atmosfera e o interior da folha ocorre através de pequenas aberturas da folha da superfície foliar, denominada de estômatos. Os estômatos são os pontos de entrada para o CO₂ e saída para a água para a atmosfera pela transpiração (RICKLEFS, 2012; LAWSON et al., 2014). São estruturas que são encontradas nas partes aéreas e em caules (menos comum) de todas as plantas, representando aproximadamente 95% das trocas gasosas,

determinam ainda a regulação hídrica, eficiência do uso da água (KIRKHAM, 2005; MARTINS et al., 2012) e a produtividade da planta (SILVERE et al., 2017). Durante o desenvolvimento das folhas, os estômatos são formados por processos de divisão e diferenciação celular, sendo a densidade e a distribuição espacial na superfície da folha regulada geneticamente durante esse período (NADEAU e SACK, 2002). Porém, fatores ambientais como, umidade, temperatura, umidade do solo, posição das folhas, etc., também podem mudar com o tempo a densidade e distribuição dos estômatos (GRATANI et al., 2006; LEROY et al., 2009; MIZUTANI e KANAOKA, 2017).

A abertura dos estômatos é oriunda das mudanças na forma de um par de células, as células-guardas (HUANG et al., 2018; PURCELL et al., 2018), que podem ser encontradas em folhas de todas as plantas vasculares (TAIZ e ZAIGER, 2009). Quando ocorre uma mudança na forma dessas células, como consequência da absorção e perda de água, leva a alterações no tamanho do poro. Quando estão turgidas, os estômatos encontram-se abertos, e, quando flácidas, os estômatos se encontram fechados (PIMENTA, 2008; MORI e MURATA, 2011). As mesmas são circundadas por células diferenciadas das células da epiderme foliar, as células subsidiárias, que auxiliam no controle do poro estomático (PIMENTA, 2008; CUTTER, 2002).

A capacidade dos estômatos permitir CO_2 para a folha ou a perder água é conhecido como condutância estomática. A condutância estomática é determinada principalmente pela densidade estomática, distribuição e áreas dos poros (SILVERE et al., 2017).

O número de estômatos presentes em uma folha expressa em unidade a frequência ou densidade estomática. Podendo variar acentuadamente dentro de uma única folha, entre plantas e indivíduos de uma única espécie. A densidade estomática também pode ser afetada por fatores ambientais, como temperatura, CO_2 , intensidade de luz, disponibilidade de água e etc. (KERBAUY, 2008; MC AINSH; TAYLOR, 2017).

Héroult et al. (2013), ao estudarem a influência do clima em espécies do gênero *Eucalyptus*, constataram que as espécies exibem um comportamento estomático diferente quando comparado espécies de zonas úmidas com espécies de zona sub-húmidas. Resultados parecidos foram observados por Bourne et al. (2015). Eksteen et al. (2013), ao estudarem a resposta estomática ao estresse hídrico de três híbridos clonais de *Eucalyptus grandis*, constatou que a recuperação da condutância estomática foi diferente entre os três híbridos. Já a densidade e o tamanho não diferiram, porém, a presença de estômatos na face adaxial das folhas não foi observada nos três híbridos. Segundo Shumathi et al. (2018), os estômatos em angiospermas são determinantes para a taxa de crescimento e do balanço hídrico das plantas, sendo estes altamente relacionados à taxa fotossintética, transpiração, rendimento, etc.

Segundo Shtein et al. (2011) os estômatos controlam a perda de água através da transpiração, sendo assim, a densidade, é um fator importante que determina as relações hídricas, entretanto, não está claro se sob condições climáticas quentes e/ou secas a densidade dos estômatos diminui ou aumenta (FRASER et al., 2009; XU e ZHOU, 2008). Poulos et al., (2007) acreditam que uma folha com muitos estômatos pequenos podem reduzir a condutância e aumentar a eficiência no uso da água. Entretanto quando comparado com o comprimento do estômato a densidade estomática é um tanto plástica (RICHARDSON et al. 2001), e potencialmente adaptativa às mudanças ambientais (SEKIYA e YANO, 2008; LAKE e WOODWARD, 2008).

A relação entre estômatos e a quantidade de água perdida, nos remete que a densidade dos estômatos é um importante traço ecofisiológico, principalmente em locais com água limitada (POULOS et al., 2007; XU e ZHOU, 2008).

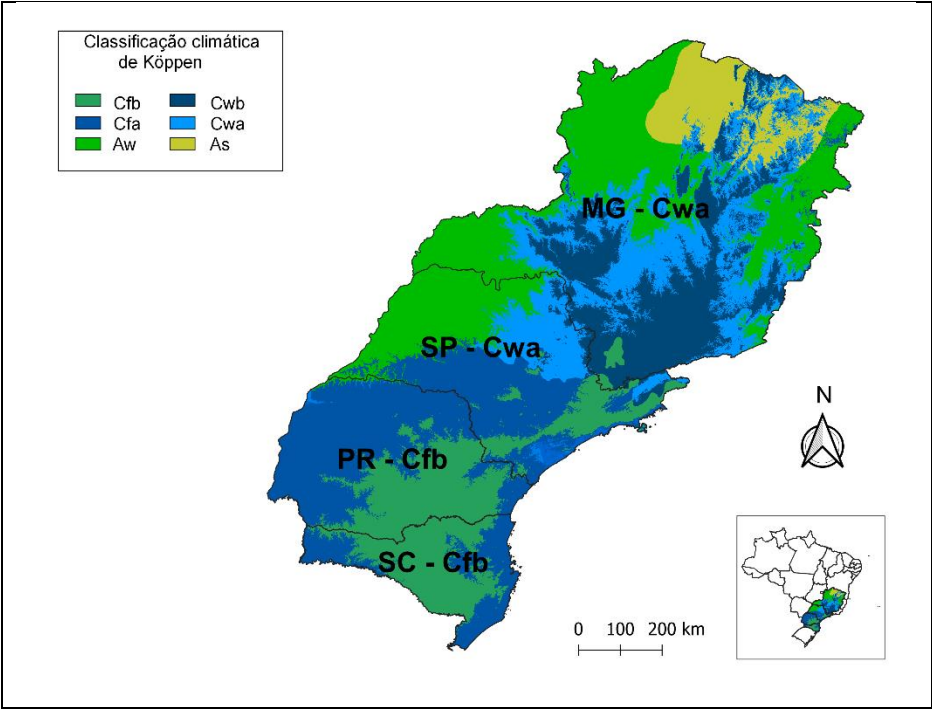
3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado no âmbito do Programa Cooperativo TECHS – Tolerância de *Eucalyptus* Clonais aos Estresses Hídricos, Térmicos e Bióticos, desenvolvido pelo Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais (IPEF) e empresas do setor florestal (BINKLEY et al., 2017). O programa TECHS possui 36 sítios experimentais, que vão do norte do Pará até o Uruguai, sendo composto por 18 clones com manipulação do regime hídrico e espaçamento de plantio. Sendo cada sítio compreende uma área experimental de 5 hectares (BINKLEY et al., 2017).

Considerando a classificação dos sítios (tropical e subtropical), produtividade dos clones e variações climáticas (temperatura, umidade, ocorrência de geadas e déficit hídrico) optou-se por trabalhar com os sítios localizados nas cidades de Otacílio Costa – SC, Telêmaco Borba – PR, Mogi Guaçu – SP e Bocaiúva – MG (Figura 1).

Figura 1 – Localização e classificação climática dos locais de estudo.



Fonte: Elaborado pela autora, 2019, com base em Alvares et al., 2013.

Os clones que foram estudados e a região de origem de ambos são apresentados na tabela a seguir:

Tabela 1 – Os dois clones de *Eucalyptus* estudados, heterozigosidade genética e o clima em que cada clone foi desenvolvido.

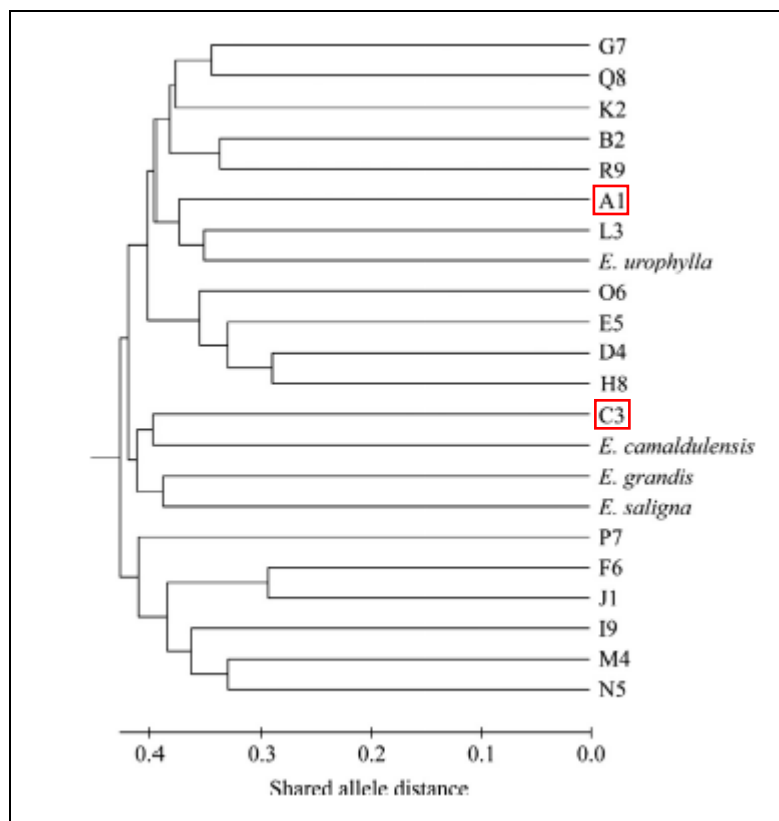
Código do clone	Espécies	Heterozigosidade	Clima da região de origem do clone
A1	<i>E. urophylla</i>	0.245	Cwa
C3	<i>E. grandis</i> x <i>E. camaldulensis</i>	0.294	As

Fonte: Elaborado pela autora, 2019, com base em Binkley et al., 2017

Em relação a distância genética em nível individual em pares entre os clones estudados utilizou-se espécies puras como referência, através de genótipo multilocus para 20 microssatélites. A matriz de distancias genéticas foi utilizada para representar graficamente (Figura 2) as relações de distância entre os clones e as espécies puras, confirmando o principal

pool genético para os clones neste estudo, seções Transversaria e Exsertaria (BINKLEY et al., 2017).

Figura 2 – Matriz de distâncias genéticas entre os clones e as espécies puras.



Fonte: Binkley et al., 2017

Os clones foram plantados entre 21 de dezembro de 2011 à 29 de fevereiro de 2012. Em todas as áreas em estudo, cada clone foi plantado em uma única parcela, com 8 linhas x 30 árvores (parcela 24 x 90 m) com um espaçamento entre árvores de 3x 3 m, totalizando 1111 árvores ha⁻¹. As parcelas foram fertilizadas intensivamente durante os primeiros dois anos (70 kg N ha⁻¹, 45 kg P ha⁻¹, 85 kg K ha⁻¹, 500 kg Ca ha⁻¹, 90 kg Mg ha⁻¹, 90 kg Mg ha⁻¹, 40 kg S ha⁻¹, 3 kg B ha⁻¹, 1 kg Cu ha⁻¹ e 1 kg Zn ha⁻¹), porém, o cronograma de aplicação foi específica para cada sitio.

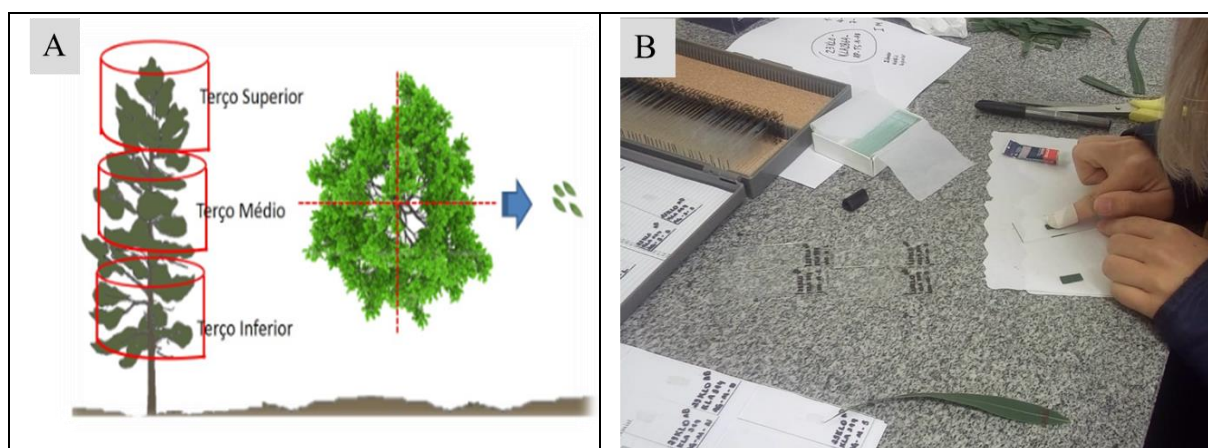
Os dados climáticos (temperatura máxima, mínima e média, umidade relativa média e precipitação) foram obtidos das estações meteorológicas instaladas perto do campo experimental, quando não disponíveis, foram obtidos nas estações meteorológicas mais próximas pertencentes ao Instituto Nacional de Meteorologia (INMET). Os dados climáticos foram processados de acordo com Elli et al., (2019).

Em relação as características do solo, para classificação da ordem do solo utilizou-se a taxonomia dos EUA, argila e areia foram quantificadas pelo método densímetro, a matéria orgânica determinou-se pelo método Walkley-Black, já P, K, Ca e Mg extraíveis foram determinados por resina de troca iônica e a capacidade de retenção de água de acordo com Stape et al., (2004). Para maiores detalhes, deve-se consultar Binkley et al. (2017). As variáveis de crescimento das árvores foram inventariadas em intervalos anuais, com medições do diâmetro à altura do peito (DAP) a 1,30 m do solo e a altura total (H). A biomassa da madeira do caule foi estimada por equações alométricas desenvolvidas após amostragem destrutiva das árvores. Os dados foram processados de acordo com Binkley et al. (2017).

3.2 COLETA E PREPARO DAS LÂMINAS HISTOLÓGICAS

Para cada clone foram amostrados três indivíduos, que no momento estavam com seis a sete anos de idade. Para cada indivíduo, coletou-se uma folha por quadrante (norte, sul, leste e oeste) para cada terço da copa (inferior, médio e superior), totalizando 12 folhas por indivíduo (Figura 3). Foram coletadas somente folhas adultas, totalmente desenvolvidas, sem o ataque de pragas ou doenças, do terceiro ou quarto par de folhas a partir da extremidade final do galho, totalizando 288 amostras.

Figura 3 – Posição de coleta das folhas na árvore para os três terços da altura da copa e nos quatro quadrantes (A) e uma foto do processo de extração da cutícula foliar e preparação das lâminas (B).



Fonte: TECHS-IPEF, 2018 e Elaborado pela autora, 2018.

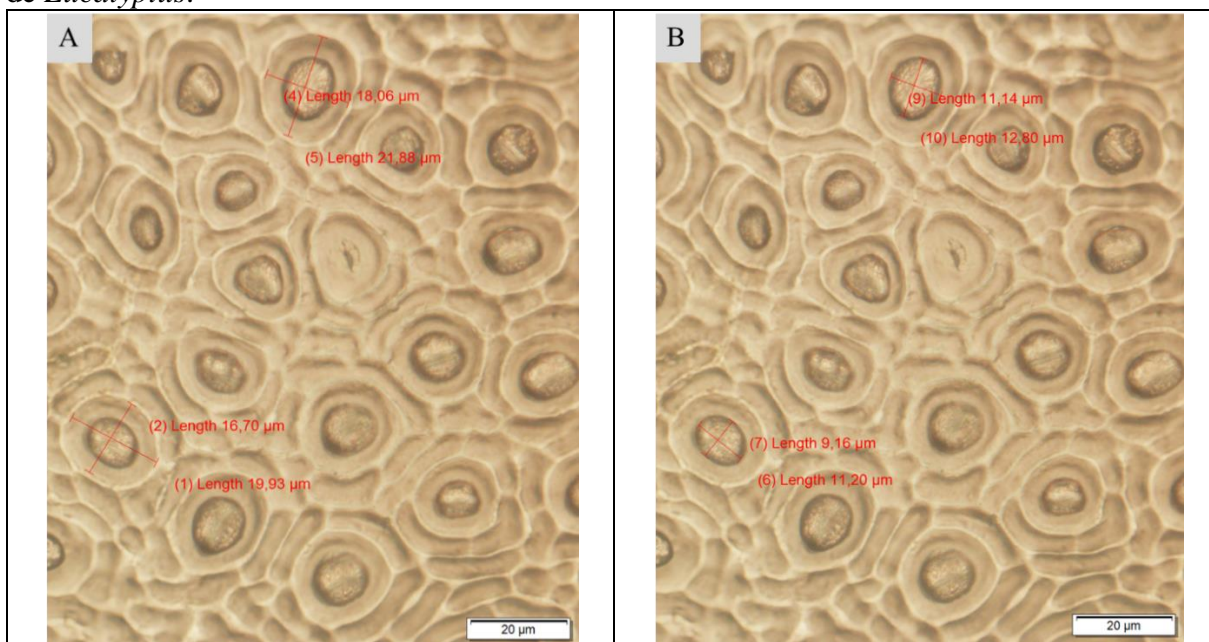
A caracterização da distribuição dos estômatos nas faces da folha foi realizada a partir da ocorrência dos estômatos, de modo a classificar as folhas como epi, hipo ou anfiestomáticas.

Para análise da superfície epidérmica em ambas as faces do limbo foliar, foram realizadas impressões paradérmicas em lâminas de vidro com o auxílio da cola instantânea de ester de cianoacrilato (Super bonder®).

A contagem do número de estômatos por área foi realizada com o auxílio de um microscópio óptico marca Olympus modelo BX53F com sistema digital de captura de imagem, pelo software Cell Sens Standard®, utilizando lâminas já preparadas para as observações em vista frontal da superfície epidérmica, sobre área delimitada de $208.487\mu\text{m}^2$, padronizada na objetiva de 10x.

Já para a determinação das dimensões dos estômatos e do poro estomático (Figura 4), utilizou as mesmas lâminas, porém, foi determinado o comprimento e largura de ambos, padronizado na objetiva de 40x. Para ambas as amostragens, foram analisadas 30 estruturas estomática para cada lâmina.

Figura 4 – Determinação das dimensões dos estômatos (A) e do poro estomático (B) em clones de *Eucalyptus*.



Fonte: Elaborado pela Autora, 2019

Para a determinação da área do estômato, utilizou-se como base o cálculo para área de uma elipsoide, sendo:

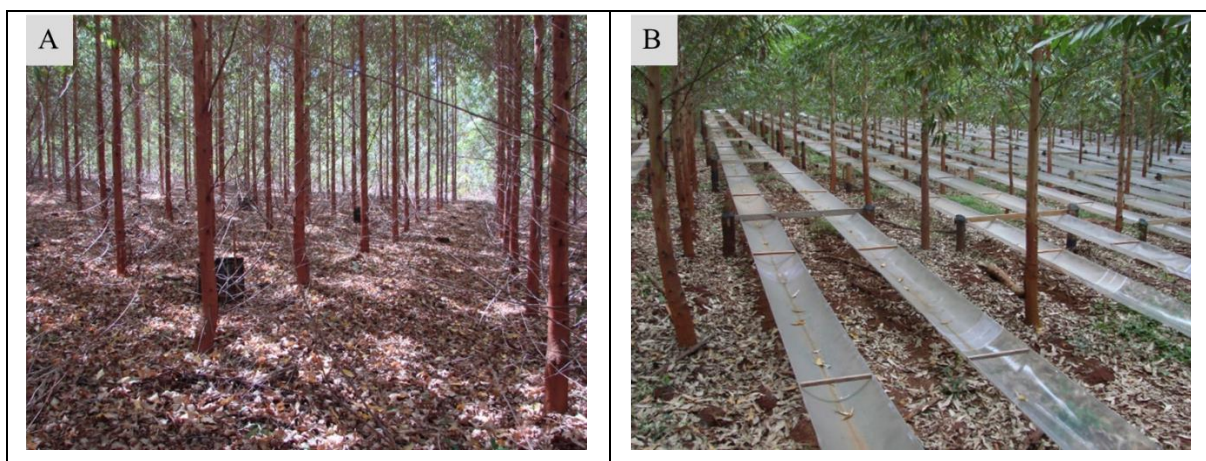
$$A = a \times b \times \pi \quad (1)$$

Em que: A: área; a: Semi eixo maior; b: Semi eixo menor.

3.4 SISTEMA DE REDUÇÃO DA CHUVA

Além de trabalhar com parcelas que receberam chuva local total, optou-se por investigar, a fim de entender a influência da água sobre a anatomia foliar, parcelas em que foram removidas aproximadamente 33% das chuvas através de canaletas (Figura 5). Os sítios 20 e 30 apresentavam esta particularidade. Neste experimento os clones foram plantados em parcelas de 24 x 30 m, com um espaçamento entre árvore de 3 x 3 m. Em relação a coleta, preparo e análise das lâminas histológica seguiu-se como descrito anteriormente.

Figura 5 – Área sem exclusão de chuva (A) e com exclusão de chuva (B), ambas no sítio em Telêmaco Borba – PR



Fonte: TECHS-IPEF, 2018

3.5 ANÁLISE DOS DADOS

Os resultados das variáveis estomática, foram submetidos ao teste de normalidade utilizando o teste de Shapiro-Wilk e para homogeneidade o teste de Bartlett, quando não atendidas as pressuposições de normalidade e homogeneidade os dados foram transformados. Posteriormente foram analisados usando Análise de Variância (ANOVA) – One (face adaxial) e Two-way (face abaxial), seguida do teste de separação de médias Tukey a 5% em locais sem exclusão de chuva e Teste t a 5% de significância para locais com exclusão de chuva. Para a análise de correlação entre as variáveis estomáticas utilizou-se a correlação de Pearson. Os dados foram comparados entre espécies e os sítios estudados, com o auxílio do R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2017)

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 CARACTERIZAÇÃO DOS SÍTIOS

Os sítios estudados apresentaram características de regimes hídricos e térmicos contrastantes para o período de estudo. As temperaturas médias anuais variaram de 16 a 22°C, com precipitação anual de até 1590 mm (Tabela 2). É possível observar que os locais que apresentaram maior temperatura média anuais compreenderam as mais baixas média de precipitação, como é o caso do sítio localizado em Bocaiúva, que se caracteriza como um local tropical. O déficit anual de água variou de inexistente para locais mais frios a mais de 500 mm ano⁻¹ para o local mais quente. Apesar da coleta de material ter ocorrido no ano de 2018, optou-se por utilizar as variáveis meteorológicas nos sítios estudados ao longo do ano anterior, por se tratar de variáveis morfológicas de folhas as variações são resultado de períodos anteriores ao de coleta do material.

Tabela 2 – Dados meteorológicos de precipitação, déficit hídrico total do solo, temperaturas mínimas, médias e máximas dos quatro sítios experimentais no Brasil em 2017, ordenados do sul para o norte.

Número do sítio	Localização	Clima	Alt	T mn (°C)	T md	T mx	P mm	RH%	DEF
Ano 2017									
23	Otacílio Costa-SC	Cfb	870	12,70	16,88	22,81	1593,9	80,73	2
22	Telêmaco Borba-PR	Cfb	888	15,53	19,34	24,13	1584,2	80,98	12
20	Mogi Guaçu-SP	Cwa	633	16,20	21,75	29,09	1325,6	67,60	53
30	Bocaiúva-MG	Cwa	848	16,80	21,27	27,95	335	67,78	434

Em que: Alt = altitude; T mn = temperatura média mínima; T md = Temperatura Média; T mx = Temperatura média máxima; RH = umidade relativa média; P = precipitação total; DEF = déficit hídrico pelo balanço hídrico de Thornthwaite-Mather utilizando uma capacidade específica de retenção de água dos solos. Cfb = clima oceânico subtropical com verões temperados; Cwa = subtropical úmido com verões quentes e chuvosos.

Fonte: Elaborado pela autora, 2019.

As características do solo variaram entre o sítio 23 para os demais, a capacidade de armazenamento de água no solo diferiu entre os locais, aumentando consideravelmente nos que apresentaram maior concentração de argila (Tabela 3). Todos os solos apresentaram pH ácidos, com níveis baixos a moderados de fósforo extraíveis. Variáveis morfológicas e de crescimento

das plantas podem mostrar interação significativa com o tipo do solo, sendo favorecido em solos com melhor fertilidade (ALAMEDA e VILLAR, 2012). A deficiência de alguns nutrientes e a interação destes, como fósforo, nitrogênio, potássio e pH podem interferir na capacidade da planta em se adaptar a diferentes ambientes (WASSEN et al., 2005; HEJCMAN et al., 2010; BRIAT et al., 2020), afetando principalmente o tamanho das folhas (GILLISON, 2019). As características estomáticas podem ser diferentes para espécies que evoluíram em solos profundos comparativamente a rasos, ou solos arenosos comparativamente a argilosos (LAMOUREUX et al., 2018), ou, podem diferir em uma variedade de características associadas à tolerância a seca (LAMOUREUX et al., 2016). Como os locais experimentais receberam fertilização baseada em análises de solo, a fim de sanar a restrição nutricional, desta forma, fertilidade do solo não foi o fator para a variação morfométrica dos estômatos.

Tabela 3 – Características dos solos de 04 locais no Brasil, nos quais os dois clones de *Eucalyptus* foram cultivados.

Sítio	Ordem do solo	Argila %	Silt	Areia	Matéria Orgânica g L ⁻¹	pH	P mg L ⁻¹ soil	K mmol _c L ⁻³	Ca mmol _c L ⁻³	Mmm mol _c L ⁻³	Capacidade de armazenamento de água L m ⁻²
23	Cambissolo	43	28	29	44.5	3.9	0.5	7.5	67.0	10.5	205
22	Latossolo	56	23	21	52.0	4.0	3.5	3.8	37.5	11.0	214
20	Latossolo	41	16	42	34.0	4.1	4.5	1.2	8.0	1.5	165
30	Latossolo	76	14	10	47.5	3.9	2.0	1.6	48.5	26.5	225

Fonte: Elaborado pela autora, 2019.

O declínio na produtividade em locais com déficit hídrico é notável (Tabela 4). Ao final da rotação para os mesmos clones Binkley et al. (2020), constatou que a massa acumulada no caule foi de aproximadamente 15% maior para locais subtropicais em comparação com os locais tropicais, e uma significativa redução de crescimento em todos os locais com o aumento da temperatura (BINKLEY et al., 2017). Com o declínio da precipitação ocorreu uma diminuição no incremento médio anual, sendo este favorecido em locais com temperaturas médias entres 19 a 20°C (BINKLEY et al., 2020). Para o material estudado a mortalidade para clones A1 foi de até 14% e 11% para clones C3, resultados semelhantes foram observados em locais com remoção de chuva. Em estudos recentes Elli et al. (2019), constataram que o clone C3 apresentou maior sensibilidade ao déficit hídrico em relação ao clone A1, sendo a mortalidade para clones A1 de 4%, enquanto que para C3 a mortalidade chegou a 30%.

Diferenças nos valores morfológicos são notadamente evidenciadas em ambientes contrastantes, entre locais com baixa e alta disponibilidade de água (DE LA RIVA et al., 2016). Porém, o crescimento das plantas não é determinado somente pelos recursos externos, como luz, dióxido de carbono, nutrientes e água, mas também por características morfológicas e fotossintéticas das plantas. As combinações destas podem resultar em altas taxas de crescimento em um determinado ambiente, porém, impedir um bom desempenho em outro (TEMME et al., 2015). Para *E. urophylla* vs. *E. brassiana* e para dois tipos de clones de *E. urophylla* foram observados alta correlação entre as variáveis edafoclimáticas e de produção, sendo a precipitação média anual a que se correlacionou positivamente com a densidade básica da madeira e incremento médio anual, e de formas negativa a temperatura e déficit de pressão de vapor (COSTA et al., 2020). Outra variável que possa ter contribuído para o crescimento é a eficiência do uso da luz pelos clones, como foi observado por De Mattos et al. (2020).

Tabela 4 – Características de crescimento para os clones estudados aos 6 anos de idade, sem exclusão de chuva.

Sítios	Área Basal (m ² ha ¹)	Volume (m ³ ha ¹)	Massa do caule (Mg ha ¹)	Sobrevivência (%)	IMA (Mg ha ¹ ano ⁻¹)
<i>E. urophylla</i> – A1					
23	25,19	278,3	109,92	98	17,59
22	28,24	425,32	182,02	100	29,52
20	23,47	321,08	133,64	86	21,67
30	19,49	208,2	80,08	100	13,73
<i>E. grandis</i> x <i>camaldulensis</i> – C3					
23	21,35	205,09	81,38	100	13,02
22	34,72	407,49	180,73	100	29,31
20	17,84	185,33	78,26	89	12,70
30	12,70	110,15	42,04	99	7,21

Elaborado pela autora, 2019.

Tabela 5 – Características de crescimento para os clones estudados aos 6 anos de idade, com exclusão de chuva.

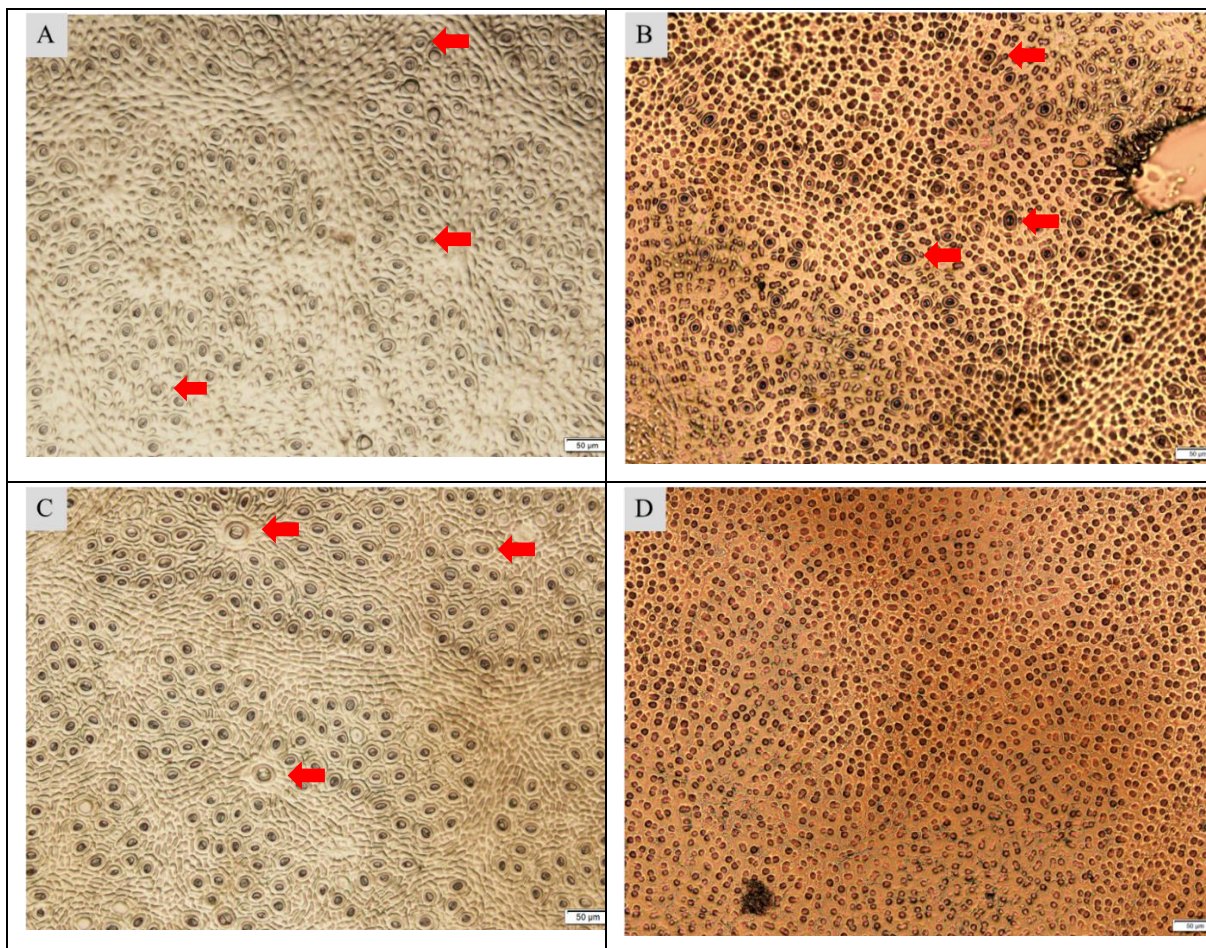
Sítios	Área Basal (m ² ha ¹)	Volume (m ³ ha ¹)	Massa do caule (Mg ha ¹)	Sobrevivência (%)	IMA (Mg ha ¹ ano ⁻¹)
<i>E. urophylla</i> – A1					
20	23,31	313,44	132,80	86	21,54
30	15,85	158,06	62,84	100	10,77
<i>E. grandis</i> x <i>camaldulensis</i> – C3					
20	16,32	165,6	65,31	89	10,59
30	12,10	102,79	45,97	99	7,88

Elaborado pela autora, 2019.

4.2 CARACTERIZAÇÃO DA LÂMINA FOLIAR

As folhas dos dois clones estudados caracterizaram-se como anfistomática (clone C3) e hipoestomática (clone A1) (Figura 6) em ambas as condições (sem e com exclusão de chuva) e para todos os sítios.

Figura 6 – Impressões paradérmicas da face abaxial (A), e da face adaxial (B) de folhas de clones *E. grandis* x *camaldulensis* (C3). Impressões paradérmicas da face abaxial (C), e da face adaxial (D) de folhas de clones *E. urophylla* (A1). As flechas representam a localização de estômatos.



Fonte: Elaborado pela autora, 2020.

Características hipoestomáticas são observadas em espécies de eucalipto, como nas folhas de *Eucalyptus globulus* (MALINOWSKI et al., 2009), ou para outras espécies da família Myrtaceae (RETAMALES e SCHARASCHKIN, 2015). Entretanto, folhas anfistomáticas também são comuns em *Eucalyptus* (DÖLL-BOSCARDIN et al., 2010; SAULLE et al. 2018; MIGACZ et al., 2018). A ocorrência de folhas anfistomáticas possui grande significado adaptativo para algumas espécies, pois, a ocorrência de estômatos nas duas faces da lâmina foliar aumenta a circulação de CO₂, intensificando as trocas gasosas em um curto período de tempo, resultando em uma menor perda de água pela transpiração e um aumento na taxa fotossintética (JORDAN et al., 2014; FANK-DE-CARVALHO et al., 2015).

Em concordância com nossos resultados e com as características de origem do clone C3, Jordan et al. (2014), observou que as características dos estômatos em ambas as faces da folha estão relacionadas a vegetação aberta ou a climas secos. Em decorrência das copas mais abertas, não se sabe se a anfistomia reflete a disponibilidade de luz ou umidade. Segundo Mott et al., (1982; 1991) as folhas com essa característica são comuns em plantas que vivem em ambientes de alta luminosidade e com alta capacidade fotossintética e apresentam folhas mais espessas e com maiores taxas de condutância estomática para captação de CO₂ e perda de vapor de água. Essa característica pode ser explicada pela maior área estomática devido a ocorrência dos estômatos em ambas as faces da folha.

No entanto, grande parte das plantas hipoestomáticas são características de floresta úmida (fechada), e os gêneros com espécies anfistomáticas são abundantes na vegetação aberta, com poucos representantes na floresta fechada. Ao estudar espécies do gênero *Eucalyptus* Tng et al., (2012), constataram que praticamente todas as espécies do gênero, são características da vegetação aberta, com somente algumas ocorrendo em comunidades de floresta tropical. De acordo com um estudo recente (YANG et al., 2018), quando algumas espécies apresentam estômatos em ambas as superfícies, cada uma pode mostrar uma taxa significativa de captação de CO₂, quando uma superfície é exposta a irradiação intensa, a taxa de captação desta superfície tende a diminuir, entretanto, a da face que não está exposta tende a se elevar.

4.2 CARACTERIZAÇÃO MORFOMÉTRICA

Os estômatos em folhas de *E. grandis* x *E. camaldulensis* e *E. urophylla* apresentaram diferenças estatísticas na morfometria em relação aos diferentes climas estudados (Tabela 6). Para o clone A1 os valores de densidade foram superiores aos encontrados para o clone C3. Em locais sem exclusão de chuva a maior densidade observada foi 1176 estômatos/mm², e a menor densidade 978 estômatos/mm², havendo diferença significativa entre os locais. Para o comprimento e largura do estômato e do poro estomáticos as maiores médias foram observadas no sítio 22 para clone A1 e no sítio 30 para C3. Quando em ocorrência de exclusão de chuva, não houve diferença significativa, porém, os maiores valores para a densidade e demais características foram observados no sítio 20.

Os maiores valores de densidade estomática para o clone C3 (sem exclusão de chuva), na face abaxial, foi observada no sítio 23, com 667 estômatos/mm² e a menor densidade

estomática ocorrendo no sítio 30 com 590 estômato/mm². Observaram-se valores inferiores na face adaxial para o mesmo clone, sendo a maior média não superior a 328 estômatos/mm². Em relação as dimensões do estômato e do poro estomático, os valores encontrados para a face abaxial e adaxial são semelhantes, entretanto apresentam diferenças significativas entre os climas estudados. A maior densidade estomática em locais com exclusão de chuva (Tabela 7) para o clone C3 ocorreu no sítio 30, superfície abaxial (629 estômatos/mm²) e adaxial (313 estômatos/mm²), não foi observado diferenças significativas para a densidade e as morfométricas na face abaxial. Porém, a face adaxial apresentou diferença para o comprimento e largura do poro, sendo as maiores médias encontradas no sítio 20.

Quando as variáveis estomáticas foram comparadas entre clones, constataram-se diferenças significativas em todas as variáveis analisadas.

Tabela 6 – Características morfométricas de estômatos de folhas de *E. grandis* x *camaldulensis* (C3) e *E. urophylla* (A1) desenvolvidas em um gradiente climático, sem exclusão de chuva.

<i>E. urophylla</i> – A1										
	FACE ABAXIAL					FACE ADAXIAL				
SÍTIOS	23	22	20	30	CV%	23	22	20	30	CV%
DE(mm ²)	1121Aa	978Ab	1176Aa	1175Aa	13,92	-	-	-	-	-
CE (µm)	18,6Ac	20,0Ab	18,4Ac	19,3Aa	6,77	-	-	-	-	-
LE (µm)	13,6Ab	14,7Aa	13,3Ab	14,3Aa	7,77	-	-	-	-	-
CP (µm)	10,4Ac	11,9Ab	10,6Ac	11,0Aa	8,72	-	-	-	-	-
LP (µm)	7,8Aac	8,7Ab	7,6Ac	8,1Aa	8,51	-	-	-	-	-
<i>E. grandis</i> x <i>camaldulensis</i> – C3										
DE(mm ²)	667Bac	607Ba	637 Ba	590Bab	16,50	328 a	267b	323 a	309a	20,63
CE (µm)	20,1Bb	22,2Ba	21,0Bb	23,2 Ba	9,14	20,8c	22,6b	21,9b	23,8a	8,59
LE (µm)	14,9Bb	16,2Ba	15,4Bb	17,0Ba	9,41	15,6b	16,7ab	16,1b	17,5a	8,66
CP (µm)	11,3Bb	13,3Ba	12,4Bc	13,3 Ba	10,69	11,3b	13,0a	12,3 a	12,7a	12,89
LP (µm)	8,6Bb	9,8Ba	9,2Bc	10,0Ba	10,76	8,5b	9,7a	9,0ab	9,6a	13,00

Em que: DE: densidade estomática; CE: comprimento do estômato; LE: largura do estômato; CP: comprimento do poro; LP: largura do poro. Médias seguidas da mesma letra minúscula na horizontal não apresentam diferenças estatísticas significativas pelo Teste de Tukey a 5%. Médias seguidas da mesma letra maiúscula na vertical não apresentam diferenças estatísticas pelo Teste de Tukey a 5%.

Fonte: Elaborado pela autora, 2020

Tabela 7 – Características morfométricas de estômatos de folhas de *E. grandis* x *camaldulensis* (C3) e *E. urophylla* (A1) desenvolvidas em um gradiente climático, com exclusão de chuva.

<i>E. urophylla</i> – A1 (com exclusão de chuva)						
	FACE ABAXIAL			FACE ADAXIAL		
SÍTIOS	20	30	CV%	20	30	CV%
DE(mm ²)	1250	1225	13,39	-	-	-
CE (µm)	18,3	18,2	9,40	-	-	-
LE (µm)	13,5	13,5	9,97	-	-	-
CP (µm)	10,5	10,5	8,50	-	-	-
LP (µm)	7,6	7,7	9,17	-	-	-
<i>E. grandis</i> x <i>camaldulensis</i> – C3 (com exclusão de chuva)						
DE(mm ²)	629	640	13,57	299	313	13,16
CE (µm)	21,5	22,1	8,94	23,2	23,0	6,40
LE (µm)	16,0	16,5	9,81	17,4	16,9	7,68
CP (µm)	13,0	12,7	8,77	13,4*	12,4*	10,44
LP (µm)	9,9	9,5	10,40	10,0*	9,0*	11,26

Em que: DE: densidade estomática; CE: comprimento do estômato; LE: largura do estômato; CP: comprimento do poro; LP: largura do poro. *apresentam diferenças estatísticas significativas pelo Teste de t (p<0,05).

Fonte: Elaborado pela autora, 2020

Os resultados do presente estudo são superiores aos encontrados para a *E. camaldulensis* (460 estômatos/mm²) em jardins botânicos (YANG et al. 2018). As sete espécies de eucalipto com 120 dias de idade estudadas por Santo et al. (2008), apresentaram folhas anfistomáticas, com menor número de estômatos na face adaxial da epiderme, semelhantes ao presente estudo. Para a espécie *E. grandis*, a face adaxial observou-se 32,46 estômatos/mm² e na face abaxial 566 estômatos/mm², e para a espécie *E. urophylla* na face adaxial 72,60 estômatos/mm² e abaxial 608 estômatos/mm². Döll-Boscardin et al. (2010) para *E. benthamii* encontraram estômatos em ambas as faces da folha. Para outra espécie da família Myrtaceae caracterizou-se as folhas como hipoestomáticas (CENTOFANTE, 2020), assim como, para *Plinia edulis* (Myrtaceae) em média 720 estômatos/mm² (DONATO e MORRETES, 2013) e para a espécie *Myrciaria glomerata* (PACHECO-SILVA e DONATO, 2016). A densidade estomática encontrada para o híbrido *E. grandis* x *urophylla*, e para a espécie *E. citriodora* foi em média 550 estômatos/mm² e 400 estômatos/mm², respectivamente. Neste mesmo trabalho constatou-se que a densidade estomática estava altamente correlacionada positivamente com a condutância estomática do dossel de referência (modelo de referência baseado em Oren et al. (1999)). Indicando que, as folhas do topo das copas apresentarem estômatos mais esparsos, e árvores estão sujeitas a uma desvantagem de crescimento, porém, podem ser mais tolerantes à seca (GAO e TIAN, 2019). Ao fechamento do dossel pode não

haver espaço considerável para aumento da área foliar, resultando no aumento de absorção de luz de todas as folhas individuais (THOLEN et al., 2012) porém, varia com a posição das folhas ao longo do gradiente de luz (POORTER, 1999).

A origem dos estômatos há 410 milhões de anos (Ma) possibilitou que as plantas ocupassem a terra, facilitando a absorção de dióxido de carbono para a fotossíntese e a regularização da transpiração, a fim de diminuir o risco de dessecação (EDWARDS et al., 1998). Porém, a fração da epiderme que é destinada aos estômatos determina criticamente o benefício que eles oferecem. Para exercerem suas funções adequadamente precisam ser espaçados adequadamente (FRANKS e FARQUHAR, 2007) e estarem presentes em números suficientemente altos na superfície da folha (PERLANGE & WAGONER, 1970; BOER et al., 2016). Uma vez que, desempenham papel crucial na fisiologia das plantas, através dos fluxos de gases que entram e saem da planta, e estes, são controlados pelo tamanho do poro estomático e pela densidade de estômatos (DOW et al., 2014).

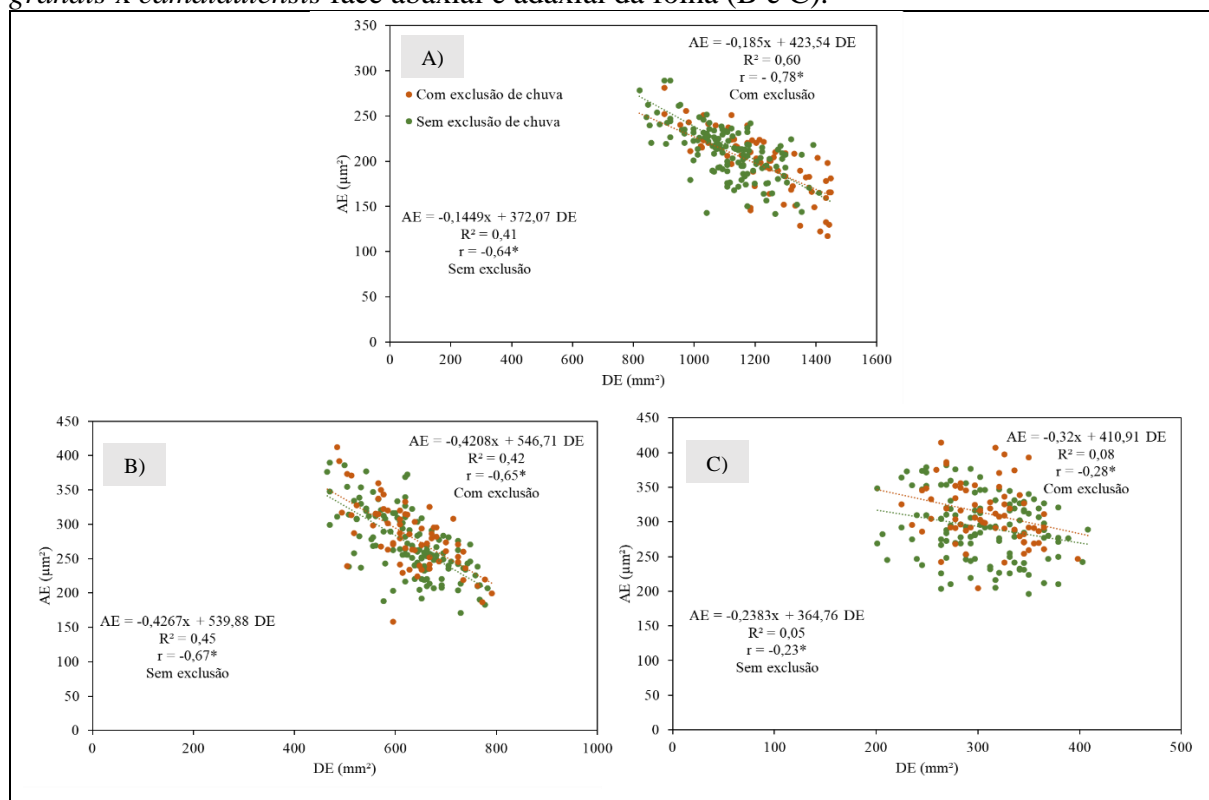
Segundo Franks e Farquhar (2007), a planta a fim de melhorar a condutância estomática pode optar por duas estratégias, a primeira, mais simples e acessível é aumentar o número de estômatos por unidade de área foliar (densidade estomática), sendo está amplamente utilizada, induzidas através das exposições das folhas em condições adversas. Outra opção plausível seria em vez de apenas multiplicar o número de estômatos e reduzir o seu tamanho. Esta última opção proporciona a redução na profundidade dos poros devido à diminuição da secção transversal das células guardas, permitindo alcançar uma maior condutância estomática. Segundo Haworth et al. (2013; 2017) este aumento na densidade estomática e estômatos menores, podem estar refletindo as variações de CO₂ nos últimos 100 milhões de anos.

Mc Ains e Taylor (2017) concluem que a densidade estomática em uma folha pode variar acentuadamente entre plantas e indivíduos de uma única espécie. De acordo com Dow et al. (2014), as respostas ambientais também são parte integrante da função estomática, na qual as células de guarda devem perceber e ajustar o poro estomático de acordo com a variedade de sinais externos. Em estudos sobre a influência do tamanho estomático no potencial para a taxa de aumento da osmolaridade, constatou-se que estômatos com 10 µm de comprimento podem ter uma taxa de osmolaridade até seis vezes maior que estômatos com 60 µm de comprimento (RAVEN, 2014). Em estudos morfo-anatômicos foliares para comparar seis espécies de *Eucalyptus* cultivadas no Brasil com 12 meses de idade, Migacz et al. (2018), relataram que para indivíduos da espécie *E. benthamii* os estômatos são menores na epiderme adaxial (28, 57

x 21,43 μm) e abaxial (28,70 x 22,88 μm) entre as seis espécies estudadas. Sendo os maiores estômatos observados em *E. grandis* (65,61 x 51,06 μm) no lado adaxial e em *E. globulus* na face abaxial (56,48 x 46,16 μm). É importante notar que os estudos aqui relatados tratam de plantios mais jovens, distribuídos em uma ampla gama de condições, sendo assim, as conclusões em relação a densidade e largura e comprimento estomático não são necessariamente contrastantes.

Com base nos dados obtidos a partir de ambas as superfícies, verificou-se que a densidade foi negativamente correlacionada com a área estomática para ambos os clones estudados em locais com e sem exclusão de chuva (Figura 7), ou seja, à medida que se tem um aumento na densidade estomática, consequentemente as demais variáveis tendem a decrescer. Resultados semelhantes foram observados em outros trabalhos (FRANKS e BEERLING, 2009; DOHENY-ADAMS et al., 2012).

Figura 7 – Correlação entre a densidade e a área estomática em folhas de *E. urophylla* (A) e *E. grandis* x *camaldulensis* face abaxial e adaxial da folha (B e C).



Em que: AE: área estomática; DE: densidade estomática; R^2 : Coeficiente de determinação; r : Coeficiente de Correlação de Pearson; *diferença significativa ($p < 0,05$).

Analizamos as correlações entre as variáveis climáticas e estomáticas, entretanto não foram encontradas relações significativas. Essa análise é de difícil mensuração, uma vez que, não sabemos o período climático em que as folhas amostradas passaram. Pois, não é de nosso conhecimento a data de surgimento de cada folha e idade.

As diferentes características funcionais ou morfológicas ou aquelas em resposta ao estresse em plantas da mesma espécie podem ser de origem genética ou variar em consequência as pressões e mudanças ambientais (BUSSOTTI e POLLASTRINI, 2015). Pressupõe-se que as características estomáticas tais como densidade e tamanho podem estar envolvidas na resposta temporal as mudanças no ambiente (RAVEN, 2014; LAWSON e BLATT, 2014; KARDIMAN e RAEBILD, 2017). Entre as variáveis ambientais que mais afetam a morfologia estomáticas está a luminosidade (VICO et al., 2011; LAWSON e BLATT, 2014; KARDIMAN e RAEBILD, 2017; MATTHEWS et al., 2018), temperatura (LAWSON e BLATT, 2014;), CO₂ (DOHENY-ADAMS et al., 2012; HAWORTH et al., 2017) e déficit hídrico (ROMERO-ROMERO et al., 2018; JUNLIN et al., 2019).

Em estudos sobre o efeito da luz na dinâmica dos estômatos, constatou-se que a maioria das espécies estudadas é afetada pelo ambiente luminoso, entretanto, de maneira diferente em cada uma delas, sugerindo que a dinâmica estomática ao ambiente luminoso pode ser específica das espécies e estar relacionada à sua ecologia (KARDIMAN e RAEBILD, 2017). Em baixas condições de irradiância foram observadas um decréscimo na densidade estomática, entretanto, o tamanho estomático não variou entre as condições estudadas (GERARDIN et al., 2018). Resultados semelhantes foram observados por Aasamaa e Aphalo (2017), os mesmos destacam ainda que os resultados encontrados referentes à luminosidade não são somente de efeito aditivo, mais pode ser de efeito sinérgico.

No estudo realizado por Falcioni et al., (2017), após aplicação do tratamento de alta luminosidade a área foliar após 10 dias dobraram sua área foliar em comparação com as plantas cultivadas em ambiente com pouca luz. A luz que incide sobre a superfície das folhas pode ser refletida, absorvida ou transmitida. A intensidade da luz influenciou significativamente o índice e a densidade estomática, a densidade estomática em baixa luminosidade não passou de 55 estômatos/mm² enquanto que em situação opostas a densidade foi superior a 75 estômatos/mm² (ZHENG e LABEKE, 2018). A luz solar é um dos fatores abióticos que intervém no comportamento e na fisiologia dos organismos vivos (GALVÃO e FANKHAUSER, 2015).

O estresse hídrico, é considerado um dos estresses abióticos mais agudo, podendo afetar adversamente o crescimento e desenvolvimento das plantas (BECHTOLD, 2018; HUSSAINS et al., 2018). Caracteriza-se na planta pela redução do potencial hídrico foliar, pressão do turgor, alteração na morfologia e fechamento dos estômatos, diminuição do crescimento, alterações fisiológicas (FAROOQ et al., 2009; CHENGYONG et al., 2011; MARTINS et al., 2018). As respostas das plantas ao estresse hídrico dependem do tempo, velocidade, gravidade e duração do evento (PRABA et al., 2009; ANJUM et al., 2011). Embora as respostas das plantas a condições de déficit hídrico sejam conhecidas, o desempenho das plantas em um ambiente complexo, onde ocorrem múltiplas tensões, é escasso. Nestas situações as plantas necessitam responder simultaneamente a várias condições, como seca, luz, calor excessivos, que em campo podem se coincidir (FAROOQ et al., 2009). Sob condições de estresse hídrico, as árvores que apresentam estratégias de prevenção a seca são mais competitivas do que aquela que apresentam resistência à seca, como por exemplo o híbrido *E. grandis x urophylla* (GAO et al., 2015; GAO e TIAN, 2019). As principais características a serem avaliadas a adaptação ao estresse hídrico são os caracteres foliares, como exemplo as propriedades estomáticas (ZOKAEE-KHOSROSHAHI et al., 2014), capazes de usar o controle de curto prazo (horas/dias) e de longo prazo (semanas/meses) para se adaptar as mudanças do ambiente (CASSON e HETHERINGTON, 2010).

Anyia e Herzog (2004), ao estudarem a eficiência no uso da água, relacionaram que sob estresse por déficit hídrico, a área foliar foi fortemente reduzida devido a uma combinação de redução e abscisão do crescimento foliar. Consequentemente, ocorreu uma redução das superfícies de transpiração e uma redução relativa na fotossíntese. Resultados semelhantes foram observados por Zaharah e Razi (2009); Nouvellon et al. (2010) e Giday et al. (2013). O trabalho de Dusart et al. (2019) ao estudarem a dinâmica estomática alterada e dois genótipos de álamo Euramerican submetidos a sucessivas exposições ao ozônio e déficit hídrico, mostrou que o déficit hídrico diminuiu a velocidade de fechamento, mas aumentou a velocidade de abertura estomática, podendo estas modificações ter efeito na eficiência do uso da água.

Em nossos resultados, observou-se que em situações de exclusão de chuva ambos os clones apresentaram um aumento na densidade estomática em comparação a locais sem exclusão de chuva, entretanto, não podemos afirmar isso como uma melhora na eficiência da planta, pois, menores taxas de transpiração podem ocorrer nestas situações, como foi constatado nas análises realizadas por Martins et al., (2018) abrangendo genótipos contrastantes com outras espécies cultivadas em condições de estresse hídrico, revelaram que os genótipos

tolerantes exibem maiores potenciais hídricos e menores taxas de transpiração. Quando tolerantes à seca as plantas tendem a apresentar abscisão parcial das folhas, sistema radicular com desempenho elevado, níveis altos de hormônios relacionados ao estresse e acúmulo de proteínas relacionadas a tolerância aos estresses abióticos, ou seja, remetem a uma alocação de recursos afim de melhorar a sobrevivência da planta, apesar do custo energético (VALDÉS et al., 2013).

Almeida (2003), concluiu que a precipitação total e sua distribuição durante o ano exercem forte influência no crescimento de um plantio. Como demonstrado por Almeida et al. (2007), ao estudarem o crescimento e balanço hídrico de plantações híbridas de *Eucalyptus grandis* no Brasil durante rotação para produção de celulose, onde, o crescimento foi influenciado positivamente pela alta precipitação e fortemente afetado negativamente pela baixa precipitação. De acordo com Maire et al. (2019) e colaboradores ao estudarem a absorção e eficiência no uso da luz e produtividade de 16 genótipos de várias espécies de *Eucalyptus* no Brasil, sugeriram que para as condições estudadas o estresse hídrico começa a afetar o funcionamento e produtividade do plantio após o fechamento do dossel, neste caso após os 2 anos de idade.

A temperatura pode ser responsável por uma grande porcentagem de variações em relação a morfologia das folhas, como relatado por Shtein et al. (2011), influenciam diretamente no crescimento das plantas, e indiretamente através de variações na disponibilidade de nutrientes no solo e na eficiência do uso da água (MCNOWN e SULLIVAN, 2013; SULLIVAN, 2016). As baixas temperaturas são comuns na natureza e impõem uma grande restrição ambiental ao desenvolvimento e desempenho da planta, especialmente em climas frios (JANMOHAMMADI et al., 2015), como é o caso da região sul do Brasil. As plantas que mantem tecidos fotossintético ativos durante os períodos de inverno, passam por diversas tensões associadas as temperaturas frias, como por exemplo o congelamento da água apoplástica das folhas (SMALLWOOD e BOWLES, 2002). A exposição das plantas a condições de frio dificulta simultaneamente o crescimento das plantas, sendo, portanto, prejudicial a produtividade (TOMMASINI et al., 2008). Segundo Deng et al. (2012) o frio e a seca apresentam efeito parecidos no desenvolvimento estomático e no crescimento das folhas. A reação da planta ao estresse a baixas temperaturas, mesmo naquelas que apresentam resistência, é um processo dinâmico que procede de diferentes fatores, como duração e severidade do estresse, estágio de desenvolvimento, ou até mesmo se ocorreu ou não a formação de gelo no ambiente (JANMOHAMMADI et al., 2015).

Em condições de temperatura baixas, observou-se que o tamanho dos estômatos foi afetado em duas espécies do gênero *Brassica*. Estômatos menores foram observados em condições de frio em comparação com o observado nas condições controle. Neste caso, a característica estomática mais afetada pela temperatura foi a condutância estomática, sendo menor em temperaturas mais baixas. Enquanto que, em condições de calor a condutância estomática tende a aumentar e a porcentagem de matéria seca diminui, acredita-se que este resultado seja atribuído ao comprimento das atividades fotossintéticas (RODRÍGUEZ et al., 2015). Resultados semelhantes foram observados por Cochard et al. (2000) e Hao et al. (2019), este último estudo identificou ainda, que espécies tolerantes são menos afetadas com o aumento da temperatura, fato que pode ser atribuído à maior eficiência da dispersão térmica, através da regulação das características estomáticas. Encontramos resultados semelhantes em relação as variáveis morfométricas no sítio situado em condições climáticas mais frias.

Plantas com temperaturas ideais mais altas são possíveis adaptar-se a climas mais quentes e se favorecer mais dos efeitos do aquecimento (JIN et al., 2011), ao contrário de plantas com baixas temperaturas de crescimento, que podem sofrer efeitos negativos da alta temperatura (SILVA et al., 2015).

5 CONCLUSÃO

Foram avaliados um grande conjunto de dados das características estomáticas das folhas de clones de *Eucalyptus* ao longo de um extenso gradiente climático que nos permitiu testar nossa hipótese sobre os indicativos das características estomáticas em resposta ao clima nas regiões de estudo. A investigação atual apoia evidências de que os gradientes climáticos afetam significativamente os atributos morfoanatômicos de clones de eucaliptos no Brasil, principalmente naqueles com características climáticas contrastantes, como é o caso do sítio situado em Otacílio Costa e Bocaiúva. Entretanto, características genéticas específicas também foram observadas, como exemplo a alocação dos estômatos na face das folhas.

Os resultados encontrados demonstraram uma relação negativa entre a densidade e demais características morfométricas, ou seja, à medida que se tem um aumento no número de estômatos por mm² se observa o decréscimo das demais variáveis. Podemos afirmar que os clones estudados, apresentam características distintas, e a depender das variáveis ambientais que estão submetidos podem apresentar modificações em seus caracteres morfológicos, possivelmente a fim de garantir a sua adaptação e sobrevivência.

Os resultados obtidos reforçam a importância da avaliação na escolha de clones para cada região, principalmente em locais com características climáticas extremas, uma vez que, é de interesse de empresas florestais encontrar materiais com baixa sensibilidades as variações do ambiente. Entretanto, se faz necessário a combinação de estudos desses materiais genéticos para compreender melhor sua adaptabilidade e respostas às variações ambientais.

Sendo assim, retornando às hipóteses desse estudo, verifica-se que:

- A distribuição dos estômatos nas faces das folhas é uma característica genética específica do clone e não sofrerá efeito do clima: **Corroborada;**
- O comprimento e largura do estômato e do poro estomático aumentarão com o déficit hídrico: **Corroborada**, independente do clone: **Não Corroborada;**
- A densidade estomática reduzirá com o aumento do déficit hídrico: **Corroborada**, independente do clone: **Não Corroborada;**
- Variáveis morfométricas serão diferentes, em razão das características genéticas de cada clone e do gradiente climático que estão inseridos: **Corroborada.**

REFERÊNCIAS

- AASAMAA, K.; SOBER, A.; RAHI, M. Leaf anatomical characteristics associated with shoot hydraulic conductance and stomatal sensitivity to changes of leaf water status in temperate deciduous trees. **Aust. J. Plant Physiol**, v. 28, p. 765-774, 2001.
- ABRAF. Anuário estatístico da ABRAF 2012 ano base 2011. Brasília, 2012.
- ALVARES, C. A. Köppen's climate classification map for Brasil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p.711-728, 2014.
- ALMEIDA, A. C. Application of a process-based model for predicting and explaining growth in Eucalyptus plantations. Australian National University, 2003.
- ALMEIDA, A. C. et al. Growth and water balance of *Eucalyptus grandis* hybrid plantations in Brazil during a rotation for pulp production. **Forest Ecology and Management**, v. 251, p. 10-21, 2007.
- ALAMEDA, D.; VILLAR, R. Linking root traits to plant physiology and growth in *Fraxinus angustifolia* Vahl. seedlings under soil compaction conditions. **Environmental and Experimental Botany**, v. 79, p. 49-57, 2012.
- ANJUM, S. A. et al. Morphological, physiological and biochemical response of plants to drought stress. **African Journal of Agricultural Research**, v. 6, n. 9, p. 2026-2032, 2011.
- ANYIA, A.O.; HERZOG, H. Water-use efficiency, leaf area and leaf gas exchange of cowpeas under mid-season drought. **European Journal of Agronomy**, v. 20, p. 327-339, 2004.
- AKIN, M.; AKTUMSEK, A.; NOSTRO, A. Antibacterial activity and composition of the essential oils of *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. and *Myrtus communis* L. growing in Northern Cyprus. **African Journal of Biotechnology**, v. 9, n. 4, p. 531-535, 2010.
- ASHRAF, A. et al. Chemical composition and in vitro antioxidant and antitumor activities of *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. leaves. **Industrial Crops and Products**, v. 74, p. 241-248, 2015.
- ATTIA, A. et al. Modelling carbon and water balance of *Eucalyptus* plantations at regional scale: Effect of climate, soil and genotypes. **Forest Ecology and Management**, v. 449, 2019.
- AWAN, A. R. et al. Comparison for physico-mechanical properties of farm-grown *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. with conventional timbers. **Pak. J. Bot**, v. 44, p. 2067-2070, 2012.
- BATISTA, L. A. et al. Anatomia foliar e potencial hídrico na tolerância de cultivares de café ao estresse hídrico. **Revista Ciência Agronômica**, v. 41, n. 3, p. 475-481, 2010.
- BECHTOLD, U. Plant life in extreme environments: how do you improve drought tolerance? **Front. Plant. Sci.** v. 9, 2018.
- BEGOTTI, R. A. et al. Landscape context of plantation forests in the conservation of tropical mammals. **Journal for Nature Conservation**, v. 41, p. 97-105, 2018.

- BINKLEY, D. et al. The interactions of climate, spacing and genetics on clonal *Eucalyptus* plantations across Brazil and Uruguay. **Forest Ecology and Management**, v. 405, p. 271-283, 2017.
- BINKLEY, D.; CAMPOE, O. C.; ALVARES, C. A.; CARNEIRO, R. L.; STAPE, J. L. Variation in whole-rotation yield among *Eucalyptus* genotypes in response to water and heat stresses: The TECHS project. **Forest Ecology and Management**, v. 462, 2020.
- BOER, H. J. et al. Optimal allocation of leaf epidermal area for gas exchange. **New Phytologist**, v. 210, p. 1219-1228, 2016.
- BOURNE, A. E.; HAIGH, A. M.; ELLSWORTH, D. S. Stomatal sensitivity to vapor pressure deficit relates to climate of origin in *Eucalyptus* species. **Tree Physiology**, v.35, p.266-278, 2015.
- BOSABALIDIS, A. M.; KOFIDIS, G. Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars. **Plant Science**, v. 163, p. 375-379, 2002.
- BRIAT, J. F.; GOJON, A.; PLASSARD, C.; ROUCHEAD, H.; LEMARIE, G. Reappraisal of the central role of soil nutrient availability in nutrient management in light of recent advances in plant nutrition at crop and molecular levels. **European Journal of agronomy**, v. 116, 2020.
- BROCKERHOFF, E. G. et al. Plantation forest and biodiversity: oxymoron or opportunity?. **Biodivers Conserv**, v. 17, p. 925-951, 2008.
- BROCKERHOFF, E. G. et al. Role of eucalypt and other planted forest in biodiversity conservation and the provision of biodiversity-related ecosystem services. **Forest Ecology and Management**, v. 301, p. 43-50, 2013.
- BULL, G. Q. et al. Industrial forest plantation subsidies: impacts and implications. **Forest Policy and Economics**, v. 9, p. 13-31, 2006.
- BUSH, D. et al. Assessing genetic variation within *Eucalyptus camaldulensis* for survival and growth on two spatially variable saline sites in southern Australia. **Forest Ecology and Management**, v. 306, p. 68-78, 2013.
- BUSSOTTI, F.; POLLASTRINI, M. Evaluation of leaf features in forest trees: methods, techniques, obtainable information and limits. **Ecological indicators**, v. 52, p. 219-230, 2015.
- CASSON, S. A.; HETHERINGTON, A. M. Environmental regulation of stomatal development. **Plant Biology**, v. 13, p. 90-95, 2010.
- CAVENDER-BARES, J. et al. The merging of Community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v. 12, p. 693-715, 2009.
- CENTOFANTE, A. R. Light quality on the morphoanatomy and physiology of *Campomanesia pubescens* (DC.) O. Berg. seedling. **Scientia Horticulturae**, v. 259, 2020.
- CHENGYONG, L. Waterlogging pretreatment during vegetative growth improves tolerance to waterlogging after anthesis in wheat. **Plant Science**, v. 180, p. 672-678, 2011.
- CHOCHARD, H. et al. Temperature effects on hydraulic conductance and water relations of *Quercus robur* L. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, n. 348, p. 1255-1259, 2000.

COSSALTER, C.; PYE-SMITH, C. Fast-Wood forestry. CIFOR, 2003.

COSTA, M. G. S.; MAZZAFERA, P.; BALBUENA, T. S. Insights into temperature modulation of the *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus grandis* antioxidant and lignification subproteomes. **Phytochemistry**, v. 137, p. 15-23, 2017a.

COSTA, L.; FAUSTINO, L. I.; GRACIANO, C. The spatial distribution of phosphate in the root system modulates N metabolism and growth in *Eucalyptus grandis* young plants. **Trees**, v. 31, p. 247-257, 2017b.

COSTA, L. S. E.; DOS SANTOS, R. C.; VIDAURRE, G. B.; CASTRO, R. V. O.; ROCHA, S. M. G. et al. The effects of contrasting environments on the basic density and mean annual increment of wood from eucalyptus clone. **Forest ecology and management**, v. 458, 2020.

CUTLER, D.F., BOTHA, T., STEVENSON, D.W. **A folha**, In: **Anatomia vegetal: Uma abordagem aplicada**, 1ed., p.85-133, 2011.

CUTTER, E. G. Anatomia Vegetal. 1 ed. São Paulo: Roca, 2002. 336p.

DENG, B. et al. Antioxidant response to drought, cold and nutrient stress in two ploidy levels of tobacco plants: low resource requirement confers polytolerance in polyploids?. **Plant Growth Regul**, v. 66, p. 37-47, 2012.

DE LA RIVA, E. G.; OLMO, M.; POORTER, H.; UBERA, J. L.; VILLAR, R. Leaf mass per area (lma) and its relationship with leaf structure and anatomy in 34 Mediterranean woody species along a water availability gradient. **Plos onev**. 11, 2016.

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

DOUGHETY, D.; WRIGHT, J. Silviculture and economic evaluation of eucalypt plantations in the southern US. **BioResources**, v.7, n.2, p.1994-2001, 2012.

DOHENY-ADAMS, T. et al. Genetic manipulation of stomatal density influences stomatal size, plant growth and tolerances to restricted water supply across a growth carbon dioxide gradient. **Philosophical transactions of the royal society B**, v. 367, p. 547-555, 2012.

DÖLL-BOSCARDIN, P. M. et al. Estudo anatômico e prospecção fitoquímica de folhas de *Eucalyptus benthamii* Maiden et Cabbage. **Latin American Journal of Pharmacy**, v. 29, p. 94-101, 2010.

DONATO, A. M.; MORRETES, B. L. *Plinia edulis* – leaf architecture and scanning electron micrographs. **Brazilian Journal of Pharmacognosy**, v.23, p. 410-418, 2013.

DOW, G. J.; BERRY, J. A.; BERGMANN, D. C. The physiological importance of developmental mechanisms that enforce proper stomatal spacing in *Arabidopsis thaliana*. **New Phytologist**, v. 201, p. 1205-1217, 2014.

DRAKE, P. L.; FROEND, R. H. FRANKS, P, J. Smaller, faster stomata: scaling of stomatal size, rate of response, and stomatal conductance. **Journal of Experimental Botany**, v. 64, p. 495-505, 2013.

- DVORAK, W. S.; HODGE, G. R.; PAYN, K. G. The conservation and breeding of *Eucalyptus urophylla*: a case study to better protect important populations and improve productivity. **Southern Forests: a Journal of Forest Science**, v. 70, n. 2, p. 77-85, 2008.
- DUSART, N. et al. Altered stomatal dynamics of two Euramerican poplar genotypes submitted to successive ozone exposure and water deficit. **Environmental Pollution**, v. 252, p. 1687-1697, 2019.
- EDWARDS, D.; KERP, H.; HASS, H. Stomata in early land plants: an anatomical and ecophysiological approach. **Journal of Experimental Botany**, v. 49, p. 255-278, 1998.
- EKSTEEN, A. B. et al. Stomatal characteristics of *Eucalyptus grandis* clonal hybrids in response to water stress. **Southern Forests**, v.75, p.105-111, 2013.
- ELLI, E. F. et al. Assessing the growth gaps of *Eucalyptus* plantations in Brazil – Magnitudes, causes and possible mitigation strategies. **Forest Ecology and Management**, v. 451, 2019.
- FALCIONI, R. et al. Distinct growth light and gibberellin regimes alter leaf anatomy and reveal their influence on leaf optical properties. **Environmental and Experimental Botany**, v. 140, p. 86-96, 2017.
- FANK-DE-CARVALHO, S. M. et al. Plant structure in the Brazilian neotropical savannah species. **INTECH**, 2015.
- FAROOQ, M. et al. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. **Agron. Sustain. Dev.**, v. 29, p 185-212, 2009.
- FERRAZ, S. F. B.; LIMA, W. P.; RODRIGUES, C. B. Managing forest plantation landscapes for water conservation. **Forest Ecology and Management**, v. 301, p. 58-66, 2013.
- FERREIRA, C. S. et al. Anatomia da lâmina foliar de onze espécies lenhosas dominantes nas savanas de Roraima. **Acta Amazonica**, v. 45, p. 337-346, 2015.
- FERREIRA, M. Escolhas de espécies de eucalipto. **Circular técnica IPEF**, v. 47, p. 1-30, 1979.
- FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS. **Global Forest Resources Assessment 2010**. FAO, 2010. 378p.
- FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS. **Assessment of industrial roundwood production from planted forests**. Roma: FAO, 2014. 40p.
- FOELKEL, C. E. B. Eucalipto no Brasil, história de pioneirismo. **Visão Agrícola**, n. 4, 2005.
- FRANKS, P. J.; FARQUHAR, G. D. The mechanical diversity of stomata and its significance in gas-exchange control. **Plant Physiology**, v. 143, p. 78-87, 2007.
- FRANKS, P. J.; BEERLING, D. J. Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time. **PNAS**, v. 106, n. 25, p. 10343-10347, 2009.
- FRASER, L. H. et al. Adaptive phenotypic plasticity of *Pseudoroegneria spicata*: response of stomatal density, leaf area and biomass to changes in water supply and increased temperature. **Annals of Botany**, v. 103, p. 769-775, 2009.
- FLORES, T. B. *Eucalyptus* no Brasil. IPEF, 2016, 447p.

GHASEMIAN, A. et al. *Eucalyptus camaldulensis* properties for use in the eradication of infections. **Comparative Immunology, Microbiology and Infectious Diseases**, v. 65, p. 234-237, 2019.

GAO, J. G. et al. Biophysical limits to responses of water flux to vapor pressure deficit in seven tree species with contrasting land use regimes. **Agric, For. Meteorol.**, v. 200, p. 258-269, 2015.

GAO, J.; TIAN, K. Stem and leaf traits a co-determinants of canopy water flux. **Plant Diversity**, v. 41, p. 258-265, 2019.

GALVÃO, V. C.; FANKHAUSER, C. Sensing the light environment in plants: photoreceptors and early signaling steps. **Current Opinion in Neurobiology**, v. 34, p. 46-53, 2015.

GERARDIN, T. et al. Shade and drought growth conditions strongly impact dynamic responses of stomata to variations in irradiance in *Nicotiana tabacum*. **Environmental and Experimental Botany**, 2018.

GIDAY, H. et al. Smaller stomata require less severe leaf drying to close: A case study in *Rosa Hydrida*. **Journal of Plant Physiology**, v. 170, p. 1309-1316, 2013.

GILLISON, A. N. Plant functional indicators of vegetation response to climate change, past present and future: I. Trends, emerging hypotheses and plant functional modality. **Flora**, v.254, p.12-30, 2019.

GRATANI, L. COVONE, F.; LARCHER, W. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the mediterranean maqui. **Trees**, v. 20, p.549-558, 2006.

GROTKOPP, E.; ERSKINE-OGDEN, J.; REJMÁNEK, M. Assessing potential invasiveness of woody horticultural plant species using seedling growth rate traits. **Journal of Applied Ecology**, v. 47, 2010.

GONÇALVES, J. L. M. et al. Integrating genetic and silvicultural strategies to minimize abiotic and biotic constraints in Brazilian eucalypt plantations. **Forest Ecology and Management**, v. 301, p. 6-27, 2013.

GUNN, B. V.; MCDONALD M. W. *Eucalyptus urophylla* seed collections. **FAO For Genet Res Inf**, v. 19, p. 34-37, 1991.

HARTLEY, M. J. Rationale and methods for conserving biodiversity in plantation forest. **Forest Ecology and Management**, v. 155, p. 81-95, 2002.

HAO, L. et al. Responses of photosynthesis to high temperature stress associated with changes in leaf structure and biochemistry of blueberry (*Vaccinium corymbosum* L.). **Scientia Horticulturae**, v. 246, p. 251-264, 2019.

HAWORTH, M.; ELLIOTT-KINGSTON, C.; MCELWAIN, J. C. Co-ordination of physiological and morphological responses of stomata to elevated [CO₂] in vascular plants. **Oecologia**, p. 171-182, 2013.

HAWORTH, M.; MARINO, G.; CENTRITTO, M. The impact of atmospheric composition on the evolutionary development of stomatal control and biochemistry of photosynthesis over the past 450 Ma. **Evolutionary Developmental Biology**, 2017.

HÉROULT, A. et al. Optimal stomatal conductance in relation to photosynthesis in climatically contrasting *Eucalyptus* species under drought. **Plan, Cell and Environment**, v.36, p.262-274, 2013.

HEJCMAN M.; CESKOVÁ, M.; SCHELLBERG, J.; PATZOLD, S. The rengen grassland experiment: effect of soil chemical properties on biomass production, plant species composition and species richness. **Folia Geobotanica**, v. 45, p. 125-142, 2010.

HIMAMAN, W. et al. Actinomycetes from *Eucalyptus* and their biological activities for controlling *Eucalyptus* leaf and shoot blight. **Microbiological Research**, v. 188, p. 42-52, 2016.

HOLT, T. V. et al. A stand of trees does not a forest make: Tree plantations and forest transitions. **Land Use Policy**, v.56, p. 147-157, 2016.

HODGE, G. R.; DVORAK, W. S. Provenance variation and within-provenance genetic parameters in *Eucalyptus urophylla* across 125 test sites in Brazil, Colombia, Mexico, south Africa and Venezuela. **Tree Genetics & Genomes**, v. 11, 2015.

HUANG, X. et al. Characterization of stoma on floral organs and scapes of cut ‘Real’ gérberas and their involvement in postharvest water loss. **Postharvest Biology and Tecnology**, v.142, p.39-45, 2018.

HUSSAIN, H. A. et al. Chilling and drought stresses in crop plants: implications, cross talk, and potential management opportunities. **Front. Plant Sci.**, v. 9, 2018.

IBÁ – Industria Brasileira de Árvores. Relatório 2018. 2019. Disponível em: <http://iba.org/images/shared/Biblioteca/IBA_RelatorioAnual2018.pdf>. Acesso em: 03 jun 2019.

IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2018. Disponível em: https://biblioteca.ibge.gov.br/visualizacao/periodicos/74/pevs_2018_v33_informativo.pdf>. Acesso em: 03 jun 2019.

INALBON, M. C. et al. Applying ligninolytic fungi on *Eucalyptus grandis* wood for pulping pretreatment or fractionation. **Procedia Materials Science**, v. 8, p. 1099-1107, 2015.

JANMOHAMMADI, M.; ZOLLA, L.; RINALDUCCI, S. Low temperature tolerance in plants: Changes at the protein level. **Phytochemistry**, v. 117, p. 76-89, 2015.

JIN, B. et al. The effect of experimental warming on leaf functional traits, leaf structure and leaf biochemistry in *Arabidopsis Thaliana*. **Plant Biology**, v. 11, 2011.

JORDAN, G. J.; CARPENTER, R. J.; BRODRIBB, T. J. Using fossil leaves as evidence for open vegetation. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 395, p. 168-175, 2014.

JOKER, D. *Eucalyptus urophylla*. **Forest ad Landscape**, n. 17, 2004.

JOUBERT, J-E. et al. Inherent process variations between fast pyrolysis technologies: A case study on *Eucalyptus grandis*. **Fuel Processing Technology**, v. 131, p 389-395, 2015.

JUNLIN, L. et al. Functional identification of *Ammopiptanthus mongolicus* anion channel AmSLAC1 involved in drought induced stomata closure. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 143, p. 340-350, 2019.

KARDIMAN, R.; RAEBILD, A. Relationship between stomatal density, size and speed of opening in Sumatran rainforest species. **Trees Physiology**, v. 38, p. 696-705, 2017.

KIRKHAM, M. B. Stomatal anatomy and stomatal resistance. In: KIRKHAM, M.B. **Principles of soil and plant water relations**. Boston: Annals of Botany, 2005, 500p.

KERBAUY, G. B. Fisiologia Vegetal. 2 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2008. 431p.

KNEZEVIC, P. et al. Antimicrobial activity of *Eucalyptus camaldulensis* essential oils and their interactions with conventional antimicrobial agents against multi-drug resistant. *Acinetobacter baumannii*, v. 178, p. 125-136, 2016.

LAMOUREUX, S. C.; VENEKLAAS, E. J.; POOT, P. Informing arid region mine-site restoration through comparative ecophysiology of *Acacia* species under drought. **Journal of arid environments**, v. 133, p. 73-84, 2016.

LAMOUREUX, S. C.; POOT, P.; VENEKLAAS, E. J. Shallow soils negatively affect water relations and photosynthesis in two semi-arid *Eucalyptus* species. **Environmental and Experimental Botany**, v. 155, p. 239-250, 2018.

LAKE, J. A.; WOODWARD, F. I. Response of stomatal numbers to CO₂ and humidity: control by transpiration rate and abscisic acid. **New Phytologist**, v. 179, p. 397-404, 2008.

LAWSON, T. et al. Mesophyll photosynthesis and guard cell metabolism impacts on stomatal behaviour. **New Phytologist**, v.203, p. 1064-1081, 2014.

LÊ, S.; JOSSE, J.; HUSSON, F. FactorMinerR: An R package for multivariate analysis. **Journal of statistical software**, v. 25, p. 1-18, 2008.

LEROY, C. et al. Morphogenetic trends in the morphological, optical and biochemical features of phyllodes in *Acacia mangium* Willd (Mimosaceae). **Trees**, v. 23, p.37-49, 2009.

LIAO, Y. et al. Feasibility of manufacturing cross-laminated timber using fast-grown small diameter eucalyptus lumbers. **Construction and Building Materials**, v. 132, p. 508-515, 2017.

LIU, Y. et al. Responses of three different ecotypes of reed (*Phragmites communis* Trin.) to their natural habitats: leaf surface micro-morphology, anatomy, chloroplast ultrastructure and physio-chemical characteristics. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 51, p. 159-167, 2012.

LUÍS, A. et al. Stumps of *Eucalyptus globulus* as a source of antioxidant and antimicrobial polyphenols. **Molecules**, v. 19, p. 16428- 16446, 2014.

LUÍS, A. et al. Chemical composition, antioxidant, antibacterial and anti-quorum sensing activities of *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus radiata* essential oils. **Industrial Crops and Products**, v. 79, p. 274-282, 2016.

MAID, M.; BHUMIBHAMON, S. Timor mountain gum improvement program in eastern Thailand. **Journal of Sustainable Development**, v. 2, n. 1, 2009.

- MAIRE, G. L. et al. Light absorption, light use efficiency and productivity of 16 contrasted genotypes of several *Eucalyptus* species along a 6-year rotation in Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 449, 2019.
- MALINOWSKI, L. R. L.; NAKASHIMA, T.; ALQUINI, Y. Caracterização morfoanatômica das folhas jovens de *Eucalyptus globulus* Labill ssp. *Bicostata* (Maiden et al.) J. B. Kirkpat. (Myrtaceae). **Latin American Journal of Pharmacy**, v. 28, p. 756-761, 2009.
- MARTINS, G. A.; SOARES, A. M. Stomatal density distribution patterns in leaves of the Jatobá (*Hymenaea courbaril* L.). **Trees**, v.26, p.571-579, 2012.
- MARTINS, G. S. et al. Gene expression in two contrasting hybrid clones of *Eucalyptus camaldulensis* x *Eucalyptus urophylla* grown under water deficit conditions. **Journal of Plant Physiology**, v. 229, p.122-131, 2018.
- MATTHEWS, J. S. A.; VIALET-CHABRAND, S.; LAWSON, T. Acclimation to fluctuating light impacts the rapidity of response and diurnal rhythm of stomatal conductance. **Plant Physiology**, v.176, p. 1939-1951, 2018.
- MCAINSH, M. R.; TAYLOR, J. E. Stomata. **Plant Sciences**, 2 ed. v. 1, p.1459-1466, 2017.
- MCDONALD, M. W.; BROOKER, M. I. H.; BUTCHER, P. A. A taxonomic revision of *Eucalyptus camaldulensis* (Myrtaceae). **Australian Systematic Botany**, v. 22, p. 257-285, 2009.
- MCNOWN, R.; SULLIVAN, P. F. Low photosynthesis of treeline white spruce is associated with limited soil nitrogen availability in the western Brooks Range, Alaska. **Functional Ecology**, v. 27, p. 672-683, 2013.
- MIGACZ, I. P. et al. Comparative leaf morpho-anatomy of six species of *Eucalyptus* cultivated in Brazil. **Brazilian Journal of Pharmacognosy**, v. 28, p. 273-281, 2018.
- MIRANDA, A. C. et al. Heritability for resistance to *Puccinia psidii* Winter rust in *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden in Southwestern Brazil. **Tree Genetics & Genomes**, v. 9, p. 321-329, 2013.
- MIRANDA, A. C. et al. Ganhos genéticos na seleção pelo método do índice multi-efeitos em progênies polinização livre de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden. **Scientia Forestalis**, v. 43, n. 105, p. 203-209, 2015.
- MIRANDA, A. C. et al. Investigating the origin and genetic diversity of improved *Eucalyptus grandis* populations in Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 448, p. 10-138, 2019.
- MIZUTANI, M.; KANAOKA, M. M. Environmental sensing and morphological plasticity in plants. **Seminars in Cell & Developmental Biology**, 2017.
- MORI, I.; MURATA, Y. ABA signaling in stomatal guard cells: lessons from *Commelina* and *Vicia*. **J Plant Res**, v. 124, p. 477-487, 2011.
- MOTA, I. et al. Extraction of polyphenolic compounds from *Eucalyptus globulus* bark: process optimization and screening for biological activity. **Ind. Eng. Chem. Res.**, v. 51, p. 6991-7000, 2012.

- MOTT, K. A.; GIBSON, A. C.; O'LEARY, J. W. The adaptive significance of amphistomatic leaves. **Plant, Cell and Environment**, v. 5, p. 455-460, 1982.
- MOTT, K. A.; MICHAELSON, O. Amphistomy as an adaptation to high light intensity in *ambrosia cordifolia* (Compositae). **American Journal of Botany**, v. 78, p. 76-79, 1991.
- MUSA, D. A.; NWODO, F. O. C.; OJOGBANE, E. Phytochemical, antibacterial and toxicity studies of the aqueous extract of *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. **Pelagia Research Library**, v. 1, n. 3, p. 1-10, 2011.
- NADEAU, J. A.; SACK, F. D. Control of stomatal distribution on the *Arabidopsis* leaf surface. **Science**, v.296, 2002.
- NEJAD, A. R.; MEETEREN, U. V. Stomatal response characteristics of *Tradescantia virginiana* grown at high relative air humidity. **Physiologia Plantarum**, v. 125, p. 324-332, 2005.
- NEVO, E. et al. Drought and light anatomical adaptative leaf strategies in three woody species caused by microclimatic selection at "evolution canyon", Israel. **Journal of plant sciences**, v. 48, n. 1, p. 33-46, 2000.
- NIINEMETS, U. Photosynthesis and resource distribution through plant canopies. **Plant, Cell and Environment**, v. 30, p. 1052-1071, 2007.
- NOUVELLON, Y. et al. Within-stand and seasonal variations of specific leaf area in a clonal *Eucalyptus* plantation in the Republic of Congo. **Forest Ecology and Management**, v. 259, p. 1796-1807, 2010.
- OTTO, M. S. G. et al. Fotossíntese, condutância estomática e produtividade de clones de *Eucalyptus* sob diferentes condições edafoclimáticas. **Revista árvore**, v. 36, n. 3, p.431-439, 2013.
- PACHE O-SILVA, N. V.; DONATO, A. M. Morpho-anatomy of the leaf of *Myrciaria glomerata*. **Brazilian Journal of Pharmacognosy**, v. 26, p. 275-280, 2016.
- PAGÈS, J. Analyse Factorielle de donnèss mixtes. **Revue statistique appliquee**, v. 4, p. 93-111, 2004.
- PARK, J. Y. et al. Enhancement of enzymatic digestibility of *Eucalyptus grandis* pretreated by NaOH catalyzed steam explosion. **Bioresource Technology**, v. 123, p. 707-712, 2012.
- PAYN, T. et al. Changes in planted forests and future global implications. **Forest Ecology and Management**, v. 352, p. 57-67, 2015.
- PEREIRA, J. C. D. et al. Características da madeira de algumas espécies de eucalipto plantadas no Brasil. Embrapa Florestas, 2000. 113p.
- PERLANGE, J-Y.; WAGGONER, P. E. Stomatal dimensions and resistance to diffusion. **Plant Physiol**, v. 46, p. 337-342, 1970.
- PIMENTA, J. A. Relações Hídricas. In: KERBAUY, G. B. **Fisiologia Vegetal**. 2 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2008. 431p.
- POORTER, H. et al. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New Phytologist**, v. 182, p. 565-588, 2009.

- POORTER, L. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. **Functional ecology**, v.13, p. 396-410, 1999.
- POULOS, H. M.; GOODALE, U. M.; BERLYN, G. P. Drought response of two Mexican oak species, *Quercus laceyi* and *Q. sideroxylla* (Fagaceae), in relation to elevational position. **American Journal of Botany**, v. 94, n. 5, p. 809-818, 2007.
- PRABA, M. L. et al. Identification of physiological traits underlying cultivar differences in drought tolerance in rice and wheat. **J. Agronomy & Crop Science**, v. 195, p. 30-45, 2009.
- PURCELL, C. et al. Increasing stomatal conductance in response to rising atmospheric CO₂. **Annals of Botany**, v. 121, p.1137-1149, 2018.
- PUPIN, S. et al. Effects of pollen contamination and non-random mating on inbreeding and outbreeding depression in a seedling seed orchard of *Eucalyptus urophylla*. **Forest Ecology and Management**, v. 437, p. 272-281, 2019.
- PUPPO, C. H. Estudo comparativo das madeiras de *Cecropia palmata* (imbaúba) e *Eucalyptus grandis* para produção de celulose e papel. 2015. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) – Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”. Programa de Pós-Graduação em Ciência Florestal, Botucatu, 2015.
- QUEIROZ, R.D.S., BARRICHELO, G. **O eucalipto: um século no Brasil**, Duratex S.A., São Paulo, 230p. 2008.
- RAVEN, J. A. Speedy small stomata. **Journal of Experimental Botany**, v. 65, n. 6, p.1415-1424, 2014.
- REICH, P. B. The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, p. 275-301, 2014.
- RESQUIN, F. et al. Influence of contrasting stocking densities on the dynamics of above-ground biomass and wood density of *Eucalyptus benthamii*, *Eucalyptus dunnii*, and *Eucalyptus grandis* for bioenergy in Uruguay. **Forest Ecology and Management**, v. 438, p. 63-74, 2019.
- RETAMALES, H. A.; SCHARASCHKIN, T. Comparative leaf anatomy and micromorphology of the Chilean Myrtaceae: taxonomic and ecological implications. **Flora**, v. 217, p. 138-154, 2015.
- RICHARDSON, A. D. et al. Within-crown foliar plasticity of western hemlock, *Tsuga heterophylla* in relation to stand age. **Annals of Botany**, v. 88, p. 1007-1015, 2001.
- RICKLEFS, R. E. **A economia da Natureza**. Rio de Janeiro, RJ: Guanabara Koogan, 2012, 470p.
- RODRÍGUEZ, V. M. et al. Effect of temperature stress on the early vegetative development of *Brassica oleracea* L. **Plant Biology**, v. 15, 2015.
- ROMERO-ROMERO, J. L. et al. Stomata regulation by tissue-specific expression of the *Citrus sinensis* MYB61 transcription factor improves water-use efficiency in Arabidopsis. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.130, p. 54-50, 2018.

ROSA, T. S. et al. Utilização de cinco espécies de *Eucalyptus* para a produção de painéis OSB. **Floresta e Ambiente**, v. 24, 2017.

ROTH-NEBELSICK, A.; KONRAD, W. Fossil leaf traits as archives for the past – and lessons for the future. **Flora**, v. 254, p. 59-70, 2019.

SABO, V. A.; KNEZEVIC, P. Antimicrobial activity of *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. plant extracts and essential oils: A review. **Industrial Crops & Products**, v. 132, p.413-429, 2019.

SAADAOUI, E. et al. An overview of adaptative responses to drought stress in *Eucalyptus* spp.. **Metsanduslikud Uurimused**, v. 67, p. 86-96, 2018.

SANTAROSA, E.; PENTEADO JÚNIOR, J. F.; GOULART, I. C. G. R. Transferência de tecnologia florestal: cultivo de eucalipto em propriedades rurais: diversificação da produção e renda. Embrapa, v. 1, p. 138, 2014.

SANTOS, L. D. T. et al. Foliar anatomy and histochemistry in seven species of *Eucalyptus*. **R. Árvore**, v. 32, n. 4, p. 769-779, 2008.

SANTOS, J. A. et al. Avaliação do crescimento de clones de eucalipto no norte de Minas Gerais. **Enciclopédia Biosfera**, v. 14, n. 26, p. 75, 2017.

SAULLE, C. C. et al. Anatomy and volatile oil chemistry of *Eucalyptus saligna* cultivated in south Brazil. **Brazilian Journal of Pharmacognosy**, v. 28, p. 125-134, 2018.

SEKIYA, N.; YANO, K. Stomatal density of cowpea correlates with carbon isotope discrimination in different phosphorus, water and CO₂ environments. **New Phytologist**, v. 179, p. 799-807, 2008.

SFAIR, J. C. Usando o ImageJ para calcular a área foliar. Universidade Federal de Pernambuco, 2016. Disponível em: <
https://www.researchgate.net/publication/235737768_Usando_o_ImageJ_para_calcular_a_area_foliar>. Acesso em: 10 jun 2018.

SHTEIN, I. et al. Interconnection of seasonal temperature, vascular traits, leaf anatomy and hydraulic performance in cut *Dodonaea* “Dana” branches. **Postharvest Biology and Technology**, v. 61, p. 184-192, 2011.

SILVERE, R. M. et al. Temporal dynamics of stomatal behavior: modeling and implications for photosynthesis and water use. **Plant Physiology**, v.174, p.603-613, 2017.

SILVA, L. M.; ALQUINI, Y.; CAVALLET, V. J. Inter-relações entre a anatomia vegetal e a produção vegetal. **Acta bot. Bras**, v. 19, n. 1, p. 183-194, 2005.

SILVA, P. H. M. et al. Selectin for rust (*Puccinia psidii*) resistance in *Eucalyptus grandis* in São Paulo state, Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 303, p. 91-97, 2013.

SILVA, F. V. F. et al. Photosynthetic pigments and gas exchange in castor bean under conditions of above the optima temperature and high CO₂. **Acta Scientiarum. Agronomy**, v. 37, n. 3, p. 331-337, 2015.

SIMIONI, P. F.; EISENLOHR, P. V.; PESSOA, M. J. G. Elucidating adaptive strategies from leaf anatomy: Do Amazonian savannas present xeromorphic characteristics. **Flora**, v. 226, p. 38-46, 2017.

SMALLWOOD, M.; BOWLES, D. J. Plants in a cold climate. **Phill. Trans. R. Soc. Lond**, v. 357, 2002.

SISTEMA NACIONAL DE INFORMAÇÕES FLORESTAIS – SNIF. As florestas plantadas 2013. Disponível em: < <http://snif.florestal.gov.br/pt-br/>>. Acesso em: 12 Dez 2019.

SOUSA, G. C.; SILVA, J. V.; COSTA, C. C. Efeito dos tratamentos silviculturais na produtividade e na qualidade da madeira em plantações de *Eucalyptus* spp. **Revista Agrogeoambiental**, 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**, v. 193, p. 17-31, 2004.

STAPE, J.L. et al. The Brazil *Eucalyptus* Potential Productivity Project: Influence of water, nutrients and stand uniformity on wood production, **Forest Ecology and Management**, v.259, p.1684-1694, 2010.

STAPE, J. L. et al. Fatores hídrico e as decisões de silvicultura, de melhoramento e de proteção na eucaliptocultura: o programa TECHS. In: ENCONTRO BRASILEIRO DE SILVICULTURA, 2014, Campinas. **Anais** Curitiba: Embrapa Florestas, p. 81-98, 2014.

SULLIVAN, P. F. Evidence of soil nutrient availability as the proximate constraint on growth of treeline trees in northwest Alaska: reply. **Ecology**, v. 93, p. 803-808, 2016.

SUMATHI, M. et al. Quantitative trait loci mapping for stomatal traits in interspecific hybrids of *Eucalyptus*. **Journal of Genetics**, v. 97, p.323-329, 2018.

TAIZ, L.; ZAIGER, E. Fisiologia vegetal. 3.ed. 2009. 918p.

TEMME, A. A.; LIU, J. C.; CORNWELL, W. K.; CORNELISSEN, J. H.C.; AERTS, R. Winners always win: growth of a wide range of plant species from low to future high CO₂. **Ecology and Evolution**, v. 5, p.4949-4961, 2015.

TEWARI, V. P.; VERMA, A.; KUMAR, V. S. K. Growth and yield functions for irrigated plantations of *Eucalyptus camalulensis* in the hot desert of India. **Bioresource Technology**, v85, p. 137-146, 2002.

THOLEN, D.; BOOM, C.; ZHU, X. G. Opinion: Prospects for improving photosynthesis by altering leaf anatomy. **Plant Science**, v. 197, p. 92-101, 2012.

TNG, D. Y. P. et al. Giant eucalypts – globally unique fire-adapted rain-forest trees. **New Phytologist**, v. 196, p. 1001-1014, 2012.

TOMMASINI, L. et al. Dehydrin gene expression. Provides an indicator of low temperature and drought stress: transcriptome-based analysis of barley (*Hordeum vulgare* L.). **Funct Integr Genomics**, v. 8, p. 387-405, 2008.

VALDÉS, A. E. et al. Drought tolerance acquisition in *Eucalyptus globulus* (Labill.): A research on plant morphology, physiology and proteomics. **Journal of Proteomics**, p. 263-276, 2013.

VICO, G. et al. Effects of stomatal delays on the economics of leaf gas exchange under intermittent light regimes. **New Phytologist**, v. 192, p. 640-652, 2011.

XU, Z.; ZHOU, G. Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. **Journal of Experimental Botany**, v. 59, n. 12, p. 3317-3325, 2008.

ZAHARAH, S. S.; RAZI, I. M. Growth, stomata aperture, biochemical changes and branch anatomy in mango (*Mangifera indica*) cv. Chokanan in response to root restriction and water stress. **Scientia Horticulturae**, v. 123, p. 58-67, 2009.

ZHANG, Y.; SONG, C. Impacts of afforestation deforestation, and reforestation on forest cover in China from 1949 to 2003. **Journal of Forestry**, 2006.

ZHENG, L.; LABEKE, M-C, V. Effects of different irradiation levels of light quality on chrysanthemum. **Scientia Horticulturae**, v. 233, p. 124-131, 2018.

ZHU, L. W. Stomatal and hydraulic conductance and water use in a eucalypt plantation in Guangxi, southern China. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 202, p. 61-68, 2015.

ZOKAEE-KHOSROSHAHI, M., ESNA-ASHARI, M., ERSHADI, A., IMANI, A. Morphological changes in response to drought stress in cultivated and wild almond species. **International Journal of Horticultural Science and Technology**, v. 1, p. 79, 92, 2014.

WARMAN, R. D. Global wood production from natural forests has peaked. **Biodivers Conserv**, v. 23, p. 1063-1078, 2014.

WASSEN, M. J.; VENTERINK, H. O.; LAPSHINA, E. D.; TANNEBERGER, F. Endangered plants persist under phosphorus limitation. **Nature**, v. 437, p. 547-550, 2005.

WESTOBY, M.; WRIGHT, L. J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. **Trend in Ecology and Evolution**, v. 21, n. 5, 2006.

WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, 2004.

YANG, Y. J. et al. Photosynthetic characteristics explain the high growth rate for *Eucalyptus camaldulensis*: Implications for breeding strategy. **Industrial Crops & Products**, v. 124, p.186-191, 2018.