



ANA CLARA CAXITO DE ARAÚJO

**SELEÇÃO DE GENÓTIPOS DE *Toona ciliata*
FUNDAMENTADA NAS VARIAÇÕES RADIAIS DO
CONTEÚDO DE CARBOIDRATOS NÃO ESTRUTURAIS NA
MADEIRA**

**LAVRAS - MG
2018**

ANA CLARA CAXITO DE ARAÚJO

**SELEÇÃO DE GENÓTIPOS DE *Toona ciliata*
FUNDAMENTADA NAS VARIAÇÕES RADIAIS DO
CONTEÚDO DE CARBOIDRATOS NÃO ESTRUTURAIS NA
MADEIRA**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ciência e Tecnologia da Madeira, área de concentração em Utilização da Madeira Como Matéria-Prima, para a obtenção do título de Doutor.

Prof. PhD. Sebastião Carlos da Silva Rosado
Orientador

Prof. Dr. Paulo Fernando Trugilho
Coorientador

**LAVRAS - MG
2018**

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

Araújo, Ana Clara Caxito de.

Seleção de genótipos de *Toona ciliata* fundamentada nas variações radiais do conteúdo de carboidratos não estruturais na madeira / Ana Clara Caxito de Araújo. - 2018.

50 p. : il.

Orientador(a): Sebastião Carlos da Silva Rosado.

Coorientador(a): Paulo Fernando Trugilho.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2018.

Bibliografia.

1. Cedro australiano. 2. Melhoramento florestal. 3. Seca. I. Rosado, Sebastião Carlos da Silva. II. Trugilho, Paulo Fernando. III. Título.

ANA CLARA CAXITO DE ARAÚJO

**SELEÇÃO DE GENÓTIPOS DE *Toona ciliata* FUNDAMENTADA
NAS VARIAÇÕES RADIAIS DO CONTEÚDO DE CARBOIDRATOS
NÃO ESTRUTURAIS NA MADEIRA**

**SELECTION OF *Toona ciliata* GENOTYPES BASED ON THE
RADIAL VARIATIONS OF THE CONTENT OF NON-STRUCTURED
CARBOHYDRATES IN WOOD**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ciência e Tecnologia da Madeira, área de concentração em Utilização da Madeira Como Matéria-Prima, para a obtenção do título de Doutor.

Aprovada em 03 de dezembro 2018
Dr. Lucas Amaral de Melo UFLA
Dr. Paulo Eduardo Ribeiro Marchiori UFLA
Dr. Paulo Fernando Trugilho UFLA
Dr. Thiago Corrêa de Sousa UFAL

Prof. PhD. Sebastião Carlos da Silva Rosado
Orientador

Prof. Dr. Paulo Fernando Trugilho
Coorientador

**LAVRAS-MG
2018**

AGRADECIMENTOS

À Deus e à Maria Santíssima, pelas bênçãos recebidas e pelo conforto nos momentos difíceis.

Aos meus pais, Carlos e Clara Sibeli, que jamais mediram esforços pela felicidade dos filhos; pelo apoio, confiança, amor e proteção; por me ensinar o valor da sabedoria e por serem exemplos de força, fé e dedicação.

Aos meus irmãos, Clariane e João Carlos, por toda amizade e companheirismo.

Aos meus avós, pelo exemplo de amor e lealdade.

Ao Pedro, por seu amor, companheirismo e incentivo, e por tornar os meus dias muito mais felizes.

Ao meu orientador, professor Dr. Sebastião C. da S. Rosado, pelo aprendizado que me proporcionou em relação aos fundamentos da pesquisa científica; pelo entusiasmo, dedicação e empenho durante a elaboração e execução deste projeto.

Aos amigos do laboratório e da sala de estudos pelas experiências compartilhadas e pelos momentos de descontração dentro e fora da universidade. Sou grata por ter conhecido tantas pessoas maravilhosas nesta jornada.

À Universidade Federal de Lavras, ao Programa de Pós-Graduação em Ciência e Tecnologia da Madeira e às instituições de financiamento à pesquisa por viabilizarem a execução deste trabalho. O presente trabalho foi realizado com apoio da Fundação de Amparo à Pesquisa de Minas Gerais (FAPEMIG) e da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

MUITO OBRIGADA!

RESUMO

A ocorrência de períodos secos tem sido cada vez mais frequente devido às mudanças climáticas provocando o aumento da mortalidade de árvores e a redução da produtividade em povoamentos florestais nativos e plantados. Neste estudo buscou-se, por meio da avaliação do estoque de carboidratos não estruturais presentes nos anéis anuais de crescimento da madeira do fuste de *Toona ciliata*, identificar uma característica que possa ser robusta e eficiente para ser utilizada na seleção de genótipos superiores em relação a tolerância à seca. Foram avaliados cinco clones de *T. ciliata* cultivados em dois locais com níveis distintos de estresse ambiental e que passaram por um período de disponibilidade hídrica limitada entre setembro de 2013 e agosto de 2014. Foram verificadas a precipitação e magnitude de seca anuais ocorridas durante o cultivo da população multiclonal nos dois locais de plantio. O conteúdo de amido e de sacarose e o incremento em área basal (IAB) foram quantificados em todos os anéis anuais de crescimento das árvores amostradas. A partir do IAB foram avaliadas a resistência, recuperação e resiliência das árvores ao evento de seca. No local de maior estresse ambiental (Cana Brava) as árvores apresentaram, em média, menor conteúdo de amido e maior conteúdo de sacarose disponíveis na madeira e o diâmetro médio do fuste à altura do peito foi cerca de três vezes inferior ao local com condições de cultivo favoráveis (Campo Belo). Dois clones (XD e XE) apresentaram estabilidade do conteúdo de amido armazenado no fuste entre os locais de plantio, estes materiais genéticos estiveram entre os de maior crescimento diamétrico em Campo Belo e maior sobrevivência em Cana Brava. Houve tendência de comportamento crescente do conteúdo de amido e sacarose de anéis mais antigos para os formados mais recentemente. Em Campo Belo, o teor dos carboidratos não estruturais (CNE) nos anéis anuais de crescimento apresentou correlação negativa com a precipitação anual e não apresentou correlação significativa com magnitude de seca anual ao passo que em Cana Brava estas correlações foram significativas e negativas para todos os clones. Os conteúdos de amido e sacarose se correlacionaram positivamente com a resistência das árvores à seca em Cana Brava e o conteúdo de amido foi inversamente proporcional à recuperação ao período de seca em Campo Belo. Não foi possível observar uma relação clara entre o conteúdo de CNE na madeira e a resistência, recuperação e resiliência ao período de seca, mas há evidências de que clones que armazenam menor conteúdo de amido no fuste tenham melhor crescimento, sob condições de cultivo adequadas, e maior sobrevivência em ambientes mais limitantes. Desta forma, o conteúdo de CNE na madeira é uma característica potencial para ser utilizada em programas de melhoramento genético de *Toona ciliata*, mas a relação entre a variação radial destes carboidratos no fuste e a adaptação desta espécie ao estresse hídrico precisa ser melhor investigada.

Palavras-chave: Cedro australiano. Melhoramento florestal. Seca.

ABSTRACT

The occurrence of periods of drought has been increasingly frequent due to climate change, causing the increase in tree mortality and reduction in the productivity in native and planted forest stands. This study aimed to identify a robust and efficient characteristic to be used in the selection of superior genotypes regarding the tolerance to drought by evaluating the stock of non-structural carbohydrates present in the annual growth rings of the *Toona ciliata* stem. We evaluated five *T. ciliata* clones cultivated at two sites with different levels of environmental stress. We also verified the magnitude of the annual rainfall and drought that occurred during the cultivation of the multiclonal population at both sites. The contents of starch and sucrose and the increase in basal area (IBA) were quantified for all annual growth rings of the sampled trees. Based on the IBA, we evaluated the resistance, recovery, and resilience of the trees to drought. The wood of trees from the site of greater environmental stress (Cana Brava) presented, on average, lower starch and higher sucrose content, with an average diameter at breast height approximately three times lower than those from the site with favorable crop conditions (Campo Belo). Two clones (XD and XE) presented stable contents of starch stored in the stem between the planting sites. These genetic materials presented the highest diameter growth in Campo Belo and greater survival in Cana Brava. There was a tendency of increase in the contents of starch and sucrose from the older to those most recently formed rings. In Campo Belo, the content of non-structural carbohydrates (NSC) in the annual growth rings presented a negative correlation with the annual rainfall and no significant correlation with the magnitude of the annual drought, whereas in Cana Brava these correlations were significant and negative for all clones. The contents of starch and sucrose were positively correlated with the resistance of the trees to drought in Cana Brava, and the content of starch was inversely proportional to the recovery to drought in Campo Belo. It was impossible to observe a clear relationship between the content of NSC in the wood and the resistance, recovery, and resilience of the trees to drought, but there is evidence that clones that store lower contents of starch in the stem present better growth under suitable growing conditions and greater survival in more limiting environments. Thus, the content of NSC is a characteristic with the potential to be used in *Toona ciliata* breeding programs. However, the relationship between the radial variation of these carbohydrates in the stem and the adaptation of this species to water stress must be better investigated.

Keywords: Red Cedar. Forest tree improvement. Drought.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	8
2	REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	10
2.1	Seca e redução do crescimento vegetal	10
2.2	Mecanismos para superar o déficit hídrico	12
2.3	Formação da madeira e características climáticas	14
2.4	Características gerais do cedro australiano	16
3	OBJETIVOS	17
3.1	Objetivos gerais.....	17
3.2	Objetivos específicos.....	17
4	MATERIAL E MÉTODOS	18
4.1	Local de estudo e amostragem.....	18
4.2	Estimativa da magnitude de seca	19
4.3	Quantificação dos carboidratos não estruturais (amido e sacarose)	22
4.4	Avaliação do crescimento.....	23
4.5	Análise dos dados.....	25
5	RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	26
5.1	Identificação dos eventos de seca.....	26
5.2	Carboidratos não estruturais.....	28
5.2.1	Efeito de ambiente e genótipo no conteúdo de carboidratos não estruturais e incremento em área basal	28
5.2.2	Variação interanual do conteúdo de carboidratos não estruturais da madeira ...	33
5.2.3	Carboidratos não estruturais da madeira e suas relações com a resposta do crescimento radial à seca.....	38
6	CONCLUSÕES.....	43
	REFERÊNCIAS.....	44
	APÊNDICE A - Temperaturas máximas e mínimas mensais ocorridas nos municípios de Campo Belo e Cana Brava entre setembro de 2010 e agosto de 2017.	50

1 INTRODUÇÃO

As mudanças climáticas têm alterado o regime hídrico de várias regiões do planeta, tornando cada vez mais frequente a mortalidade de árvores e a redução da produtividade dos povoamentos florestais em função de períodos secos (ALLEN et al., 2010; CLARK; CLARK; OBERBAUER, 2010). Por esse motivo, a utilização de espécies arbóreas e de seus genótipos com maior potencial para suportar os episódios de seca se constitui em um dos principais desafios para a atual silvicultura. Assim, as espécies florestais, especialmente aquelas em processo inicial de melhoramento genético, requerem informações que possam auxiliar na seleção de genótipos mais tolerantes às mencionadas adversidades ambientais.

Neste cenário de mudanças climáticas, é fundamental a compreensão dos processos que estejam associados à tolerância de árvores quando expostas às situações de secas mais intensas e frequentes. Estes conhecimentos possibilitarão a condução de processos de seleção de materiais genéticos capazes de suportar este estresse ambiental.

A fotossíntese e o crescimento celular são os principais processos afetados em situação de estresse hídrico no vegetal decorrente do déficit hídrico no solo, e por sua vez, alteram a assimilação de carbono e produção de biomassa das plantas. Os carboidratos sintetizados a partir do processo fotossintético, como açúcares e amido, apresentam funções vitais nos vegetais, dentre essas se destacam a regulação osmótica, o fornecimento de energia e carbono para o crescimento, rebrota e reprodução, bem como para a sinalização de processos metabólicos necessários ao reparo de danos em vasos condutores embolizados devido à seca (MULLER; PANTIN; GENARD, 2011; NARDINI; LO GULLO; SALLEO, 2011).

A falta de carbono para processos metabólicos e osmorregulação é uma das causas da mortalidade de árvores em situação de déficit hídrico (McDOWELL et al., 2008) e o conteúdo de carboidratos não estruturais (CNE) nas espécies vegetais, incluindo as arbóreas, tem sido relacionado à sensibilidade de diferentes espécies e genótipos às alterações climáticas (SIMARD et al., 2013), de forma que espécies com maior conteúdo de carbono armazenado (amido) teriam maior capacidade de recuperação e sobrevivência frente aos episódios de seca (GALIANO; MARTINEZ –VILALTA; LLORET, 2011; NIINEMETS, 2010; YOSHIMURA et al., 2016).

Alterações no conteúdo de CNE e no incremento em madeira no fuste quando as plantas se encontram sob limitação hídrica são, frequentemente, relatadas na literatura. De acordo com Chaves et al. (1991), o conteúdo de açúcares solúveis tende a aumentar, enquanto o de amido a diminuir em situação de déficit hídrico. Neste sentido, identificar a relação

existente entre o conteúdo de CNE armazenados na planta e sua capacidade de suportar a seca pode fornecer informações relevantes para a seleção de materiais genéticos mais tolerantes ao déficit hídrico, tanto aquele imposto pelo ambiente de cultivo quanto aquele ocasionado por mudanças climáticas durante o ciclo de vida das árvores.

Uma limitação a este tipo de investigação em espécies arbóreas é a dificuldade de avaliar, em condições de campo, as alterações nos conteúdos de CNE na madeira e na formação do lenho antes, durante e após a ocorrência de seca.

A formação do lenho é fortemente influenciada por variáveis ambientais como a disponibilidade de água e, de acordo com Eilmann e Rigling (2012), os anéis de crescimento são indicadores confiáveis do estoque de carboidrato para avaliação de respostas à seca, embora informações contrárias também possam ser observadas na literatura (RICHARDSON et al., 2012).

Conjecturou-se para este estudo que a avaliação do conteúdo dos CNE nos anéis de crescimento da madeira associada às características climáticas ocorridas no período de formação do lenho possa fornecer informações sobre o comportamento de genótipos (clones) de *Toona ciliata* em situação de restrição hídrica e se tornar uma ferramenta para a seleção de materiais genéticos mais tolerantes à seca. Contudo, foi verificado tanto o comportamento de genótipos frente às variações interanuais de precipitação quanto seu comportamento quando cultivados em locais com diferentes níveis de estresse ambiental para identificar como diferentes genótipos interagem com as alterações climáticas.

Assim, compreender as respostas de espécies arbóreas à seca e sua variação intra-específica é fundamental para desenvolver técnicas que permitam aumentar as taxas de sobrevivência das árvores e obter maior produtividade dos plantios em condições de déficit hídrico.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

A partir da revolução industrial e consequente elevação da concentração de gases do efeito estufa na atmosfera, observa-se o aumento da temperatura média global e alterações climáticas em todo o planeta. Entre estas alterações, verifica-se maior discrepância entre a pluviosidade nos períodos secos e chuvosos provocando maior intensidade e frequência de secas em diversas regiões; o que deve se intensificar ainda mais nos próximos 100 anos (Painel Intergovernamental de Mudanças Climáticas - IPCC, 2014).

De acordo com estudos de Fischlin et al. (2007) a temperatura média do planeta deve ter um acréscimo de até 6,6 °C ainda no século XXI o que ocasiona mudanças no regime hídrico podendo elevar, em até 30%, a área da superfície terrestre com seca extrema. Esses eventos tem provocado a redução do crescimento de árvores em algumas florestas tropicais e intensificado os efeitos do déficit hídrico (CLARK; CLARK; OBERBAUER, 2010)

A temperatura e disponibilidade hídrica exercem forte influência no desenvolvimento vegetal, podendo reduzir o processo fotossintético e consequentemente, o sequestro de carbono atmosférico e, frequentemente, o crescimento e a produtividade também declinam (LARCHER, 1986).

O aumento da taxa de mortalidade em populações florestais foi observado em árvores adultas em função de secas regionais, entre 1963 a 2008, no Canadá (PENG et al., 2011) e tem sido objeto de diversos estudos (ALLEN et al., 2010; CAMARERO et al., 2015)

Contudo, o déficit hídrico é um grave obstáculo ao desenvolvimento vegetal (ALLEN et al., 2010) e pode colocar em risco a segurança alimentar e o suprimento de matéria prima vegetal ocasionando prejuízos ambientais, sociais e econômicos.

2.1 Seca e redução do crescimento vegetal

Há consenso entre autores de que seca seja uma condição de umidade insuficiente causada pelo déficit na precipitação durante algum período de tempo (MCKEE; DOESKEN; KLEIST, 1993). Já o estresse hídrico nas plantas devido à deficiência de água pode ser causado pela baixa disponibilidade de água no solo, por fatores que impeçam a absorção de água pelas raízes, como a elevada salinidade e baixa temperatura do solo (seca fisiológica) ou quando as condições ambientais tornam a taxa de transpiração muito intensa (LISAR et al., 2012).

Sob condições de seca, as relações hídricas da planta são alteradas e desencadeiam uma série de reações ao estresse sofrido, como: a perda de turgor celular, o fechamento

estomático, a redução da transpiração e da taxa de assimilação de carbono e modificações anatômicas. Por sua vez, estas alterações levam a modificações no ritmo de crescimento da planta, no particionamento de carbono, no metabolismo e transporte de nutrientes e hormônios, na síntese de proteínas, entre outras (LISAR, et al., 2012; MULLER; PANTIN; GENARD, 2011).

Estas mudanças nos mecanismos moleculares e fisiológicos possibilitam à algumas espécies suportarem períodos de estiagem, porém reduzem a taxa fotossintética e o acúmulo de biomassa como uma consequência da melhor gestão do uso de água pelas plantas (LISAR et al., 2012).

Uma das causas da redução do crescimento vegetal, em condições de seca, é a realocação de carboidratos assimilados na fotossíntese para outras necessidades vitais da planta em detrimento do crescimento da parede celular (McCREE, 1986) havendo a limitação do crescimento pela falta de carbono. De acordo com esta teoria, após o fechamento dos estômatos e a redução da taxa fotossintética algumas espécies reduzem o crescimento, aumentando o conteúdo de carboidratos não estruturais, como amido e açúcares, o que faria com que a planta fosse mais tolerante ao déficit hídrico (DIETZE et al., 2014; PANTIN et al., 2013).

Outra teoria aceita é que a indisponibilidade de água às plantas afeta primeiramente o crescimento celular, antes mesmo da fotossíntese, pois, o movimento da água e de soluto na célula são os responsáveis por gerar a pressão de turgescência necessária ao crescimento celular. Desta forma, sem o crescimento e uso de carboidratos para biossíntese da parede da célula, haveria um acúmulo de carboidratos não estruturais nos tecidos das plantas (DESLAURIERS et al., 2014; PANTIN et al., 2013). Segundo esta hipótese, o alongamento do caule e características morfológicas são, em grande parte, influenciados pelo efeito do estresse hídrico sobre o turgor de células, sendo mais sensível à seca do que à assimilação de carbono (WOODRUFF; BOND; MEINZER, 2004).

A redução do crescimento e produtividade como reação ao déficit hídrico pode ser o sinal que antecede a morte da planta, mas tem sido também, estudada como um mecanismo de resistência do vegetal (REGIER et al., 2009). Em *Abies alba*, por exemplo, a redução do padrão de crescimento pode ser um sinal de vigor, enquanto em *Pinus sylvestris* isso se observa pelas mudanças no conteúdo de açúcares solúveis no alburno (CAMARERO et al., 2015).

Os sinais de alerta que podem ser observados precocemente nas árvores para prever a sua morte induzida pela seca são característicos da espécie e refletem como estas reagem

diante do estresse abiótico (CAMARERO et al., 2015), podendo variar de forma inter e intra-específica.

2.2 Mecanismos para superar o déficit hídrico

Em situação de déficit hídrico no solo, as plantas necessitam de mecanismos para reparação dos danos causados por este tipo de estresse abiótico e que permita a rápida regulação do seu potencial osmótico e adaptação às adversidades do ambiente, garantindo a sua sobrevivência. Estas alterações podem ser determinadas geneticamente e apresentam variações inter e intraespecíficas, entretanto, espécies não adaptadas evolutivamente com mecanismos que confirmam resistência ou resiliência ao déficit hídrico, podem morrer mesmo quando reidratadas após longos períodos de estiagem (YOSHIMURA et al., 2016). A estrutura anatômica da planta, assim como as respostas fisiológicas ao déficit hídrico, são fatores que podem determinar a intensidade e tempo de duração de seca que a planta é capaz de suportar.

O conteúdo de carboidratos não estruturais, que são aqueles que não constituem a parede celular vegetal, tem sido frequentemente investigado por demonstrar importante função na proteção de plantas contra a dessecação, em função de estar associado à regulação osmótica, sinalização e recuperação de estresses abióticos. Diversos estudos demonstram alterações no conteúdo de carboidratos não estruturais (CNE) quando as plantas estão sob condições de déficit hídrico (DESLAURIERS et al., 2014; PINHEIRO; CHAVES; RICARDO, 2001; REGIER et al., 2009) podendo ser um indicativo do risco de mortalidade da espécie (DIETZE et al., 2014).

Quando o solo está com disponibilidade hídrica limitada, tanto plantas com baixas reservas de CNE quanto aquelas com elevado conteúdo de reservas apresentam redução da condutividade hidráulica, entretanto, espécies que acumulam mais CNE tem maior capacidade de recuperar a condutividade hidráulica quando o solo é reidratado (YOSHIMURA et al., 2016). Os estudos baseados nas reservas de CNE sugerem que o maior armazenamento de carbono aumenta a tolerância das plantas a episódios de seca (NIINEMETS, 2010).

As relações observadas podem ocorrer devido ao fato da sacarose, principal produto final da fotossíntese, e os seus produtos de clivagem regular o desenvolvimento da planta e as resposta ao estresse por meio da alocação de carbono e sinalização de açúcar (ROITSCH; GONZÁLEZ, 2004).

O movimento da água nas plantas é conduzido por gradientes de potencial hídrico e os CNE proporcionam a troca contínua de solutos de forma a manter o turgor celular e a integridade vascular para o transporte no xilema e floema. O acúmulo de açúcares no floema gera gradientes de pressão osmótica para o transporte a longa distância no floema e aciona o fluxo de água no xilema (DIETZE et al., 2014), assim, a indisponibilidade de carboidratos compromete a osmoregulação e a condutividade hidráulica podendo levar à morte da planta (SEVANTO et al., 2014). Contudo, sob déficit hídrico, o fluxo do carbono disponível pode ser direcionado para a osmoregulação e não para o crescimento (PANTIN et al., 2013).

Em *Picea mariana* as células vivas começam a produzir oligossacarídeos quando a planta apresenta potencial hídrico foliar abaixo de -0,8 MPa, o que impediria a oxidação celular causada pelo estresse, e em condição de déficit e potencial hídrico inferior a este valor as células acumulam hexoses para regular a osmose (DESLAURIERS et al., 2014).

Pantin et al. (2013) observaram que mudas de *Arabidopsis thaliana* não irrigadas apresentaram menor crescimento devido à falta de turgescência celular para crescimento e à mobilização de CNE para ajuste osmótico para proteger as células vivas. Além da função osmótica para impulsionar o transporte de água na planta, há evidências de que os CNE, particularmente açúcares, estejam envolvidos na detecção e reversão de embolismo (NARDINI; LO GULLO; SALLEO, 2011).

Quando o potencial hídrico foliar é extremamente baixo e há um déficit hídrico no solo, a água presente nos vasos passa, facilmente, do estado líquido para o estado gasoso (cavitação) interrompendo a coluna de água e ascensão da seiva para as folhas. A cavitação permite a entrada de bolhas de ar no lume das células de vasos, o que bloqueia o transporte de água; este processo é denominado de embolia dos vasos (DIXON; JOLY, 1895). Se a hidrólise de carboidratos for um mecanismo para reparo de embolismo, pode ser necessária uma quantidade mínima de carboidrato armazenado para evitar a falha irreversível da condução do xilema e a morte da planta; assim, a limitação de carbono em uma espécie, em função da seca, pode ser a causa da mortalidade das plantas (SALA; WOODRUFF; MEINZER, 2012).

Durante as condições de seca, quantidades elevadas de açúcares solúveis acumulam-se em todos os tecidos para proteger os tecidos vivos e evitar a cavitação (REGIER et al., 2009). De acordo com Salleo et al. (2004) a mudança na quantidade de amido nas células de parênquima ao redor dos vasos está associada à perda de condutividade hidráulica. Supõe-se que o amido armazenado nas células de parênquima que rodeiam os vasos condutores seja hidrolisado a açúcares solúveis que são carregados para os vasos embolizados gerando um

fluxo de água para dentro destes e o seu preenchimento (NARDINI; LO GULLO; SALLEO, 2011).

Além da despolimerização do carboidrato de reserva (amido) e utilização dos açúcares disponíveis no floema para ajuste osmótico e reparação de danos ao sistema de condução hidráulica, as reservas de carboidratos não estruturais representam uma fonte de energia e carbono para a atividade cambial, crescimento estrutural, respiração, rebrota, reprodução e reconstrução da planta após estresse hídrico (GIOVANNELLI et al., 2011; PINHEIRO; CHAVES; RICARDO, 2001; SIMARD et al., 2013).

Devido às várias funções destes compostos de carbono nas plantas, flutuações nas reservas de CNE ocorrem frequentemente, pois o fornecimento de carbono (C) pela fotossíntese não é sincronizada com os diversos processos metabólicos que o demandam. Existe ainda um impasse a respeito dos fatores que determinam o direcionamento do C para o crescimento ou produção de reservas e o tamanho destas reservas a longo prazo (SALA; WOODRUFF; MEINZER, 2012).

Autores aceitam a hipótese de que a reserva de CNE ocorra de forma passiva sendo um indicador do saldo de assimilação de carbono pela planta, de forma que, quando a assimilação excede a demanda as reservas aumentam capturando o carbono excedente e quando a demanda, especialmente para crescimento, supera a assimilação de C pela fotossíntese as reservas servem de suprimento (CHAPIN et al., 1990). Outros autores aceitam a teoria de que a reserva de carbono é regulada de forma ativa, predeterminada pela planta e compete com o crescimento, o qual pode ser limitado pela disponibilidade de C (BALDUCCI et al., 2015; SMITH; STITT, 2007). Este comportamento tem implicações na capacidade de sobrevivência de diferentes espécies em condições limitadas de recurso hídrico no solo, pois diversos autores tem demonstrado que maior reserva de CNE contribui para sobrevivência da árvore em condições de seca (NIINEMETS, 2010; PIPER, 2011; SIMARD et al. 2013; YOSHIMURA et al., 2016).

2.3 Formação da madeira e características climáticas

O xilema de muitas espécies lenhosas tem o crescimento radial marcado pela formação de anéis anuais de crescimento os quais são fortemente influenciados pelas variáveis ambientais e apresentam características distintas entre o período de maior e menor

desenvolvimento; a madeira formada nestes períodos é chamada, respectivamente, de lenho inicial e lenho tardio e constituem um anel de crescimento.

O padrão de crescimento radial e as características da madeira formada são frequentemente associados às condições climáticas ocorridas na época da formação do lenho (EILMANN; RIGLING, 2012). A densidade da madeira, a exemplo, é um parâmetro fundamental para determinar o investimento de carbono em crescimento (CHAVES; OLIVEIRA, 2004). De acordo com Rosner et al. (2014), as propriedades da madeira estão correlacionadas com a sensibilidade do genótipo à seca. Esta afirmativa é muito coerente se observadas as fortes relações entre a disponibilidade hídrica, assimilação de C, reserva de CNE e produção de biomassa.

Devido às relações existentes entre a disponibilidade de C e água e o crescimento radial é esperado que o estudo dos anéis de crescimento anuais e as alterações no conteúdo de CNE em uma escala temporal, forneçam informações sobre a capacidade de sobrevivência e melhor desenvolvimento de diferentes materiais genéticos ao déficit hídrico.

A maioria do C recentemente assimilado é utilizado pelo metabolismo da planta com cerca de um dia de assimilação (MCLAUGHLIN et al., 1979). Os tempos para utilização de novos assimilados no metabolismo varia de horas a dias em folhas e ramos até vários dias a semanas em caules e raízes (DIETZE, et al., 2014). Conforme relatado por Sala; Woodruff e Meinzer (2012), a deposição de grãos de amido nos tecidos de reserva é feita em camadas sucessivas e sua degradação, quando necessária, ocorre de camadas mais externas para as mais internas. As reservas de C nas árvores servem como um tampão de longo prazo para manter a integridade hidráulica em condições ambientais severas e há preferência pela despolimerização do amido armazenado mais recentemente para ser utilizado no reparo de danos. As camadas de amido mais antigas só são usadas muito ocasionalmente quando a demanda por C é muito superior à oferta, o que ocorre durante períodos de estresse extremo (SALA; WOODRUFF; MEINZER, 2012).

No caso da seca de curta duração, as reservas de carbono são relativamente intocadas (SEVANTO et al., 2014), uma vez que as moléculas de água são essenciais em muitas reações de degradação do amido à maltose e hidrólise de sacarose para a produção de hexoses (DESLAURIERS et al., 2014). Em condições de intenso crescimento vegetativo, o amido é hidrolisado gerando açúcares simples, para suprir a atividade meristemática de ápices caulinares e também o crescimento de frutos (PRIESTLEY, 1963) alterando a concentração de amido no parênquima. Autores têm demonstrado que as reservas de CNE são indicativas

de resistência ou resiliência da espécie ao déficit hídrico (DIETZE et al., 2014; GIOVANNELLI et al., 2011; SALA; WOODRUFF; MEINZER, 2012).

Observa-se na literatura que as respostas fisiológicas de diferentes espécies arbóreas para superar o déficit hídrico é variável entre espécies e entre cultivares, estas alterações podem ocorrer na estrutura hidráulica, no metabolismo dos carboidratos não estruturais, na regulação do crescimento e na combinação destes fatores. Assim, o conhecimento do comportamento das espécies cultivadas frente ao déficit hídrico é essencial em programas de melhoramento genético.

2.4 Características gerais do cedro australiano

O cedro australiano (*Toona ciliata* M. Roem) pertence à família botânica Meliaceae. É natural da Ásia e Austrália e, portanto, exótica no Brasil. Esta espécie foi introduzida no Brasil por apresentar resistência natural ao ataque da lagarta *Hypsipyla grandella*, que prejudica o bom desenvolvimento e a qualidade da madeira do cedro brasileiro (*Cedrela fisselis*) e por apresentar adaptação às condições edafoclimáticas brasileiras (PINHEIRO; LANI; COUTO, 2003; PINHEIRO; LANI; COUTO, 2006). A *Toona ciliata* é uma espécie arbórea e pode alcançar até 20 m de altura e níveis consideráveis de produtividade, sendo observado incremento médio anual de 20 a 30 m³.ha⁻¹ (MURAKAMI, 2008)

Esta espécie se desenvolve bem em altitudes entre 500 e 1.500 m, regime pluviométrico de 800 a 1.800 mm/ano e temperatura em torno de 20° a 26°C, suportando até seis meses de estiagem e geadas de curta duração (LAMPRECHT, 1990; MURAKAMI, 2008).

A madeira do cedro australiano apresenta alburno claro e cerne marrom-avermelhado com densidade básica média de 0,337 g.cm³, sendo classificada como uma madeira leve e de boa durabilidade e trabalhabilidade (PEREYRA et al., 2006; PINHEIRO; LANI; COUTO, 2006). É utilizada na indústria de compensados e móveis, produção de caixas para charutos, instrumentos musicais e outras finalidades (LAMPRECHT, 1990).

Anatomicamente, o xilema secundário apresenta camadas de crescimento distintas devido à espessura da parede das fibras; parênquima axial paratraqueal escasso, parênquima radial heterogêneo, vasos com placas de perfuração simples e porosidade anelar ou semi-anelar, assim, os anéis são bastante distintos e geralmente marcados por um cinturão de grandes e numerosos poros e parênquima (SHAH; MEHROTRA, 2017; ZEICH, 2008).

3 OBJETIVOS

3.1 Objetivos gerais

Verificar se as variações radiais no conteúdo de carboidratos não estruturais no fuste são capazes de prever o comportamento de diferentes genótipos de *Toona ciliata* quanto ao crescimento e à sobrevivência de árvores em situações de baixa pluviosidade e identificar na madeira uma característica que possa ser eficiente para ser utilizada na seleção de genótipos superiores para a tolerância à seca e, portanto, incorporada aos programas de melhoramento genético.

3.2 Objetivos específicos

Avaliar o comportamento de materiais genéticos de *Toona ciliata* com diferentes conteúdos de carboidratos não estruturais presentes na madeira quanto ao crescimento radial e sobrevivência de populações clonais sob diferentes condições de cultivo.

Identificar se há variações, entre clones, nas estratégias de armazenamento passivo ou ativo de CNE e se o comportamento de clones, diante de eventos de secas, pode estar relacionado a essas estratégias.

Compreender a variação intraespecífica (clonal) do acúmulo de amido e disponibilização de sacarose nos anéis anuais de crescimento da madeira de *Toona ciliata*, frente a magnitude de seca e precipitação anual ocorridas durante a formação destes anéis, em dois locais de cultivo que apresentam diferentes intensidades de estresse ambiental.

Verificar o efeito do conteúdo de CNE no xilema das árvores nos índices de crescimento: resistência, recuperação e resiliência e se as características do local de cultivo podem afetar esta relação.

4 MATERIAL E MÉTODOS

4.1 Local de estudo e amostragem

Este estudo foi conduzido com a madeira proveniente de dois testes clonais de *Toona ciliata* da empresa Bela Vista Florestal, estabelecido em janeiro de 2010, em delineamento látice; com 40 clones, 30 repetições e uma árvore por parcela. Todos os clones do plantio foram pré-selecionados a partir da seleção precoce dos melhores indivíduos em um teste de procedências/progênes, implantado em 2007 no município de Campo Belo/MG. Os plantios clonais estão dispostos em espaçamento 3 m x 2 m e localizados nos municípios de Campo Belo e Cana Brava, ambos no estado de Minas Gerais.

O município de Cana Brava está localizado à 17° 23' 48" de latitude sul e 45° 50' 05" de longitude oeste, situado na mesorregião noroeste do estado de Minas Gerais com altitude de 760 m. O clima é tropical de savana com estação seca de inverno - Aw de acordo com a classificação de Köppen e Geiger, em que, a temperatura média do mês mais frio do ano é sempre superior a 18°C; o inverno é seco e apresenta precipitação média inferior a 60 mm em pelo menos um dos meses desta estação.

O município de Campo Belo está localizado na mesorregião sul do estado de Minas Gerais, situado à 20°52'42" de latitude sul e 45°16'28" de longitude oeste, com altitude de 918 m. O clima é classificado como temperado úmido com inverno seco e verão quente - Cwa de acordo com a classificação climática de Köppen e Geiger, em que, a temperatura média do mês mais frio do ano está compreendida entre -3°C e 18°C; o inverno é seco com precipitação média inferior a 60 mm em pelo menos um dos meses desta estação e o verão é quente, com temperatura média do mês mais quente superior a 22°C.

Além das características edafoclimáticas, os tratamentos silviculturais realizados nos experimentos também foram distintos entre os locais de plantio. Em Campo Belo foram feitas as adubações de plantio e cobertura além do controle fitossanitário e de mato competição ao passo que em Cana Brava estas operações foram realizadas apenas no momento do plantio e no primeiro ano de cultivo.

A amostragem foi realizada entre abril e maio de 2017, que são os meses em que se inicia a estação seca. Nos locais de plantio, as estações do ano não são bem definidas e os meses com menor incidência de chuva ocorrem entre abril e agosto. A coleta do material vegetal no fim da estação de crescimento (início do outono), em cada localidade, permite identificar quais materiais apresentam maior quantidade de reservas para suportar este

período, pois, de acordo com Giovannelli et al. (2011) e Dietze et al. (2014), cultivares com maior acúmulo de CNE tem melhor tolerância ao déficit hídrico.

Selecionou-se para esta pesquisa apenas os clones que apresentaram rametes com diâmetro à altura do peito (DAP) superior a 7,0 cm e sem danos visíveis de escaldadura nesta posição, pois, valores de DAP inferiores inviabilizariam a individualização dos anéis anuais de crescimento e a escaldadura poderia alterar a composição química das amostras. Desta forma, procedeu-se a classificação dos materiais genéticos no plantio experimental de Cana Brava, por ser o local com restrição quanto aos parâmetros de qualidade do fuste observados na seleção do material de estudo.

As três árvores de maior DAP dos clones FE, MD, XB, XD e XE foram selecionadas nos dois locais de plantio, totalizando 30 amostras (cinco clones, três árvores e dois locais de amostragem).

Dois discos, de aproximadamente 5 cm de altura, foram retirados do fuste de cada árvore entre as alturas de 1,20 m e 1,30 m a partir do solo, sendo um destinado à análise dos carboidratos e outro à avaliação do crescimento diamétrico anual.

Os discos para análise dos carboidratos foram armazenados em um cooler imediatamente após a coleta e transportados para o laboratório onde foram armazenados em freezer à -20°C (GÉRARD; BRÉDA, 2014). Posteriormente, este material foi descongelado e aquecido em forno micro-ondas à potência de 600W durante 90 segundos, para desnaturação das enzimas (HOCH, HICHTER; KÖRNER, 2003) e, em seguida, secos em estufa à 60 °C até massa constante.

Após a secagem, os discos foram lixados e cada anel anual de crescimento (da medula à região cambial, abrangendo a área correspondente ao xilema secundário) foi visualmente identificado e individualizado, totalizando sete anéis de crescimento por disco. A individualização dos anéis anuais foi realizada com auxílio de uma plaina manual e a madeira correspondente a cada anel foi então moída em moinho de facas com peneira de 40 mesh e estocada em freezer a -20 °C até a quantificação dos açúcares na madeira.

O material destinado à avaliação do crescimento foi seco à temperatura ambiente (~25 °C) e lixado para identificação dos anéis anuais de crescimento.

4.2 Estimativa da magnitude de seca

Os dados das chuvas mensais das cidades de Cana Brava e Campo Belo foram obtidos pelo método do inverso da distância ponderada (IDW) (Equação 1), devido à ausência destas informações para os locais de plantio.

O IDW é um método de interpolação de parâmetros, que foi realizado com base em estações meteorológicas vizinhas, no qual se pode estimar o valor de uma característica climática para um local não amostrado.

$$X_p = \frac{\sum_{i=1}^n \left(\frac{1}{d_i^2} \cdot X_i \right)}{\sum_{i=1}^n \left(\frac{1}{d_i^2} \right)} \quad (1)$$

Em que, X_p é a variável interpolada, X_i é o valor da variável da i -ésima localidade vizinha e d_i é a distância euclidiana entre o i -ésimo ponto de vizinhança e o ponto amostrado.

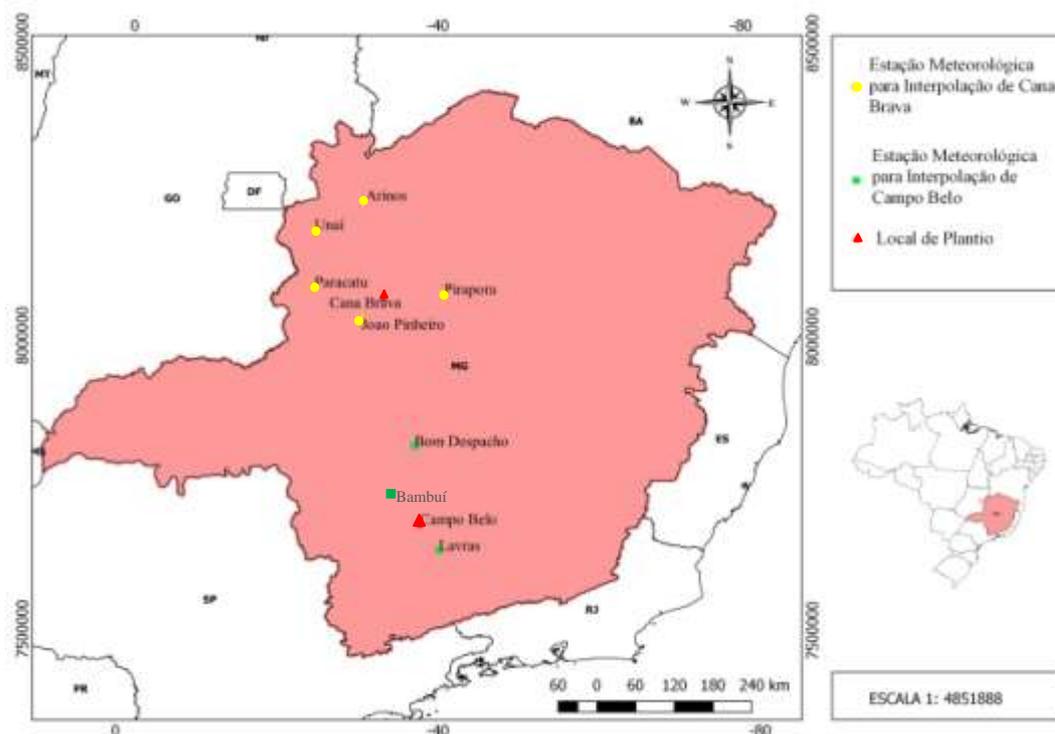
Dados climáticos das estações meteorológicas: 83384, 83481, 83479, 83483 e 83428 foram utilizados para interpolação da precipitação do plantio experimental de Cana Brava e das estações 83582, 83533 e 83687 para o plantio experimental de Campo Belo (TABELA 1; FIGURA 1). As informações encontram-se disponíveis no banco de dados meteorológicos para ensino e pesquisa do Instituto Nacional de Meteorologia (BDMEP-INMET).

Tabela 1 - Coordenadas geográficas das localidades de amostragem e das estações meteorológicas utilizadas para interpolação dos dados pluviométricos.

ID da estação meteorológica	Cidade	Coordenadas geográficas		Distância ao local interpolado (km)
		Latitude (S)	Longitude (O)	
83384	Arinos	15° 54' 36"	46° 06' 00"	105
83582	Bambuí	20° 01' 48"	46° 00' 00"	120
83533	Bom Despacho	19° 40' 48"	45° 21' 36"	128
83481	João Pinheiro	17° 43' 48"	46° 10' 12"	98
83687	Lavras	21° 16' 41"	44° 59' 20"	48
83479	Paracatu	17° 14' 24"	46° 52' 48"	99
83483	Pirapora	17° 21' 00"	44° 54' 36"	93
83428	Unaí	16° 21' 36"	46° 52' 48"	110

Fonte: Instituto Nacional de Meteorologia (2018) – Adaptado

Figura 1 - Distribuição espacial dos plantios experimentais e estações meteorológicas amostradas para interpolação dos dados de precipitação.



Fonte: Da autora (2018)

A intensidade de seca para cada localidade foi determinada pelo Índice de Precipitação Padronizado (IPP) e a partir deste, calculou-se a magnitude de seca de acordo com McKee; Doesken e Kleist (1993). O IPP é baseado em funções de probabilidade de acordo com séries mensais de precipitação e relaciona a precipitação média em um período de tempo especificado com a média e o desvio padrão das séries temporais, sendo capaz de identificar a ocorrência e frequência de seca curta e longa por meio da escala de tempo (três, quatro, seis, doze, vinte e quatro ou quarenta e oito meses) escolhida para o cálculo. Quanto mais longo o período de tempo (12, 24 e 48 meses) mais lentamente o IPP responderá às mudanças de precipitação (MCKEE; DOESKEN; KLEIST, 1993), portanto para diferentes escalas de tempo, diferentes valores de IPP serão obtidos. Considerou-se, neste trabalho, a precipitação ocorrida entre os anos de 1986 e 2017 e foi escolhida a escala temporal de três meses para a determinação do IPP, a qual foi realizada utilizando o programa *SPI SL 6* (National Drought Mitigation Center, 2014).

A Tabela 2 apresenta a classificação da intensidade de seca em função do IPP.

Tabela 2 - Classificação da intensidade de seca pelo índice de precipitação padronizado (IPP)

Índice de precipitação padronizado	
2,0+	Umidade extrema
1,5 a 1,99	Muito úmido
1,0 a 1,49	Umidade
+0,99 a -0,99	Normal
-1,0 a -1,49	Seca moderada
-1,5 a -1,99	Seca severa
-2 ,0 -	Seca extrema

Fonte: MCKEE; DOESKEN; KLEIST (1993).

Para estimar o efeito da intensidade e duração da seca anual sobre o crescimento e variação radial do conteúdo de carboidratos não estruturais, utilizou-se a magnitude de seca (MCKEE; DOESKEN; KLEIST, 1993) a qual se refere ao somatório dos IPP's trimestrais consecutivos com valor inferior a -1 (Equação 2).

$$MS = \sum_{j=1}^x IPP_{ij} \quad (2)$$

Em que, MS é a magnitude de seca, j é o primeiro mês de ocorrência de seca ($IPP < -1$) e x o último mês de ocorrência de seca consecutiva anual para a escala de tempo de $i=3$ meses.

É importante salientar que neste estudo, para o somatório dos eventos de seca, considerou-se o ano trópico ou ano solar, tomando como início o equinócio de primavera, ou seja, o ano tem um ciclo de setembro a agosto, por ser o período estimado para formação do anel anual de crescimento.

4.3 Quantificação dos carboidratos não estruturais (amido e sacarose)

O pó de madeira foi extraído para quantificação de macro e micromoléculas de acordo com a metodologia de Zanandrea et al. (2010).

A massa seca (0,2 g) foi homogeneizada em 5 mL de tampão fosfato de potássio 0,1 M pH 7,0, seguido de banho-maria por 30 minutos a 40°C e centrifugadas a 10.000 g durante 20 minutos. O processo foi repetido uma vez e os sobrenadantes (extrato) foram recolhidos e combinados para as análises de sacarose.

Foram recolhidos 800 µL do extrato (macro e micro) e adicionados a 800 µL de KOH 30% (VAN HANDEL, 1968) e levados a banho-maria (37 °C) por 15 minutos para remoção da sacarose que foi quantificada pelo método da Antrona (YEMM; WILLIS, 1954).

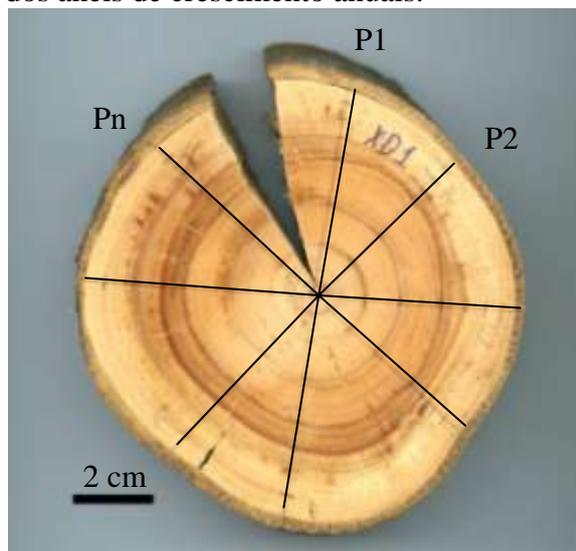
O precipitado da extração de macro e micromoléculas foi ressuscitado com 8 mL do tampão acetato de potássio 200 mM pH 4,8, sendo adicionados 2 mL da solução da enzima amiloglucosidase, na concentração de 1 mg/mL de tampão acetato de potássio 200 mM pH 4,8 para hidrólise do amido. A solução foi levada ao banho-maria a 40°C por 2 horas e centrifugada a 10.000 g por 20 minutos. O sobrenadante foi coletado e o volume completado para 15 mL com água destilada. O amido foi quantificado pelo método da Antrona (YEMM; WILLIS, 1954).

Todas as análises foram realizadas em duplicatas.

4.4 Avaliação do crescimento

As amostras foram avaliadas quanto ao incremento radial de madeira. Para isto, em cada disco amostrado, foram marcadas oito posições radiais (Pn) na secção transversal da madeira (FIGURA 2), e o comprimento dos anéis anuais, em cada posição, foi medido com auxílio do LINTABTM 6 conectado ao software TSAP-Win (Rinntech, Heidelberg, Germany) e equipado com um microscópio binocular (Leica, Heerbrugg, Switzerland)

Figura 2 - Disco amostrado a 1,30 metros do solo e posições radiais (Pn) onde foram medidos os comprimentos dos anéis de crescimento anuais.



Fonte: Da autora (2018)

O incremento radial (I_r) ao final de cada ano de crescimento foi calculado como a média aritmética dos comprimentos do anel mensurados nas oito posições radiais do disco. O I_r foi convertido em incremento em área basal (IAB) (Equação 3), que é a área de secção transversal da produção anual de madeira, ou seja, é equivalente à área do anel de crescimento.

$$IAB = \pi \bar{R}_i^2 - (\pi \bar{R}_{i-1}^2) \quad (3)$$

Em que, IAB é o incremento em área basal no ano de plantio i , em $\text{cm}^2 \cdot \text{ano}$, e \bar{R} é o raio médio da secção transversal de madeira no final do ano de plantio i , em cm, e \bar{R}_{i-1} é o raio médio da secção transversal de madeira no início do ano de plantio i , em cm.

A partir dos dados de IAB foi calculado o incremento médio anual em área basal de acordo com a Equação 4.

$$IMA = \sum_{i=1}^7 IAB_i / 7 \quad (4)$$

Em que IMA é o incremento médio anual, em $\text{cm}^2 \cdot \text{ano}$.

Para avaliar o efeito da disponibilidade de água no crescimento das plantas, o IAB foi comparado antes, durante e após a ocorrência da seca ocorrida no 4º ano de plantio (setembro de 2013/agosto de 2014) por meio dos índices de reação à seca: resistência (R_s), recuperação

(Rc) e resiliência (Rl), de acordo com os procedimentos descritos por Lloret, Keeling e Sala (2011), com modificações. Estas modificações foram realizadas a fim de eliminar o efeito da circunferência dos discos amostrados e consistiram na utilização do IAB para os cálculos e não do comprimento do anel anual de crescimento, como realizado pelos referidos autores.

O cálculo destes índices de reação à seca do 6º ano de plantio não foi possível, pois a seca persistiu no 7º ano não permitindo a avaliação da recuperação das árvores.

A Rs, Rc e Rl foram calculadas, respectivamente, pelas equações 5, 6 e 7.

$$Rs = DS/PreS \quad (5)$$

$$Rc = PosS/DS \quad (6)$$

$$Rl = PosS/PreS \quad (7)$$

Em que PreS é o incremento em área basal pré-seca; DS é o incremento em área basal durante a seca e PosS é o incremento em área basal após a seca.

4.5 Análise dos dados

A análise de variância univariada em um delineamento inteiramente casualizado (DIC), foi utilizada para avaliar o efeito de local de plantio, clone e suas interações na concentração de carboidratos não estruturais (CNE) e no crescimento radial utilizando-se o programa estatístico Sisvar. A base de dados foi composta pelo valor médio de CNE e o diâmetro a altura do peito, aos sete anos de idade, para cada árvore (repetição) e as diferenças entre as médias foram testadas por meio do teste Skott-Knott. Foi verificada, preliminarmente à ANOVA, a normalidade dos dados por meio do teste de Shapiro-Wilk e quando necessário os valores foram transformados em Ln.

A influência da precipitação anual e magnitude de seca anual no conteúdo de CNE foi calculada por meio da correlação de Pearson e a significância testada por meio do teste t com nível de significância de 5% ($p < 0,05$). Os mesmos procedimentos foram utilizados para determinar as associações entre os CNEs e os índices de crescimento (resistência, recuperação e resiliência). Para estas últimas análises foram considerados os valores de CNE do último anel de crescimento (anel 7) de cada árvore, por considerar que este é o potencial do clone, tendo em vista que o conteúdo de CNE nos anéis internos pode não ser fixo e não representar o valor contido no xilema no ano de formação da madeira.

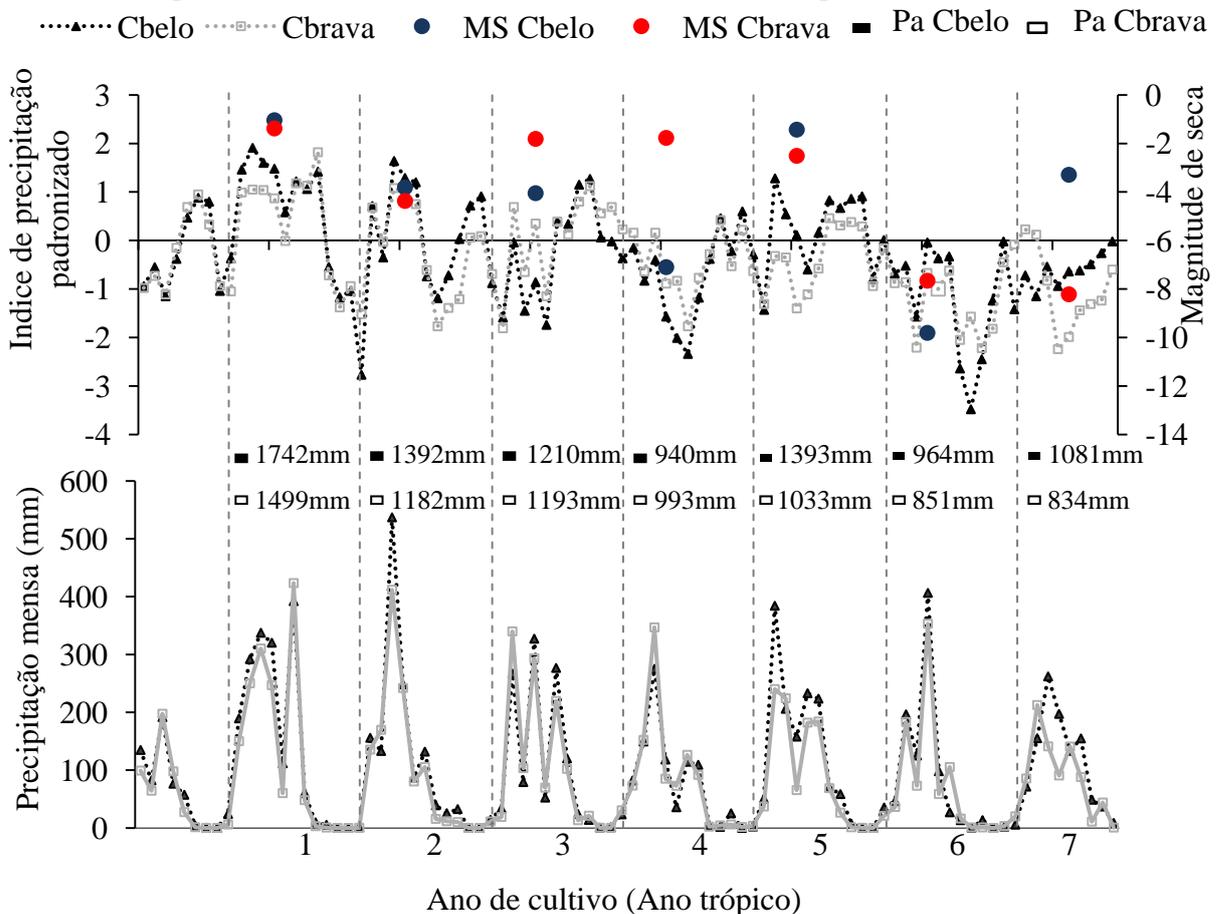
5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

5.1 Identificação dos eventos de seca

A distribuição das chuvas (FIGURA 3) apresenta comportamento semelhante nos locais de amostragem, contudo, em Campo Belo (Cbelo) chove, em média, 1246 mm anuais enquanto em Cana Brava (Cbrava) a precipitação anual média é de 1083 mm.

Apesar da distribuição de precipitação ser semelhante nos locais de plantio o estresse hídrico nos vegetais em Cbrava pode ser mais intenso devido à temperatura do ar ser mais elevada neste local (APÊNDICE A) o que favorece a evapotranspiração e o déficit hídrico nos vegetais.

Figura 3 - Índice de precipitação padronizado, magnitude de seca (MS), precipitação pluviométrica mensal e precipitação pluviométrica anual (Pa) ocorridos nos municípios de Campo Belo (Cbelo) e Cana Brava (Cbrava) durante os anos de cultivo da população multiclonal de *Toona ciliata*. As linhas verticais pontilhadas indicam o mês de setembro (início da primavera).



Fonte: Da autora (2018)

No município de Cbelo ocorre a interrupção do período seco do inverno com chuvas eventuais entre maio e setembro proporcionando melhor distribuição de chuvas e menor efeito da estiagem do inverno sob as plantas do que em Cbrava.

Entre setembro de 2013 e agosto de 2014 e entre setembro de 2015 e agosto de 2016 (4º e 6º anos de cultivo) houve reduções expressivas da precipitação anual nos dois locais de plantio, os valores observados foram, respectivamente de 940 mm e 964 mm, em Cbelo, e 993 mm e 851 mm, em Cbrava.

A Figura 3 também apresenta os Índices de Precipitação Padronizados (IPP) e as Magnitudes de Seca (MS). De acordo com a classificação de Mckee; Doesken e Kleist (1993) (TABELA 2), em Cbelo, ocorreram secas extremas no 2º, 4º e 6º ano de cultivo com duração de 1, 4 e 4 meses de seca, o que levou a valores de MS da ordem de -3,81, -7,1 e -9,8, respectivamente. Em Cbrava, durante o 2º e 4º ano de cultivo ocorreram secas classificadas como severas com duração de 3 e 1 mês e secas extremas durante o 6º e 7º ano com duração de 4 e 5 meses de seca, respectivamente. Nesses dois últimos anos é que se observaram as menores MS nesta localidade (seca mais intensa), que apresentaram valores de -7,7 e -8,2.

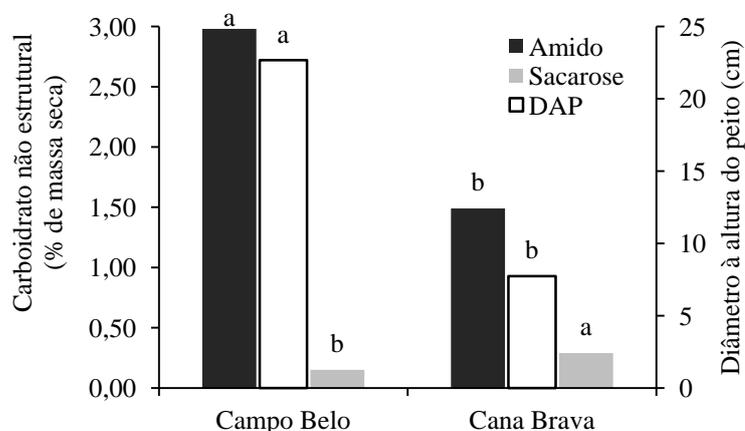
5.2 Carboidratos não estruturais

5.2.1 Efeito de ambiente e genótipo no conteúdo de carboidratos não estruturais e incremento em área basal

O conteúdo de CNE e o crescimento radial do fuste de árvores de *Toona ciliata* aos sete anos de idade foram significativamente afetados pelo local de plantio ($p < 0,05$).

Em Campo Belo (Cbelo), local onde as árvores estiveram submetidas a menor nível de estresse ambiental por apresentar maior volume de precipitação anual, temperaturas máximas e mínimas mais amenas (APÊNDICE A) e manejo adequado do plantio, o diâmetro do fuste à altura de 1,30 cm do solo (DAP) e o armazenamento de amido foram superiores ao observado em Cana Brava (Cbrava) e o conteúdo de sacarose disponibilizada na madeira foi inferior, indicando balanço positivo entre produção e consumo de C e menor necessidade de açúcar solúvel disponível no fuste para osmoregulação naquela localidade (FIGURA 4).

Figura 4 - Armazenamento médio de carboidratos não estruturais e diâmetro à altura do peito (DAP) em uma população multiclonal de *Toona ciliata*, aos sete anos de idade, cultivada em locais com diferentes níveis de estresse ambiental.



Médias seguidas pela mesma letra, para uma mesma característica, não se diferem estatisticamente entre si pelo teste Skott-Knott, a 5% de significância.

Fonte: Da autora (2018).

Em média o armazenamento de amido e sacarose em Cbelo foi de 2,98% e 0,15% da massa seca de madeira, respectivamente, enquanto em Cbrava estes valores representaram 1,49% e 0,29%, estes valores são compatíveis com os encontrados na literatura para o xilema secundário de outras espécies arbóreas (HOCH, HICHTER; KÖRNER, 2003 ; KLEIN et al., 2014; YOSHIMURA et al., 2016).

Em Cbrava, o crescimento diamétrico do fuste foi consideravelmente inferior ao apresentado em Cbelo, logo, houve redução do uso de C para formação de parede celular sem haver aumento das reservas. Muitos estudos demonstram relação inversa entre crescimento e armazenamento de C, sendo que, em condições de seca as plantas reduzem o crescimento e elevam o conteúdo de reservas (HOCH, HICHTE; KÖRNER, 2003 ; PALACIO et al. , 2008 ; SALA; HOCH, 2009; WÜRTH et al. , 2005 ;). Na situação apresentada, por se tratar do cultivo em locais com diferentes condições de estresse ambiental, esta teoria não se aplica, pois deve-se considerar a oferta (fotossíntese) e demanda de carbono (crescimento, respiração, regulação osmótica, refolha) diferenciada nestas localidades.

Em Cbrava houve maior demanda para regulação osmótica e provavelmente a produção de fotoassimilados tenha sido reduzida, pois foi verificada copa menos densa e sem formação de dossel nesta localidade, diferentemente do observado em Cbelo. De acordo O'brien et al. (2014) a fotossíntese é limitada por questões hídricas e nutricionais.

O balanço positivo entre fonte e dreno de C em Cbelo permitiu que os clones expressassem diferenças genotípicas da alocação de C entre reserva e crescimento. Assim, do ponto de vista do melhoramento genético, foi avaliado o conteúdo de CNE entre os clones e locais de plantio, bem como as respostas em termos de incremento médio anual aos 7 anos e a sobrevivência das populações clonais (TABELA 3). A interação entre estas fonte de variação foi significativa ($p < 0,01$) para o conteúdo de CNE na madeira e crescimento radial do fuste.

Tabela 3 - Conteúdo médio de amido e sacarose na madeira, incremento médio anual (IMA) do fuste e percentual de sobrevivência (S) de clones de *Toona ciliata*, aos sete anos de idade, cultivados em dois locais de plantio.

Local Clone	Amido (% massa seca de madeira)		Sacarose (% massa seca de madeira)		IMA (cm ² .ano)		S (%)	
	Campo Belo	Cana Brava	Campo Belo	Cana Brava	Campo Belo	Cana Brava	Campo Belo	Cana Brava
FE	4,25 Aa	0,87 Bb	0,17 Ba	0,24 Ab	53,51 Ab	6,23 Ba	96	82
MD	4,02 Aa	1,72 Ba	0,20 Ba	0,29 Ab	41,65 Ab	5,65 Ba	100	55
XB	3,44 Aa	1,55 Ba	0,17 Ba	0,26 Ab	62,49 Aa	6,96 Ba	100	50
XD	1,41 Ac	1,22 Ab	0,13 Bb	0,22 Ab	75,71 Aa	8,25 Ba	100	72
XE	2,16 Ab	2,11 Aa	0,10 Bb	0,45 Aa	64,33 Aa	6,08 Ba	90	70

Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na linha e minúscula na coluna, por característica, não diferem estatisticamente entre si pelo teste Skott-Knott, a 5% de significância.

Fonte: Da autora (2018).

Em Cbelo, os clones FE e MD apresentaram maior concentração de amido e sacarose na madeira e menor incremento médio anual (IMA) enquanto os clones XD e XE

apresentaram comportamento inverso. O clone XB esteve entre aqueles de maior concentração de CNE, porém, também esteve entre o grupo de maior IMA.

Em Cbrava, os clones apresentaram o mesmo conteúdo de sacarose no xilema secundário, com exceção do XE, e também não se diferenciaram quanto ao IMA. O menor teor de amido na madeira foi observado para os clones FE e XD, os quais foram superiores quanto à sobrevivência da população multiclonal, juntamente com o clone XE que foi capaz de armazenar C e também disponibilizar maior percentual de sacarose no xilema secundário. O conteúdo de sacarose pode ter contribuído para o percentual de sobrevivência observado neste clone, uma vez que a sacarose está associada à manutenção da condutividade hidráulica, processo fundamental para sobrevivência de espécies arbóreas (ROWLAND et al., 2015; SAVI et al., 2016).

O fato dos clones com menor conteúdo de amido ter demonstrado maior êxito quanto a sobrevivência indica que o C assimilado foi utilizado para manutenção das atividades vitais, tendo em vista que, todos os indivíduos em Cbrava estiveram sujeitos a um estresse ambiental contínuo ao longo do ciclo de plantio, devido à ausência de tratos culturais e assim mantém baixo o nível de amido armazenado no corpo da planta. Um inconveniente de manter um baixo percentual de reserva no xilema é que sob a ação repentina de uma seca severa futura (período de estiagem provocado pela mudança climática) estes genótipos podem não ter recursos suficientes para garantir a sobrevivência, como já constatado por trabalhos anteriores com espécies arbóreas (O'BRIEN et al., 2014; YOSHIMURA et al., 2016).

Foi constatada elevada mortalidade dos clones MD e XB em Cbrava (55% e 50%, respectivamente) mesmo estes apresentando conteúdo de amido estatisticamente superior e mesma quantidade de sacarose disponível na madeira que os clones FE e XD. Outros processos podem estar associados à indisponibilidade do uso de CNE nestas populações contribuindo para os percentuais de mortalidade observados, como a falha hidráulica (ROWLAND et al., 2015).

As características anatômicas do xilema, como a quantidade de parênquima associado aos elementos de condução, atributos das células de sustentação e condução são, em grande parte, responsáveis pela resistência à embolia dos vasos condutores em muitas espécies (BRODERSEN; MCELTRONE, 2013). Quando ocorre a embolia, açúcares simples, de baixo peso molecular, são transportados através da membrana do vaso, estabelecendo um gradiente osmótico que promove o deslocamento de água do floema para preenchimento do vaso embolizado (BRODERSEN; MCELTRONE, 2013; NARDINI; LO GULLO; SALLEO, 2011). Assim, a estrutura anatômica do xilema secundário e a inacessibilidade ou ineficiência de

transporte do CNE presente na madeira dos clones MD e XB podem ter contribuído para os percentuais de mortalidade observados nestas populações clonais ocasionando a falha do transporte de água na planta.

As estratégias de particionamento do C entre armazenamento, disponibilidade de açúcar solúvel (sacarose) no xilema e crescimento radial se alteraram em função das condições de cultivo dos clones. Nota-se, entre os locais de plantio, que os clones XD e XE, não alteraram o conteúdo de amido quando cultivados em locais contrastantes quanto ao nível de estresse ambiental, enquanto os demais clones, quando cultivados em Cbrava, reduziram as reservas de C em mais de 50%. Todos os materiais genéticos estudados disponibilizaram maior conteúdo de sacarose no xilema secundário quando cultivados em Cbrava, evidenciando a maior necessidade de regulação osmótica ou atividade metabólica, como respiração de manutenção, nesta localidade.

Com exceção do clone XB, houve relação inversa entre conteúdo de CNE no xilema e IMA dos clones em Cbelo, pois aqueles que armazenaram mais amido apresentaram menor crescimento radial médio do fuste. Essa relação não foi verificada em Cbrava, provavelmente devido às plantas passarem por constantes situações de estresse nesta localidade, tendo privação do crescimento e maior dependência do C assimilado para proteção, como por exemplo: osmorregulação e produção de compostos secundários relacionados à defesa contra aquecimento, herbivoria e xilófagos.

Maior conteúdo de reserva de CNE tem sido relacionado à capacidade de recuperação da condutividade hidráulica e reparo de embolismo contribuindo para sobrevivência das árvores (NIINEMETS, 2010; PIPER, 2011; YOSHIMURA et al., 2016; SIMARD et al. 2013), mas a competição por C entre armazenamento e crescimento e como esse particionamento é regulado no vegetal ainda não está claro (HARTMANN et al., 2013; SALA; WOODRUFF; MEINZER, 2012). Também são escassas as informações sobre a relação entre a alocação de C e a adaptação de diferentes genótipos às condições ambientais mais restritivas considerando a variação espacial e colonização de ambientes mais limitantes.

A biossíntese de amido (carboidrato com função única de armazenamento) pode ocorrer por um processo passivo, quando a oferta de recursos excede a demanda, ou por um processo ativo, em que o armazenamento seria metabolicamente regulado competindo com outros drenos e o crescimento poderia ser limitado pela disponibilidade de C (CHAPIN et al., 1990).

Como os clones XD e XE não alteraram o conteúdo de armazenamento independentemente da condição de estresse imposta pelo ambiente, e os clones FE, MD e XB

reduzem expressivamente as reservas de amido em situação limitante, pode-se inferir que os primeiros apresentam tendência de armazenamento ativo, enquanto os últimos, passivo, por armazenar o excedente entre produção e consumo.

Os clones com armazenamento ativo se destacaram quanto ao crescimento radial do fuste em Cbelo, e quanto à sobrevivência em Cbrava. Entretanto, os clones XB e FE (passivos) também figuraram entre os materiais genéticos com maior crescimento radial do fuste em Cbelo e com maior sobrevivência em Cbrava, respectivamente.

Ao avaliar conjuntamente o crescimento radial do fuste e sobrevivência das populações clonais houve tendência de melhor desempenho daqueles materiais genéticos que apresentam armazenamento ativo (clones XD e XE), pois, sob condições favoráveis, se destacam quanto ao crescimento e em ambiente mais estressante estes apresentaram sobrevivência satisfatória. No entanto, não ficaram claras as vantagens adaptativas a situações de estresse ambiental em função do comportamento ativo/passivo do armazenamento.

Em relação à disponibilidade de açúcar solúvel na madeira também não foi possível estabelecer uma relação de superioridade dos clones, pois, em Cbrava, apesar dos clones MD e XB apresentarem, estatisticamente, o mesmo conteúdo de sacarose no xilema que os clones FE e XD, a mortalidade foi mais elevada para os primeiros. Assim, a sobrevivência das populações clonais não parece estar associada ao particionamento de C no xilema.

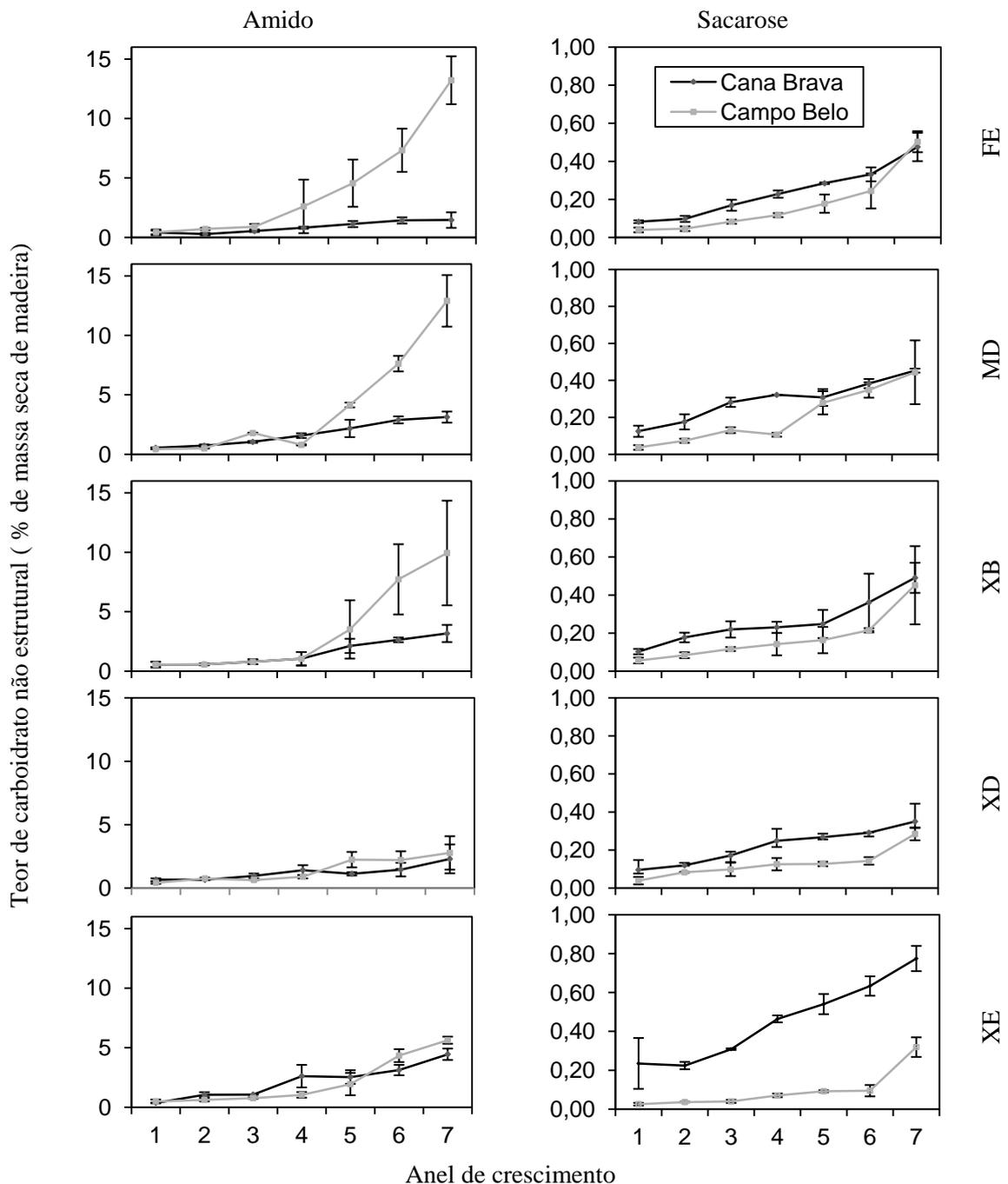
Resultados semelhantes foram obtidos por Hartmann et al. (2013). Os autores verificaram que a mortalidade das árvores não foi precedida pela depleção de reservas de C no fuste das árvores, mas nas raízes.

A mortalidade de árvores devido à ocorrência de secas tem sido atribuída à dessecação em função da falha hidráulica provocada pelo embolismo e incapacidade das plantas recuperarem a condutividade hídrica quando reidratadas ou à falta de carbono “starving” quando o consumo de carboidratos não estruturais supera a fixação de C pela fotossíntese e ocorre o esgotamento das reservas levando à morte das árvores (SAVI et al., 2016; YOSHIMURA et al., 2016). No entanto, em florestas tropicais, a mortalidade de árvores é desencadeada mais pela falha da condutividade hidráulica do que pela limitação de CNE (ROWLAND et al., 2015), o que poderia justificar os resultados observados para a elevada mortalidade dos clones MD e XB.

5.2.2 Variação interanual do conteúdo de carboidratos não estruturais da madeira

O padrão radial de variação (medula-cambio) de amido e sacarose presentes na madeira se diferiu entre os clones e estes apresentaram variações expressivas da distribuição interanual destes carboidratos em função do local de plantio (FIGURA 5).

Figura 5 - Teor de carboidratos não estruturais (amido e sacarose) nos anéis de crescimento de cinco clones de *Toona ciliata* cultivados nos municípios de Campo Belo e Cana Brava, em Minas Gerais. (Barras verticais = desvio padrão)



Fonte: Da autora (2018)

As curvas de CNE (amido e sacarose) demonstraram tendência de comportamento crescente do conteúdo destes componentes no sentido do 1º ao 7º anel anual de crescimento, ou seja, variam em função da idade do tecido xilemático, sendo que, quanto mais próximo ao floema, e portanto mais jovem, maior a concentração de amido e sacarose na madeira.

O conteúdo de amido foi semelhante do 1º ao 7º anel anual de crescimento nos materiais genéticos cultivados em Cbrava, enquanto, em Cbelo, este comportamento foi apresentado apenas pelos clones XD e XE. Para os demais clones, no 5º, 6º e 7º anel anual de crescimento o conteúdo de amido armazenado foi superior àquele apresentado pelos anéis 1 a 4. O padrão radial do conteúdo de CNE no fuste das árvores cultivadas em Cbrava se apresentou mais uniforme, possivelmente devido às árvores estarem sob condição de estresse ambiental constante e haver menor disponibilidade de C para armazenamento.

Para os clones FE, MD e XB a diferença de armazenamento entre os dois locais de cultivo foi observada apenas a partir do 5º anel de crescimento, quando o conteúdo de amido dos clones cultivados em Cbelo passa a ser crescente no sentido da madeira mais externa e conseqüentemente mais próxima ao floema.

Não foram observadas diferenças do padrão de armazenamento de amido nos anos de maior intensidade de seca, anos 4 e 6, em nenhum dos locais de cultivo. Provavelmente a distribuição radial de reservas está mais associada à proximidade do anel de crescimento à região do floema (tecido responsável pela distribuição de fotoassimilados para todos os órgãos da planta) do que à precipitação ocorrida durante a formação do xilema. Desta forma, é possível que à medida que o anel de crescimento se distancie do floema o conteúdo de amido estocado neste tecido decaia em função do consumo destas reservas sem o reabastecimento.

Resultados semelhantes quanto ao aumento do conteúdo de CNE com a proximidade do floema foram observados por Zhang et al. (2014) ao avaliarem a madeira interna (madeira escura) e madeira externa (madeira clara) amostradas no fuste à altura do peito de doze espécies de clima temperado. O conteúdo (% de massa seca de madeira) e a distribuição radial de CNE no xilema de *Acer campestre* e *Quercus petraea* (HOCH, HICHTER; KÖRNER, 2003) e *Fagus sylvatica* (GÉRARD; BRÉDA, 2014) também se apresentaram semelhantes aos observados para a *Toona ciliata* neste estudo.

O conteúdo inferior de amido em anéis de crescimento mais velhos pode ter ocorrido devido a hidrólise e translocação dos produtos para suprir a demanda por C em regiões em crescimento. Estudos demonstram que o crescimento secundário utiliza o carbono assimilado mais recentemente e que os carboidratos armazenados não estão envolvidos no processo de formação da madeira, porque sua disponibilidade é reduzida sob a seca (EILMANN et al.,

2010), porém outros autores relataram que o carbono armazenado há mais de uma década pode ser acessado quando a planta está estressada ou fisicamente danificada (DIETZE et al., 2014; GÉRARD; BRÉDA, 2014; RICHARDSON et al., 2012).

É importante salientar que os estudos para verificar a mobilização de reservas para uso estrutural têm sido realizados com espécies de clima temperado, que passam por invernos rigorosos e, portanto, são mais dependentes das reservas para manutenção dos processos vitais e crescimento do que espécies de florestas tropicais.

Outra opção é que a depleção destas reservas tenha ocorrido em função do consumo de carbono para biossíntese de compostos secundários presentes na região do cerne (BAMBER, 1961), já que estas reservas não seriam móveis devido ao cerne não apresentar condutividade hidráulica e, presumivelmente, sem funções fisiológicas. Corroborando com a teoria de utilização das reservas de C em anéis anuais de crescimento mais internos, Zhang et al. (2014) verificaram variação sazonal do conteúdo de CNE na madeira interna (definida como a região mais escura do xilema) em 12 espécies arbóreas de clima temperado com idade entre 50 e 60 anos, indicando que ainda há mobilização ou utilização destes açúcares presentes na região mais velha do xilema.

Neste trabalho não foi avaliada a divisão entre cerne e alburno e zona de transição do xilema. A variação radial de reservas estaria associada à funcionalidade do tecido sendo que a região com maior atividade de transporte hídrico (alburno externo) tem maior necessidade de regulação do potencial osmótico apresentando, portanto, maior conteúdo de açúcares.

Relacionar o conteúdo destes carboidratos aos eventos ocorridos durante a formação de anéis de crescimento mais antigos ainda é um desafio já que estas reservas podem ser mobilizadas para o suprimento de C em regiões da madeira formadas mais recentemente ou utilizados para biossíntese de substâncias secundárias que compõe a madeira. Assim, a função do C disponível no xilema em regiões mais internas (mais próximas à medula) ainda necessita de estudos e a avaliação destes clones em idades mais avançadas será fundamental para esclarecer o armazenamento de amido e sacarose nos anéis anuais de crescimento.

O conteúdo de CNE no xilema apresentou baixas correlações com a magnitude de seca e correlações de média intensidade com a precipitação anual em Cbelo. Em Cbrava, estas associações foram negativas e significativas para todos os clones (TABELA 4). Ou seja, quanto menor o valor de MS (seca mais intensa) e menor a precipitação anual, maior o valor de amido e sacarose na madeira, e vice-versa.

Tabela 4 – Coeficiente de correlação de Pearson entre o conteúdo de carboidratos não estruturais e a magnitude de seca (MS) e precipitação anual (PP) dos plantios clonais de *Toona ciliata* instalados nos municípios de Campo Belo e Cana Brava.

	Local	CNE	Clones				
			FE	MD	XB	XD	XE
MS	Campo Belo	Amido	0,02 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,12 ^{ns}	0,00 ^{ns}	-0,14 ^{ns}
		Sacarose	0,07 ^{ns}	-0,06 ^{ns}	0,04 ^{ns}	0,04 ^{ns}	0,23 ^{ns}
	Cana Brava	Amido	-0,62*	-0,74*	-0,75*	-0,54*	-0,74*
		Sacarose	-0,72*	-0,66*	-0,76*	-0,58*	-0,69*
PP (mm)	Campo Belo	Amido	-0,49*	-0,46 ^{ns}	-0,42 ^{ns}	-0,38 ^{ns}	-0,53*
		Sacarose	-0,49*	-0,48 ^{ns}	-0,49*	-0,58*	-0,41 ^{ns}
	Cana Brava	Amido	-0,76*	-0,88*	-0,78*	-0,68*	-0,89*
		Sacarose	-0,86*	-0,93*	-0,79*	-0,84*	-0,85*

*Significativo a 5% de significância, pelo teste t. ^{ns}: não significativo a 5% de significância, pelo teste t.

Fonte: Da autora (2018).

As correlações observadas para o conteúdo de amido no xilema em Cbrava podem ser atribuídas à redução do crescimento dos clones, devido à redução do turgor celular em períodos de déficit hídrico gerando menor demanda de C para o crescimento e o armazenamento do carbono excedente assimilado pela fotossíntese (DESLAURIERS et al., 2014; PANTIN et al., 2013; WOODRUFF; BOND; MEINZER, 2004; WURTH et al., 2005). Este processo ocorre devido ao déficit hídrico afetar primeiramente o crescimento, antes mesmo da fotossíntese, o que pode elevar temporariamente o teor de carboidratos não estruturais (MULLER; PANTIN; GENARD, 2011). Assim, o crescimento durante a seca não foi prejudicado pela falta de carboidratos provenientes da fotossíntese e o armazenamento de amido, neste período, se comportou como uma reserva do C excedente, que foi atribuído à redução do crescimento induzido pelo déficit hídrico.

Infere-se, neste trabalho, que a relação verificada em Cbrava tenha ocorrido devido a duração das secas (ver FIGURA 3) não ter sido suficiente para gerar a redução expressiva da fotossíntese. Para haver aumento da reserva é necessário um balanço positivo entre fonte e drenos. Em caso de secas mais duradouras, que limitem também a fotossíntese (tempo ainda não definido para o cedro), poderia ocasionar maior demanda de carboidratos não estruturais para manutenção dos processos vitais, como respiração e osmoregulação, do que estaria sendo produzido, reduzindo o conteúdo das reservas (ADAMS et al., 2013; McDOWELL et al., 2008; SAVI et al., 2016).

O aumento do conteúdo de sacarose com a redução da PP ou da MS (seca mais intensa) se deve à necessidade destes açúcares solúveis na madeira a fim de gerar diferença de potencial osmótico necessário para absorção e transporte de água pelo do xilema. Hoch,

Hichter e Körner (2003) também observaram menores valores de CNE na madeira de espécies folhosas em períodos em que estas apresentaram maior crescimento, corroborando com a relação inversa entre armazenamento e crescimento, encontrados para o cedro australiano. Outras pesquisas com plantas lenhosas tem demonstrado aumento no conteúdo de CNE armazenado sob seca moderada em detrimento da redução do crescimento (NARDINI et al., 2016; WURTH et al., 2005).

Em Cbelo, os eventos de seca ocorridos não foram suficientes para gerar uma alteração no conteúdo de CNE no xilema da maioria dos clones levando a crer que nesta localidade as árvores não foram sensíveis à variação da disponibilidade hídrica interanual.

Para gerar alteração no metabolismo da planta, o déficit de precipitação deve ser suficiente para que ocorra o estresse hídrico no vegetal desencadeando assim reações de resposta à seca, como redução do crescimento, redução da fotossíntese e maior consumo de carbono na respiração.

Contudo, deve se considerar a disponibilidade de água para as plantas não apenas provenientes da precipitação, mas também aquela armazenada no solo e disponível ao sistema radicular, pois, a redução da precipitação pode não ser suficiente para gerar estresse hídrico no vegetal. Em Cbelo, por ter condições climáticas e de manejo mais adequadas, as árvores podem ter desenvolvido sistema radicular mais profundo o que permitiu melhor exploração do solo e o suprimento de água a partir de recursos hídricos mais profundos, conforme já demonstrado por Dawson (1996) e Puhe et al. (2003), evitando o estresse hídrico e mantendo o balanço de carbono.

Comparando-se os locais de plantio, pode-se afirmar que a relação entre intensidade de seca e disponibilidade de carboidratos solúveis ou de reserva é dependente da intensidade de estresse imposto pelo ambiente de cultivo; visto que, em Cbelo os CNEs foram pouco influenciados pelas variações de PP ou MS, enquanto em Cbrava estes carboidratos na madeira se apresentaram fortemente correlacionados com estas variáveis ambientais ($-93 < r < -54$; $p < 0,05$).

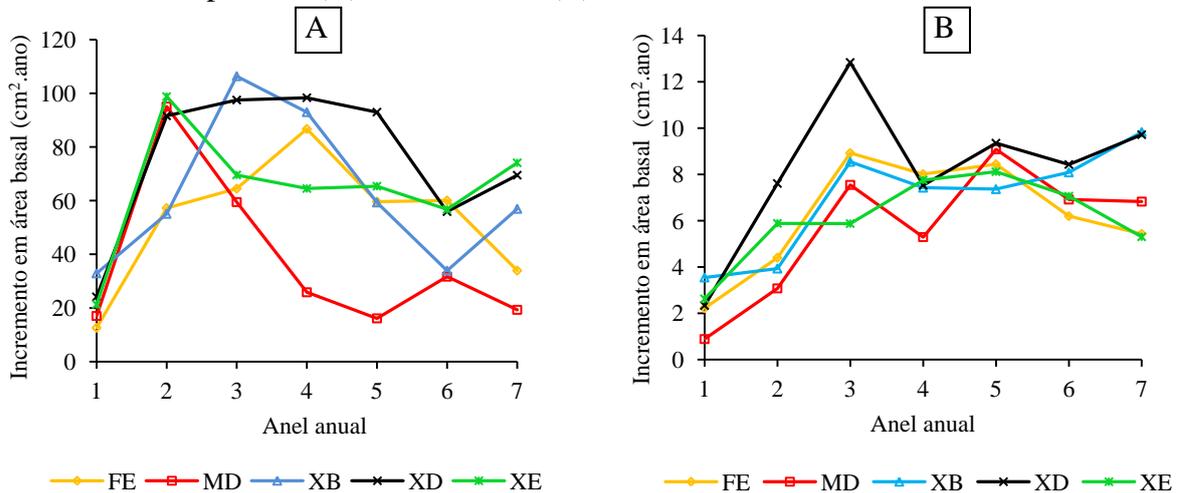
Esses resultados evidenciam a complexidade da resposta das árvores à estresses ambientais, especialmente da reserva de CNE em que a relação entre a fonte de carbono e os diferentes drenos é sensível às variações do ambiente e sendo que os drenos são variados e de difícil quantificação.

5.2.3 Carboidratos não estruturais da madeira e suas relações com a resposta do crescimento radial à seca

A capacidade interespecífica ou intraespecífica de armazenar carboidrato de reserva, disponibilizar C para regulação osmótica, crescimento, respiração e outros drenos é relacionada à susceptibilidade ou resistência das árvores para suportarem períodos de déficit hídrico, sendo que, espécies com menor quantidade de CNE seriam mais sensíveis à seca. A sensibilidade das espécies a períodos de déficit hídrico é, geralmente, mensurada por meio de variações no crescimento (EILMANN; RIGLING, 2012) e mortalidade de árvores e mudas (ALLEN et al., 2010; GALIANO; MARTINEZ –VILALTA; LLORET, 2011; O'BRIEN et al., 2014).

O IAB anual em Cbelo foi variável entre os clones e a seca que ocorreu durante a formação do 4º anel anual de crescimento não gerou uma variação significativa do crescimento radial deste anel. Entretanto, a ocorrência desta seca reduziu o crescimento anual dos clones quando cultivados em Cbrava, com exceção do XE (FIGURA 6).

Figura 6 - Incremento em área basal anual, ocorrido nos anos de formação dos anéis de crescimento 1 a 7, em cinco clones de *Toona ciliata* cultivados nos municípios de Campo Belo (A) e Cana Brava (B)



Fonte: Da autora (2018)

Nota-se em Cbrava que o IAB dos clones MD e XD foram os mais afetados pela seca do 4º ano de plantio apresentando uma redução, em relação ao ano anterior, de 30% e 58% no incremento em área do anel, respectivamente, sendo, portanto, os genótipos menos resistentes à seca nesta localidade.

A redução do crescimento e produtividade como reação ao déficit hídrico pode ser o sinal que antecede a morte da planta, mas tem sido também, estudada como um mecanismo de resistência do vegetal (CAMARERO et al., 2015; REGIER et al., 2009).

Em Cbrava, todos os clones tiveram aumento do incremento radial do anel anual de crescimento no 5º ano de plantio quando houve a recuperação da precipitação média anual (APÊNDICE A), demonstrando boa recuperação, contudo foi observada uma melhor recuperação para os clones MD e XD com acréscimo de 71% e 24% no IAB em comparação com o ano da ocorrência de seca. A capacidade de se recuperar em um curto prazo é um forte indicador da aptidão das espécies para suportarem secas periódicas (EILMANN; RIGLING, 2012) que são cada vez mais frequentes com as atuais perspectivas de mudanças climáticas (ALLEN et al., 2010).

Apesar de estes clones apresentarem diferentes estratégias de armazenamento de amido na madeira e distribuição radial de CNE também distinta entre si foi observado comportamento semelhante entre estes quanto à resistência e recuperação após a seca. Outros fatores como a estrutura macro e micro anatômica do fuste podem influenciar na susceptibilidade ou resistência da planta ao déficit hídrico (APARECIDO et al., 2015; BRODERSEN; McELRONE, 2013, SANTINI et al., 2016) por estarem diretamente ligadas à eficiência do transporte de água. O crescimento vegetal está intimamente associado ao turgor celular sendo esta uma característica necessária ao crescimento. Desta forma, genótipos com maior eficiência do uso e transporte de água podem ter condições mais propícias para manter e/ou retomar o crescimento após seca.

Em Cbelo, os clones XD e XE tiveram maior IAB após o ano de seca em relação aos demais genótipos demonstrando, comparativamente, melhor recuperação e resiliência, já que mantiveram o crescimento do ano anterior, enquanto os demais clones o reduziram. Estes genótipos foram os que apresentaram menor armazenamento médio de amido e menor conteúdo médio de sacarose disponível no xilema (TABELA 3) sugerindo que priorizam o crescimento em detrimento do armazenamento.

De acordo com Eilmann e Rigling (2012), a avaliação anual por meio de anéis de crescimento é o melhor método para verificar a tolerância de plantas à seca de espécies por revelar diretamente, o efeito de um ano de seca no crescimento vegetal atual e subsequente. É

importante ressaltar que, em Cbelo, o crescimento demonstrou pouco efeito da variação de precipitação anual não sendo possível observar um padrão de comportamento do IAB destes materiais genéticos com as reduções de PP no 4º e 6º anos de plantio. Esse desempenho pode ter sido induzido pelos mesmos motivos que os citados para explicar as baixas correlações entre CNE e seca (TABELA 4), ou seja, a variação de PP não ter sido suficiente para induzir o estresse hídrico nas árvores nesta localidade.

Em Cbelo foram observadas correlações negativas e significativas ($p < 0,05$) entre o teor de amido e a recuperação do crescimento das árvores. Por outro lado, o conteúdo de amido e sacarose apresentou associação positiva e significativa ($p < 0,05$) com a resistência ao período de seca em Cbrava (TABELA 5).

Tabela 5 - Coeficientes de correlação de Pearson entre o teor de carboidratos não estruturais na madeira do fuste de *Toona ciliata* e índices de resistência (Rs), recuperação (Rc), resiliência (Rl) e crescimento diamétrico aos sete anos de idade (DAP₇) de árvores cultivadas em duas localidades.

		Rs	Rc	Rl	DAP ₇
Local					
Amido	Campo Belo	-0,12 ^{ns}	-0,66*	-0,48 ^{ns}	-0,63*
	Cana Brava	0,56*	-0,16 ^{ns}	0,45 ^{ns}	-0,07 ^{ns}
Sacarose	Campo Belo	0,28 ^{ns}	-0,47 ^{ns}	-0,07 ^{ns}	-0,45 ^{ns}
	Cana Brava	0,61*	-0,15 ^{ns}	0,48 ^{ns}	-0,28 ^{ns}

*Significativo a 5% de significância, pelo teste t. ^{ns}: não significativo a 5% de significância, pelo teste t

Fonte: Da autora (2018).

Era esperado que fenótipos de maior armazenamento de amido fossem associados a melhor recuperação à seca, pois, estas árvores seriam capazes de despolimerizar maior quantidade de açúcares solúveis para reparar falhas de condutividade hidráulica e recuperar o abastecimento de água com a reidratação do solo no 5º ano de plantio, como já verificado em estudos realizados por Nardini; Lo Gullo e Salleo et al. (2011) e Yoshimura et al. (2016).

Árvores com maior predisposição para armazenamento de carboidrato no xilema tenderam a apresentar limitação do IAB do anel anual formado após o período de seca em Cbelo, o que refletiu em menor recuperação e resiliência. Contudo, acredita-se que após um período de restrição hídrica, clones que apresentam predisposição para o acúmulo de carboidrato no parênquima não utilizam o C armazenado para recuperar os níveis de crescimento do anel, enquanto os clones que já reservam menos C e crescem mais,

conseguem recuperar o crescimento após secas.

O maior conteúdo de CNE é relacionado à recuperação de plantas durante a reidratação do solo após um período de seca, o que ocorre em função destes compostos favorecerem o restabelecimento da condutividade hídrica (SAVI et al., 2016). Este comportamento estaria mais associado à sobrevivência das espécies do que à retomada imediata do crescimento, que foi a variável avaliada neste estudo para quantificar a recuperação à seca e por isso as correlações podem não ter sido significativas para a maioria das situações.

Uma dificuldade em comparar o comportamento do cedro australiano com outros trabalhos realizados a cerca deste tema é que os estudos disponíveis são realizados, em sua maioria, com mudas em situações controladas de seca e reidratação em casa de vegetação (TOMASELLA et al., 2017), em árvores adultas com avaliação em longa escala temporal, em que a maturidade dos indivíduos pode proporcionar resposta diferenciada e/ou em espécies que se desenvolvem em climas temperados (GÉRARD; BRÉDA, 2014; SAVI et al., 2016; ZHANG et al., 2014).

Uma possível justificativa para clones que armazenam mais carboidrato terem apresentado propensão a resistir à seca não reduzindo seu crescimento, em Cbrava, seria que estas reservas teriam suprido a demanda por energia, C para atividade cambial e regulação osmótica na época de ocorrência das secas reduzindo o tamanho da reserva acumulada naquela época. De acordo com Richardson et al. (2012) as reservas de CNE podem suprir o metabolismo e o crescimento das árvores em momentos de estresse. Entretanto, se o C armazenado fosse responsável por suprir a demanda para o crescimento durante a seca, nestes anos deveria haver uma depleção das reservas de amido, o que não ocorreu para esta espécie, conforme encontrado pelas correlações negativas entre o volume de chuvas e magnitude de seca com amido e sacarose (TABELA 4) e também pode ser visualizado no perfil interanual de armazenamento de amido (FIGURA 5).

Conforme verificado na Tabela 3 clones com maior capacidade de armazenar amido ou disponibilizar sacarose no xilema secundário não terão, necessariamente, melhor desempenho quando cultivados em locais com maior nível de estresse. Entretanto, com a ocorrência de episódios de seca durante o ciclo de cultivo, estes carboidratos podem ser relacionados às respostas de crescimento como recuperação e resistência dos indivíduos, mas estas relações ocorrem de forma diferenciada em diferentes sítios o que dificulta a interpretação da tolerância à seca desta espécie.

Savi et al. (2016) identificaram que a reversão do embolismo em vasos condutores de angiospermas lenhosas, aos três anos de idade, esteve relacionada à concentração de açúcares solúveis no caule mas não à concentração de amido neste tecido.

Outros trabalhos têm demonstrado que as reservas de C são indicativos de resistência ou resiliência da espécie ao déficit hídrico (DIETZE et al. 2014; GIOVANNELLI et al., 2011) indicando que o maior armazenamento de carbono aumenta a tolerância das plantas à episódios de seca (NIINEMETS, 2010).

O C armazenado em árvores pode ser necessário para manter a integridade vascular, particularmente durante episódios de estresse severo (SALA; WOODRUFF; MEINZER, 2012). Provavelmente, devido à integridade vascular, clones com característica de armazenar mais amido e disponibilizar mais sacarose no xilema apresentaram maior propensão para resistir à seca mantendo o crescimento, como ocorreu em Cana Brava.

6 CONCLUSÕES

Sob condições de estresse ambiental (Cbrava) todos os clones apresentaram restrição do crescimento radial e do armazenamento de amido no xilema, contudo, maior conteúdo de sacarose foi disponibilizado neste tecido.

Houve diferença significativa quanto ao conteúdo de carboidrato não estrutural armazenado no fuste e foram observados clones com características de armazenamento passivo e armazenamento ativo. Clones com armazenamento ativo tem maior capacidade de sobrevivência quando cultivados em ambiente com estresse contínuo e maior crescimento quando cultivados em ambiente sob práticas de manejo adequadas, em comparação à clones com armazenamento passivo. Estes resultados apontam direções para o desenvolvimento de estudos necessários ao melhoramento genético de espécies arbóreas.

As condições de cultivo interferem nas respostas do conteúdo de amido e sacarose na madeira e crescimento radial do fuste frente à variação de precipitação e magnitude de seca interanuais. Plantas cultivadas sob estresse ambiental contínuo (Cana Brava) são mais afetadas pela variação da disponibilidade hídrica, de forma que secas mais intensas ocasionam aumento do conteúdo de amido e sacarose na madeira.

A variação radial de CNE nos anéis anuais de crescimento não foi capaz de indicar, de forma clara, aqueles materiais genéticos mais tolerantes à seca induzida por variações no clima, porém, o conteúdo médio de amido no fuste forneceu uma estimativa dos clones mais produtivos sob condições de manejo adequadas (Campo Belo) e daqueles com maior sobrevivência sob condições de estresse ambiental contínuo (Cana Brava). Assim, o conteúdo de amido na madeira mostrou-se uma ferramenta potencial para ser utilizada em programas de melhoramento genético, necessitando de estudos mais aprofundados acerca deste tema.

REFERÊNCIAS

- ADAMS, H. D. Nonstructural leaf carbohydrate dynamics of *Pinus edulis* during drought-induced tree mortality reveal role for carbon metabolism in mortality mechanism. **New Phytologist**, n. 197, p. 1142-1151, 2013.
- ALLEN, C. D. et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. **Forest, Ecology and Management**. v. 259, p. 660–684, 2010.
- APARECIDO, L. M. T. et al. Ecological applications of differences in the hydraulic efficiency of palms and broad-leaved trees. **Trees - Structure and Function**, v. 29, n. 5, p. 1431–1445, 2015.
- BALDUCCI, L. et al. Effects of temperature and water deficit on cambial activity and woody ring features in *Picea mariana* saplings. **Tree Physiology**. V. 33 p. 1006–1017, outubro, 2013.
- BAMBER, R. K. Sapwood and Heartwood, TECHNICAL PUBLICATION, Forestry commission of new south wCle, number 2, 1961.
- BRODERSEN, C R.; McELRONE, A. J. Maintenance of xylem network transport capacity: a review of embolism repair in vascular plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 4, p. 1-11, abril de 2013.
- CAMARERO, J. J. et al. To die or not to die : early warnings of tree dieback in response to a severe drought. **Journal of Ecology** ,V. 103, p. 44–57, 2015.
- CHAPIN, F.S.; SCHULZE, E. D.; MOONEY, H. A. The ecology and economics of storage in plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 21, p.423– 427, 1990
- CHAVES, M. M. Effects of water deficits on carbon assimilation. **Journal of Experimental Botany**. V. 42, p. 1-16, 1991.
- CHAVES, M. M; OLIVEIRA, M. M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. **Journal of Experimental Botany**, v.55, p. 2365-2384, 2004
- CLARK, D. B.; CLARK, D. A.; OBERBAUER, S. F. Annual wood production in a tropical rain forest in NE Costa Rica linked to climatic variation but not to increasing CO₂. **Global Change Biology**, v. 16, p. 747–759, 2010.
- DAWSON, T. E. Determining water use by trees and forests from isotopic, energy balance and transpiration analyses: the roles of tree size and hydraulic lift. **Tree Physiology**, n. 16, p. 263–272, 1996.
- DESLAURIERS, A. et al. Impact of warming and drought on carbon balance related to wood formation in black spruce. **Annals of Botany**, v.114,p. 335–345, junho, 2014.

DIETZE, M. C. et al. Nonstructural carbon in woody plants. **Annual Review of Plant Biology**. v. 65, n. 1, p. 667–687, 2014. Disponível em: <<http://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev-arplant-050213-040054>>. Acesso em: 14 de janeiro de 2017.

DIXON, H. H.; JOLY, J. **On the ascent of sap**. Philosophical Transactions of the Royal Society, London, Serie B 186, 563-576, 1895.

EILMANN, B.; RIGLING, A. Using tree-growth analysis to estimate drought tolerance of different tree species. **Tree Physiology**, v. 32, p.178–187, January, 2012.

EILMANN, B. et al. Fast response of Scots pine to improved water availability reflected in tree-ring width and $\delta^{13}C$. **Plant, Cell & Environment**, n. 33, p. 1351–1360, 2010.

FISCHLIN A. et al. **Ecosistemas, suas propriedades, bens e serviços**. In: Alterações Climáticas: Impactos, Adaptação e Vulnerabilidade. Contribuição do Grupo de Trabalho II para o Quarto Relatório de Avaliação do Painel Intergovernamental sobre as Alterações Climáticas. Cambridge University; pp. 211-272, 2007.

GALIANO, L.; MARTINEZ –VILALTA, J.; LLORET, F. Carbon reserves and canopy defoliation determine the recovery of Scots pine 4 yr after a drought episode. **New Phytologist**, v. 190, p. 750–759, 2011. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03628.x.

GÉRARD, B.; BRÉDA, N. Radial distribution of carbohydrate reserves in the trunk of declining European beech trees (*Fagus sylvatica* L.). **Annals of Forest Science**, v.71, p. 675–682, 2014. DOI 10.1007/s13595-012-0240-1.

GIOVANNELLI, A. et al. Sampling cambial region and mature xylem for non structural carbohydrates and starch analyses. **Dendrochronologia** v. 29, p. 177–182, 2011.

HARTMANN, H.; ZIEGLER, W.; TRUMBORE, S. Lethal drought leads to reduction in non-structural carbohydrates in Norway spruce tree roots but not in the canopy. **Functional Ecology**, n. 27, p. 413-427, 2013. DOI: 10.1111/1365-2435.12046.

HOCH, G.; RICHTER, A.; KORNER, C. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. **Plant, Cell & Environment**, v. 26, p. 1067–1081, 2003. doi:10.1046/j.0016-8025.2003.01032.x

Intergovernmental panel on climate change. **CLIMATE CHANGE 2014: Impacts, adaptation and vulnerability** - Part of the Working Group II Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 2014.

Instituto Nacional de Meteorologia. **Banco de dados meteorológicos para ensino e pesquisa**.

Disponível em http://www.inmet.gov.br/projetos/rede/pesquisa/mapas_mensal_sem.php . Acesso em: 10 de abril de 2018.

KLEIN, T. et al. Drought stress, growth and nonstructural carbohydrate dynamics of pine trees in a semi-arid Forest. **Tree Physiology**, n. 00, p. 1–12, 2014. DOI:10.1093/treephys/tpu071..

LAMPRECHT, H. **Silvicultura nos trópicos**. Tradução de Guilherme de Almeida e Gilberto Calcagnotto. Eschborn: GTZ, 343 p., 1990.

LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. Editora Pedagógica e Universitária Ltda., São Paulo, 1986.

LISAR, S. Y. S.; MOTAFAKKERAZAD, R.; HOSSAIN, M. M.; RAHMAN, I. M. M. **Water Stress in Plants: Causes, Effects and Response**, Water Stress, Ed. InTech, 2012. Disponível em: <http://www.intechopen.com/books/water-stress/water-stress-in-plants-causes-effects-and-responses>. Acesso em: 9 de janeiro de 2017.

LLORET, F., KEELING, E.G., SALA, A. Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. **Oikos**, v. 120, p. 1909–1920, 2011. Doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19372.x

McCREE, K. J. Whole-plant carbon balance during osmotic adjustment to drought and salinity stress. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 13, p. 33–43, 1986.

McDOWELL, N. et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? **New Phytologist**, n. 178, p. 719–739, 2008.

McKEE, T. B.; DOESKEN, N. J.; KLEIST, J. The relationship of drought frequency and duration to time scales. In: **8° Conference on Applied Climatology**, Anaheim, 17-22 de janeiro, p. 179–184, 1993. Disponível em: <<http://ccc.atmos.colostate.edu/relationshipofdroughtfrequency.pdf>>. Acesso em: 02 de março de 2017.

McLAUGHLIN, S.B.; MCCONATHY, R.K.; BESTE, B. Seasonal changes in within-canopy allocation of ¹⁴C-photosynthate by white oak. **Forestry Science**, v. 25, p. 361–70, 1979.

MILLER G. L. Use of Dinitrosalicylic acid reagent for determination of reducing sugar pioneering research division, Quarfermasfer Research and Engineering Center, Natick, Mass. **Analytical Chemistry**, v. 31, n. 3, p. 426-428, march de 1959.

MULLER B.; PANTIN, F.; GENARD, M. Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. **Journal of Experimental Botany**, v. 62, ed. 6, p. 1715–1729, março de 2011.

MURAKAMI, C. H.G. **Cedro australiano**, valorização de espécies nobres. Boletim Florestal: informativo florestal do norte pioneiro, Samto Antônio da Platina, v. 2, n. 7, p. 1-4, fev. 2008.

NARDINI, A. et al. Rooting depth, water relations and non-structural carbohydrate dynamics in three woody angiosperms differentially affected by an extreme summer drought. **Plant, Cell & Environment**, n. 39, p. 618-627, 2016.

NARDINI, A.; LO GULLO, M. A.; SALLES, S. Refilling embolized xylem conduits: Is it a matter of phloem unloading? **Plant Science**, v. 180, n. 4, p. 604–611, 2011.

National Drought Mitigation Center. Program to Calculate Standardized Precipitation Index. National Drought Mitigation Centre, Lincoln, NE, 2014. Disponível em: <http://drought.unl.edu/MonitoringTools/DownloadableSPIProgram.aspx>. Acesso em: 02 de fevereiro de 2018.

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

O'BRIEN, M. J. et al. Drought survival of tropical tree seedlings enhanced by non-structural carbohydrate levels. **Nature Climate Change**, v. 4, p. 710-714, 2014. DOI:10.1038/nclimate2281

PALACIO, S. et al. Browsed *Betula pubescens* trees are not carbon limited. **Functional ecology**, v. 22, Ed. 5, p. 808-815, 2008.

PANTIN, F. et al. Buffering growth variations against water deficits through timely carbon usage. v. 4, **Plant Science**. p. 1–11, 2013.

PENG, C. A drought-induced pervasive increase in tree mortality across Canada boreal forests, **Nature Climate Change**, v. 1, p. 467-471, 2011. D.O.I: 10.1038/nclimate1293

PEREYRA, O.; SUIREZS, T. M.; PITSCH, C.; BAÉZ, R. Estudio de las propiedades físico-mecánicas y comportamiento em procesos industriales de la madera de Kiri, Gravillea, Paraíso y Toona. **Floresta**, Curitiba, v. 36, n. 2, p. 213-223, 2006

PINHEIRO, A. L.; LANI, J. L.; COUTO, L. **Cedro-Australiano**: cultivo e utilização (*Toona ciliata* M. Roem. var. *australis* (F. Muell) Bahadur. Viçosa, MG: UFV, 2006. 42 p.

PINHEIRO, A. L.; LANI, L. L.; COUTO, L. **Cultura do cedro australiano para produção de madeira serrada**. Viçosa, MG: UFV, 2003. 42 p.

PINHEIRO, C.; CHAVES, M. M.; RICARDO, ã. P. Alterations in carbon and nitrogen metabolism induced by water deficit in the stems and leaves of *Lupinus albus* L. **Journal of Experimental Botany**, v. 52, n. 358, p. 1063–1070, maio, 2001.

PIPER, F. I. Drought induces opposite changes in the concentration of non-structural carbohydrates of two evergreen *Nothofagus* species of differential drought resistance. **Annals of Forest Science**, v. 68, n. 2, p. 415-424, 2011.

PRIESTLEY, C. A. **Carbohydrate resources within the perennial plant**. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, v.62, n. 1, p. 117-118, 1963.

PUHE, J. Growth and development of the root system of Norway spruce (*Picea abies*) in forest stands - a review. **Forest, Ecology and Management**, n. 175, p. 253–273, 2003.

REGIER, N. et al. Drought tolerance of two black poplar (*Populus nigra* L.) clones: contribution of carbohydrates and oxidative. **Plant, Cell & Environment**, v. 32, n. 12, p. 1724–1736, 2009. doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.02030.x.
Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1365-3040.2009.02030.x>.
Acesso em: 23 de novembro de 2017.

RICHARDSON, A. D. et al. Seasonal dynamics and age of stemwood nonstructural carbohydrates in temperate forest trees. **New Phytologist**, n. 197, p. 850–861, 2012. DOI: 10.1111/nph.12042

ROITSCH, T.; GONZÁLEZ, M.C. Function and regulation of plant invertases: sweet sensations. **Trends Plant Science**, v. 9, p. 606–613, 2004.

ROSNER, S.; SVETLIK, J.; ANDREASSEN, K. Wood density as a screening trait for drought sensitivity in Norway spruce. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 44, p. 154–161, 2014.

ROWLAND, L. et al. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. **Nature**, n. 528, p. 119–122, 2015. DOI 10.1038/nature15539

SALA, A.; HOCH, G. Height-related growth declines in ponderosa pine are not due to carbon limitation. **Plant, Cell & Environment**, n. 32, p. 22–30, 2009. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2008.01896.x

SALA, A.; WOODRUFF, D. R.; MEINZER, F. C. Invited review carbon dynamics in trees : feast or famine ? **Tree Physiology** v. 00, p. 1–12, fevereiro, 2012.

SALLEO, S.; LO GULLO, M.A.; TRIFILO, P.; NARDINI, A. New evidence for a role of vessel-associated cells and phloem in the rapid xylem refilling of cavitated stems of *Laurus nobilis* L., **Plant, Cell & Environment**, v. 27. P. 1065–1076, 2004

SANTINI, N. S. et al. Xylem traits and water-use efficiency of woody species co-occurring in the Ti Tree Basin arid zone. **Trees**. v. 30, n. 1, p. 295–303, 2016.

SAVI, T. et al. Species-specific reversal of stem xylem embolism after a prolonged drought correlates to endpoint concentration of soluble sugars. **Plant Physiology and Biochemistry**, n. 106, p. 198–207, 2016. DOI /10.1016/j.plaphy.2016.04.051

SEVANTO, S. et al. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. **Plant, Cell & Environment**, 37: 153–161, 2014.

SHAH, S. K. & MEHROTRA, N. Tree–ring studies of *Toona ciliata* from subtropical wet hill forests of Kalimpong, eastern Himalaya. **Dendrochronologia**, v. 46, p. 46–55, 2017. DOI: 10.1016/j.dendro.2017.10.001.

SIMARD, S. et al. Intra-annual dynamics of non-structural carbohydrates in the cambium of mature conifer trees reflects radial growth demands. **Tree Physiology**, v. 33 (9), p. 913–923, setembro de 2013.

SMITH, A. M.; STITT, M. Coordination of carbon supply and plant growth. **Plant, Cell & Environment**, 30:1126–1149, 2007.

TOMASELLA, M. Post-drought hydraulic recovery is accompanied by non-structural carbohydrate depletion in the stem wood of Norway spruce saplings. **Nature**, n. 7, p. 1-13, 2017. DOI:10.1038/s41598-017-14645-w

WOODRUFF, D. R.; BOND, B. J., MEINZER, F.C. Does turgor limit growth in tall trees? **Plant, Cell & Environment**, 27:229–236, 2004.

WURTH, M. K. R. et al. Nonstructural carbohydrate pools in a tropical forest. **Oecologia**, v. 143, n.1, p. 11–24. 2005. doi:[10.1007/s00442-004-1773-2](https://doi.org/10.1007/s00442-004-1773-2)

YEMM, E. W.; WILLIS, A. J. The Estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. **Tree-Ring Research**, v. 64, p. 81–96, 1954.

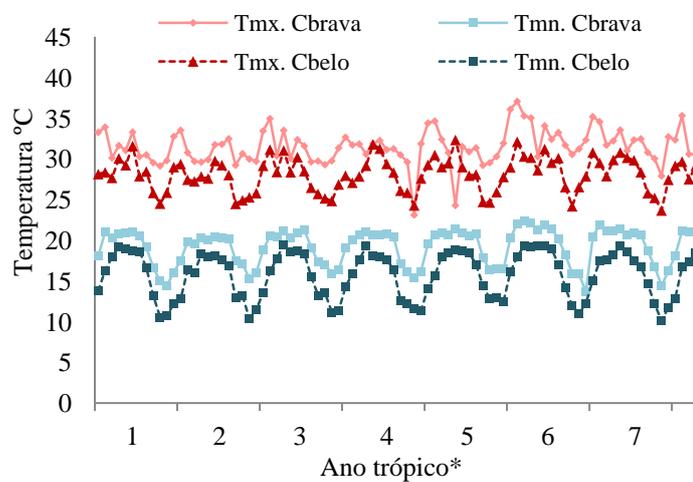
YOSHIMURA, K. et al. The dynamics of carbon stored in xylem sapwood to drought-induced hydraulic stress in mature trees. **Nature**, n.6, p. 1–8, 2016. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1038/srep24513>>.

ZANANDREA, I. et al. Tolerance of *Sesbania virgata* plants to flooding. **Australian Journal of Botany**, v. 57, n. 8, p. 661-669, 2010.

ZHANG, H.; WANG, C.; WANG, X. Spatial variations in non-structural carbohydrates in stems of twelve temperate tree species. **Trees**, v. 28, n. 77–89, 2014. DOI 10.1007/s00468-013-0931-8

ZEICH, R. Q. S. **Características tecnológicas da madeira de cedro australiano (*Toona ciliata* M. Roem) produzida no sul do estado de Minas Gerais**. 2008. 91 p. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) – Universidade Federal de Lavras, 2008.

APÊNDICE A - Temperaturas máximas e mínimas mensais ocorridas nos municípios de Campo Belo e Cana Brava entre setembro de 2010 e agosto de 2017.



Tmx: temperatura máxima; Tmn: temperatura mínima; Cbelo: Campo Belo; Cbrava: Cana Brava;
*ano considerado entre setembro e agosto do ano seguinte.

Fonte: Da autora (2018).