

**SISTEMA DE INFORMAÇÕES
PARA PLANEJAMENTO FLORESTAL
NO CERRADO BRASILEIRO**

DOI: 10.11606/9788586481703

VOLUME I
2019

ORGANIZADORES:

LUCIANA DUQUE SILVA

ANTONIO RIOYEI HIGA

DANIEL DE CASTRO VICTORIA

COORDENAÇÃO:

USP



Embrapa

Informática Agropecuária

APOIO:

MINISTÉRIO DA
AGRICULTURA, PECUÁRIA
E ABASTECIMENTO



Universidade de São Paulo

Reitor Vahan Agopyan
Vice-reitor Antonio Carlos Hernandes

Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”

Diretor Durval Dourado Neto
Vice-diretor João Roberto Spotti Lopes

Revisão e Edição Luciana Duque Silva
Capa José Adilson Milanêz
Diagramação Maria Clarete Sarkis Hyppolito
Impressão e Acabamento Serviço de Produções Gráficas - ESALQ
Tiragem 1.000 exemplares

Livro disponível nas versões impressa e eletrônica:

<https://www.esalq.usp.br/biblioteca/portais-de-pesquisa/livros-abertos-da-esalq>

<http://www.livrosabertos.sibi.usp.br/portaldelivrosUSP>

<http://www.agricultura.gov.br/assuntos/sustentabilidade/plano-abc/publicacoes-de-plano-abc>

Dados de Catalogação na Publicação DIVISÃO DE BIBLIOTECA – DIBD/ESALQ/USP

Sistema de informações para planejamento florestal no cerrado brasileiro : v.1
[recurso eletrônico] / organização de Luciana Duque Silva, Antonio Riroyei
Higa e Daniel de Castro Victoria. - - Piracicaba: ESALQ/USP, 2019.
168 p. : il.

Projeto SiFlor Cerrado
ISBN: 978-85-86481-70-3
DOI: 10.11606/9788586481703

1. Cerrado - Brasil 2. Planejamento florestal 3. Povoamento florestal 4. Sistema de
informação I. Silva, L.D., org II. Higa, A.R. org III Victoria, D. de C., org IV. Título

CDD 634.92

Elaborada por Maria Angela de Toledo Leme - CRB-8/3359

“Esta obra é de acesso aberto. É permitida a reprodução parcial ou total desta obra, desde que citada a fonte e a autoria e respeitando a Licença Creative Commons indicada.”



Capítulo 3

Aspectos fisiológicos de *Eucalyptus* spp. frente às adversidades hídricas do Cerrado

Alice Pita-Barbosa¹

Gleison Augusto dos Santos²

Os plantios florestais de *Eucalyptus* spp. tem se expandido para o Cerrado brasileiro, bioma caracterizado por longos períodos de baixa precipitação pluviométrica (principal fator limitante da produção florestal no Brasil), solos ácidos e pouco férteis. Neste capítulo serão abordadas as possíveis estratégias morfofisiológicas de tolerância à seca em *Eucalyptus* frente às adversidades hídricas do Cerrado, com foco em caracteres potencialmente alvo para o melhoramento genético.

Apesar dos longos períodos sem chuva, o Cerrado apresenta grandes reservatórios de águas profundas, sugerindo que genótipos mais eficientes em produzir raízes longas e com alta proporção de raízes finas sejam mais adequados para cultivo nesse bioma. A elevada densidade da madeira (característica conspícua entre as espécies nativas deste bioma) também parece ser uma característica preponderante para tolerância às condições edáficas do Cerrado.

Os genótipos selecionados para cultivo no Cerrado devem apresentar alta plasticidade em resposta às mudanças sazonais na disponibilidade hídrica, por meio de controle estomático eficiente, juntamente com ajustes osmótico, elástico e hidráulico, a fim de evitar a murcha foliar e quedas drásticas da fotossíntese. Um importante efeito da alta acidez do solo do Cerrado é o aumento dos teores de alumínio disponível, metal altamente fitotóxico, inibidor do alongamento radicular, o que pode dificultar ainda mais o acesso à água pelas

plantas. Assim, espera-se também que genótipos mais tolerantes ao alumínio sejam mais adequados para cultivo no Cerrado.

Tendo em vista os altos índices de perda de produtividade florestal em decorrência da seca em diversas regiões do Brasil, o projeto Tolerância à Seca busca identificar bioindicadores de tolerância, bem como desenvolver novos genótipos mais tolerantes à deficiência hídrica. O projeto é desenvolvido na Universidade Federal de Viçosa/UFV como fruto da parceria entre a Sociedade de Investigações Florestais/SIF e várias empresas do setor florestal de todo o Brasil. Assim, espera-se reduzir a taxa de mortalidade em florestas de eucalipto cultivadas neste bioma e nas demais regiões cuja produtividade das florestas é prejudicada pela seca.

3.1. Introdução

Os plantios florestais de *Eucalyptus* spp. tem se expandido para o Cerrado brasileiro, região com solos de baixa fertilidade e longos períodos de baixa precipitação pluviométrica (OLIVEIRA NETO et al. 2010). O clima deste bioma é sazonal, com invernos secos e verões chuvosos. Os solos são, geralmente, muito intemperizados, profundos e bem drenados, mas com baixa disponibilidade de nutrientes devido o pH ácido. Conseqüentemente, os teores de ferro e alumínio são elevados, aumentando sua permeabilidade e capacidade para a fixação do fósforo, além de proporcionar

[1] Universidade Federal do Rio Grande do Sul - UFRGS.

[2] Universidade Federal de Viçosa - UFV.

baixa saturação de bases e baixos teores de matéria orgânica (HARIDASAN, 2001; GAZOLA et al. 2015).

A água é um recurso determinante da produtividade das florestas de eucalipto. Sua escassez resulta em perdas de produtividade ainda maiores que aquelas causadas por deficiência nutricional (STAPE et al. 2010). Algumas espécies de eucalipto apresentam mecanismos de tolerância à seca que possibilitam melhor desempenho e, ou maior taxa de sobrevivência sob restrição hídrica (MERCHANT et al. 2007; WARREN et al. 2012; MCKIERNAN et al. 2017). Pelo fato do estresse promovido pela seca ser um processo multifatorial (resultante da interação entre vários aspectos intrínsecos da planta e do ambiente em que se encontra), as estratégias de tolerância configuram-se como um conjunto integrado de respostas aclimatativas em níveis morfológico, anatômico, fisiológico, bioquímico e molecular, as quais podem variar entre diferentes genótipos.

Neste capítulo serão abordadas as possíveis estratégias morfofisiológicas de tolerância à seca em *Eucalyptus*, frente às adversidades hídricas do Cerrado, com foco em caracteres potencialmente alvo para o melhoramento genético. Também será discutido como a elevada acidez do solo - que tem como consequência teores elevados de alumínio disponível - pode potencialmente afetar a capacidade das plantas de tolerar a escassez hídrica no bioma em questão.

3.2. Aspectos fisiológicos da tolerância à seca

As principais consequências da deficiência hídrica em plantas arbóreas são o esgotamento de reservas de carbono e a falha na condutividade hidráulica (Figura 1). O esgotamento de reservas ocorre quando o período de seca é longo o bastante para reduzir drasticamente as taxas fotossintéticas, devido à redução da condutância estomática, levando à depleção das reservas de carbono na planta.

Já a falha na condutividade hidráulica relaciona-se mais com a intensidade da seca, a qual deve ser severa o suficiente para aumentar a tensão nos vasos do xilema - gerada pela transpiração excessiva ou redução no conteúdo de água da planta - a ponto de promover embolismo (expansão de bolhas de ar nos vasos) e cavitação (rompimento da coluna d'água) (MCCULLOH e SPERRY 2005; MCDOWELL et al. 2008).

Quando as plantas são submetidas à seca intensa por períodos prolongados, é comum a ocorrência dos dois processos mencionados acima. Ressalta-se que as espécies arbóreas são mais propensas a apresentar falha hidráulica que as plantas de menor porte, devido à ação da gravidade e à maior distância percorrida pela água para atingir os tecidos localizados na parte superior da planta, onde há também maior resistência ao fluxo hídrico devido às elevadas tensões (MCDOWELL et al. 2008; MITCHELL et al. 2013).

A capacidade de uma planta manter o turgor celular é imprescindível para a tolerância à seca, sendo condição essencial para evitar a murcha exagerada das folhas e ápices caulinares, o que pode resultar na morte do meristema apical do caule e perda da dominância apical. O potencial hídrico é o fator que rege o movimento da água na forma líquida entre compartimentos separados por membranas (como a célula vegetal), o qual ocorre no sentido de maior para menor potencial hídrico (solo > raiz > caule > folha > atmosfera) e é resultante de quatro componentes: potencial osmótico, potencial de pressão, potencial mátrico e potencial gravitacional. Nas células vegetais, o potencial hídrico é afetado, principalmente, pelos dois primeiros componentes. Assim, a maior tolerância de alguns materiais genéticos a ambientes secos deve-se, em grande parte, à capacidade de realizar ajustes osmótico, elástico e hidráulico (CHAVES et al. 2003; MERCHANT et al. 2007; ZHANG et al. 2016):

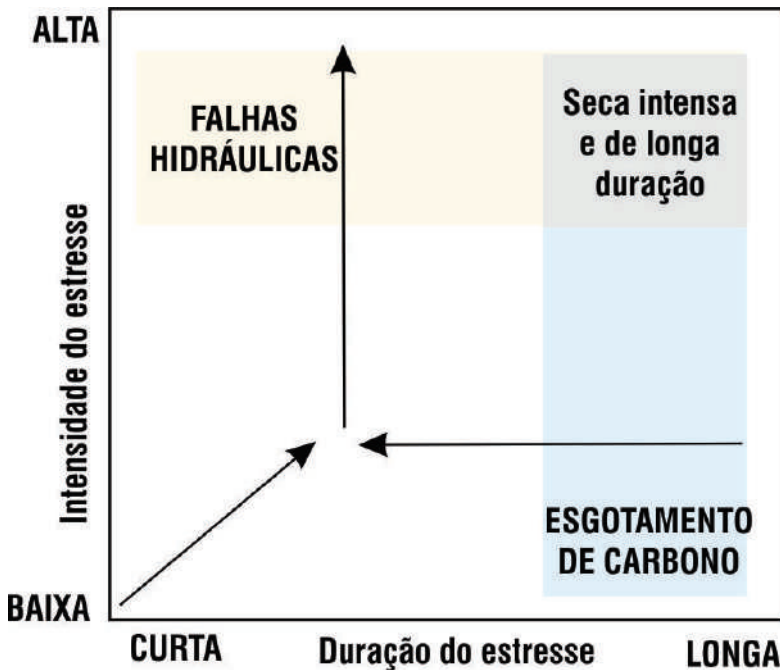


Figura 1 | Relação entre a duração e a intensidade da seca em plantas arbóreas. O esgotamento de carbono ocorre quando a duração da seca é suficientemente longa a ponto de reduzir a atividade fotossintética, culminando na depleção das reservas de carbono da planta. As falhas hidráulicas ocorrem quando a intensidade da seca é suficiente para gerar elevada tensão nos vasos do xilema, resultando em embolismo e cavitação. Quando a seca é intensa e de longa duração os dois problemas ocorrem em conjunto (adaptado de McDowell et al. 2008).

- O ajuste osmótico está relacionado à capacidade de produção/remobilização de osmólitos ativos no citosol, capazes de forçar a redução do potencial osmótico e, conseqüentemente, do potencial hídrico das células. Este processo otimiza a absorção de água de solos com baixo teor de umidade (que sem tal ajuste estaria indisponível) e a hidratação dos tecidos foliares, proporcionando maior turgor celular (CHAVES et al. 2003).
- O ajuste elástico relaciona-se com o potencial de pressão e as propriedades da parede celular (ex.: módulo de elasticidade). Folhas com paredes celulares mais elásticas apresentam menor módulo de elasticidade, sendo mais eficientes em acompanhar as reduções do volume do protoplasto promovidas pela desidratação, resultando em maior capacidade de manutenção do turgor celular sob déficit hídrico. Em outras, palavras, isso retarda a murcha foliar. Há uma tendência de plantas de ambientes xéricos apresentarem parede celular mais elástica (WHITE et al. 2000) e uma tendência de aumento da elasticidade da parede celular em função da seca, conforme observado por MERCHANT et al. (2007) em diferentes espécies de eucalipto.
- O ajuste hidráulico corresponde às alterações nas características dos vasos condutores de água do xilema, de forma a aumentar a eficiência de transporte e, ou reduzir os riscos de ocorrência de falha hidráulicas. Em *E. urophylla*, o ajuste hidráulico em resposta à seca sazonal resultou em redução média de 55% na condutividade hidráulica durante a estação seca, em relação à chuvosa,

sendo as maiores reduções detectadas em árvores maiores (ZHANG et al. 2016). Esse mesmo mecanismo de proteção contra falhas hidráulicas foi evidenciado em clones de *E. urograndis* cultivados na África do Sul (CROUS et al. 2017). Apesar de reduzir a eficiência do transporte de água, a redução do diâmetro de vasos é um mecanismo importante na prevenção da ocorrência de cavitação e embolia, conferindo maior tolerância à seca.

3.3. O comprimento radicular é um fator determinante para a aquisição de água no cerrado

Plantas submetidas à seca comumente apresentam aumento na alocação de foto-assimilados para a raiz em detrimento da parte aérea, acarretando maior produção de biomassa radicular o que, em geral, se traduz em aquisição de água mais eficiente (COSTA E SILVA et al. 2004; VALDÉS et al. 2012). Porém, tal afirmação precisa ser interpretada com cautela, visto que a absorção de água é um fenômeno associado à superfície radicular, e não ao volume ou massa deste órgão. Assim, o aumento da biomassa/volume radicular como fator condicionante de tolerância à seca deve estar associado ao aumento na proporção de raízes finas e longas, e não somente ao de massa ou volume radicular.

O Cerrado é o bioma cujas espécies nativas apresentam maior média de profundidade radicular ($15 \pm 5,4$ m) (CANADELL et al. 1996), as quais contribuem significativamente com o balanço hídrico do bioma por possibilitar acesso à grande quantidade de água estocada em camadas mais profundas do solo (ROSSATTO et al. 2012), viabilizando a sobrevivência durante períodos de baixa precipitação e elevada demanda evapotranspiratória (MEINZER et al. 1999; OLIVEIRA et al. 2005;). Durante muito tempo, estudos sobre a dinâmica solo-água eram restritos a medições realizadas nos primeiros 50 cm de solo.

Entretanto, mais recentemente, vem-se atribuindo às plantas com raízes mais longas importantes implicações funcionais para o ecossistema do Cerrado, sendo as camadas subsuperficiais dos solos um “universo” a ser explorado neste bioma (JACKSON et al. 2000). Isso porque o compartimento de solos mais profundos (a partir de 1 m de profundidade) contribui com cerca de 83% da água total utilizada pelas plantas durante a estação seca (OLIVEIRA et al. 2005).

A produção de raízes subsuperficiais é uma estratégia que possibilita a absorção não só da água estocada em camadas subsuperficiais do solo, como também o acesso ao lençol-freático, o qual pode ser crítico para a sobrevivências das árvores durante períodos de déficit hídrico severo (CHRISTINA et al. 2017). Apesar de sua pequena biomassa, raízes maiores tendem a ter um forte efeito na ecologia funcional dos ecossistemas florestais (SCHENK; JACKSON, 2002), como por exemplo aumentando a sobrevivência de plantas jovens a períodos prolongados de seca (PADILLA; PUGNAIRE, 2007). Esta estratégia de tolerância à seca (de colonização rápida de camadas subsuperficiais do solo) é um fator determinante dos picos de crescimento em *Eucalyptus*, geralmente observada no segundo ano após o plantio (STAPE et al. 2010). Apesar da aquisição de águas subterrâneas representar uma pequena porção da transpiração do dossel, a proporção de água absorvida nas proximidades do lençol freático é muito maior durante os períodos secos, ressaltando a importância das águas profundas em tamponar a sazonalidade da distribuição de chuvas, possibilitando a manutenção do crescimento e sobrevivência de árvores durante os períodos secos (OLIVEIRA et al. 2005; CHRISTINA et al. 2017).

Considerando-se o conhecimento acerca da dinâmica radicular das plantas nativas do cerrado, em adição aos aspectos aqui destacados, sugere-se que a capacidade de formar raízes longas seja um importante aspecto a ser levado em

consideração durante a seleção de genótipos de eucalipto para cultivo no Cerrado.

3.4. A alta densidade da madeira pode contribuir para maior tolerância à seca

A seca contínua promove redução do número e tamanho das células do caule, tornando o tecido mais compacto, reduzido as perdas de água às expensas da limitação no crescimento (SHAO et al. 2008). Aumentos na densidade do caule são observados em resposta à deficiência hídrica em *Eucalyptus* (CORRÊA et al. 2017) e devem-se ao rearranjo das fibras do lenho e à redução do diâmetro dos vasos, como demonstrado em plantas de outros gêneros (MENEZES-SILVA et al. 2015). A densidade da madeira de espécies nativas do Cerrado aumenta em função da redução do potencial hídrico do solo na estação seca (BUCCI et al. 2004), assim como observado em genótipos de *Eucalyptus* (CORRÊA et al. 2017), reforçando a importância deste caráter na seleção de genótipos destinados ao cultivo nesse bioma. Os padrões de alocação dos recursos frequentemente resultam na melhoria de uma função biológica em detrimento de outra, particularmente em ambientes com limitação de recursos, como água e nutrientes.

Em geral, madeiras mais densas apresentam maior resistência ao embolismo e cavitação (HACKE et al. 2001), devido à redução no calibre dos vasos; porém, apresentam menor capacitância (capacidade de estoque de água nos condutos) (STRATTON et al. 2000; MEINZER, 2003). Isso resulta em menor condutividade hidráulica (STRATTON et al. 2000), uma vez que pequenas reduções no diâmetro dos vasos refletem em grandes quedas na condutividade hidráulica (LEWIS; BOOSE, 1995). Dessa forma, se a capacidade de estocar água e a eficiência de transporte de água estão negativamente correlacionadas à densidade da madeira, é de se es-

perar que espécies do cerrado com madeiras mais densas experimentem maiores flutuações no status hídrico, requerindo maior alocação de recursos para realização de ajuste osmótico para manutenção do turgor celular (MEINZER, 2003).

Os padrões de absorção de água e o acesso à água do solo durante a estação seca parecem ser os principais determinantes da densidade da madeira, levando a convergências funcionais nos cerrados (BUCCI et al. 2004). Portanto, é de se esperar uma relação inversa entre a densidade da madeira e a profundidade das raízes nas plantas de cerrado, resultando em mecanismos distintos, mas funcionalmente similares, uma vez que ambos conferem maior tolerância à seca. A presença dessas duas estratégias como algo importante na adaptação das espécies de Cerrado sugere sua importância no combate ao déficit hídrico neste bioma.

O efeito da densidade dos tecidos na tolerância à seca também foi estudado em folhas de eucalipto, nas quais se observa que o maior adensamento das células do mesófilo confere maior tolerância à seca no clone 1277 (*E. grandis* x *E. camaldulensis*), em relação aos clones 1404 e 1407 (*E. urophylla* x *E. grandis*) (GOMES, 2013), uma vez que reduz a área superficial no interior da folha (na interface parede celular – espaço intercelular), diminuindo as perdas de vapor de água para a atmosfera.

3.5. Plantas isoídricas são menos produtivas, porém, mais tolerantes à seca

Apesar dos amplos reservatórios de água subterrânea, os períodos com baixa ou nenhuma pluviosidade no Cerrado são longos e caracterizados por elevado Déficit de Pressão de Vapor (DPV) (DALMAGRO et al. 2014). O DPV apresenta relação direta com a temperatura e inversa à umidade relativa do ar, sendo a força motriz determinante das taxas transpiratórias, além de afetar o controle estomático (CARINS-MURPHY et al. 2014; BLACKMAN et al.

2017), o qual possui relação direta com a eficiência fotossintética e a produtividade vegetal. Um controle estomático eficiente é fundamental para evitar perdas excessivas de água nas plantas de ambientes que apresentam longos períodos de seca, tanto no solo quanto na atmosfera (condição de alto DPV), como ocorre no Cerrado. Durante períodos de seca muito intensa e, ou de longa duração, plantas que apresentam rápido fechamento estomático em resposta ao alto DPV na atmosfera e à redução do grau de hidratação dos tecidos foliares (queda do potencial hídrico) apresentam maiores chances de sobrevivência, mesmo isso refletindo em quedas na produtividade (MCDOWELL et al. 2008).

Plantas que apresentam este tipo de resposta estomática frente à redução da disponibilidade de água no ambiente são denominadas isoídricas, uma vez que são capazes de manter o potencial hídrico foliar relativamente estável mesmo quando a umidade do solo e do ar atingem valores baixos. Ressalta-se que esta estratégia promove economia de água, contribuindo para a sobrevivência do indivíduo; entretanto, pode resultar em baixa produtividade, visto que a entrada de CO² através dos poros estomáticos é reduzida, promovendo quedas na fotossíntese e na produção de fotoassimilados, essenciais para o crescimento vegetal.

3.6. A elevada acidez dos solos intensifica o problema da restrição hídrica no Cerrado

No Cerrado, a falta de água nas camadas mais superficiais do solo no período seco afeta a absorção de vários nutrientes, principalmente aqueles cujo movimento se dá por fluxo de massa. Portanto, a deficiência nutricional acaba sendo um efeito aditivo da seca em plantas cultivadas neste bioma. Elementos como boro, cálcio, potássio e nitrogênio tem se mostrado importantes na mitigação dos danos causados pela restrição hídrica. Por

este motivo, uma nutrição mineral adequada é frequentemente relatada como essencial para a aquisição de tolerância à seca (HODECKER et al. 2015; CORRÊA et al. 2017; BATTIE-LACLAU et al. 2014; 2016; NAEEM et al. 2017; MÜLLER et al. 2017). Um estudo recente demonstra que, sob restrição hídrica, clones mais tolerantes à seca geralmente apresentam elevada eficiência de absorção e baixa eficiência de uso dos nutrientes, enquanto que nos clones sensíveis, ambas as variáveis apresentaram valores baixos para formação de raízes, e elevada eficiência de absorção para formação de folhas (MÜLLER et al. 2017).

Além da seca reduzir drasticamente a disponibilidade de nutrientes, outra característica intrínseca dos solos do Cerrado contribui para a sua reduzida fertilidade: a elevada acidez (HARIDASAN 2001) - principal responsável pelos baixos teores de fósforo, potássio e matéria orgânica (SILVEIRA; GAVA, 2004), e pelos teores elevados de alumínio trocável (KOCHIAN, 1995; HAYNES; MOKOLOBATE, 2001). O eucalipto apresenta elevada demanda nutricional, observando-se a seguinte ordem de acúmulo de nutrientes na parte aérea: N ≥ Ca > K > Mg > P (ANDRADE et al. 2006; FARIA et al. 2008; VIEIRA et al. 2012). Apesar do fósforo ser o macronutriente menos requisitado, os baixos teores afetam significativamente a produtividade do eucalipto (GAZOLA et al. 2015).

O teor de matéria orgânica presente nos solos tem grande importância no suprimento de nitrogênio às plantas (GAMA-RODRIGUES et al. 2005), sendo a recomendação de doses de N para eucalipto baseada no teor de matéria orgânica nos solos - assumindo-se que o estoque de nitrogênio é menor em solos com baixo teor de matéria orgânica (GONÇALVES et al. 1997), como é o caso dos solos do Cerrado. Ressalta-se que em áreas de cultivo de eucalipto há a possibilidade de se observar elevados teores de matéria orgânica, dado o grande volume de serrapilheira e maior ciclagem de nutrientes (PULROLNIK et al. 2009).

Um estudo realizado em um plantio de *Eucalyptus* no Cerrado demonstrou os efeitos dos baixos teores de matéria orgânica na produtividade das árvores. A fertilização com nitrogênio promoveu aumentos de baixa magnitude no crescimento em *Eucalyptus*, enquanto que a fertilização com fósforo, o menos requisitado entre os macronutrientes, promoveu melhores resultados (GAZOLA et al. 2015). Já a fertilização com potássio, um dos elementos que mais limitam a produtividade de eucalipto no Brasil (SILVEIRA; MALAVOLTA, 2000), apresentou os maiores aumentos em produtividade, sob condição de baixo teor de matéria orgânica, em comparação à fertilização com nitrogênio e fósforo (GAZOLA et al. 2015).

O teor elevado de alumínio trocável nos solos do Cerrado é um importante aspecto limitante do crescimento e desenvolvimento de plantas não adaptadas a estas condições (HAYNES; MOKOLOBATE, 2001). A solubilidade do alumínio na solução do solo é extremamente dependente do pH: sob condições neutras ($\text{pH} > 5,5$), o alumínio encontra-se na forma de aluminossilicato (Al_2SiO_5), óxidos de alumínio (Al_2O_3) ou gibbsita [$\text{Al}(\text{OH})_3$], não estando disponível para absorção pelas plantas; sob condições ácidas ($\text{pH} < 5,5$), os altos teores de H^+ contribuem para a liberação de íons Al^{+3} dos minerais do solo (KOCHIAN 1995; LEITE et al. 2011), os quais podem atingir níveis fitotóxicos à medida que o pH desce. A fitotoxicidade do alumínio no ambiente pode flutuar em função da lixiviação do solo e mudanças na especiação (ARRUDA; AZEVEDO 2009). Portanto, períodos de fitotoxicidade leve a moderada podem ser seguidos por períodos de toxidez aguda, em que os teores de alumínio trocável encontram-se elevados (ALCÂNTARA et al. 2015). Diante disso, destaca-se a importância de seleção de genótipos que apresentam alta tolerância ao alumínio e rápida resposta de aclimação às condições adversas do cerrado.

Considerando que o principal objetivo deste capítulo é discutir os mecanismos de

tolerância à seca desejáveis em plantas de *Eucalyptus*, para cultivo no Cerrado brasileiro, uma importante questão vem à tona: *qual a relação entre a maior disponibilidade do Al nos solos do Cerrado com a restrição hídrica e tolerância à seca em eucalipto?* De forma geral, espécies vegetais sensíveis ao alumínio acumulam este elemento nos ápices radiculares, o que rapidamente inibe o crescimento da raiz (KOPITKE et al. 2015), assim como a formação de novas raízes laterais; o alumínio também promove redução da densidade de pêlos radiculares (BARCELÓ; POSCHENRIEDER, 2002), o que prejudica a absorção de água e nutrientes, principalmente sob condições de baixa disponibilidade hídrica (HARTWIG et al. 2007). Nas folhas, é comum observar problemas na formação e funcionamento dos cloroplastos (MOUSTAKAS et al. 1996; Peixoto et al 2002) e redução nos teores de clorofila *b* (MITTLER, 2002), culminando em queda da eficiência fotossintética (MOUSTAKAS et al. 1996; PEIXOTO et al. 2002).

Genótipos de *Eucalyptus* apresentam tolerância diferencial ao alumínio, relacionada à capacidade variável das raízes de destoxificar o elemento e, ou evitar sua translocação para a parte aérea. Dessa forma, materiais genéticos mais tolerantes apresentam menores teores de Al nos tecidos (SILVA et al. 2017), o que permite a manutenção do crescimento radicular, característica essencial para a aquisição de água a partir das camadas de solo mais profundas do Cerrado.

A exclusão do alumínio das raízes é um processo importante na aquisição de tolerância a este metal (NGUYEN et al. 2003; TAHARA et al. 2008). Contudo, a quelação do alumínio com ânions de ácidos orgânicos, como o citrato, oxalato e o malato, é um dos mecanismos mais bem caracterizados de resistência ao alumínio em plantas (WATANABE; OSAKI, 2002; DELHAIZE et al. 2012). Os ácidos orgânicos podem formar complexos não-tóxicos com o alumínio, tanto dentro, quanto fora das raízes, de forma que a liberação dos ácidos orgânicos das raízes na rizosfera evita que

o metal adentre as raízes, enquanto os ácidos orgânicos internos destoxificam o alumínio efetivamente absorvido.

E. camaldulensis apresenta boa capacidade de crescimento em solos muito ácidos (pH<3,5) (OSAKI et al. 1998), os quais propiciam a ocorrência de níveis elevados de alumínio trocável na solução do solo (van BREEMEN; PONS, 1978). Essa espécie apresenta grande potencial de aclimação ao alumínio, permitindo a manutenção do crescimento radicular após exposição ao metal (TAHARA et al. 2005; 2008), como observado no híbrido 1277 (ALCÂNTARA et al. 2015). Um mecanismo de tolerância ao alumínio já descrito para *E. camaldulensis* é a secreção de ácidos orgânicos pela raiz (NGUYEN et al. 2003; TAHARA et al. 2008), estabilizando-o na rizosfera e impedindo sua absorção, conforme descrito acima. Porém, a quantidade secretada parece ser muito pequena para explicar a forte tolerância apresentada pela espécie, sugerindo a existência de outros compostos ou mecanismos de tolerância (TAHARA et al. 2008).

Alguns compostos fenólicos também podem formar complexos com Al^{+3} , contribuindo no processo de destoxificação na planta (KIDD et al. 2001; BARCELÓ; POSCHENRIEDER, 2002; TAHARA et al. 2008). TAHARA et al. (2008) verificaram altos teores de compostos fenólicos solúveis nas raízes de *E. camaldulensis*, sugerindo que estes compostos possam contribuir para a tolerância da espécie. Posteriormente, TAHARA et al. (2014) identificaram um novo tipo de ligante destoxificante de alumínio nas raízes de *E. camaldulensis*: a oenoteína B (OeB), um tanino hidrolizável dimérico pertencente ao grupo dos compostos fenólicos (HATANO et al. 1990). Esta molécula apresenta elevada afinidade com o Al, formando complexos solúveis e insolúveis no simplasto da raiz, onde outros ligantes, citrato e oxalato, também estão presentes (TAHARA et al. 2014; ZHANG et al. 2016). Um experimento realizado com extrato de raízes de *E. camaldulensis* em solução contendo alumínio mostrou que

OeB tem maior afinidade com o alumínio que os ácidos orgânicos citrato e oxalato, suportando a hipótese de que OeB é o principal responsável pela destoxificação interna do metal no simplasto das raízes de *E. camaldulensis*, responsável pela tolerância (TAHARA et al. 2017).

A alta tolerância de *E. camaldulensis* a solos ácidos e, conseqüentemente, ricos em alumínio, pode ter relação com sua alta tolerância à seca (REIS et al. 2006, THUMMA et al. 2012; HODECKER et al. 2018), conforme proposto por MARSCHNER (1991) e ALCÂNTARA et al. (2015). A tolerância ao alumínio parece ser um processo que favorece a tolerância à seca em solos ácidos, pois permite a manutenção do crescimento da raiz, possibilitando a aquisição de águas estocadas em camadas mais profundas do solo - o que pode definir a diferença entre a vida e a morte de florestas de eucalipto no Cerrado, visto que neste bioma os dois agentes estressores - seca e alumínio - ocorrem em conjunto. ALCÂNTARA et al. (2015) recomendam o uso do híbrido 1277, ou mesmo de genótipos que tenham *E. camaldulensis* na linhagem parental, como fonte genética de tolerância concomitante à seca e ao alumínio. Mais estudos sobre a relação entre tolerância à seca e ao alumínio em *E. camaldulensis* no Cerrado precisam ser realizados, tendo em vista as lacunas existentes a respeito dos mecanismos de tolerância à seca e ao alumínio nesse clone, bem como no gênero *Eucalyptus*, como um todo.

3.7. O projeto Tolerância à Seca abre possibilidades para o aumento da produtividade de eucalipto no Cerrado

O projeto Tolerância à Seca, iniciado em 2017, tem como objetivo a identificação de biomarcadores de tolerância e o desenvolvimento de genótipos mais tolerantes à restrição hídrica. O projeto está sendo desenvolvido na Universidade Federal de Viçosa (UFV), sendo fruto da parceria entre

a Sociedade de Investigações Florestais (SIF) e várias empresas do setor florestal de todo o Brasil.

A partir de dados fenotípicos de clones de *Eucalyptus* cultivados em diferentes regiões do Brasil acometidas por períodos prolongados de restrição hídrica, as empresas envolvidas no projeto elaboraram um ranking dos materiais genéticos potencialmente mais tolerantes, muitos dos quais estão sendo objeto de estudo do projeto. Em um primeiro momento, os experimentos estão sendo conduzidos com plantas jovens, em casa de vegetação, mas todos os genótipos utilizados estão sendo também cultivados em condições de campo. Isso permitirá validar os resultados encontrados na primeira fase do projeto, bem como verificar se as estratégias de tolerância observadas nas plantas jovens se mantêm na fase adulta. Se isso confirmado, o projeto **Tolerância à Seca** também contribuirá para o procedimento de seleção precoce de clones mais tolerantes à seca.

Considerando-se a forma sazonal da distribuição dos períodos de chuva no Cerrado, resultando em vários meses consecutivos de restrição hídrica, espera-se reduzir a taxa de mortalidade de plantas de eucalipto cultivadas neste bioma, aumentando a produtividade por meio da seleção precoce e desenvolvimento de materiais genéticos mais tolerantes à seca.

3.8. Considerações finais

Tendo em vista a importância do bioma Cerrado como berço de águas subterrâneas do Brasil, estudos sobre os potenciais impactos do cultivo de *Eucalyptus* neste bioma devem ser realizados, de forma a definir as regiões em que as plantações podem ser estabelecidas, bem como as estratégias de mitigação e manejo dos possíveis impactos causados.

Recentemente a SIF, juntamente com a Associação Mineira da Indústria Florestal

(AMS) tem procurado promover sinergia entre as empresas que atuam no Cerrado de Minas Gerais, visando à instalação de microbacias em pontos estratégicos do norte do estado, que possam apoiar o maior conhecimento da dinâmica hidrológica na região e trazer informações técnicas que possam apoiar o desenvolvimento econômico, social e ambiental da região.

Nas regiões de Cerrado adequadas para o cultivo de eucalipto, aspectos morfofisiológicos como produção de raízes longas, elevada densidade da madeira, comportamento isoídrico e tolerância ao alumínio são desejáveis em genótipos designados para o Cerrado. Ademais, espera-se, em um futuro próximo, maior rapidez e eficácia no processo de seleção precoce de novos genótipos de *Eucalyptus* desenvolvidos pelos programas de melhoramento genético, com auxílio dos bioindicadores de tolerância identificados pelo *Projeto Tolerância à Seca*.

Referências bibliográficas

ALCÂNTARA, B. K.; PIZZAIA, D.; PIOTTO, F. A.; BORGIO, L.; BRONDANI, G. E.; AZEVEDO, R. A. Temporal dynamics of the response to al stress in *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus camaldulensis*. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 87: 1063-1070, 2015.

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

ANDRADE, G. C.; BELLOTE, A. F. J.; SILVA, H. D.; RIZZI, N. E.; GAVA, J. L. Acúmulo de nutrientes na biomassa e na serrapilheira de *Eucalyptus grandis* em função da aplicação de lixo urbano e de nutrientes minerais. **Boletim de Pesquisa Florestal**, 53: 109-136, 2006.

- ARRUDA, MAZ.; AZEVEDO, R. A. Metallomics and chemical speciation: towards a better understanding of metal-induced stress in plants. **Annals of Applied Biology**, 155: 301-307, 2009.
- BARCELÓ, J.; POSCHENRIEDER, C. Fast root growth responses, root exudates, and internal detoxification as clues to the mechanisms of aluminium toxicity and resistance: a review. **Environmental and Experimental Botany**, 48: 75-92, 2002.
- BATTIE-LACLAU, P.; LACLAU, J. P.; DOMEQ, J. C.; CHRISTINA, M.; BOUILLET, J. P.; PICCOLO, M. C.; GONÇALVES, J. L. M.; MOREIRA, R. M.; KRUSCHE, A. V.; BOUVET, J. M.; NOUVELLON, Y. Effects of potassium and sodium supply on drought-adaptive mechanisms in *Eucalyptus grandis* plantations. **New Phytologist**, 203: 401-413, 2014.
- BATTIE-LACLAU, P.; DELGADO-ROJAS J. S.; CHRISTINA, M.; NOUVELLON, Y.; BOUILLET, J. P.; PICCOLO, M. C.; MOREIRA, M. Z.; GONÇALVES, J. L. M.; ROUPSARD, O.; LACLAU, J. P. Potassium fertilization increases water-use efficiency for stem biomass production without affecting intrinsic water-use efficiency in *Eucalyptus grandis* plantations. **Forest Ecology and Management**, 364: 77-89, 2016.
- BLACKMAN, C. J.; ASPINWALL, M. J.; TISSUE, D. T.; RYMER, P. D. Genetic adaptation and phenotypic plasticity contribute to greater leaf hydraulic tolerance in response to drought in warm climates. **Tree Physiology**, 37: 583-592, 2017.
- BUCCI, S. J.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C.; SCHOLZ, F. G.; FRANCO, A. C.; BUSTAMANTE, M. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savannah trees: from leaf to whole plant. **Tree Physiology**, 24: 891-899, 2004.
- CANADELL, J.; JACKSON, R. B.; EHLERINGER, J. R.; MOONEY, H. A.; SALA, O. E.; SCHULZE, E.-D. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. **Oecologia**, 108: 583-595, 1996.
- CARINS-MURPHY, M. R.; JORDAN, G. J.; BRODRIBB, T. J. Acclimation to humidity modifies the link between leaf size and the density of veins and stomata. **Plant, Cell and Environment**, 37: 124-131, 2014.
- CHAVES, M. M.; MAROCO, J. P.; PEREIRA, J. S. Understanding plant responses to drought -from genes to the whole plant. **Functional Plant Biology**, 30: 239-264, 2003.
- CORRÊA, T. R.; PICOLI, E. A. T.; SOUZA, G. A.; CONDÉ, S. A.; SILVA, N. M.; LOPES-MATTOS, K. L. B.; RESENDE, M. D. V.; ZAUZA, E. A. V.; ODA, S. Phenotypic markers in early selection for tolerance to dieback in *Eucalyptus*. **Industrial Crops & Products**, 107: 130-138, 2017.
- COSTA E SILVA, F.; SHVALEVA, A.; MAROCO, J. P.; ALMEIDA, M. H.; CHAVES, M. M.; PEREIRA, J. S. Responses to water stress in two *Eucalyptus globulus* clones differing in drought tolerance. **Tree Physiology**, 24: 1165-1172, 2004.
- CHRISTINA M.; NOUVELLON Y.; LACLAU J. P.; STAPE J. L.; BOUILLET J. P.; LAMBAIS G. R.; LE MAIRE G.; Importance of deep water uptake in tropical eucalypt forest. **Functional Ecology**, 31: 509-519, 2017.
- CROUS, C. J.; GREYLING, I.; WINGFIELD, M. J. Dissimilar stem and leaf hydraulic traits suggest varying drought tolerance among co-occurring *Eucalyptus grandis* x *E. urophylla* clones. **Southern Forests** (no prelo), 2017.
- DALMAGRO H. J.; LOBO F. A.; VOURLITIS G. L.; DALMOLIN A. C.; ANTUNES JR. M. Z.; ORTIZ C. E. R.; NOGUEIRA J. S.; The physiological light response of two tree species across a hydrologic gradient in Brazilian savanna (Cerrado). **Photosynthetica** 52: 22-35, 2014.
- DELHAIZE, E.; MA, J. F.; RYAN, P. R. Transcriptional regulation of aluminium tolerance genes. **Trends in Plant Science**, 17: 341-348, 2012.

- FARIA, G. E.; BARROS, N. F.; CUNHA, V. L. P.; MARTINS, I. S.; MARTINS, R. C. C. Avaliação da produtividade, conteúdo e eficiência de utilização de nutrientes em genótipos de *Eucalyptus* spp. no Vale do Jequitinhonha, MG. **Ciência Florestal**, 18: 363-373, 2008.
- GAMA-RODRIGUES, E. F.; BARROS, N. F.; GAMA-RODRIGUES, A. C.; SANTOS, G. A. Nitrogênio, carbono e atividade da biomassa microbiana do solo em plantações de eucalipto. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, 29: 893-901, 2005.
- GAZOLA, R. N.; BUZETTI, S.; TEIXEIRA FILHO, M. C. M.; DINALLI, R. P. de.; MORAES, M. L. T.; CELESTRINO, T. S. da.; SILVA, P. H. M.; DUPAS, E. Doses of N, P and K in the cultivation of eucalyptus in soil originally under Cerrado vegetation. **Semina: Ciências Agrárias**, 36: 1895-1912, 2015.
- GOMES, L. M. L. Características morfofisiológicas associadas à restrição hídrica em clones de eucalipto. **Dissertação** (Mestrado). Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2013. 26 p.
- GONÇALVES, J. L. M.; RAIJ, B. VAN.; GONÇALVES, J. C. FLORESTAIS. IN: RAIJ B VAN, CANTARELLA H, QUAGGIO JA, FURLANI AMC. **Recomendações de adubação e calagem para o estado de São Paulo**. Campinas: IAC, 1997. 247-260 p.
- HACKE, U. G.; SPERRY, J. S.; POCKMAN, W. T.; DAVIS, S. D.; MCCULLOH, K. A. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. **Oecologia**, 126: 457-461, 2001.
- HARIDASAN, M. Nutrient cycling as a function of landscape and biotic characteristics in the cerrados of Central Brazil. In: McClain ME, Victoria RL, Richey JE (Eds). **The Biogeochemistry of the Amazon Basin**. Oxford University Press, New York, USA, 2001. 68-83 p.
- HARTWIG, I.; OLIVEIRA, A. C.; CARVALHO, F. I. F.; BERTAN, I.; SILVA, J. A. G.; SCHMIDT, D. A. M.; VALÉRIO, I. P.; MAIA, L. C.; FONSECA, D. A. R.; REIS, C. E. S. dos. Associated mechanisms of aluminum tolerance in plants. **Semina: Ciências Agrárias**, 28: 219-228, 2007.
- HATANO, T.; YASUHARA, T.; MATSUDA, M.; YAZAKI, K.; YOSHIDA, T.; OKUDA, T. Oenothrin B, a dimeric, hydrolyzable tannin with macrocyclic structure, and accompanying tannins from *Oenothera erythrosepala*. **Journal of the Chemical Society, Perkin Transactions**, 1: 2735-2743, 1990.
- HAYNES, R. J.; MOKOLOBATE, M. S. Amelioration of Al toxicity and P deficiency in acid soils by additions of organic residues: A critical review of the phenomenon and the mechanisms involved. **Nutrient Cycling in Agroecosystems**, 59: 47-63, 2001.
- HODECKER, B. E. R.; BARROS, N. F.; SILVA, I. R.; DIOLA, V.; SARKIS, J. E. S.; LOUREIRO, M. E. Boron delays dehydration and stimulates root growth in *Eucalyptus urophylla* (Blake, S.T.) under osmotic stress. **Plant and Soil**, 384: 185-199, 2014.
- HODECKER, B. E. R.; PITA-BARBOSA, A.; BARROS, N. F.; MERCHANT, A. Water availability preceding long-term drought defines the tolerance of *Eucalyptus* to water restriction. **New Forests**, 49: 173-195, 2018.
- JACKSON, R. B.; SCHENK, H.; JOBBÁGY, E.; CANADELL, J.; COLELLO, G. D.; DICKINSON, R. E.; FIELD, C. B.; FRIEDLINGSTEIN, P.; HEIMANN, M.; HIBBARD, K.; KICKLIGHTER, D. W.; KLEIDON, A.; NEILSON, R. P.; PARTON, W. J.; SALA, O. E.; SYKES, M. T. Belowground consequences of vegetation change and their treatment in models. **Ecological Applications**, 10: 470-483, 2000.
- KIDD, P. S.; LLUGANY, M.; POSCHENRIEDER, C.; GUNSE, B.; BARCELÓ, J. The role of root exudates in aluminium resistance and silicon-induced amelioration of aluminum

toxicity in three varieties of maize (*Zea mays* L.). **Journal of Experimental Botany**, 52: 1339-1352, 2001.

KOCHIAN, L. V. Cellular mechanisms of aluminum toxicity and resistance in plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, 46: 237-260, 1995.

KOPITKE, P. M.; MOORE, K. L.; LOMBI, E.; GIANONCELLI, A.; FERGUSON, B. J.; BLAMEY, F. P. C.; MENZIES, N. W.; NICHOLSON, T. M.; MCKENNA, B. A.; WANG, P.; GRESSHOFF, P. M.; KOUROUSIAS, G.; WEBB, R. I.; GREEN, K.; TOLLENAERE, A. Identification of the primary lesion of toxic aluminium in plant roots. **Plant Physiology**, 167: 1402-1411, 2015.

LEITE, D. C.; CUNHA, A. C. B.; BIZANI, D. Analysis of macro and micronutrients in a comparative study of inert soil to bioremediation processes. **Revista de Ciências Ambientais**, 5: 93-102, 2011.

LEWIS, A. M.; BOOSE, E. R. Estimating volume flow rates through xylem conduits. **American Journal of Botany**, 82: 1112-1116, 1995.

MARSCHNER, H. Mechanisms of adaptation of plants to acid soils. **Plant and Soil**, 134: 1-20, 1991.

MCCULLOH, K. A.; SPERRY, J. S. Patterns in hydraulic architecture and their implications for transport efficiency. **Tree Physiology**, 25: 257-267, 2005.

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

MCKIERNAN, A. B.; POTTS, B. M.; HOVENDEN, M. J.; BRODRIBB, T. J.; DAVIES, N. W.; RODEMANN, T.; MCADAM, S.;

O'REILLY-WAPSTRA, J. M. A water availability gradient reveals the deficit level required to affect traits in potted juvenile *Eucalyptus globulus*. **Annals of Botany**, 119: 1043-1052, 2017.

MEINZER, F. C.; GOLDSTEIN, G.; FRANCO, A. C.; BUSTAMANTE, M.; IGLER, E.; JACKSON, P.; CALDAS, L.; RUNDEL, P. W. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. **Functional Ecology**, 13: 273-282, 1999.

MEINZER FC, JAMES SA, GOLDSTEIN G, WOODRUFF D. 2003. Whole-tree water transport scales with sapwood capacitance in tropical forest canopy trees. **Plant, Cell & Environment**, 26: 1147-1155.

MENEZES-SILVA, P. E.; CAVATTE, P. C.; MARTINS, S. C. V.; REIS, J. V.; PEREIRA, L. F.; ÁVILA, R. T.; ALMEIDA, A. L.; VENTRELLA, M. C.; DAMATTA, F. M. Wood density, but not leaf hydraulic architecture, is associated with drought tolerance in clones of *Coffea canephora*. **Trees**, 29: 1687-1697, 2015.

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

MITCHELL, P. J.; O'GRADY, A. P.; TISSUE, D. T.; WHITE, D. A.; OTTENSCHLAEGER, M. L.; PINKARD, E. A. Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. **New Phytologist**, 197: 862-872, 2013.

MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in Plant Science**, 7: 405-410, 2002.

MOUSTAKAS, M.; OUZOUNIDOU, G.; ELEFThERIOU, E. P.; LANNOYE, R. Indirect effects of aluminium stress on the function of the photosynthetic apparatus. **Plant Physiology and Biochemistry**, 34: 553-560, 1996.

- MÜLLER, C.; HODECKER, B. E. R.; MERCHANT, A.; BARROS, N. F. Nutritional efficiency of eucalyptus clones under water stress. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, 41: e0160528. 2017.
- NAEEM, M.; NAEEM, M. S.; AHMAD, R.; IHSAN, M. Z.; ASHRAF, M. Y.; HUSSAIN, Y.; FAHAD, S. Foliar calcium spray confers drought stress tolerance in maize via modulation of plant growth, water relations, proline content and hydrogen peroxide activity. **Archives of Agronomy and Soil Science**, 64: 116-131, 2017.
- NGUYEN, N. T.; NAKABAYASHI, K.; THOMPSON, J.; FUJITA, K. Role of exudation of organic acids and phosphate in aluminum tolerance of four tropical woody species. **Tree Physiology**, 23: 1041-1050, 2003.
- OLIVEIRA, R. S.; BEZERRA, L.; DAVIDSON, E. A.; PINTO, F.; KLINK, C. A.; NEPSTAD, D. C.; MOREIRA, A. Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil. **Functional Ecology**, 19: 574-581, 2005.
- OLIVEIRA NETO, S. N.; REIS, G. G.; REIS, M. G. F.; LEITE, H. G.; NEVES, J. C. L. Crescimento e distribuição diamétrica de *Eucalyptus camaldulensis* em diferentes espaçamentos e níveis de adubação na região de cerrado de Minas Gerais. **Floresta**, 40: 755-762. 2010.
- OSAKI, M.; WATANABE, T.; ISHIZAWA, T.; NILNOND, C.; NUYIM, T.; SITTIBUSH, C.; TADANO, T. Nutritional characteristics in leaves of native plants grown in acid sulfate, peat, sandy podzolic, and saline soils distributed in Peninsular Thailand. **Plant and Soil**, 201: 175-182, 1998.
- PEIXOTO, H. P.; MATTA F. M. da.; MATTA, J. C. da. Responses of the photosynthetic apparatus to aluminum stress in two sorghum cultivars. **Journal of Plant Nutrition**, 25: 821-832, 2002.
- PULROLNIK, K.; BARROS, N. F.; SILVA, I. R.; NOVAIS, R. F.; BRANDANI, C. B. Estoques de carbono e nitrogênio em frações lábeis e estáveis da matéria orgânica de solos sob eucalipto, pastagem e cerrado no Vale do Jequitinhonha – MG. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, 33: 1125-1136, 2009.
- REIS, G. G.; REIS, M. G. F.; FONTAN, I. C. I.; MONTE, M. A.; GOMES, A. M.; OLIVEIRA, C. H. R. Performance of *Eucalyptus* spp. clones under different levels of soil water availability in the field-root and aboveground growth. **Revista Árvore**, 30: 921-931, 2006.
- SILVA, L. F. F.; LIMA, M. D. R.; LIMA, E. J. A.; CASTRO, A. R. S.; JUNIOR BARROS, U. O.; LOBATO, A. K. S. Differential behaviours in two species of *Eucalyptus* exposed to aluminium. **Indian Journal of Plant Physiology**, 22: 107-113, 2017.
- SILVEIRA, R. L. V. A.; GAVA, J. L. Nutrição e adubação fosfatada em eucalipto. In: YAMADA, T.; ABDALLA, S. R. S. Fósforo na agricultura brasileira. Piracicaba: **POTAFOS**, 2004. p. 495-536.
- SILVEIRA, R. L. V. A.; MALAVOLTA, E. Nutrição e adubação potássica em *Eucalyptus*. Piracicaba: **POTAFOS**, 2000. 12 p. (Informações Agrônômicas, n. 91).
- SHAO HB, CHU LY, JALEEL CA, ZHAO CX. 2008. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. **Comptes Rendus Biologies**, 331: 215-225.
- STAPE, J. L.; BINKLEY, D.; RYAN, M. G.; FONSECA, S.; LOOS, R. A.; TAKAHASHI, E. N.; SILVA, C. R.; SILVA, S. R.; HAKAMADA, R. E.; FERREIRA, J. M. A.; LIMA, A. M. N.; GAVA, J. L.; LEITE, F. P.; ANDRADE, H. B.; ALVES, J. M.; SILVA, G. G. C.; AZEVEDO, M. R. The Brazil *Eucalyptus* Potential Productivity Project: influence of water, nutrients and stand uniformity on wood production. **Forest Ecology and Management**, 259: 1684-1694, 2010.

- STONE EL, KALISZ P.J. On the maximum extent of tree roots. **Forest Ecology and Management**, 46: 59-102, 1991.
- STRATTON, L.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C. Stem water storage and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. **Plant, Cell & Environment**, 23: 99-106, 2001.
- TAHARA, K.; NORISADA, M.; HOGETSU, T.; KOJIMA, K. Aluminum tolerance and aluminum-induced deposition of callose and lignin in the root tips of *Melaleuca* and *Eucalyptus species*. **Journal of Forestry Research**, 10: 325-333, 2005.
- TAHARA, K.; NORISADA, M.; YAMANOSHITA, T.; KOJIMA, K. Role of aluminum-binding ligands in aluminum resistance of *Eucalyptus camaldulensis* and *Melaleuca cajuputi*. **Plant and Soil**, 302: 175-187, 2008.
- TAHARA, K.; HASHIDA, K.; OTSUKA, Y.; OHARA, S.; KOJIMA, K.; SHINOHARA, K. Identification of an hydrolyzable tannin, oenothien B, as an aluminium-detoxifying ligand in a highly aluminium-resistant tree, *Eucalyptus camaldulensis*. **Plant Physiology**, 164: 683-693, 2014.
- TAHARA, K.; HIRADATE, S.; HASHIDA, K.; SHINOHARA, K. An aluminum resistance mechanism in *Eucalyptus camaldulensis*: complexation between aluminum and oenothien B in presence of organic acids *in vitro*. **Journal of Forestry Research**, 22: 261-264, 2017.
- THUMMA, B.R.; SHARMA, N.; SOUTHERTON, S. G. Transcriptome sequencing of *Eucalyptus camaldulensis* seedlings subjected to water stress reveals functional single nucleotide polymorphisms and genes under selection. **BMC Genomics**, 13: 364-385, 2012.
- VALDÉS, A. E.; IRAR, S.; MAJADA, J. P.; RODRÍGUEZ, A.; FERNÁNDEZ, B.; PAGÈS, M. Drought tolerance acquisition in *Eucalyptus globulus* (Labill.): A research on plant morphology, physiology and proteomics. **Journal of Proteomics**, 79: 263-276, 2013.
- VAN BREEMEN, N.; PONS, L. J. Acid sulfate **soils and rice**. In.: Soils and Rice. Ed. International Rice Research Institute, Los Baños, pp 739-761, 1978.
- VIEIRA, M.; BONACINA, D. M.; SCHUMACHER, M. V.; CALIL, F. N.; CALDEIRA, M. V. W.; WATZLAWICK, L. F. Biomassa e nutrientes em povoamento de *Eucalyptus urograndis* na Serra do Sudeste -RS. **Semina: Ciências Agrárias**, 33: 2481-2490, 2012.
- WARREN, C. R.; ARANDA, I.; CANO, F. J. Metabolomics demonstrates divergent responses of two *Eucalyptus* species to water stress. **Metabolomics**, 8: 186-200, 2012.
- WATANABE, T.; OSAKI, M. Mechanisms of adaptation to high aluminum condition in native plant species growing in acid soils: A review. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, 33: 1247-1260, 2002.
- WHITE, D. A.; TURNER, N. C.; GALBRAITH, J. H. Leaf water relations and stomatal behaviour of four allopatric *Eucalyptus species* planted in Mediterranean southwestern Australia. **Tree Physiology**, 20: 1157-1165, 2000.
- ZHANG, L.; LIU, R.; GUNG, B. W.; TINDALL, S.; GONZALEZ, J. M.; HALVORSON, J. J.; HAGERMAN, A. E. Polyphenol-aluminum complex formation: implications for aluminum tolerance in plants. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, 64: 3025-3033, 2016.
- ZHANG, Z.; ZHAO, P.; MCCARTHY, H. R.; OUYANG, L.; NIU, J.; ZHU, L.; NI, G.; HUANG, Y. Hydraulic balance of a *Eucalyptus urophylla* plantation in response to periodic drought in low subtropical China. **Frontiers in Plant Science**, 7: 1346, 2016.