

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA
CENTRO DE CIÊNCIAS RURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENGENHARIA FLORESTAL**

Marcos Vinícius Miranda Aguiar

**COMPORTAMENTO DE DIFERENTES GENÓTIPOS DE *Eucalyptus*
spp. EXPOSTOS A UM BAIXO SUPRIMENTO DO FÓSFORO EM
SOLUÇÃO NUTRITIVA**

**SANTA MARIA, RS
2021**

Marcos Vinícius Miranda Aguilar

**COMPORTAMENTO DE DIFERENTES GENÓTIPOS DE *Eucalyptus* spp.
EXPOSTOS A UM BAIXO SUPRIMENTO DO FÓSFORO EM SOLUÇÃO
NUTRITIVA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do título de **Mestre em Engenharia Florestal**.

Orientadora: Prof^a Dr^a. Luciane AlmeriTabaldi

**SANTA MARIA, RS
2021**

This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001

AGUILAR, MARCOS VINÍCIUS MIRANDA
COMPORTAMENTO DE DIFERENTES GENÓTIPOS DE *Eucalyptus*
spp. EXPOSTOS A UM BAIXO SUPRIMENTO DO FÓSFORO EM SOLUÇÃO
NUTRITIVA / MARCOS VINÍCIUS MIRANDA AGUILAR.- 2021.
79 p.; 30 cm

Orientadora: Luciane Almeri Tabaldi
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa
Maria, Centro de Ciências Rurais, Programa de Pós
Graduação em Engenharia Florestal, RS, 2021

1. Eficiência em fósforo 2. Eucalipto 3. Variáveis
morfofisiológicas 4. Trocas gasosas I. Almeri Tabaldi,
Luciane II. Título.

Sistema de geração automática de ficha catalográfica da UFSM. Dados fornecidos pelo autor(a). Sob supervisão da Direção da Divisão de Processos Técnicos da Biblioteca Central. Bibliotecária responsável Paula Schoenfeldt Patta CRB 10/1728.

Declaro, MARCOS VINÍCIUS MIRANDA AGUILAR, para os devidos fins e sob as penas da lei, que a pesquisa constante neste trabalho de conclusão de curso (Dissertação) foi por mim elaborada e que as informações necessárias objeto de consulta em literatura e outras fontes estão devidamente referenciadas. Declaro, ainda, que este trabalho ou parte dele não foi apresentado anteriormente para obtenção de qualquer outro grau acadêmico, estando ciente de que a inveracidade da presente declaração poderá resultar na anulação da titulação pela Universidade, entre outras consequências legais.

Marcos Vinicius Miranda Aguilar

**COMPORTAMENTO DE DIFERENTES GENÓTIPOS DE *Eucalyptus*spp.
EXPOSTOS A UM BAIXO SUPRIMENTO DO FÓSFORO EM SOLUÇÃO
NUTRITIVA**

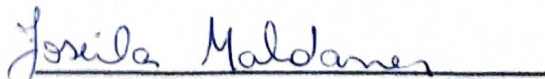
Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do título de **Mestre em Engenharia Florestal**.

Aprovado em 11 de fevereiro de 2021:

Luciane Almeri Tabaldi, Dra. (UFSM)
(Presidente/Orientador)



Felipe Turchetto, Dr.(UFSM)– Videoconferência



Joseila Maldaner, Dra. (DDPA/SEAPDR)– Videoconferência

Santa Maria, RS
2021

DEDICATÓRIA

“A Deus por me guiar, iluminar e proteger em todos os momentos da vida”.

Aos meus pais Marcos Inácio e Josinele, grandes exemplos de minha vida. Por todo amor, estímulo, e sábios conselhos que me concederam durante esses anos.

Aos meus irmãos Jôsy e Júlio César pelo companheirismo, compreensão, amor e carinho.

À vocês eu dedico este trabalho

AGRADECIMENTOS

A Deus, por me conduzir, proteger, guiar sempre meus passos e me conceder saúde e perseverança para jamais desistir dos meus objetivos.

Aos meus pais, Marcos Inácio e Josinele pelo apoio, incentivo, e esforço à minha formação acadêmica, por minha formação moral, pelos conselhos, pela amizade, carinho, amor e respeito.

Aos meus irmãos Jôsy e Júlio Cesar pelo incentivo, orgulho, carinho, amizade e amor.

Aos meus avós Nely, José Ferreira, Inácio Carlos, e Maria das Graças (*in memoriam*) pelo amor que sempre dedicaram aos seus filhos e netos, e aos alicerces da formação que tem orientado nossos caminhos.

A toda minha família pelo exemplo de educação, perseverança, e humildade que me ensinaram a ter caráter e honestidade.

A minha orientadora Luciane Tabaldi, pela oportunidade, empenho, confiança, paciência, conselhos, amizade, exemplo, ensinamentos, sempre solícita e com palavras exatas para cada momento.

Aos amigos da 3110, com quem eu dividi momentos de nervosismo, medo, ansiedade, alegrias e os meus melhores momentos durante esse período do mestrado, e que se tornaram minha família em Santa Maria. E também pela imprescindível ajuda na condução do estudo e processamento das amostras. Muito obrigado especialmente a Carol, Thalía, Daiane, Charleston e o Matheus pelo grande suporte, paciência e compreensão para realização do trabalho. Além da colaboração do grande amigo Tarlei, que mesmo distante também contribuiu com a realização do trabalho.

Aos colegas e amigos da pós-graduação por estarem juntos nessa jornada e pelas intensas discussões sobre o trabalho e as atividades, sempre regadas de entusiasmo e boas pretensões.

À empresa CMPC (Celulose Riograndense) pela doação das mudas de eucalipto utilizadas no experimento.

À Universidade Federal de Santa Maria (UFSM), especialmente ao Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal (PPGEF) pela oportunidade de execução do estudo, e todos os seus colaboradores que contribuíram para minha formação pessoal e profissional.

Aos laboratoristas do Departamento de Biologia, pelo apoio e amizade. Aos membros da banca examinadora, por aceitarem o convite de participação, pelas contribuições e ensinamentos.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001, pelo apoio e concessão da bolsa. Enfim, agradeço a todos que direta e indiretamente me apoiaram, ajudaram e incentivaram nesta mais nova conquista. Essa é uma conquista coletiva, sozinho eu não teria chegado até aqui.

Muito obrigado!

A Inteligência infinita reage à natureza dos nossos pensamentos, o que sentimos nós atraímos, o que contemplamos nós nos tornamos, qualquer ideia que carregamos de sentimentos e entusiasmo se tornará objetivada em nossa vida.

(Joana de Ângelis)

RESUMO

COMPORTAMENTO DE DIFERENTES GENÓTIPOS DE *Eucalyptus* spp. EXPOSTOS A UM BAIXO SUPRIMENTO DO FÓSFORO EM SOLUÇÃO NUTRITIVA

AUTOR: Marcos Vinícius Miranda Aguilar

ORIENTADORA: Luciane Almeri Tabaldi

A eficiência nutricional do fósforo (P) em plantas é desejável, já que está relacionada com o aumento da produção de biomassa, incremento em parte aérea e raízes, e conseqüentemente pode influenciar na produtividade, na economia de fertilizantes, e na redução na exportação dos nutrientes. Desse modo, o presente estudo teve como objetivo verificar o comportamento de diferentes genótipos de *Eucalyptus* spp. expostos a um baixo suprimento de P em solução nutritiva visando selecionar genótipos mais eficientes em P. Foi adotado o delineamento experimental inteiramente casualizado, com três repetições, no esquema fatorial 3 x 4, sendo estudado o efeito de três concentrações de fósforo (100% P do nível padrão de P), 30% P (baixo nível de P) e 10% P (nível muito baixo de P) da concentração padrão de P na solução nutritiva de Hoagland, e quatro genótipos de *Eucalyptus* spp. (*Eucalyptus saligna*, *Eucalyptus urograndis*, *Eucalyptus dunnii* e *Eucalyptus globulus*). Cada unidade amostral foi constituída por um vaso contendo três plantas, totalizando 36 unidades experimentais. Após 18 dias de exposição aos diferentes tratamentos em sistema hidropônico, avaliou-se as variáveis morfológicas da parte aérea e sistema radicular, variáveis fotossintéticas, fluorescência da clorofila *a*, pigmentos fotossintéticos, atividade de enzimas antioxidantes e a fosfatase ácida. O *E. saligna* não apresentou diferença significativa entre a concentração de 30% P e o tratamento controle (100% P) para as variáveis MSPA, MSR e MST, enquanto o *E. urograndis* apresentou sua maior taxa de assimilação líquida e menor taxa de transpiração na concentração de 30% P. Para a fluorescência inicial observou-se que apenas o *E. dunnii* apresentou diferença entre as concentrações de P testadas. O *E. saligna*, *E. urograndis* e *E. globulus* não apresentaram diferença significativa entre as diferentes concentrações de P para a atividade da enzima guaiacol peroxidase nas raízes. A resposta positiva observada nos atributos morfofisiológicos e bioquímicos das mudas do *E. urograndis* mediante a redução da fertilização de P (30% P) refletem a baixa exigência da espécie em relação à fertilidade do solo, sem restrição a produção de biomassa, e da extensão da área radicular sob baixa nutrição de P. Entretanto, não houve crescimento das mudas do *E. globulus* em nenhuma das concentrações de P testadas. A concentração de 10% P não permitiu a produção de mudas com características morfológicas desejáveis para nenhum dos genótipos do presente estudo. Assim, pelos resultados obtidos nesse estudo, a concentração de 30% P é recomendada para a produção de mudas do *E. urograndis* e *E. saligna*, enquanto para *E. dunnii* é preciso utilizar a concentração padrão de P em solução nutritiva para a produção adequada de mudas. No entanto, torna-se necessário realizar estudos futuros com esses genótipos a partir da cinética de absorção de P, ou através de cultivo em solo, a fim de confirmar as respostas de eficiência ao P observadas no experimento em sistema hidropônico.

Palavras-chave: Eficiência em fósforo. Eucalipto. Fluorescência da clorofila *a*. Trocas gasosas. Variáveis morfofisiológicas.

ABSTRACT

BEHAVIOR OF DIFFERENT GENOTYPES OF *Eucalyptus* spp. EXPOSED TO LOW PHOSPHORUS SUPPLY IN NUTRITIVE SOLUTION

AUTHOR: Marcos Vinícius Miranda Aguilár
ADVISOR: Luciane Almeri Tabaldi

The nutritional efficiency of phosphorus (P) in plants is desirable, since it is related to the increase in biomass production, increase in shoot and roots, and consequently can influence productivity, fertilizer savings, and reduction in nutrient exports. Thus, the present study aimed to verify the behavior of different genotypes of *Eucalyptus* spp. exposed to a low supply of phosphorus in nutrient solution to select more efficient phosphorus genotypes. A completely randomized experimental design was adopted, with three replications, in a 3 x 4 factorial scheme, with the effect of three phosphorus doses (100% P (standard level of P), 30% P (low level of P) and 10 % P (very low level of P) of the standard concentration of P in the Hoagland nutrient solution, and four genotypes of *Eucalyptus* spp. (*Eucalyptus saligna*, *Eucalyptus urograndis*, *Eucalyptus dunnii* and *Eucalyptus globulus*). Each sample unit consisted of a pot containing three plants, totaling 36 experimental units. After 18 days of exposure to different treatments in a hydroponic system, the morphological parameters of the shoot and root system were evaluated, photosynthetic variables, chlorophyll a fluorescence, photosynthetic pigments, activity of antioxidant enzymes and acid phosphatase. *E. saligna* showed no significant difference between the level of 30% P and control treatment (100% P) for the variables MSPA, MSR and MST, while *E. urograndis* showed the highest rate of liquid assimilation and the lowest rate of transpiration at the level of 30% P. For the initial fluorescence, it was observed that only *E. dunnii* showed a difference between the levels of P tested. *E. saligna*, *E. urograndis* and *E. globulus* showed no significant difference between the different levels of P for the activity of the enzyme guaiacol peroxidase in the roots. The positive response observed in the morphophysiological and biochemical attributes of the seedlings of *E. urograndis* by reducing the fertilization of P (30% P) reflect the low requirement of the species in relation to soil fertility, without restricting the production of biomass, and the extension of the root area under low nutrition of P. However, there was no growth of *E. globulus* seedlings at any of the tested P levels. The 10% P level did not allow the production of seedlings with desirable morphological characteristics for any of the genotypes in the present study. Thus, by the results obtained in this study, the concentration of 30% P is recommended for the production of *E. urograndis* and *E. saligna* seedlings, while for *E. dunnii* it is necessary to use the standard level of P in nutrient solution for the adequate production of seedlings. However, it is necessary to carry out future studies with these genotypes from the P absorption kinetics, or through soil cultivation, to in order to confirm the efficiency responses to P observed in the hydroponic system experiment.

Keywords: Phosphorus efficiency. *Eucalyptus*. Chlorophyll fluorescence a. Gas exchange. Morphophysiological variables.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 - Valores médios de incremento em parte aérea (IPA) e incremento em raiz (IR) em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P	39
Figura 2 - Valores médios de incremento em número de folhas (INF) e incremento em diâmetro do coleto (IDC) em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P	40
Figura 3 - Valores médios de massa seca da parte aérea (MSPA), massa seca da raiz (MSR) e massa seca total (MST) em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P.....	41
Figura 4 - Valores médios de área foliar em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P	42
Figura 5 - Valores médios de comprimento de raiz e área superficial de raiz em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P ...	43
Figura 6 - Valores médios de diâmetro de raiz e volume de raiz em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P	43
Figura 7 - Valores médios da taxa de assimilação líquida (A) e taxa de transpiração (E) em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P	44
Figura 8 - Valores médios da taxa de condutância estomática (Gs) e concentração de CO ₂ intercelular (Ci) em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P	45
Figura 9 - Valores médios da taxa de eficiência do uso da água (EUA) e eficiência instantânea de carboxilação (pela Rubisco) (A/Ci) em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P	46
Figura 10 - Valores médios de fluorescência inicial (Fo) e fluorescência máxima (Fm) em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P	46
Figura 11 - Valores médios de taxa de transporte de elétrons (ETRm), rendimento quântico máximo do PSII (Fv/Fm) em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P	47
Figura 12 - Valores médios de Clorofila a (Chl a), Clorofila total (Chl total) e carotenoides em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P.....	48
Figura 13 - Valores médios da atividade da enzima superóxido dismutase (SOD) na parte aérea e raiz em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P.....	49
Figura 14 - Valores médios da atividade da enzima guaiacol peroxidase (POD) na parte aérea e raiz em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P.....	49
Figura 15 - Valores médios da atividade da fosfatase ácida (APase) na parte aérea e raiz em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P.....	50

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	13
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	16
2 REFERENCIAL TEÓRICO	18
2.1 GÊNERO <i>Eucalyptus</i>	18
2.1.1 <i>Eucalyptus saligna</i> Smith	20
2.1.2 <i>Eucalyptus urograndis</i>	21
2.1.3 <i>Eucalyptus dunnii</i> Maiden	22
2.1.4 <i>Eucalyptus globulus</i> Labill	23
2.2 EFICIÊNCIA NUTRICIONAL	24
2.3 EFEITO DO FÓSFORO NA PLANTA	26
2.4 ADAPTAÇÕES A FALTA DE P	28
3 OBJETIVOS	31
3.1 OBJETIVO GERAL	31
3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	31
4 MATERIAL E MÉTODOS	32
4.1 ÁREA DE ESTUDO	32
4.2 MATERIAL VEGETAL	32
4.3 CONDUÇÃO DO EXPERIMENTO	33
4.4 DETERMINAÇÃO DAS VARIÁVEIS DE CRESCIMENTO	34
4.5 VARIÁVEIS FOTOSSINTÉTICAS	35
4.6 AVALIAÇÃO DA FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA <i>a</i>	35
4.7 DETERMINAÇÃO DAS VARIÁVEIS BIOQUÍMICAS	36
4.7.1 Conteúdo de pigmentos (clorofilas <i>a</i> , <i>b</i> e carotenoides)	36
4.7.2 Determinação da atividade de enzimas antioxidantes	36
4.7.3 Fosfatase ácida	37
4.8 ANÁLISE ESTATÍSTICA	38
5 RESULTADOS	39
5.1 VARIÁVEIS MORFOLÓGICAS DE CRESCIMENTO	39
5.2 VARIÁVEIS FISIOLÓGICAS	44
5.3 VARIÁVEIS BIOQUÍMICAS	47
6 DISCUSSÃO	51
6.1 VARIÁVEIS MORFOFISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS NO <i>E. urograndis</i>	51
6.2 VARIÁVEIS MORFOFISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS NO <i>E. saligna</i>	57
6.3 VARIÁVEIS MORFOFISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS NO <i>E. dunnii</i>	61
6.4 VARIÁVEIS MORFOFISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS NO <i>E. globulus</i>	64
7 CONCLUSÃO	65
8 CONSIDERAÇÕES GERAIS SOBRE O COMPORTAMENTO DOS DIFERENTES GENÓTIPOS	66
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	68

1 INTRODUÇÃO

A área de florestas plantadas no Brasil totalizou 7,83 milhões de hectares em 2018, com crescimento estável em relação ao ano de 2017, sendo que os plantios de espécies do gênero *Eucalyptus* ocupam 5,7 milhões de hectares da área de florestas plantadas do país e estão localizados principalmente em Minas Gerais (24%), São Paulo (17%) e Mato Grosso do Sul (16%) (IBÁ, 2019). Esses ganhos são atribuídos principalmente pela disponibilidade de recursos naturais (SILVA et al., 2016), evolução nas práticas florestais e programas de melhoramento genético (SILVA et al., 2019). O gênero *Eucalyptus* é considerado bastante relevante, visto que apresenta rápido crescimento, alta produtividade e grande plasticidade fenotípica e econômica (LAFETÁ et al., 2018a), sendo considerado o gênero mais plantado no mundo (SCHMIT et al., 2015).

A cultura do eucalipto costuma ser conduzida em áreas com solos bastante intemperizados e lixiviados, que apresentam baixa disponibilidade de nutrientes para as plantas (GONZAGA, 2017; LACLAU et al., 2010). Contudo, a partir de programas de melhoramento florestal é possível obter genótipos que possuam boa produtividade, mesmo em baixa disponibilidade de nutrientes (GONZAGA, 2017). Dessa forma, torna-se necessário levar em consideração a economia dos recursos, no caso particular dos nutrientes minerais, cuja alternativa a ser adotada seria o uso de materiais genéticos mais eficientes nutricionalmente (LAFETÁ et al., 2018b).

A procura pela otimização da relação custo-benefício levou diversas empresas florestais a ampliar as pesquisas voltadas para seleção dos materiais genéticos com maior adaptação às variadas condições ambientais (GONZAGA, 2017), mas sem determinar qual a razão da melhor adaptação, se está relacionada, por exemplo, ao fator água, salinidade ou eficiência nutricional (SILVA, 2017). Diante disso, é extremamente necessário ampliar os estudos que comprovam as diferenças entre os genótipos de eucalipto quanto à absorção e uso dos nutrientes, a fim de selecionar materiais genéticos adaptados às distintas condições edafoclimáticas.

Ao longo dos anos, as plantas desenvolveram mecanismos capazes de detectar e responder as oscilações na disponibilidade dos nutrientes minerais, otimizando o crescimento e a reprodução sob condições ambientais adversas, implicando em maior absorção e reciclagem dos nutrientes (LIU et al., 2009; SILVA, 2017). Dentre os elementos essenciais, o fósforo (P) é considerado um dos

nutrientes que mais limita o crescimento das plantas na fase inicial de desenvolvimento, em virtude da sua participação nos compostos ricos em energia, como o trifosfato de adenosina (ATP) (SANTOS et al., 2019). Além disso, o P possui papel eficaz na vitalidade das plantas, sendo essencial na reprodução, divisão celular e no metabolismo vegetal (respiração, fotossíntese e síntese de substâncias orgânicas) (MARSCHNER, 2012; NAVA et al., 2017; TAIZ et al., 2017).

Por outro lado, a deficiência de P nas fases de indução e formação de raízes diminui expressivamente o comprimento das mesmas, resultando na redução de biomassa e conseqüentemente na queda de qualidade das mudas (CARMO et al., 2014). Assim, uma atenção especial deve ser concedida ao uso do P, devido a limitação por baixa disponibilidade do mesmo no solo, resultando em alterações fisiológicas e bioquímicas nos vegetais, em resposta ao estresse nutricional provocado pela sua escassez na planta, como a indução da síntese de enzimas como a fosfatase ácida (APase) e a ribonuclease (RNase) (FREITAS et al., 2017).

A baixa disponibilidade de P limita o crescimento das plantas em muitos solos em todo o mundo, particularmente em países em desenvolvimento onde o acesso aos fertilizantes a base de P é restrito (LYNCH, 2007). Os fertilizantes à base de P são derivados principalmente de rochas fosfatadas, cujas reservas são um recurso finito e não renovável. Previsões indicam que as reservas de rochas fosfatadas irão se esgotar nos próximos 100 anos (PANTANO et al., 2016; SATTARI et al., 2012; SHI et al., 2019). Em função disso, existe uma preocupação pelo uso mais sustentável do P na agricultura e para isso é necessário melhorar a eficiência com a qual os fertilizantes de P são usados em diferentes sistemas agrícolas (FINK et al. 2016; KAUWENBERGH et al., 2010; WANG et al., 2018).

Melhorar a eficiência do uso de fertilizantes com P para o crescimento das culturas requer absorção aprimorada de P pelas plantas (eficiência de absorção de P), e uso aprimorado de P em processos que levam a um crescimento mais rápido e uma maior alocação de biomassa nas partes colhíveis (eficiência interna de uso de P) (WANG et al., 2010). Como resposta à limitação nutricional, as plantas podem investir uma proporção maior de sua biomassa no sistema radicular para explorar um volume maior do solo, aumentar a capacidade de absorção fisiológica da raiz (através de sistemas de absorção mais efetivos) ou aumentar a eficiência do uso de nutrientes (TOPP et al., 2016). Por outro lado, a eficiência da utilização interna deve considerar especificamente a quantidade de biomassa que pode ser gerada em um

determinado período de tempo pela quantidade de nutrientes presentes nos tecidos vegetais (FERNANDES, 2013). Assim, se torna essencial selecionar plantas adaptadas a solos com baixa disponibilidade de P, pois as mesmas poderiam reduzir a dependência do uso desse fertilizante.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

CARMO, D. L. et al. Crescimento de mudas de cafeeiro recém-plantadas: efeito de fontes e doses de fósforo. **Coffee Science**, v. 9, n. 2, p.196-206, 2014.

FERNANDES, L. V. **Alterações nutricionais, fisiológicas e moleculares em clones de eucalipto submetidos à omissão e ao ressuprimento de N ou P**. 2013. 138 F. Tese (Doutorado em Solos e Nutrição de Plantas) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2013.

FINK, J. R. et al. Adsorption and desorption of phosphorus in subtropical soils as affected by management system and mineralogy. **Soil & Tillage Research**, v. 155, p. 62–68, 2016.

FREITAS, E. C. S. et al. Crescimento e qualidade de mudas de *Cassia grandis* Linnaeusf. em resposta à adubação fosfatada e calagem. **Ciência Florestal**, v. 27, n. 2, p. 509-519, 2017.

GONZAGA, R. F. **Produção de madeira e eficiência de utilização de nutrientes em clones de eucaliptos em diferentes idades**. 2017. 61 F. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Estadual Paulista, Jabutical, SP, 2017.

IBÁ. **Indústria Brasileira de Árvores**. Relatório Anual 2019. São Paulo – SP: IBÁ. 2019. 80 p.

KAUWENBERGH, J.V. **World Phosphorus Rock Reserves and Resources**. International Fertilizer Development Center, Muscle Shoals, AL, 2010.

LACLAU, J. P. et al. Biogeochemical cycles of nutrients in tropical Eucalyptus plantations. Main features shown by intensive monitoring in Congo and Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 259, n. 09, p.1771-1785, 2010.

LAFETÁ, B. O. et al. Climatic suitability for *Eucalyptus cloeziana* cultivation in four Brazilian States. **Floresta**, v. 48, n. 1, p. 77-86, 2018a.

LAFETÁ, B. O. et al. Eficiência de utilização de macronutrientes em eucalipto por método não destrutivo estimados por redes neurais artificiais. **Ciência Florestal**, v. 28, n. 2, p. 613- 623, 2018b.

LIU, T. Y.; CHANG, C. Y.; CHIOU, T. J. The long-distance signaling of mineral macronutrients. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 12, n. 3, p. 312–319, 2009.

LYNCH, J. P. Roots of the second green revolution. **Australian Journal of Botany**, Victoria, v. 55, p. 493-512, 2007.

MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. London: Academic, 2012. 652p.

- NAVA, G.; CIOTTA, M. N.; BRUNETTO, G. 'Fuji' apple tree response to phosphorus fertilization. **Rev. Bras. Frutic.**, v. 39, n. 1, p. 01–08, 2017.
- PANTANO, G. et al. Sustentabilidade no uso do fósforo: uma questão de segurança hídrica e alimentar. **Quím. Nova [online]**, v.39, n.6, p.732-740, 2016.
- SATTARI, S. Z. et al. Residual soil phosphorus as the missing piece in the global phosphorus crisis puzzle. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 109, p. 6348–6353, 2012.
- SANTOS, P. A. R.; FREITAS, E. C. S.; PAIVA, H. N. Growth and quality of *Leucochloronin curiale* seedlings subjected to liming and phosphorus. **Floresta e Ambiente**, v. 26, n. 3, p. 01-09, 2019.
- SCHMIT, R. et al. Longitudinal analysis in the selection of *Eucalyptus globules* clones under contrasting water availability conditions. **Scientia Forestalis**, v. 43, n. 105, p. 217-224, 2015.
- SHI, Q. et al. Phosphorus-fertilization has differential effects on leaf growth and photosynthetic capacity of *Arachis hypogaea* L. **Plant and Soil**, v. 447, p. 99-116, 2019.
- SILVA, L. et al. Fertilization of *Eucalyptus* Stands at Advanced Ages in Minas Gerais, Brazil. **Floresta e Ambiente**, v. 23, n. 3, p. 01-11, 2019.
- SILVA, N. F. **Eficiência nutricional e seus biomarcadores em eucalipto para nitrogênio, fósforo e potássio**. 2017, 138 F. Tese (Doutorado em Solos e Nutrição de Plantas) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2017.
- SILVA, R. M. L. et al. Fertilization response, light use, and growth efficiency in *Eucalyptus* plantations across Soil and climate gradients in Brazil. **Forests**, v. 07, n. 06, p. 01-12, 2016.
- TAIZ, L. et al. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. Porto Alegre: Artmed, 6.ed. 2017. 858p.
- TOPP, C.N. et al. How can we harness quantitative genetic variation in crop root systems for agricultural improvement? **Journal of integrative plant biology**, v. 58, n.3, 213-225, 2016.
- WANG, J. et al. Leaf gas exchange, phosphorus uptake, growth and yield responses of cotton cultivars to different phosphorus rates. **Photosynthetica**, v. 56, p. 01-08, 2018.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 GÊNERO *Eucalyptus*

O gênero *Eucalyptus* é originário da Austrália, pertence à divisão Angiosperma, da ordem Myrtales, família Myrtaceae, sendo considerado um dos gêneros com maior quantidade de plantas do mundo (DIAS, 2016). As árvores deste gênero podem se desenvolver em distintas condições ambientais, que vão desde áreas bastante úmidas, até muito secas, o que possibilita sua adaptação em diversos países (FEUCHARD, 2015).

O gênero *Eucalyptus* se destaca na indústria florestal, constituindo um dos gêneros mais relevantes e estudados do planeta (MEVANARIV et al., 2020), sendo essa notoriedade concedida devido as suas excelentes características, como rápido crescimento, forma retilínea do fuste, plasticidade genética, desrama natural e madeira com variadas propriedades tecnológicas (LAFETÁ et al., 2018a; MEDEIROS et al., 2019).

Como o eucalipto apresenta boa adaptabilidade às distintas condições do solo e clima, e simultaneamente consegue obter uma grande produtividade, torna-se possível proporcionar ciclos de corte moderadamente curtos em comparação com várias espécies florestais (GONÇALVES et al., 2019). Além disso, o eucalipto apresenta ampla variedade de espécies e possui aplicação para diferentes finalidades. Por essas razões, as espécies deste gênero têm sido bastante usadas em plantios florestais (SANTOS et al., 2020).

Mediante a flexibilidade de usos, o eucalipto tornou-se uma alternativa interessante de fonte de madeira para construção civil, produção de energia, postes e mourões, chapas de fibras, papel e celulose, dentre outros (SILVA et al., 2020). Quanto a utilidade não-madeireira, o eucalipto apresenta potencial para extração de óleos essenciais, quebra-ventos em lavouras, dentre outros (SOARES, 2019).

A formação de povoamentos florestais com espécies de crescimento rápido, como as do gênero *Eucalyptus*, torna-se uma estratégia que possibilita o aumento da oferta madeireira e outros produtos florestais, reduzindo a pressão sobre as florestas nativas (TEIXEIRA et al., 2020). Nesse cenário, a relevância econômica e social do eucalipto vem aumentando desde meados do século passado (SANTAROSA et al., 2014), o que tem contribuído para um crescente investimento

em pesquisa na área de melhoramento florestal, a fim de proporcionar ganhos no setor florestal brasileiro (FRANÇA, 2019).

Do ponto de vista histórico, o sucesso adquirido com o melhoramento genético do eucalipto no Brasil foi grande, principalmente em virtude da seleção clonal associada às técnicas de manejo e silvicultura (BELCHIOR et al., 2020), que contribuiu para um significativo aumento no volume de madeira extraída por unidade de área e produção de celulose por hectare (ASSIS et al., 2016).

Segundo Fernandes (2017), muitas espécies do gênero *Eucalyptus* são compatíveis entre si quanto ao cruzamento genético, o que possibilita inúmeras combinações intra e interespecíficas, e conseqüentemente permite a complementariedade tanto nas características tecnológicas da madeira, quanto na tolerância a estresses bióticos e abióticos.

A partir da clonagem torna-se possível a multiplicação em escala desses indivíduos superiores, compondo florestas uniformes. Assim, estes plantios possibilitam uma expectativa de maior produtividade, e incorporação de maior qualidade da madeira nos variados usos finais para os quais os programas de melhoramento estão sendo direcionados (ASSIS et al., 2016).

Entretanto, tem se observado que as plantações de eucalipto se disseminaram principalmente em regiões que possuem solos com baixa fertilidade natural e déficit hídrico acentuado (GONZAGA, 2017; LACLAU et al., 2010). Tais solos se caracterizam por apresentar elevada acidez, saturação por alumínio, alta permeabilidade, além de baixos teores de P, matéria orgânica e saturação por bases (LIMA NETO et al., 2020). Associado a essas características naturais, a ação antrópica nestes solos, empobrecidos por longos anos pela pecuária extensiva, modificam as propriedades químicas do solo, implicando em maior redução dos nutrientes (MOREIRA et al., 2017).

Diante disso, percebe-se que há uma estreita relação entre a produção e o conteúdo de nutrientes na biomassa, implicando em plantações manejadas para elevadas produtividades, e taxas de exportações de nutrientes exorbitantes do ecossistema (GODINHO, 2015). Como a maioria dos solos brasileiros apresenta baixa fertilidade, a manutenção das florestas plantadas dependerá cada vez mais constantemente do uso de fertilizantes e corretivos (MOMOLLI, 2018). Contudo, a fertilização realizada de acordo com as necessidades nutricionais específicas da cultura desponta-se como uma alternativa para proporcionar aumento da

produtividade madeireira com menor investimento, bem como causar mínimo impacto ambiental (MUNIZ et al., 2018).

A necessidade de buscar a otimização da relação custo-benefício levou algumas empresas florestais a ampliar pesquisas voltadas para seleção de materiais genéticos com adaptação às diversas condições ambientais (TEIXEIRA et al., 2020). Considerando que as demandas nutricionais exercem influenciência na adaptação da planta ao ambiente, e a conservação dos nutrientes no solo, torna-se necessário que as árvores de elevada produtividade, como os variados clones de eucalipto, apresentem compatibilidade tanto entre suas características nutricionais, como na capacidade produtiva do sítio florestal (SILVA, 2011).

A demanda nutricional varia bastante entre as espécies e entre os genótipos das plantas cultivadas (SILVA, 2017). Assim, comumente observa-se que sob a mesma condição de fertilidade do sítio, o crescimento e a nutrição de determinados materiais genéticos sejam superiores aos de outros. Em relação ao ponto de vista nutricional, este fato pode ser resultante da maior eficiência na absorção ou utilização do nutriente (ASSIS et al., 2016).

Portanto, a aquisição de materiais genéticos eficientes nutricionalmente, como estratégia para a obtenção econômica de nutrientes e elevada produtividade precisa considerar os nutrientes mais limitantes da produtividade e, particularmente, a interação entre genótipo-nutriente, além dos mecanismos que estabelecem a maior eficiência nutricional do genótipo (CARNEVALI et al., 2016).

2.1.1 *Eucalyptus saligna* Smith

A espécie *Eucalyptus saligna* ocorre naturalmente na Austrália, principalmente em Queensland e na região litorânea e vales das cadeias montanhosas próximas ao litoral de Nova Gales do Sul. No Brasil, o *E. saligna* vem sendo bastante cultivado no Sul, principalmente em florestamentos destinados a indústria de celulose (MULLER, 2009).

Nas áreas climáticas adequadas à espécie na Austrália, a precipitação média anual fica entre 700 mm a 2300 mm com um regime de distribuição que pode ser uniforme, ou mais concentrada no verão ou inverno. Esta zona climática adequada apresenta ainda um período seco, ou de menor intensidade de chuvas, de no máximo seis meses. As temperaturas médias anuais ficam no intervalo de 10° C a

22° C, sendo que as médias das mínimas ficam entre -1° C a 17° C, e as médias das máximas entre 23° C a 34°C (JOVANOVIC; BOOTH, 2002).

O *E. saligna* se destacou no Rio Grande do Sul por possuir uma maior tolerância ao frio em relação ao *Eucalyptus urophylla*, que é uma espécie de elevada produtividade na região sudeste do país, sendo recomendada para climas mais quentes e úmidos. Ainda que o *E. saligna* seja menos tolerante ao frio do que o *Eucalyptus dunnii* e *Eucalyptus benthami* (PALUDZYSZYN FILHO et al., 2004), o mesmo demonstrou uma elevada produtividade e facilidade na obtenção de material clonal, devido ao seu fácil enraizamento (PISSININ, 2013).

O *E. saligna* apresenta uma casca lisa descamante de cor acinzentada, que algumas vezes é persistente na base. As folhas são simples, lanceoladas, coriáceas, com numerosas glândulas de óleo essencial, e nervura principal amarelada bem destacada. Possui inflorescência em umbelas axilares, pedúnculo com 4 a 13 flores quase sésseis, que são formadas de setembro a novembro. O fruto é tipo cápsula deiscente, medindo 5 a 8 mm de diâmetro, contendo sementes diminutas e escuras (GONTIJO, 2018).

Apresenta madeira avermelhada ou rosa clara, sendo considerada versátil e indicada para usos múltiplos. Costuma proporcionar alta resistência mecânica, porém, pode apresentar grande variabilidade em massa específica, o que modifica suas propriedades (MULLER, 2009). Possui uma madeira com densidade de 490 kg/m³, teor de lignina é 26%, e um rendimento em celulose de 51%. O melhor desenvolvimento é atingido em solos de aluvião, franco-arenoso de boa fertilidade, mas cresce também em solos profundos e bem drenados (FONSECA et al., 2010).

2.1.2 *Eucalyptus urograndis*

O *Eucalyptus urograndis* é um híbrido criado no Brasil por meio do cruzamento do *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla*, os quais são altamente produtivos em várias regiões do país, principalmente para o fornecimento de madeira para os setores de celulose e de metalurgia (FONSECA et al., 2010).

Com o cruzamento destas duas espécies objetivou-se conseguir plantas com um rápido crescimento (característica do *E. grandis*) com um acréscimo da densidade da madeira (características do *E. urophylla*), melhorando assim o rendimento e propriedades físicas da celulose (FARIA et al., 2013). A rusticidade,

propriedades da madeira e resistência ao déficit hídrico do *E. uroplylla* também fazem parte deste interesse no cruzamento de *E. grandis* e *E. uroplylla* (FRANÇA, 2019). Além disso, o *E. urograndis* apresenta boa adaptação aos distintos sítios florestais, com excelentes índices de produtividade, acompanhados de boas características da madeira para diversas finalidades industriais (GUIMARÃES, 2014).

Essa combinação interespecífica teve como resultado árvores que são bastante usadas em plantios florestais para produção de matéria-prima como carvão (SILVA, 2017), papel e celulose, e madeira serrada. Dessa forma, a clonagem deste híbrido tornou-se extremamente importante para o estabelecimento de plantios comerciais no país, não apenas pelas múltiplas finalidades de uso, mas também pela tolerância ao cancro causado pelo *Cryphonectria cubensis* (PALUDZYSZYN et al., 2004).

Com a clonagem de eucaliptos pode-se notar a grande contribuição da evolução tecnológica para silvicultura nacional. Dessa forma, é possível observar que extensas áreas são tomadas pelo plantio de clones com grandes produtividades, qualidade desejada de madeira e alta estabilidade fenotípica na produção, destacando-se o *E. urograndis* como um dos mais utilizados (FARIA et al., 2013).

2.1.3 *Eucalyptus dunnii* Maiden

O *Eucalyptus dunnii* apresenta distribuição natural limitada à região de Coffs Harbour, nordeste de Nova Gales do Sul e sudeste de Queensland, na Austrália (DIAS, 2016). Devido à restrita área de ocorrência natural, é classificada como uma espécie rara, porém cada vez mais importante em plantios comerciais (THINLEY et al., 2005).

Na área de ocorrência natural, a precipitação média anual varia de 845 mm a 1.950 mm, com regime de chuvas no verão e um período de dois meses de estação seca. A temperatura média anual oscila de 14 °C a 18 °C, a temperatura máxima do mês mais quente de 24 °C a 29 °C, e a temperatura mínima do mês mais frio de -1 °C a 7°C. O melhor crescimento do *Eucalyptus dunnii* se concede em solos úmidos e altamente férteis de origem basáltica, mas ocorre também em solos de origem sedimentar e bem drenados (FONSECA et al., 2010).

A espécie *E. dunnii* vem sendo implantada na região sul do Brasil, principalmente por sua capacidade de resistir a injúrias causadas por geadas, podendo tolerar até -5 °C. Assim, a tolerância a geadas é o mecanismo mais eficiente da espécie (MOMOLLI, 2018).

O *E. dunnii* apresenta maior densidade básica e menor porcentagem de lignina do que *E. grandis* e *E. saligna*, o que comprova a utilidade da madeira para celulose e demais usos (FONSECA et al., 2010). A densidade básica da madeira de *E. dunnii*, aos oito anos de idade, foi estimada em 0,52 g cm⁻³. A análise da composição química mostrou 7,96% de extrativos totais, 7,07% de holocelulose e 23% de lignina, proporcionando, assim, melhor deslignificação de sua madeira, o que torna o processo de fabricação de celulose mais eficiente e econômico (NAVROSKI, 2011).

No que se refere às características da planta, o *Eucalyptus dunnii* possui tronco ereto e cilíndrico, copa alongada e relativamente densa. Quanto a sua floração, possui umbela simples com 3 a 8 flores. Seus frutos são cápsulas lenhosas deiscentes, com sementes pretas (MOMOLLI, 2018), e a casca pode assumir diferentes aparências. É comum a ocorrência de desprendimento gradativo da casca de cima para baixo no tronco, na forma de longas fitas (GONTIJO, 2018).

Além do excelente uso da madeira para produção de polpa e celulose, a mesma também apresenta bom rendimento para carvão vegetal, na confecção de chapas de partículas e fibras (GLENCROSS et al., 2014), escoras na construção civil e fabricação de móveis. De acordo com Iwakiri; Prata (2008), no estado de Santa Catarina a matéria prima é utilizada em serrados e aplicações como laminados, e possui grande potencial ainda na produção de parquetes, carrocerias, assinalando boas características tecnológicas para fins estruturais.

2.1.4 *Eucalyptus globulus* Labill

O *Eucalyptus globulus* é originário da região sudeste da Austrália, e ocorre principalmente no leste da Tasmânia, com populações descontínuas ao longo da costa. A precipitação pluviométrica anual, no local de sua ocorrência, é de 600 mm a 1400 mm, com a temperatura média máxima entre 18 a 24 ° C e a mínima entre 0 a 7° C (FONSECA et al., 2010). Essa espécie é mais comum em solos argilosos com fertilização moderada, bem drenados, e com adequada umidade, não sendo muito

tolerante a seca. Foi implantado principalmente na Espanha, Portugal, Uruguai, Peru, Chile, Bolívia, Argentina, Equador e Brasil (principalmente no Rio Grande do Sul) (LIPPERT, 2011).

O *E. globulus* tem sido amplamente cultivado em regiões temperadas (ACUÑA et al., 2012) nas quais os estresses abióticos como a seca e o frio são os principais fatores limitantes das plantações (MORA; SERRA, 2014).

Essa espécie exibe características da madeira altamente favoráveis para a produção de celulose, como alta densidade básica (550 kg/m^3), baixo teor de lignina (20%) e alto rendimento em celulose (55%) (FONSECA et al., 2010). Tais características favorecem o uso dessa espécie como matéria-prima nas indústrias de papel e celulose (ALFENAS et al., 2009).

Dessa forma, vários programas de melhoramento continuamente visam aprimorar as características de interesse da espécie, como por exemplo, o crescimento e a densidade da madeira, sob diversas condições ambientais (BUNDOCK et al., 2008; MORA; SERRA, 2014).

2.2 EFICIÊNCIA NUTRICIONAL

O termo eficiência nutricional refere-se a habilidade de uma planta absorver, translocar e, ou utilizar os nutrientes para suas funções vitais (GAXIOLA et al., 2011). Dessa forma, um genótipo com alta eficiência na utilização de nutrientes e que se sobressai em relação aos demais, mesmo em condições de baixa fertilidade do solo, pode ser considerado como o caminho para obter genótipos com maior produtividade em menor tempo, ou até mesmo para selecionar material genético superior (CARNEVALI et al., 2016).

Nas plantas que possuem um material genético com maior eficiência, os nutrientes são absorvidos de forma mais eficaz, e posteriormente convertidos em biomassa (SILVA, 2011). Azevedo et al. (2018) afirmam que as plantas com maior eficiência nutricional precisam apresentar um crescimento mais rápido, devido a correlação positiva entre a eficiência nutricional e as características de crescimento, sobretudo em condições limitantes.

Nesse sentido, o fósforo (P) é um dos nutrientes minerais mais limitantes para a produção agrícola, em virtude de sua escassez, baixa mobilidade no solo, e a afinidade de adsorção do íon fosfato a grupos funcionais de partículas reativas,

como óxidos e hidróxidos de Fe, Al e Mn, e minerais de argila, o que diminui a disponibilidade de P no solo (FINK et al., 2016; FREITAS et al., 2017; HOYOS; FONSECA, 2019). Para Veneklaas et al. (2012), os níveis críticos de P no solo limitam a produtividade florestal, e a limitação da produtividade nas culturas pelo P provavelmente irá aumentar. Contudo, uma maior eficiência de P poderá ser obtida pela melhoria da absorção, retranslocação entre os compartimentos dos vegetais, ou pelo aumento da produtividade por unidade de P absorvido.

Dessa maneira, a eficiência nutricional, que está relacionada com a capacidade da planta em utilizar os nutrientes absorvidos na produção de biomassa assume alta relevância, principalmente para os nutrientes que encontram-se disponíveis em baixa quantidade às plantas (SILVA, 2017). Gaxiola et al. (2011) relatam que uma estratégia para aumentar a eficiência na utilização do fósforo em plantas seria através da seleção de cultivares nos programas de melhoramento genético.

Dessa forma, vários estudos têm evidenciado a existência de uma alta variabilidade genética para características ligadas à eficiência nutricional, como por exemplo, os estudos realizados por Crous et al. (2015), os quais avaliaram a eficiência do fósforo em uma floresta de eucalipto adulta; Gonçalves et al. (2019), trabalhando com efeito do fósforo e déficit hídrico na resposta fisiológica de clones de eucalipto; Warren (2011), com a avaliação do P na fotossíntese e os perfis metabólicos de *Eucalyptus globulus*, além da revisão apresentada por Richardson (2009), principalmente para eficiência de absorção (FAGERIA et al., 2008), translocação (VENEKLAAS et al., 2012) e utilização de P (WANG et al., 2010) em espécies agrícolas.

A eficiência nutricional é influenciada por diversos atributos morfológicos e fisiológicos como: relação entre raízes e parte aérea, extensão do sistema radicular, capacidade do sistema radicular em modificar a rizosfera, habilidade de manter o metabolismo normal mesmo sob baixo teor de nutrientes presentes nos tecidos, velocidade de absorção (V_{max}), alta taxa fotossintética, afinidade dos carregadores pelo íon a ser transportado (constante de Michaelis-Menten, K_m) e a concentração na solução do solo junto às raízes (VIEIRA, 2013).

Deste modo, para uma adequada nutrição da planta é preciso levar em consideração suas características morfofisiológicas, que determinam a absorção dos nutrientes, bem como na disponibilidade dos mesmos na solução do solo (ALMEIDA,

2009). Como os solos apresentam um baixo conteúdo de P disponível (alta fixação de P no solo) (OJO et al., 2017), acidez elevada, baixos teores de bases trocáveis e baixa capacidade de retenção de cátions (GALLARDO et al., 2020), a seleção de cultivares com maior eficiência nutricional torna-se uma alternativa para aumentar a produtividade, e simultaneamente reduzir o fornecimento de nutrientes via aplicação de fertilizantes, implicando na redução dos custos de produção (GODINHO, 2015).

Portanto, a alta eficiência de absorção de um material genético otimiza a recuperação dos fertilizantes aplicados, sobretudo os pouco solúveis, sendo ela de maior interesse nos estágios iniciais de crescimento e desenvolvimento do eucalipto, em razão da adubação ser feita em plantios em idades jovens (SILVA, 2017).

2.3 EFEITOS DO FÓSFORO NA PLANTA

O fósforo (P) desempenha um papel central em quase todos os aspectos do metabolismo das plantas, e é um dos nutrientes que mais comumente limita o seu crescimento (WARREN, 2011). Assim, o P atua no metabolismo energético dos vegetais através das moléculas de ATP e NADPH, na fase inicial do processo de fotossíntese, e nas reações de quebra e liberação de energia da respiração celular (ROCHA et al., 2013; TAIZ et al., 2017).

O P participa também dos compostos estruturais das plantas, estabelecendo a ligação entre as unidades ribose, o que possibilita a formação de macromoléculas de DNA e RNA (TAIZ et al., 2017). Atua nas membranas celulares, já que as mesmas são compostas por pontes de diéster fosfato entre diglicerídeos e outras moléculas, como aminoácidos, amins ou álcool, originando as estruturas lipoproteicas, que são indispensáveis para a existência da permeabilidade seletiva dessa estrutura (MARSCHNER, 2012).

Além disso, diversas reações enzimáticas nas células vegetais são reguladas devido a concentração do fósforo inorgânico no citosol. Os processos de transferência do fósforo orgânico (Pi) do vacúolo para o citosol estimula uma série de reações enzimáticas nas plantas e também interfere nos processos fotossintéticos (SILVA, 2017).

O transporte de P envolve gasto energético, devido a concentração elevada do nutriente no citoplasma e do potencial negativo de membrana, ou seja, o transporte é realizado contra um gradiente eletromagnético (ROSSATO, 2014).

Assim, o P é transportado através de proteínas carreadoras do tipo simporte, sendo considerado como transporte ativo secundário.

O P é altamente móvel tanto no xilema quanto no floema, sendo absorvido pelas plantas preferencialmente como H_2PO_4^- , o qual encontra-se mais disponível na solução do solo em condições de pH entre 5,0 e 6,0 (OLIVEIRA, 2015).

A demanda de P pelas plantas para um crescimento ótimo está na faixa de concentração de 3 a 5 mg g^{-1} de massa seca, representando cerca de 0,2% do peso seco da planta (TAVARES et al., 2017). Em plantas bem nutridas, 85 a 95% do Pi total encontra-se acumulado nos vacúolos. A compartimentalização do P nas plantas envolve diferentes aspectos, desde a localização física, a forma química até as funções fisiológicas (ROSSATO, 2014).

Quanto à localização física, o P pode estar presente no citoplasma, vacúolo, apoplasto ou no núcleo das células. É o pH do meio que determina a forma com que o Pi estará presente (PAULA NETO, 2014). No citoplasma, as formas HPO_4^{2-} e H_2PO_4^- ocorrem comumente em proporções iguais, enquanto no apoplasto e nos vacúolos (meios mais ácidos), a forma H_2PO_4^- é predominante (FRITSCH NETO; BORÉM, 2011).

Para a forma química, o P pode apresentar-se como Pi, P-lipídio, P-éster, e ácidos nucleicos, visto que variam conforme o tecido vegetal, a idade da planta, e do manejo nutricional (VENEKLAAS et al., 2012). Além disso, o P pode ser classificado quanto às funções fisiológicas atuando no metabolismo das células, como estoques, reservas de nutrientes e formas cíclicas.

O P inorgânico no citoplasma representa uma porção pequena e bastante dinâmica do estoque de P na célula, variando entre 1 a 5% do Pi total, sendo que grande parte do estoque de Pi das células encontra-se no vacúolo (MARSCHNER, 2012). Na presença de maior disponibilidade de fósforo no ambiente, as plantas possuem o conteúdo de fósforo inorgânico elevado, e grande parte do mesmo é acumulado nos vacúolos, servindo como reserva (PAULA NETO, 2014).

Entretanto, quando ocorre excesso de P na solução, acima da demanda nutricional da planta, algumas estratégias precisam ser criadas, a fim de evitar problemas de toxidez, como conversão do Pi em substâncias orgânicas de reserva, redução da taxa de absorção de fósforo, e eliminação do excesso de P através do efluxo (PICCIN, 2016).

A deficiência do P interfere no metabolismo energético das plantas e provoca diminuição da divisão celular, expansão foliar e no número de folhas. Como a expansão foliar é mais intensamente inibida que a formação de clorofila, na deficiência de P o limbo foliar encontra-se com coloração verde mais escura, do que as plantas em condições normais (MARSCHNER, 2012). Além disso, algumas espécies podem produzir antocianinas em excesso, conferindo às folhas uma coloração arroxeadada ou roxa esverdeada. Os sintomas adicionais da deficiência de P podem incluir produção de caules mais finos (não lenhosos), morte das folhas mais velhas, sendo que a maturação também pode ser retardada (TAIZ et al., 2017). Nota-se que o sistema radicular é menos afetado que a parte aérea, assim, em condições de deficiência de fósforo, a relação parte aérea/raiz tende a diminuir e provoca aumento na alongação das células das raízes (WU et al., 2009).

As plantas em geral remobilizam mais de 50% do P das folhas senescentes, e isso é extremamente importante para o crescimento de tecidos novos, especialmente em condições de baixo suprimento de P no solo (PLAXTON; TRAN, 2011). Sob deficiência, as plantas desenvolvem respostas adaptativas, e a remobilização de P de tecidos senescentes ajuda a manter a sua concentração em folhas jovens (FERREIRA et al., 2018). Desse modo, o estudo das frações de P nas plantas ajuda a compreender as variações na concentração do P nas partes da planta e a adaptação das plantas à baixa disponibilidade do nutriente (HIDAKA; KITAYAMA, 2011).

2.4 ADAPTAÇÕES A FALTA DE P

A eficiência de fósforo é um fenômeno complexo, que é impactado por diversos mecanismos do sistema solo-planta-atmosfera, e envolve desde a disponibilidade dos nutrientes no substrato até as relações a nível celular (FOLTRAN, 2017). Por isso, a obtenção de plantas mais eficientes em sua utilização é extremamente importante.

As plantas possuem diversas adaptações à falta de P, que incluem desde alterações morfológicas, metabólicas e até fisiológicas (TARIQ et al., 2018). Para as alterações metabólicas, tem sido registrado o aumento na expressão de proteínas transportadoras, e na atividade das enzimas que atuam na transformação do P

ligado a compostos orgânicos (Po) em P inorgânico (Pi), como as fosfohidrolases (FERREIRA et al., 2018).

Dessa forma, as proteínas transportadoras podem ser expressas nas raízes, modulando a absorção para situação de baixa disponibilidade de P, por meio dos transportadores de alta afinidade, e nas folhas, sendo diferencialmente expressos (ROUACHED et al., 2011). Acredita-se que espécies que apresentem maior atividade de enzimas fosfohidrolases, aliada à maior expressão de transportadores, possuam maior eficiência de utilização de P, dada a maior remobilização deste (SILVA, 2017).

Dentre as enzimas que fazem parte do grupo das fosfohidrolases podemos citar como, exemplo, a fosfatase ácida, que também é conhecida como ortofosfato monoéster fosfohidrolases, e apresenta a função de catalisar a hidrólise de vários ésteres de fosfato em meio ácido liberando o Pi (CROUS et al., 2015). As fosfatases são ubíquas e abundantes em fungos, bactérias, plantas, animais e exibem baixa especificidade aos substratos (FOLTRAN, 2017). Essas enzimas encontram-se vastamente distribuídas nas plantas, e podem ser encontradas no vacúolo, mitocôndria, parede celular e ainda serem secretadas, visto que estão envolvidas em vários processos metabólicos (ROSSATO, 2014).

A atividade da fosfatase ácida (APase) aumenta em resposta à deficiência de P, mostrando sua importância para a nutrição das plantas (FERREIRA et al., 2018), já que está ligada à ciclagem interna do nutriente, que é translocado de tecidos mais velhos para tecidos mais jovens, cujas atividades metabólicas e fisiológicas são maiores (MARQUES, 2017). Mediante aos sinais de deficiência de P, a fosfatase induz a hidrólise de ésteres orgânicos, liberando Pi como produto final da reação. Esse Pi pode vir da degradação dos fosfolípidos e de sua substituição por sulfolípidos em membranas de tecidos fotossintéticos (SILVA, 2017).

A fosfatase ácida recebe essa denominação por apresentar atividade ótima em valores de baixo pH (aproximadamente 5,0) e tem sua expressão aumentada à medida que se diminui o teor de Pi na planta (YONEYAMA et al., 2007). Esta enzima foi caracterizada em diversas plantas e sua maior atividade se reflete em maior eficiência de utilização de P.

Além das alterações metabólicas, bioquímicas e fisiológicas para melhoria da eficiência da aquisição e utilização do P pelas plantas destaca-se também as modificações radiculares, associações com microorganismos, e modificações no

microambiente da rizosfera (CARDOSO; ANDREOTE,2016). Nesse cenário, as modificações radiculares possuem especial participação no aumento da eficiência de aquisição, como o desenvolvimento de raízes laterais, pelos radiculares, aumento da relação raiz-parte aérea, mudanças na arquitetura radicular, dentre outros (SILVA, 2012). Para nutrientes como o fósforo que possuem baixas taxas de difusão no solo, a maior proximidade entre a superfície radicular e a fonte do recurso é fundamental (CROUS et al., 2015).

Além de investir no aumento da biomassa radicular para aumento da eficiência de absorção, os vegetais mais eficientes também podem reduzir a respiração celular sob baixa disponibilidade de P, diminuindo os custos energéticos dessas estruturas (LYNCH; HO, 2005). A seleção e o melhoramento de genótipos com o sistema radicular mais extenso podem contribuir para o uso mais eficiente do P no solo, entretanto, esta técnica ainda é pouco explorada por programas de melhoramento.

3 OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GERAL

Verificar o comportamento de diferentes genótipos de *Eucalyptus* spp. expostos a um baixo suprimento do fósforo em solução nutritiva visando selecionar genótipos mais eficientes em relação ao uso do fósforo.

3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

a) Identificar o efeito das diferentes concentrações de P em genótipos de *Eucalyptus* spp. através de variáveis morfológicas, fisiológicas e bioquímicas;

b) Avaliar os mecanismos de eficiência e utilização de nutrientes em genótipos de *Eucalyptus* spp;

c) Identificar genótipos de *Eucalyptus* spp. mais eficientes na absorção e uso de fósforo.

4 MATERIAL E MÉTODOS

4.1 ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi conduzido em casa de vegetação do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM) - *Campus* Santa Maria - RS, com controle de temperatura a aproximadamente 25°C, e umidade do ar de 60% em média. As análises foram realizadas no Laboratório de Fisiologia Vegetal e Nutrição de Plantas do Departamento de Biologia.

O município de Santa Maria está localizado entre 29°43'15" de latitude Sul e 53°43'18" de longitude Oeste, situado na região fisiográfica da Depressão Central do Estado do Rio Grande do Sul. O clima é classificado como Cfa segundo Köppen, e possui altitude de aproximadamente 90 metros (ALVARES et al., 2013).

4.2 MATERIAL VEGETAL

As mudas de quatro genótipos de *Eucalyptus* spp. foram produzidas no viveiro florestal da empresa CMPC (Celulose Riograndense) localizado no município de Barra do Ribeiro, RS, Brasil. Aos 60 dias de idade, as mudas foram encaminhadas para casa de vegetação do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM), *Campus* Santa Maria – RS, para aclimação, até o momento da realização do experimento.

As mudas dos genótipos de *Eucalyptus* spp. foram produzidas a partir de brotações oriundas de matrizes decepadas. As estacas dos ramos da parte aérea foram coletadas e imediatamente submetidas para enraizamento em casa de vegetação.

Os ramos possuíam 12 cm de comprimento e três gemas superiores, com folhas cortadas ao centro do limbo foliar, permanecendo 50% da área fotossintética, a fim de reduzir a quantidade de água transpirada. Foram utilizados tubetes plásticos de polipropileno atóxico como recipientes de cultivo, com volume de 55 cm³. O substrato utilizado para a produção das mudas foi o Carolina Soil[®] composto por turfa de musgo *Sphagnum* sp. e vermiculita. A adubação de base foi realizada com fertilizante de liberação controlada do tipo Osmocote[®].

4.3 CONDUÇÃO DO EXPERIMENTO

Foi adotado o delineamento experimental inteiramente casualizado, com três repetições, no esquema fatorial 3 x 4, sendo estudado o efeito de três concentrações de fósforo (100% P (nível padrão de P), 30% P (baixo nível de P) e 10% P (nível muito baixo de P) da concentração padrão de P na solução nutritiva de Hoagland; Arnon (1950)), e quatro genótipos de *Eucalyptus* spp. (*Eucalyptus saligna*, *Eucalyptus urograndis*, *Eucalyptus dunnii* e *Eucalyptus globulus*). A concentração de fósforo a 100% P (tratamento controle) equivale a 31 mg de P L⁻¹, já as concentrações de 30 e 10% P equivalem a 9,3 e 3,1 mg de P L⁻¹, respectivamente. Cada unidade amostral foi constituída por um vaso contendo três plantas, totalizando 36 unidades experimentais.

Em agosto de 2020, as mudas dos genótipos de eucalipto com 60 dias de idade e aproximadamente 20 cm de altura foram retiradas cuidadosamente do substrato. Em seguida, cada muda foi acondicionada em um vaso com capacidade de 6 L, contendo solução nutritiva completa de Hoagland; Arnon (1950). Na superfície de cada vaso foi adicionada uma lâmina de isopor, com três orifícios centrais, para permitir a passagem da planta. A lâmina de isopor permitiu a fixação das plantas, e a diminuição da evaporação da solução contida em cada vaso.

As mudas foram aclimatadas durante 15 dias em solução nutritiva de Hoagland, com 100 % da sua concentração original. A aeração da solução em cada vaso foi feita por microtubos de PVC conectados a um compressor de ar. Os microtubos foram inseridos na solução através da lâmina de isopor presente em cada vaso.

A solução nutritiva, na forma original, contém as seguintes concentrações em mg L⁻¹: NO₃⁻ = 196; NH₄ = 14; P = 31; K = 234; Ca = 160; Mg = 48,6; S = 70; Fe-EDTA = 5; Cu = 0,02; Zn = 0,15; Mn = 0,5; B = 0,5; Mo = 0,01.

Após a aclimação, procedeu-se a aplicação dos tratamentos, onde os clones permaneceram por 18 dias nas diferentes condições de disponibilidade de P, totalizando 33 dias em sistema hidropônico. A solução nutritiva em cada vaso foi substituída duas vezes por semana, e seu pH foi ajustado diariamente para 5,5±0,2, com HCl 1,0 mol L⁻¹ ou NaOH 1,0 mol L⁻¹.

4.4 DETERMINAÇÃO DAS VARIÁVEIS DE CRESCIMENTO

Para as análises de crescimento, foram coletadas duas plantas de cada unidade experimental, tendo um total de 72 plantas. Após a coleta, as plantas foram seccionadas em parte aérea e raízes. Em seguida, as amostras já separadas foram encaminhadas para a determinação das seguintes variáveis; incremento em parte aérea (IPA), incremento em raiz (IR), incremento em número de folhas (INF), e incremento em diâmetro do coleto (IDC).

A mensuração da altura da parte aérea e comprimento da raiz (comprimento da maior raiz) das mudas foi realizada com o auxílio de uma régua milimétrica, e o diâmetro do coleto foi medido com o paquímetro digital. Para aquisição de tais incrementos realizou-se as medidas antes e depois da aplicação dos tratamentos, sendo considerado como incremento o crescimento nesse período.

A área foliar foi medida com o auxílio do sistema WinRhizo 2013 que utiliza como princípio a metodologia proposta por Tennant (1975). As amostras foram digitalizadas em scanner profissional (EPSON Expression 11000) e as imagens em formato TIFF foram analisadas.

Para determinação da matéria seca da parte aérea (MSPA; g planta⁻¹), matéria seca da raiz (MSR; g planta⁻¹) e matéria seca total (MST = MSPA + MSR; g planta⁻¹), as plantas foram colhidas e separadas em parte aérea e sistema radicular, lavadas em água corrente e acondicionadas em pacotes de papel kraft. Em seguida, foram encaminhadas à estufa com circulação forçada de ar, a aproximadamente 65 °C, até peso constante para posterior determinação das variáveis supracitadas.

A caracterização morfológica das raízes foi obtida a partir de imagens digitalizadas, utilizando o software WinRhizo Pro 2013 acoplado ao scanner EPSON Expression 11000 equipado com luz adicional (TPU), com uma resolução de 600 DPI. Mensurou-se o comprimento total das raízes (cm planta⁻¹), área superficial radicular (cm² planta⁻¹), volume radicular (cm³ planta⁻¹) e diâmetro médio radicular (mm).

4.5 VARIÁVEIS FOTOSSINTÉTICAS

Para as variáveis fotossintéticas, realizou-se as análises em uma planta de cada unidade experimental, tendo um total de 36 plantas analisadas. Após 33 dias do transplante para o sistema hidropônico, quando as plantas encontravam-se com 18 dias de exposição aos diferentes tratamentos, foram determinadas as trocas gasosas das folhas, por meio de um analisador de gás por radiação infravermelho [Infra red gás analyser (IRGA), Mod. Li-COR® 6400 XT] utilizando uma radiação fotossintética de $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e concentração de CO_2 de $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$. As medições foram realizadas no período da manhã entre 8:00 e 10:00 horas, e as avaliações das variáveis fotossintéticas foram realizadas na terceira folha completamente expandida do caule. Nessa ocasião, foram determinadas as seguintes variáveis: taxa de assimilação líquida de CO_2 (A), taxa transpiratória (E), condutância estomática (Gs), concentração intercelular de CO_2 (Ci), eficiência de carboxilação instantânea da Rubisco (A/Ci - obtida pela razão entre a taxa fotossintética e a concentração intercelular de CO_2), e eficiência de uso da água (EUA – obtida pela razão entre a taxa fotossintética e a taxa transpiratória).

4.6 AVALIAÇÃO DA FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA *a*

A avaliação da fluorescência da clorofila *a* também foi realizada em uma planta de cada unidade experimental, tendo um total de 36 plantas analisadas. As análises foram realizadas nas folhas totalmente expandidas do terço médio da planta, em dia ensolarado durante o período da manhã, entre 8:00 e 11:30 horas, usando fluorômetro portátil de luz modulada (Junior-Pam Chlorophyll FluorometerWalzMess-und-Regeltechnik, Alemanha). Antes das medições, as folhas foram pré-adaptadas ao escuro por 30 minutos para medição da fluorescência inicial (F_0).

Posteriormente, as amostras foram submetidas a um pulso de luz saturante ($10.000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) por 0.6 s, determinando-se assim a fluorescência máxima (F_m) e taxa de transporte de elétrons (ETR_m). O rendimento quântico máximo do PSII (F_v/F_m) foi obtido por meio da razão da fluorescência variável ($F_v = F_m - F_0$) e fluorescência máxima.

4.7 DETERMINAÇÃO DAS VARIÁVEIS BIOQUÍMICAS

Para determinação das variáveis bioquímicas coletou-se uma planta em cada unidade experimental. Em seguida, tais plantas foram seccionadas em parte aérea e raízes, lavadas com água destilada, colocadas em envelopes de papel alumínio, e congeladas imediatamente com nitrogênio líquido para evitar a degradação da amostra. As mesmas foram mantidas em ultrafreezer -80°C até o pré-preparo das amostras para as análises. O preparo das amostras foi realizado através do processo de maceração manual com nitrogênio líquido, sendo que cada amostra foi macerada até obter a forma de um pó fino. Posteriormente, foi pesada em balança digital de precisão a quantidade específica para cada análise realizada, sendo: 0,05 g de amostra fresca para a determinação de pigmentos das folhas, 0,5 g para enzimas antioxidantes e 0,3 g para fosfatase ácida.

4.7.1 Conteúdo de pigmentos (clorofilas *a*, *b* e carotenoides)

Para a extração das clorofilas *a* (Chl *a*), clorofilas *b* (Chl *b*) e carotenoides utilizou-se o método de Hiscox; Israelstan (1979), e para estimá-las foi usada a equação de Lichtenthaler (1987). As amostras previamente pesadas em tubos falcon de 15 mL foram dispostas em grades, e 5 mL de dimetilsulfóxido (DMSO) foi adicionado. Os tubos foram incubados a 65°C, por aproximadamente uma hora e meia, até que os pigmentos se soltassem por completo, resultando em uma solução de tonalidade verde escura. Posteriormente, essa solução foi separada em duas repetições de 2 mL cada. As absorbâncias da solução foram medidas em espectrofotômetro UV-visível (1105, Bel Photonics), nos comprimentos de onda de 663, 645 e 470 nm, respectivamente para clorofila *a*, clorofila *b* e carotenoides.

4.7.2 Determinação da atividade de enzimas antioxidantes

As enzimas antioxidantes foram determinadas por meio da adição de 0,5 g de amostra em 3 mL de tampão de extração de homogeneização (pH 7,8) 0,05 M, contendo 1 mM de EDTA e 2% (w/v) de polivinilpirrolidona (PVP). O homogeneizado foi centrifugado a 13.000 x g por 20 minutos a 4°C em centrífuga (High-Speed

Refrigerated Centrifuge – CR22 N), e o sobrenadante foi utilizado para a determinação da atividade das enzimas e concentração de proteínas (ZHU et al., 2004).

A atividade da enzima guaiacol peroxidase (POD) foi determinada segundo Zeraik et al. (2008), utilizando-se o guaiacol como substrato. A mistura de reação continha 1,0 mL de tampão fosfato de potássio (100 mM, pH 6,5), 1,0 mL de guaiacol (15 mM) e 1,0 mL de H₂O₂ (3 mM) na cubeta de quartzo. Após homogeneização, foi adicionado 50 µL do extrato da planta a esta solução. A atividade da enzima foi medida através da oxidação do guaiacol a tetraguaiacol através do aumento na absorbância a 470 nm, em intervalos de leitura de 15 segundos. Os resultados foram expressos em unidade de enzima por mg de proteína (U mg⁻¹ proteína). Para o cálculo, foi utilizado o coeficiente de extinção molar de 26,6 mM⁻¹ cm⁻¹.

A atividade da superóxido dismutase (SOD) foi determinada de acordo com o método espectrofotométrico descrito por Giannopolitis; Ries (1977). A mistura de reação (MIX) que foi mantida no escuro, continha tampão fosfato de potássio 50 mM (pH 7,8), metionina 13 mM, EDTA 0,1 Mm, nitrobluetetrazólio (NBT) 75 µM e riboflavina 2 µM. A produção fotoquímica da formazana azul a partir do NBT foi monitorada pelo incremento da absorbância a 560 nm.

A reação foi realizada em tubos de ensaio (13 x 100 mm) a 25°C, contendo em cada tubo 2,8 mL de mistura de reação (MIX), e 200 µL de extrato enzimático das respectivas amostras. Após a pipetagem os tubos foram colocados em uma câmara de reação, sob iluminação de uma lâmpada fluorescente de 15 W. Dessa forma, a reação teve início ligando-se a luz e após 02 minutos de iluminação, a reação foi paralisada, desligando-se a luz, e em seguida as amostras foram lidas no espectrofotômetro UV-visível (1105, BelPhotonics).

Uma unidade de SOD foi definida como a quantidade de enzima que inibe a fotorredução do NBT em 50% (BEAUCHAMP; FRIDOVICH, 1971). No ensaio, a riboflavina fotoquimicamente excitada é reduzida pela metionina em semiquinona, que doa um elétron ao oxigênio, formando o radical superóxido que, por sua vez, converte NBT em formazana azul. A superóxido dismutase catalisa esta reação.

4.7.3 Fosfatase ácida

Raízes e folhas congeladas e homogeneizadas foram centrifugadas em centrífuga (High-Speed Refrigerated Centrifuge – CR22 N), a 20.000 x g, por 30 minutos, sob temperatura de 4°C, e o sobrenadante resultante foi usado para o ensaio enzimático. A atividade da fosfatase ácida foi determinada de acordo com Tabaldi et al. (2007) em um meio de reação consistindo de 3,5 mM de azida sódica, 2,5 mM de cloreto de cálcio, 100 mM de tampão citrato (pH 5,5) em um volume final de 200 µL. Uma alíquota de 20 µL da preparação enzimática foi adicionada na mistura de reação, exceto nos controles, e pré-incubada por 10 minutos até 35°C. A reação foi iniciada pela adição do substrato (PPi, na concentração final de 3,0 mM) e parada pela adição de 200 µL de TCA 10% em uma concentração final de 5%. O fosfato inorgânico (Pi) foi quantificado a 630 nm usando verde malaquita como reagente colorimétrico e KH_2PO_4 como padrão para a curva de calibração.

4.8 ANÁLISE ESTATÍSTICA

Os resultados obtidos foram submetidos à análise de variância, considerando o modelo fatorial (ANOVA fatorial), e ao ser constatada a significância pelo teste F, as médias dos tratamentos foram comparadas pelo teste Tukey a 5% de probabilidade de erro, utilizando o *software* estatístico Sisvar (FERREIRA, 2014).

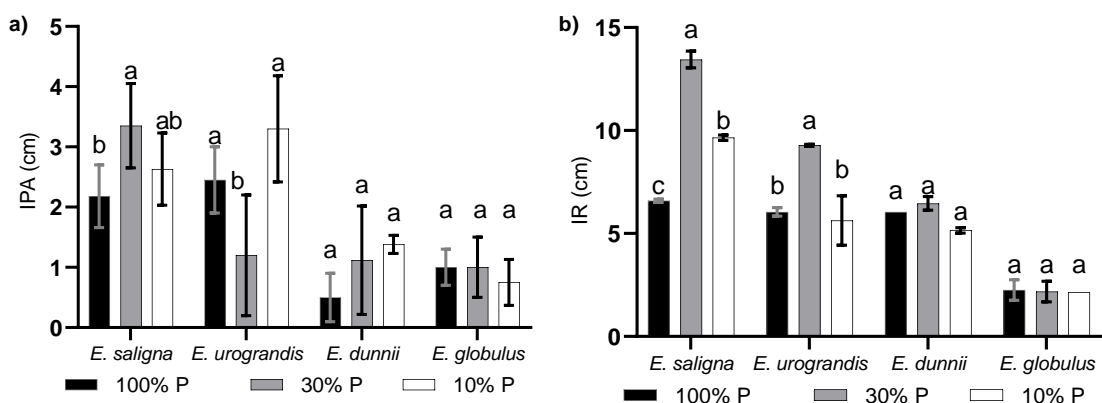
5 RESULTADOS

5.1 VARIÁVEIS MORFOLÓGICAS

De acordo com os resultados da análise de variância, verificou-se que houve interação significativa ($p \leq 0,05$) entre os fatores avaliados (diferentes genótipos de eucalipto e concentrações de P) para as variáveis morfológicas de crescimento, evidenciando que a ação conjunta dos fatores influenciou a expressão dessas características.

As maiores médias para as variáveis incremento em parte aérea (IPA) (3,35 cm) e incremento em raiz (IR) (13,45 cm) foram observadas no *E. saligna* na concentração de 30% P, diferindo estatisticamente da concentração com 100% P (Figura 1). Assim, houve um acréscimo de 54,25% no IPA (Figura 1A), e 51,64% no IR (Figura 1B) das plantas mantidas na condição de 30% P, em relação ao tratamento controle (100% P em solução nutritiva) do *E. saligna*. Para o *E. urograndis*, a maior média do IR também foi encontrada na concentração de 30% P, enquanto o comportamento inverso foi observado para o IPA. Já o *E. dunnii* não apresentou diferença significativa entre as concentrações de P para ambas variáveis, e o comportamento semelhante foi observado no *E. globulus* para a variável IPA (Figura 1).

Figura 1 - Valores médios de incremento em parte aérea (IPA) e incremento em raiz (IR) em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P

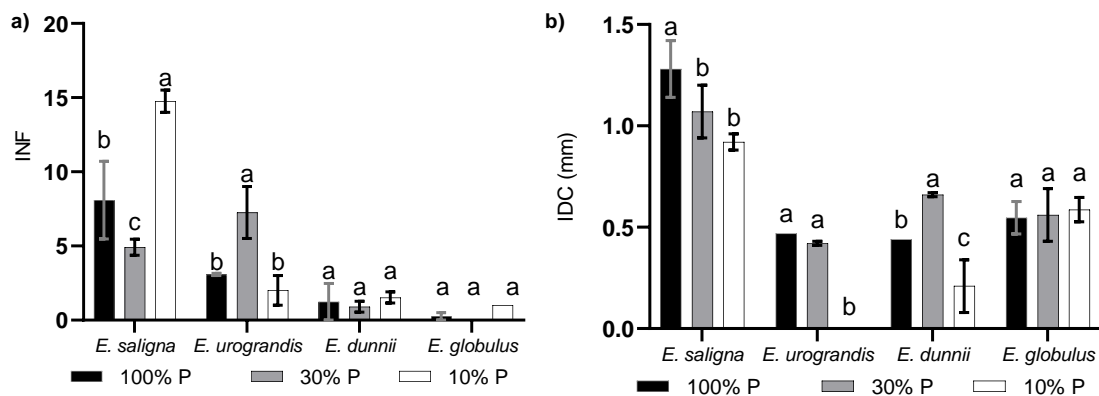


¹Letras diferentes entre os tratamentos dentro do mesmo genótipo representam diferença estatística pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Barras verticais representam o desvio padrão das médias.

Fonte: O autor (2021).

Para a variável incremento em número de folhas (INF) não houve diferença estatística para as mudas dos genótipos *E. dunnii* e *E. globulus* independente das concentrações testadas (Figura 2A). Entretanto, para a variável incremento em diâmetro do coleto (IDC) observou-se que os genótipos *E. urograndis*, *E. saligna* e *E. dunnii* obtiveram suas menores médias com a maior redução da concentração de fósforo (10% P) (Figura 2B).

Figura 2 - Valores médios de incremento em número de folhas (INF) e incremento em diâmetro do coleto (IDC) em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P

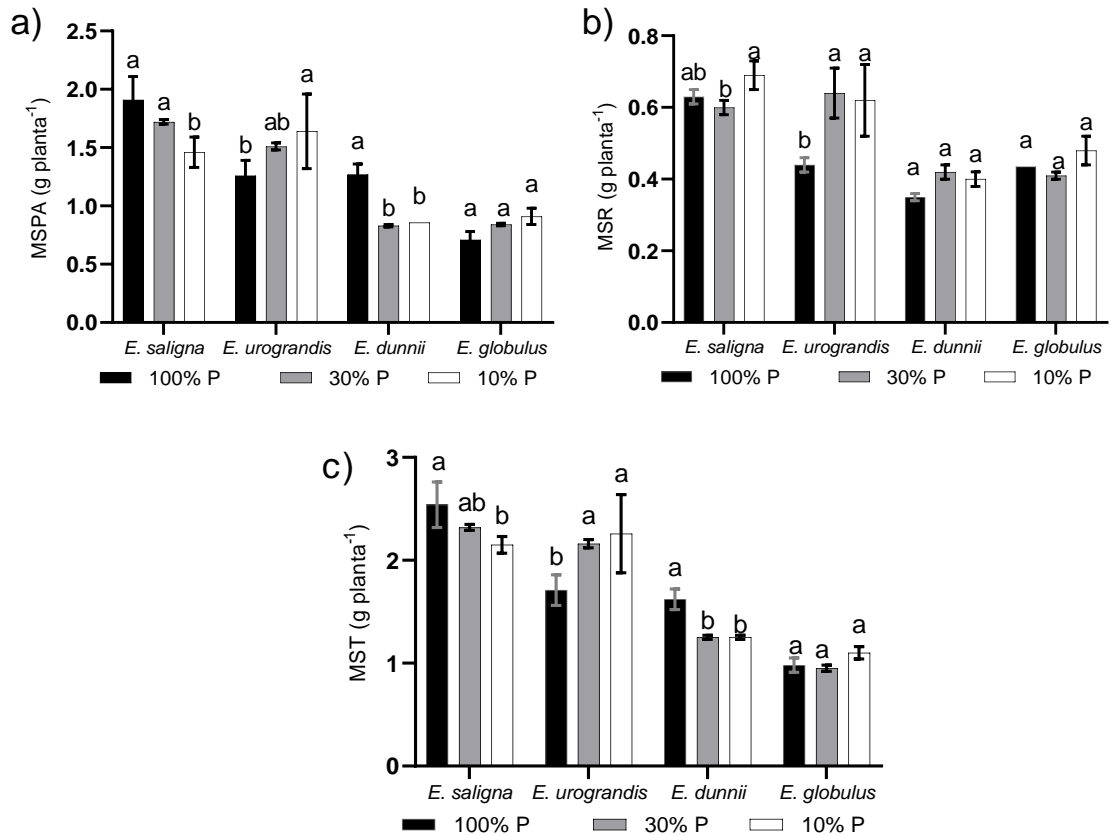


¹Letras diferentes entre os tratamentos dentro do mesmo genótipo representam diferença estatística pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Barras verticais representam o desvio padrão das médias.

Fonte: O autor (2021).

O *E. saligna* não apresentou diferença significativa entre a concentração de 30% P e o tratamento controle (100% P) para massa seca da parte aérea (MSPA), massa seca da raiz (MSR) e massa seca total (MST) (Figura 3). Já o *E. urograndis* obteve os seus maiores valores para a MSR (Figura 3B) e MST (Figura 3C) nas duas concentrações de deficiência de P (10% P e 30% P), diferindo estatisticamente do tratamento com a concentração padrão de P. Entretanto, o *E. globulus* não apresentou diferença significativa para a MSPA, MSR e MST entre as concentrações de P testadas, e o comportamento similar foi evidenciado no *E. dunnii* apenas para a MSR (Figura 3).

Figura 3- Valores médios de massa seca da parte aérea (MSPA), massa seca da raiz (MSR) e massa seca total (MST) em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P

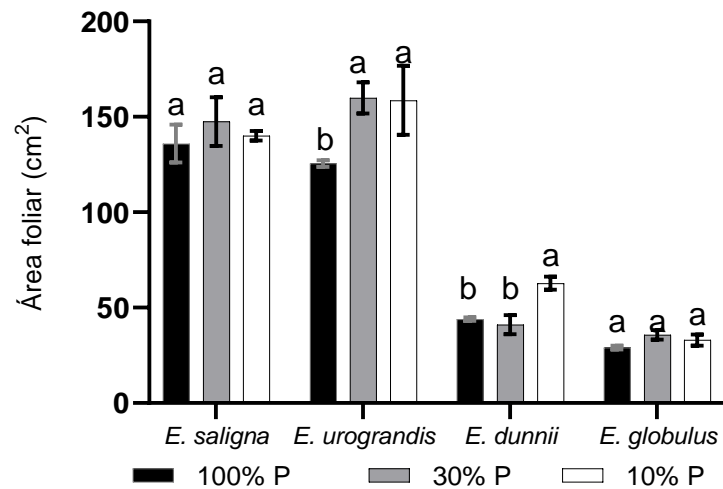


¹Letras diferentes entre os tratamentos dentro do mesmo genótipo representam diferença estatística pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Barras verticais representam o desvio padrão das médias.

Fonte: O autor (2021).

Observou-se que a maior média para a área foliar (159, 875 cm²) foi observada no *E. urograndis*, na concentração de 30% P, representando um aumento de 27,38% em relação ao nível de 100% P (Figura 4). Já o *E. dunnii* obteve a maior média para essa variável com a concentração de 10% P, ao passo que o *E. saligna* e *E. globulus* não apresentaram diferença significativa entre as concentrações de P testadas (Figura 4).

Figura 4 - Valores médios de área foliar em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P

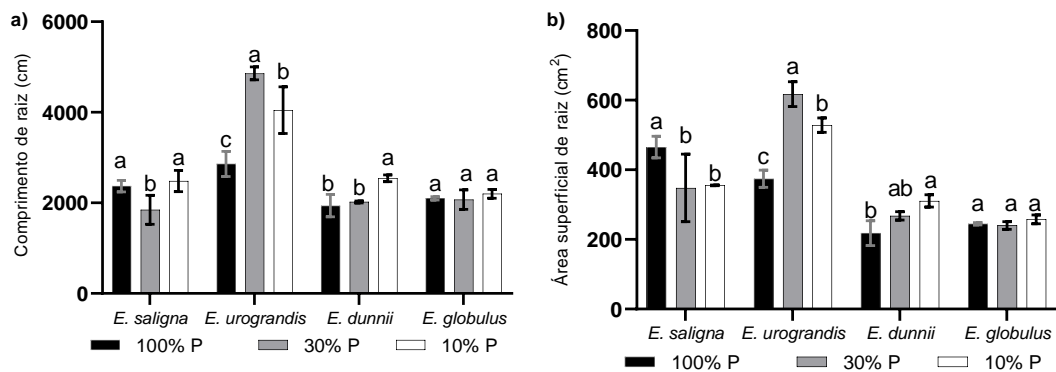


¹Letras diferentes entre os tratamentos dentro do mesmo genótipo representam diferença estatística pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Barras verticais representam o desvio padrão das médias.

Fonte: O autor (2021).

Os maiores valores obtidos nas variáveis comprimento de raiz (Figura 5A) e área superficial de raiz (Figura 5B) foram encontrados no *E. urograndis* na concentração de 30% P, que resultou numa elevação de 69,8% e 41,09%, respectivamente, em relação a solução controle. Contudo, o resultado oposto foi evidenciado para o *E. saligna*, já que o mesmo apresentou as menores médias na concentração de 30% P, diferindo estatisticamente do tratamento testemunha. Já o *E. dunnii* apresentou as maiores médias de comprimento de raiz, e área superficial de raiz com a menor adição de P (Figura 5).

Figura 5 - Valores médios de comprimento de raiz e área superficial de raiz em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P

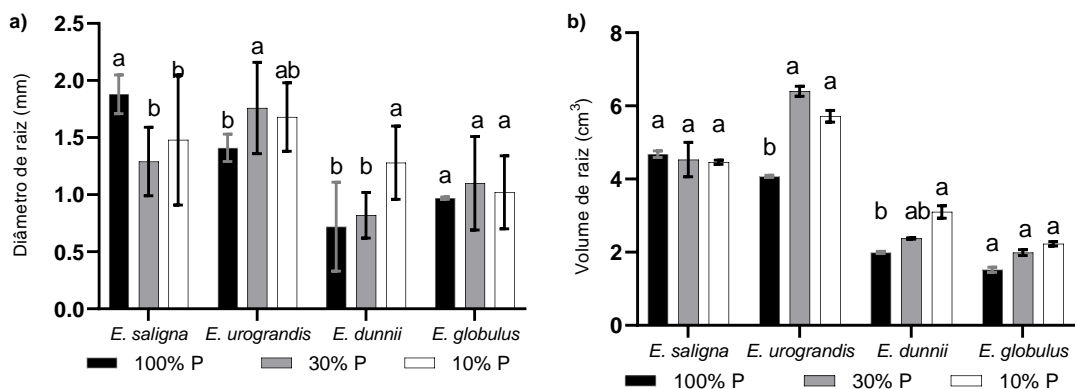


¹Letras diferentes entre os tratamentos dentro do mesmo genótipo representam diferença estatística pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Barras verticais representam o desvio padrão das médias.

Fonte: O autor (2021).

Para o diâmetro de raiz (Figura 6A) e volume de raiz (Figura 6B) foi possível observar que o *E. urograndis* apresentou suas maiores médias na concentração de 30% P, que implicou no aumento de 24,85% (diâmetro de raiz) e 57,39% (volume de raiz) em relação a concentração padrão de P. Já o *E. dunnii* apresentou seus maiores valores para ambas variáveis na sua menor concentração de P, diferenciando estatisticamente do tratamento controle (100% P). Para o *E. globulus* notou-se que as concentrações de P testadas igualaram estatisticamente entre si tanto no diâmetro de raiz, quanto no volume de raiz (Figura 6).

Figura 6 - Valores médios de diâmetro de raiz e volume de raiz em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P



¹Letras diferentes entre os tratamentos dentro do mesmo genótipo representam diferença estatística pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Barras verticais representam o desvio padrão das médias.

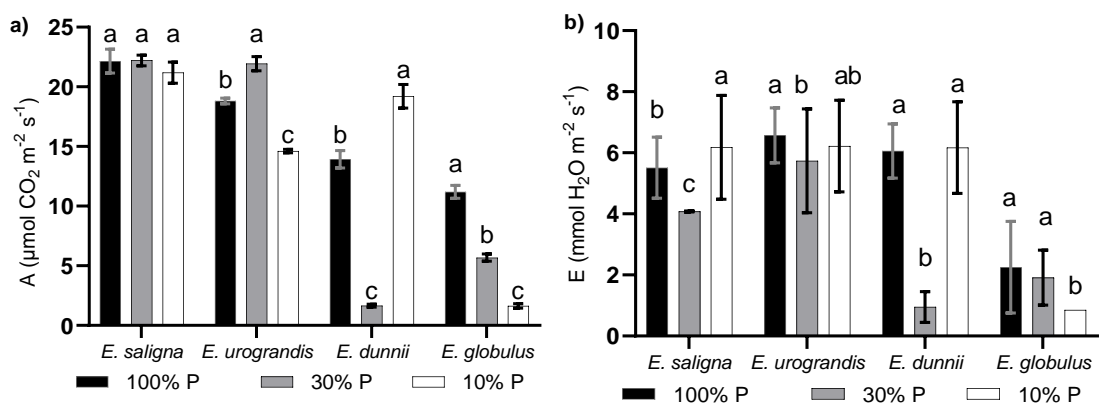
Fonte: O autor (2021).

5.2 VARIÁVEIS FISIOLÓGICAS

Houve efeito significativo ($p \leq 0,05$) da interação entre os fatores avaliados (diferentes genótipos de eucalipto e concentrações de P) para as variáveis fisiológicas observadas no presente estudo.

Para a taxa de assimilação líquida (A) (Figura 7A) e taxa de transpiração (E) (Figura 7B) observou-se que o *E. dunnii* apresentou as maiores médias na menor concentração de P, e o inverso foi evidenciado para o *E. globulus*. O *E. urograndis*, por sua vez, apresentou sua maior taxa de assimilação líquida ($21,937 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), e menor taxa de transpiração ($5,735 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) na concentração de 30% P, que resultou em um aumento de 16,57% na taxa de assimilação líquida e uma redução de 14,52% para a transpiração, em relação a concentração padrão de P (Figura 7).

Figura 7 - Valores médios da taxa de assimilação líquida (A) e taxa de transpiração (E) em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P

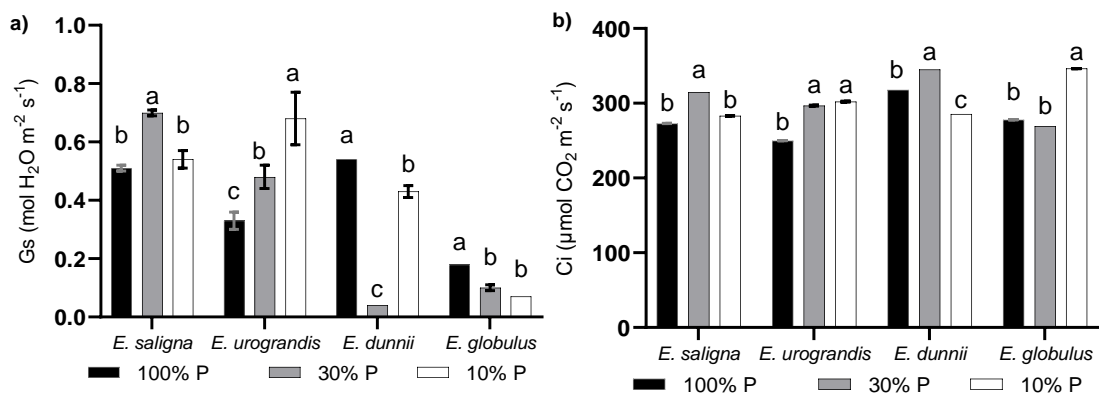


¹Letras diferentes entre os tratamentos dentro do mesmo genótipos representam diferença estatística pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Barras verticais representam o desvio padrão das médias.

Fonte: O autor (2021).

Observou-se que os valores superiores da taxa de condutância estomática (Gs) (Figura 8A) e concentração de CO₂ intercelular (Ci) (Figura 8B) do *E. urograndis* foram encontrados no menor suprimento de P na solução (10% P), representando uma diferença de 28,33% e 1,76%, respectivamente em relação a concentração de 30% P. Entretanto, pode-se observar que o *E. saligna* apresentou suas maiores médias para ambas as variáveis com a concentração de 30% P (Figura 8).

Figura 8 - Valores médios da taxa de condutância estomática (Gs) e concentração de CO₂ intercelular (Ci) em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P

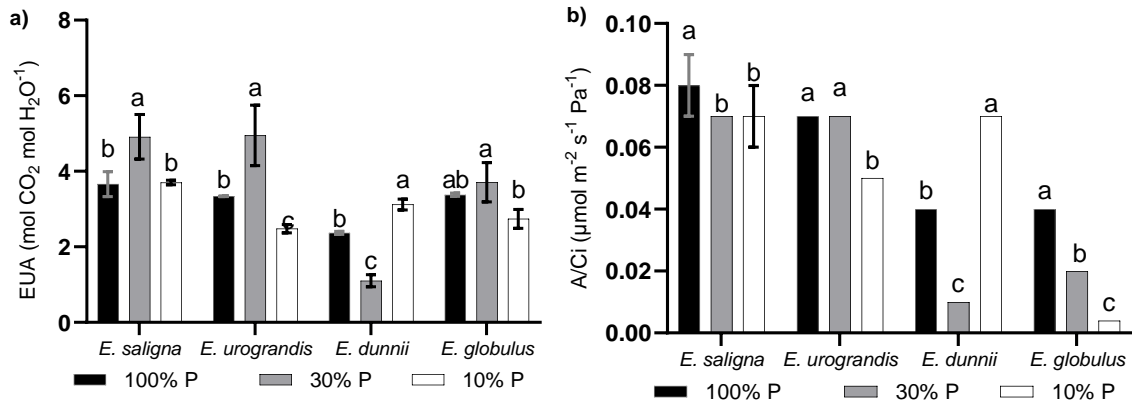


¹Letras diferentes entre os tratamentos dentro do mesmo genótipo representam diferença estatística pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Barras verticais representam o desvio padrão das médias.

Fonte: O autor (2021).

Foi observado nas variáveis eficiência do uso da água (EUA) (Figura 9A) e eficiência instantânea de carboxilação (pela Rubisco) (A/Ci) (Figura 9B), que o *E. dunnii* adquiriu suas maiores médias na concentração de 10% P, porém os genótipos *E. urograndis* e *E. globulus* obtiveram seus menores valores na mesma concentração.

Figura 9 - Valores médios da taxa de eficiência do uso da água (EUA) e eficiência instantânea de carboxilação (pela Rubisco) (A/Ci) em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P

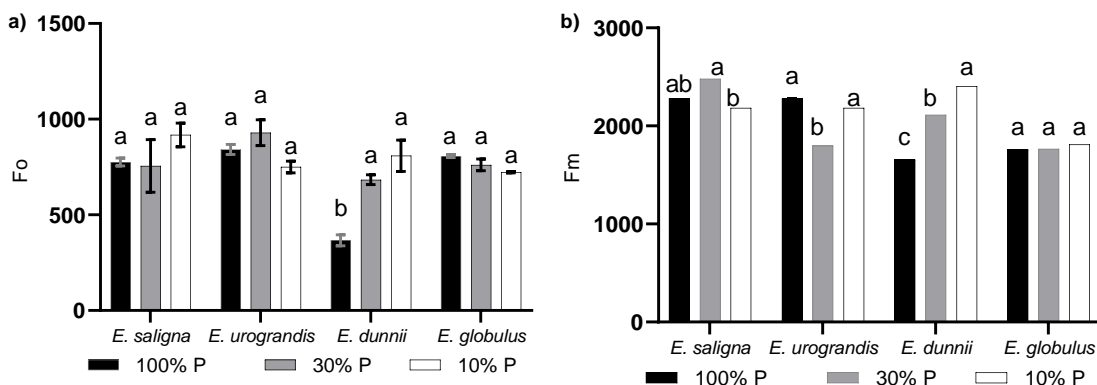


¹Letras diferentes entre os tratamentos dentro do mesmo genótipo representam diferença estatística pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Barras verticais representam o desvio padrão das médias.

Fonte: O autor (2021).

Para a fluorescência inicial (F_o) observou-se que apenas o *E. dunnii* apresentou diferença entre as concentrações de P testadas (Figura 10A), sendo maior nos menores suprimentos de P. Já para fluorescência máxima (F_m) observou-se que o *E. urograndis* apresentou médias estatisticamente similares nas concentrações com 100 e 10% de P (Figura 10B). Porém, o *E. globulus* não apresentou diferença significativa entre as concentrações de P, tanto na fluorescência inicial, quanto na fluorescência máxima (Figura 10).

Figura 10 - Valores médios de fluorescência inicial (F_o) e fluorescência máxima (F_m) em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P

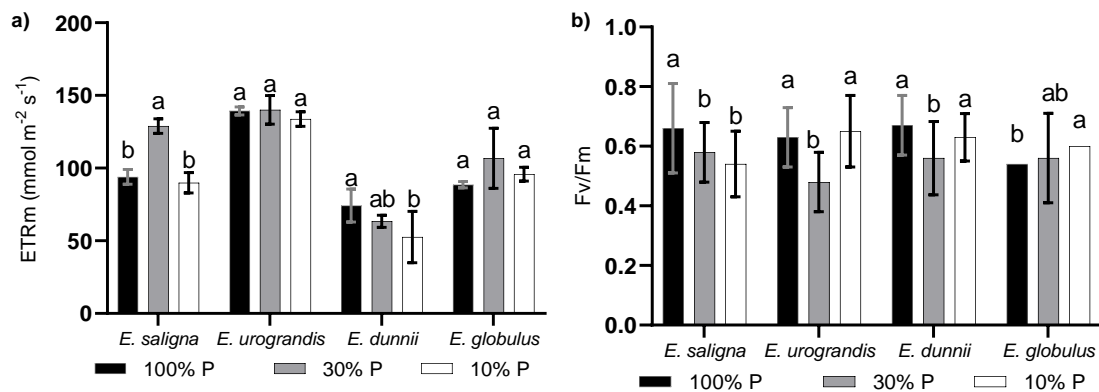


¹Letras diferentes entre os tratamentos dentro do mesmo genótipo representam diferença estatística pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Barras verticais representam o desvio padrão das médias.

Fonte: O autor (2021).

Para a taxa de transporte de elétrons (ETRm) observou-se que as espécies *E. saligna* e *E. dunnii* apresentaram suas menores médias com a concentração de 10% P (Figura 11A). Entretanto, o *E. urograndis* e *E. globulus* não apresentaram diferença significativa para a ETRm entre as três concentrações testadas. Para o rendimento quântico máximo do PSII (Fv/Fm) notou-se que o *E. globulus* e *E. urograndis* apresentaram as maiores médias na menor adição de P (Figura 11B).

Figura 11- Valores médios de taxa de transporte de elétrons (ETRm), rendimento quântico máximo do PSII (Fv/Fm) em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P



¹Letras diferentes entre os tratamentos dentro do mesmo genótipo representam diferença estatística pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Barras verticais representam o desvio padrão das médias.

Fonte: O autor (2021).

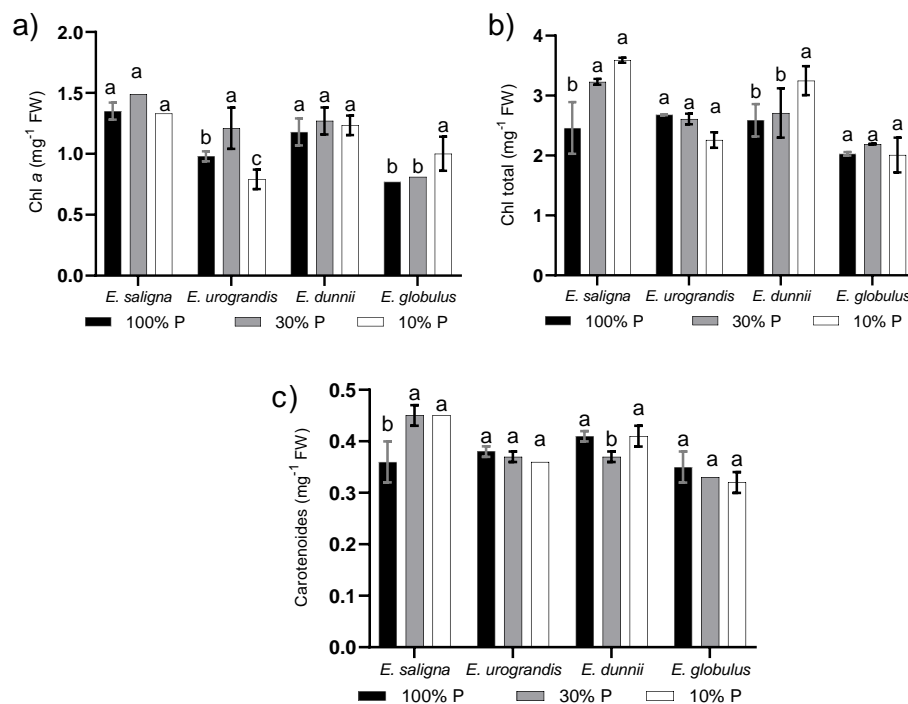
5.3 VARIÁVEIS BIOQUÍMICAS

O efeito significativo ($p \leq 0,05$) da interação entre os fatores avaliados (diferentes genótipos de eucalipto e concentrações de P) foi observado para as variáveis bioquímicas.

As maiores médias para a clorofila total ($3,588 \text{ mg g}^{-1} \text{ FW}$) e carotenoides ($0,449 \text{ mg g}^{-1} \text{ FW}$) foram observadas no *E. saligna*, com a maior redução da

concentração de P na solução (10% P) (Figura12). O *E. globulus* também obteve sua maior média para clorofila a ($0,995 \text{ mg g}^{-1} \text{ FW}$) com a redução da concentração de P (Figura 12A). Contudo, foi observado que as médias das espécies *E. saligna* e *E. dunnii* não diferiram estatisticamente nas concentrações de P testadas para a Chl a, ao passo que o comportamento semelhante foi evidenciado no *E. urograndis* e *E. globulus* para Chl total e carotenoides (Figura 12).

Figura 12 - Valores médios de Clorofila a (Chl a), Clorofila total (Chl total) e carotenoides em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P

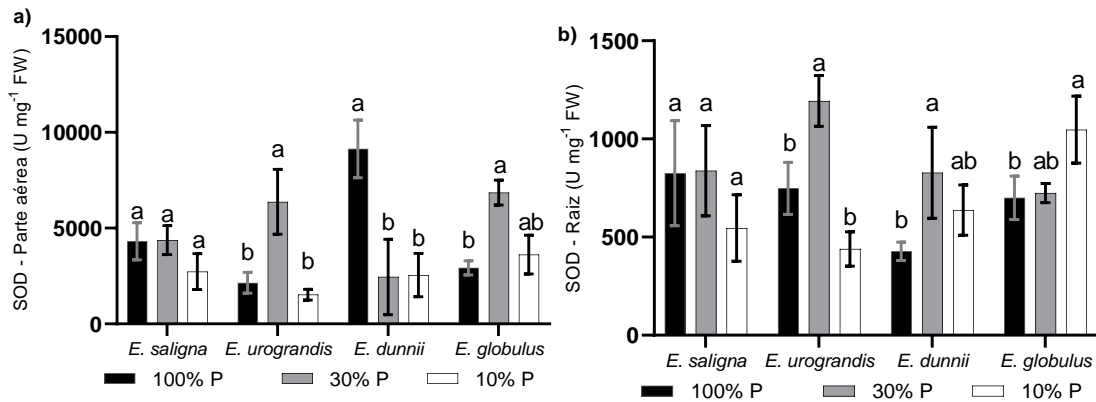


¹Letras diferentes entre os tratamentos dentro do mesmo genótipo representam diferença estatística pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Barras verticais representam o desvio padrão das médias.

Fonte: O autor (2021).

Para a atividade da superóxido dismutase (SOD), observou-se que *E. saligna* não apresentou diferença significativa entre as concentrações de P, tanto na parte aérea quanto na raiz (Figura 13). O *E. urograndis* obteve seus maiores resultados para a SOD da parte aérea e raiz na concentração de 30% P. Por outro lado, o *E. globulus* obteve comportamento semelhante apenas para a parte aérea na mesma concentração (Figura 13A).

Figura 13 - Valores médios da atividade da enzima superóxido dismutase (SOD) na parte aérea e raiz em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P

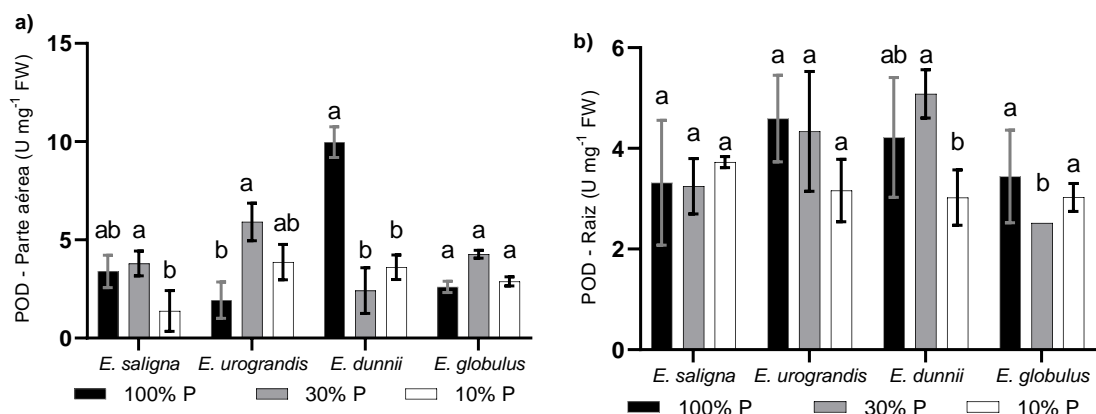


¹Letras diferentes entre os tratamentos dentro do mesmo genótipo representam diferença estatística pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Barras verticais representam o desvio padrão das médias.

Fonte: O autor (2021).

Observou-se que o *E. urograndis* obteve a maior média para a atividade da enzima guaiacol peroxidase (POD) na parte aérea com o tratamento de 30% P, diferindo estatisticamente do seu tratamento controle (100% P) (Figura 14A). Todavia, observou-se resposta contrária para a parte aérea do *E. dunnii*, uma vez que o mesmo apresentou sua menor média no tratamento com 30% P. Os genótipos *E. saligna* e *E. urograndis* não apresentaram diferença significativa entre as diferentes concentrações de P para a atividade da POD nas raízes (Figura 14B).

Figura 14 - Valores médios da atividade da enzima guaiacol peroxidase (POD) na parte aérea e raiz em genótipos de eucalipto em resposta as diferentes concentrações de P

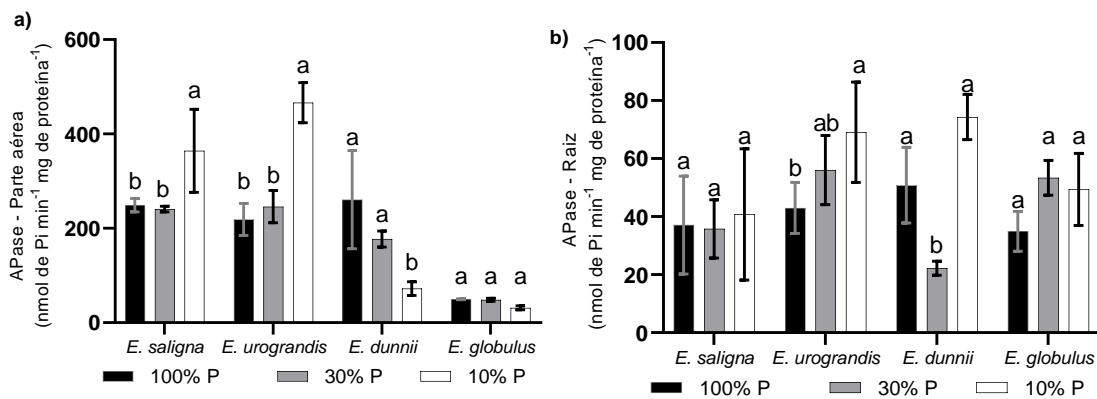


¹Letras diferentes entre os tratamentos dentro do mesmo genótipo representam diferença estatística pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Barras verticais representam o desvio padrão das médias.

Fonte: O autor (2021).

Para a fosfatase ácida (APase) foi possível evidenciar que o *E. urograndis* apresentou as maiores médias para a parte aérea e raiz na concentração de 10% P (Figura 15). Entretanto, o *E. globulus* não apresentou diferença significativa na parte aérea e raiz, e o *E. saligna* apresentou comportamento semelhante apenas para a raiz (Figura 15).

Figura 15- Valores médios da atividade da fosfatase ácida (APase) na parte aérea e raiz em genótipos de eucalipto em resposta em resposta as diferentes concentrações de P



¹Letras diferentes entre os tratamentos dentro do mesmo genótipo representam diferença estatística pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Barras verticais representam o desvio padrão das médias.

Fonte: O autor (2021).

6 DISCUSSÃO

O crescimento das plantas depende do estado nutricional absoluto, bem como do equilíbrio entre os nutrientes (BULGARELLI et al., 2019). Dessa forma, o crescimento do *E. urograndis* e *E. saligna* foi positivamente afetado pela baixa disponibilidade de P, influenciando no aumento da produção de biomassa e incremento em raízes com a concentração de 30% P.

Os resultados da pesquisa sugerem que os genótipos exibem respostas de intensidades diferentes no crescimento sob baixa disponibilidade de P. Assim, as características relacionadas ao crescimento, absorção de nutrientes e capacidade fotossintética indicaram plasticidade dos genótipos em resposta à disponibilidade de P.

6.1 VARIÁVEIS MORFOFISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS NO *E. urograndis*

A resposta positiva observada nos atributos morfofisiológicos e bioquímicos das mudas do *E. urograndis* mediante a redução da fertilização de P (30% P) refletem a baixa exigência da espécie em relação à disponibilidade desse nutriente, sem restrição a produção de biomassa (Figura 3), e da extensão da área radicular sob baixa nutrição de P (Figura 6). Dessa forma, o *E. urograndis* se destacou em relação aos demais genótipos sob o ponto de vista nutricional e de economia de P, devido aos resultados satisfatórios encontrados não apenas nas características morfológicas, mas também nos atributos fisiológicos e bioquímicos.

Assim, pode-se observar que o *E. urograndis*, com a concentração de 30% P, apresentou o maior valor para área foliar (Figura 4), em comparação aos demais genótipos, e apresentou resultados satisfatórios para as variáveis incremento em raízes (Figura 1B), número de folhas (Figura 2A) e diâmetro do coleto (Figura 2B), produção de massa seca da parte aérea e de raízes (Figura 3) e provavelmente maior acúmulo de P nas folhas e raízes na concentração de 30% P. Isso pode ter acontecido possivelmente em virtude da capacidade do *E. urograndis* em mobilizar mais P internamente, contribuindo para que o mesmo acumulasse maior concentração de CO₂ intercelular (Figura 8B) e conseqüentemente produzisse excelentes ganhos em taxa fotossintética (Figura 7A), o que pode ter estimulado a absorção de P pelas raízes, resultando em maior produção de biomassa.

Os maiores valores dos atributos morfológicos de raízes (comprimento, área superficial e volume) também foram evidenciados no *E. urograndis* com a concentração de 30% P (Figuras 5 e 6). Essa resposta pode ter ocorrido pela maior recepção de sinais luminosos recebidos pela parte aérea e transferidos via moléculas sinalizadoras até as raízes (LEE et al., 2016), já que o *E. urograndis* apresentou ganhos significativos para a produção de biomassa da parte aérea (Figura 3), e possivelmente maior acúmulo de P nos tecidos. Esses sinais são responsáveis pela ativação da emissão de raízes, o que possibilita as plantas explorar um maior volume de solo ou solução, o que expõe um maior contato das raízes com água e nutrientes, e reduz os efeitos do estresse abiótico (GEORGE et al., 2014; WHITE et al., 2013).

O sistema radicular é o principal órgão para a aquisição de nutrientes, e as mudanças na morfologia e fisiologia da raiz são cruciais para a aquisição e utilização efetiva do P sob baixa disponibilidade de fósforo (DENG et al., 2020). Essa capacidade de aumentar o comprimento e volume de raiz pode ser uma estratégia importante, pois a planta aumenta a área de solo/solução explorada, com menor investimento de carbono (HOEKSTRA et al., 2015). Além disso, o acúmulo de P nas raízes é favorável ao crescimento dos genótipos de eucalipto, tendo em vista que a raiz é um órgão de reserva de carboidratos e aminoácidos, os quais podem ser usados para suportar condições de déficit de nutrientes e assim serem redistribuídos para órgãos em crescimento.

Os mecanismos de adaptação das plantas ao estresse por baixo P costumam configurar um sistema radicular com maior comprimento, acompanhado de uma maior superfície de contato com o solo (CASTRO, 2009). Com isso, as características morfológicas do sistema radicular podem explicar a diferença existente em materiais genéticos na absorção e, posteriormente na translocação, acúmulo e eficiência nutricional (PINTO et al., 2011; SANES et al., 2013).

Em geral, as variáveis morfológicas radiculares estão diretamente relacionadas à capacidade de absorção de nutrientes pelas plantas, logo as espécies que possuem maior comprimento e área de superfície radicular apresentam grande potencial para garantir maior produtividade mediante a baixa disponibilidade de P (FERNANDES, 2015).

Os impactos da disponibilidade de P em solução nutritiva influenciaram no crescimento das mudas do *E. urograndis*, já que provocaram interferência na

integração de seu efeito com os processos fisiológicos, particularmente na bioquímica fotossintética. Dessa forma, observou-se que os maiores valores para a taxa de assimilação líquida (A) (Figura 7A) e eficiência do uso da água (EUA) (Figura 9A) do *E. urograndis* foram encontrados na concentração de 30% P. Esse genótipo também obteve médias satisfatórias para a concentração interna de CO_2 (C_i) (Figura 8B), e eficiência instantânea de carboxilação da rubisco (A/C_i) (Figura 9B) na concentração de 30% P.

A resposta positiva observada nas variáveis fotossintéticas do *E. urograndis* pode estar relacionada com os maiores valores de P na parte aérea, que contribuiu para uma produção significativa de massa seca da parte aérea (Figura 3A), maximizando a disponibilidade de CO_2 por área foliar, e conseqüentemente possibilitou maior fixação de CO_2 no tecido das folhas (TCHERKEZ et al., 2017). Entretanto, essa maior concentração intercelular de CO_2 pode ser proveniente de uma maior respiração (TAIZ et al., 2017). Isso confirma a maior eficiência do *E. urograndis* na absorção de P, e por conseqüência, maior acúmulo de P nas folhas, auxiliando no processo de fotossíntese.

O *E. urograndis*, na concentração de 30% P apresentou menor transpiração em comparação ao seu tratamento controle (Figura 7B). Esse resultado pode ter relação com a concentração interna de CO_2 (Figura 8B), uma vez que quando as plantas possuem mais CO_2 nos espaços intercelulares da folha, as mesmas fecham os estômatos, diminuindo a condutância estomática, o que pode ocasionar maior eficiência no uso da água (EUA) (FERNANDES, 2015). A eficiência do uso da água é uma ferramenta importante para indicar estresse da planta e demonstrar a aptidão do cultivo em diferentes condições edafoclimáticas (WU et al., 2018). A maior eficiência do uso da água possivelmente ocorreu devido a menor condutividade estomática (FERNANDES, 2015).

A redução da condutividade estomática (Figura 8A) ocorre para assegurar um equilíbrio apropriado na assimilação de CO_2 na fotossíntese, a fim de controlar a quantidade de carbono interno, de modo a atender a capacidade de carboxilação e regeneração da ribulose 1,5 bifosfato, e reduzir a perda de água por transpiração (LAWSON et al., 2014). Embora os maiores valores de área foliar sejam relacionados à maior transpiração e consumo de água, em relação ao eucalipto esta analogia não pode ser generalizada, uma vez que os genótipos podem apresentar

diferenças no controle da abertura e fechamento estomático, interferindo na eficiência de uso da água, como verificado por Silva et al. (2004).

A concentração de 30% de fósforo estimulou o metabolismo energético, a divisão e a expansão celular, refletindo no aumento da área foliar do *E. urograndis* (Figura 4). Assim, resultou em maior área foliar por unidade de massa seca foliar, o que lhe permite ter maior capacidade de captura e assimilação de CO₂ por planta, e conseqüentemente aumenta sua capacidade de produzir novas folhas (MARQUES et al., 2020).

As mudas que possuem maior área foliar podem apresentar maiores taxas de crescimento no campo, pois o processo fotossintético é influenciado pelas dimensões do sistema fotoassimilador. Dessa forma, as plantas com maior área foliar são capazes de interceptar mais energia luminosa, convertendo-a em energia química (CROUS et al., 2015). Os aumentos em área foliar são diretamente relacionados à absorção de luz, e assimilação de CO₂, que conseqüentemente aumenta a taxa fotossintética (BERGHETTI et al., 2020; ZAMBROSI et al., 2012). Isso proporciona maior crescimento (Figura 1) (ZAMBROSI et al., 2011) e produção de matéria seca (Figura 3) (NIELSEN et al., 2015; VENEKLAAS et al., 2012) em relação ao nível padrão de P em solução nutritiva. Além disso, observou-se que sob 30% de P ocorreu aumento das concentrações de pigmentos fotossintéticos das mudas do *E. urograndis*, contribuindo para uma maior eficiência fotossintética, uma vez que altas concentrações de Chl *a* (Figura 12A) refletiram em taxas fotossintéticas mais altas (Figura 7A).

Os pigmentos fotossintéticos são essenciais para que as plantas colham luz, porém um declínio em suas concentrações pode limitar a taxa fotossintética das folhas e a produção primária (BERGHETTI et al., 2020). Essa maior quantidade dos teores de clorofila *a* (Figura 12A) no tecido foliar pode ser atribuído a maior produção de matéria seca das folhas (Figura 3A) (ROCA et al., 2018). Assim, a redução da concentração de P (30% P) não causou danos significativos ao fotossistema das mudas do *E. urograndis*, visto que não ocorreu degradação ou menor produção dos pigmentos do cloroplasto, contribuindo para uma maior taxa de assimilação líquida (Figura 7A). Embora tenha havido mudanças na concentração de clorofila *a*, a fertilização com P não alterou a concentração da clorofila *b* em nenhum dos genótipos do presente estudo. Tariq et al. (2018) trabalhando com a aplicação de P

em mudas de *Alnus cremastogyne* também não evidenciaram diferença significativa para a clorofila *b*.

A análise dos resultados observados para eficiência instantânea de carboxilação pela Rubisco (A/C_i) das mudas do *E. urograndis* com a concentração de 30% P (Figura 9B) indicou uma resposta mais ampla à concentração de P aplicada, em comparação com o rendimento quântico máximo do PSII (F_v/F_m) (Figura 11B). Isso sugere que a resposta fotossintética geral ao P foi impulsionada mais pela bioquímica fotossintética, do que por reações de coleta de luz (POUDYAL et al., 2021).

A deficiência de P não foi significativa para a fluorescência inicial (F_o) do *E. urograndis* com a concentração de 30% P (Figura 10A), porém um declínio maior em F_m (Figura 10B), do que F_o resultou em menor F_v/F_m (Figura 11B), refletindo em redução de eficiência da energia radiante capturada pelo fotossistema II (PSII) (SINGH; REDDY, 2015). Entretanto, para a taxa de transporte de elétrons (ETR_m) não ocorreu diferença significativa em relação ao tratamento controle (Figura 11A), o que sugere que o estresse causado pela baixa disponibilidade de P não inibiu o transporte de elétrons no PSII (GONÇALVES et al., 2019). Assim, a diminuição de F_v/F_m sugere a ocorrência de dissipação de energia em excesso por extinção não fotoquímica, ou mecanismos não radioativos no centro de reação do PSII (SINGH; REDDY, 2015).

A dissipação de fótons e elétrons em excesso é necessária para proteger o aparato fotossintético de danos induzidos pela luz. Dessa forma, durante o processo evolutivo, as plantas desenvolveram sistemas de resposta adaptativa endógena para proteger seu aparato fotossintético contra fotoinibição, como por exemplo, a diminuição do F_v/F_m (Figura 11B), sendo possível inferir que as plantas iniciaram a fotoproteção pró-ativa, em virtude de reduzir a eficiência da captura de excitação no PSII antes de chegar aos centros de reação do PSII (XU et al., 2007).

A capacidade de fotossíntese em plantas com deficiência de P pode resultar em maior acúmulo de energia de fótons sob alta irradiância. O excesso de fótons causa um aumento na produção de espécies reativas de oxigênio (ERO) como subprodutos da fotossíntese, incluindo ânion superóxido ($O_2^{\bullet-}$), peróxido de hidrogênio (H_2O_2), radicais hidroxila (OH^{\bullet}) e oxigênio singlete (1O_2) (BHATTACHARYA, 2015). No entanto, ocorre aumento das atividades das enzimas antioxidantes como a superóxido dismutase (SOD) (Figura 13) e a peroxidase (POD)

(Figura 14) para eliminar as ERO em plantas submetidas a estresses (ONS et al., 2012).

A SOD e a POD são consideradas as principais enzimas antioxidantes envolvidas na eliminação de ERO e, assim manter a homeostase nas células vegetais (GUO et al., 2012). Dessa forma, possivelmente, o aumento da taxa de produção de ERO nas mudas do *E. urograndis* com 30% P foi acompanhado pelas atividades significativamente elevadas da SOD (Figura 13) e da POD (Figura 14) na parte aérea e nas raízes. As enzimas antioxidantes dismutam as ERO que são produzidas pelo excesso de luz, caso os carotenoides não consigam dissipar. Se as ERO acumuladas em excesso não forem eliminadas por antioxidantes a tempo, elas podem induzir a degradação de clorofila ou a inibição de sua biossíntese (PAPADAKIS et al., 2004), danificar os componentes do PSII (SOUZA et al., 2004) e inativar muitas enzimas cloroplásticas, especialmente aquelas que participam da assimilação de CO₂. Em última análise, poderia levar a uma atividade severamente deprimida do PSII e transporte de elétrons, bem como um declínio dramático na capacidade de fotossíntese (XU et al., 2007).

Portanto, os genótipos tolerantes ao estresse podem, pelo menos em parte, depender do aumento do sistema de defesa antioxidante (CHEN et al., 2020). O aumento da atividade da SOD na parte aérea e raízes (Figura 13) sob condições de baixo P indica que os radicais livres gerados devido ao estresse estão sendo neutralizados, resultando em alto acúmulo de H₂O₂, já que a SOD está envolvida na dismutação do radical livre superóxido em H₂O₂, sendo eficaz na prevenção de danos celulares. A geração de H₂O₂ devido à alta atividade da SOD levou a uma maior atividade da POD (Figura 14). Isso ocorre porque o H₂O₂ é considerado como um substrato ideal para POD, fazendo a mesma trabalhar de forma eficiente quando a concentração do H₂O₂ é alta, protegendo assim as células do dano oxidativo por ERO (XU et al., 2007).

A atividade da fosfatase ácida (APase) nas mudas do *E. urograndis* na concentração de 30% P pode ser devido à maior remobilização de P, e isso pode estar relacionado ao menor tempo de vida de suas folhas. Assim, o *E. urograndis* apresenta uma demanda mais instantânea de P, bem como uma maior necessidade de remobilização de P. Assim, a indução da atividade da APase intracelular ocorre a fim de manter a homeostase interna do fosfato inorgânico (Pi) para fornecê-lo a partir de compostos orgânicos de fósforo no citoplasma e vacúolos (PANDEY et al.,

2017). Esses resultados mostram que existe um mecanismo intracelular de utilização de P_i associada à alta remobilização de P, proporcionando maior eficiência no uso de P quando as mudas são cultivadas em condições de deficiência de nutrientes (FERREIRA et al., 2018).

Para as mudas do *E. urograndis*, com a concentração de 10% P ocorreu menor suprimento desse elemento às raízes das plantas, e provavelmente menor absorção. A baixa quantidade de P absorvida proporcionou mudança no conteúdo dos pigmentos das folhas, já que as menores concentrações de clorofila *a* (Figura 12A) resultaram na menor eficiência fotossintética (Figura 7A). Além disso, observou-se também uma menor A/Ci e EUA (Figura 9), e conseqüentemente essas mudas apresentaram menor incremento tanto em número de folhas, quanto no diâmetro do coleto (Figura 2) quando expostas a 10% de P.

Essas reduções nas variáveis morfofisiológicas e bioquímicas do *E. urograndis* com a concentração de 10% P indicam que os fotoassimilados podem ter sido direcionados preferencialmente para os processos de reparo e manutenção celular, já que o P exerce grande influência nos processos metabólicos, como transferência de energia, síntese de ácidos nucleicos, glicose, respiração, síntese e estabilidade de membrana, ativação e desativação de enzimas, reações redox e metabolismo de carboidratos (PICCIN et al., 2017).

6.2 VARIÁVEIS MORFOFISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS NO *E. saligna*

Para o *E. saligna* foi possível observar que suas maiores médias para as variáveis morfofisiológicas e bioquímicas também foram observadas na concentração de 30% P. Dessa forma, observou-se resultados expressivos para a massa seca da parte aérea (Figura 3A) e incremento em parte aérea e raiz (Figura 1) nas mudas do *E. saligna* com 30% de P. Já para as variáveis fotossintéticas, como eficiência do uso da água (EUA) (Figura 9A), condutância estomática (G_s) (Figura 8A), e concentração interna de CO_2 (C_i) (Figura 8B), foi possível observar que o *E. saligna* com o nível de 30% P apresentou as maiores médias não apenas em relação ao seu tratamento controle, mas também em comparação aos demais genótipos do presente estudo.

A maior produção de biomassa da parte aérea (Figura 3A) do *E. saligna* com a concentração de 30% P pode ter ocorrido devido a maior mobilização interna de P nas raízes, tendo em vista que a raiz é um órgão de reserva de carboidratos e aminoácidos, que podem ser usados para suportar condições de déficit de nutrientes e assim serem redistribuídos para órgãos de crescimento, como por exemplo, as folhas, por serem órgãos anuais que sofrem intensa divisão celular e implicando no aumento na matéria seca no período vegetativo (KLODD et al., 2016).

A maior eficiência de translocação de nutrientes para a parte aérea permite o suprimento dos nutrientes aos sítios fotossinteticamente ativos da planta. Segundo Silva (2017) essa eficiência é influenciada pelo estado nutricional das células das raízes e pela taxa de transpiração dos genótipos, já que as plantas deficientes retêm mais fósforo na raiz para investir em um sistema radicular que explore mais o solo, a fim de compensar a limitação de P no solo.

A redução da fertilização de P (30% P) melhorou a capacidade de absorção da raiz das mudas do *E. saligna*, e possivelmente aumentou o acúmulo de P na parte aérea. O maior acúmulo de P nos tecidos é extremamente importante, visto que promove a produção de assimilados e aumenta a síntese e o acúmulo de sacarose nas folhas (SINGH et al., 2013; YAN et al., 2018).

As plantas apresentam diferentes estratégias competitivas para melhorar a eficiência na absorção e no uso de P, o que tem uma relação positiva com a formação de assimilados, promovendo a aquisição de recursos e o desenvolvimento de órgãos receptores (WANG et al., 2018). Entretanto, para o *E. saligna* não ocorreu nenhuma alteração na área foliar como resposta para aquisição de P, já que não houve ganho ou diminuição da área foliar em nenhuma das concentrações de P testadas (Figura 4). Isso ocorreu possivelmente, devido a eficiência de absorção de P do *E. saligna*, fazendo com que o P absorvido pelas raízes seja imediatamente incorporado a Rubisco para catalisar a assimilação do carbono, e por isso a folha não precisou ajustar o sua morfologia para maior aquisição de P, sendo necessário apenas aumentar a concentração de pigmentos fotossintéticos.

Dessa forma, as taxas fotossintéticas podem então ser mantidas sob deficiência de P, devido ao aumento da quantidade de pigmentos no complexo antena (THUYNSMA et al., 2016), o que poderia explicar a natureza aparentemente não afetada das taxas de assimilação líquida de CO₂ para as mudas do *E. saligna* com a concentração de 30% P (Figura 7A). Thuynsma et al. (2016) também não

evidenciaram diferença para as taxas fotossintéticas trabalhando com mudas de *Lotus japonicus* sob deficiência de P. Essa resposta pode ser um mecanismo adaptativo do *E. saligna* para evitar quedas bruscas nas taxas fotossintéticas durante o estresse de P.

As concentrações mais elevadas de clorofila total (Figura 12A) e carotenoides (Figura 12B) observadas no *E. saligna* na condição de 30% P provavelmente contribuíram para a captura do excesso de energia luminosa. Um aumento na atividade do ciclo da xantofila possivelmente dissipou o excesso de energia luminosa, pois o baixo suprimento de P no solo pode aumentar o conteúdo de xantofila resultando na diminuição do valor da F_v/F_m (Figura 11B) (FERNANDES, 2013; THOMAS et al., 2006).

Dessa forma, foi observado no *E. saligna* a queda na relação F_v/F_m (Figura 11B), que mede a eficiência fotoquímica do PSII, visto que o valor obtido no F_v/F_m foi inferior a 0,6 indicando possíveis perdas na capacidade fotossintética. Kulmann (2019), em seu trabalho com os parâmetros morfológicos e cinéticos de absorção de nitrogênio para seleção de clones de *Eucalyptus saligna* também encontrou valor de F_v/F_m semelhante ao do presente estudo.

Porém, mesmo com a redução na eficiência fotoquímica potencial do F_v/F_m , esta não foi limitante às reações fotossintéticas (FERNANDES, 2013), já que os tratamentos com baixo P não alteraram a composição e função da membrana tilacóide, e resultaram em apenas alguns efeitos no rendimento quântico e nas características de fluorescência (VERONICA et al., 2016). Sob essas condições, a dissipação suficiente de fótons e elétrons em excesso é necessária para proteger o aparato fotossintético de danos induzidos pela luz. Por isso, múltiplos mecanismos fotoprotetores no cloroplasto foram desenvolvidos para lidar com os danos potenciais causados pelo excesso de energia (XU et al., 2007).

Embora as mudas do *E. saligna* não tenham apresentado alguns resultados expressivos integrados às características fisiológicas e bioquímicas desejáveis, as mesmas obtiveram excelentes ganhos em massa seca da parte aérea (Figura 3A), incremento em parte aérea e raiz (Figura 1) com 30% de P. Dessa forma, a diferença não significativa na taxa de assimilação líquida de CO_2 (Figura 7A) foi contrabalançada pelos processos de crescimento compensatório, levando à estimulação da produção de biomassa nas mudas.

A redução da fertilização com P no *E. saligna* proporcionou aumento da matéria seca (Figura 3A), favoreceu a síntese de pigmentos fotossintéticos (Figura 12), e também resultou em menor atividade das enzimas antioxidantes SOD (Figura 13) e POD (Figura 14). Isso pode ter ocorrido devido ao aumento dos mecanismos de defesa e proteção nas mudas do *E. saligna* promovendo o ajuste metabólico, a fim de reduzir o efeito do estresse sob deficiência moderada de P.

O fato de não ter ocorrido o aumento da atividade de enzimas como a POD, a SOD e a fosfatase ácida no *E. saligna* com a concentração de 30% P também pode estar relacionado a outros ajustes metabólicos induzidos pela deficiência de P, como por exemplo, o uso de enzimas P_{Pi}-dependentes na via da glicólise e a substituição de fosfolipídios de membrana por sulfolipídios (HOYOS; FONSECA, 2019; NAKAMURA, 2013). A diminuição da atividade dessas enzimas sugere que as mudas do *E. saligna* possuem capacidade de preservar o aparato fotossintético quando cultivadas sob estresse de P (WU et al., 2018).

A menor atividade da fosfatase ácida (APase) sob deficiência de P também pode ser devido à sua menor remobilização de P, e isso pode estar relacionado ao seu maior tempo de vida foliar (MACHADO et al., 2013). Assim, mostra uma relação razoável entre taxas de crescimento e demanda menos instantânea de P, bem como uma menor necessidade de remobilização de P. A explicação para a diminuição da atividade da APase pode estar relacionada a um efeito de regulação de feedback e confirma que a APase é uma variável que pode ser útil para estudar diferenças nas estratégias de aquisição de recursos vegetais com base na concentração de P no tecido (OLIVEIRA et al., 2018).

Para as mudas do *E. saligna* com a concentração de 10% P possivelmente ocorreu menor absorção e acúmulo de fósforo nos tecidos, o que conseqüentemente reduziu o incremento em raiz (Figura 1B). Dessa forma, ocorreu menor acúmulo de reservas de carboidratos na raiz, e desencadeou em pouca translocação de P e açúcares para a parte aérea. Como o P é essencial para os processos fotossintéticos, principalmente na atividade do Ciclo de Calvin e regeneração da enzima Rubisco ocorreu menor A/Ci (Figura 9B), o que pode ter implicado posteriormente na diminuição da massa seca da parte aérea e massa seca total (Figura 3).

Portanto, as reduções na produção de biomassa e crescimento das plantas do *E. saligna* com a concentração de 10% P indicam que os fotoassimilados podem

ter sido direcionados preferencialmente para processos de reparo e manutenção celular, reduzindo a energia disponível para a manutenção da produção de biomassa.

6.3 VARIÁVEIS MORFOFISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS NO *E. dunnii*

Para as mudas do *E. dunnii* observou-se que a maior redução de P em solução nutritiva (10% P) proporcionou os melhores valores para as características morfológicas de raiz (Figuras 5 e 6), e para as variáveis fotossintéticas, como A (Figura 7A), EUA (Figura 9A), e A/Ci (Figura 9B), além de apresentar aumento na eficiência do fotossistema II (Fv/Fm) (Figura 11) e no teor de clorofila total e carotenoides (Figura 12).

As altas taxas fotossintéticas (Figura 7A), aliadas às modificações na morfologia das raízes (Figuras 5 e 6) facilitam as relações entre absorção, transporte e utilização de nutrientes, o que aumenta a capacidade fotossintética da folha, resultando em maior eficiência no uso de nutrientes (CHEN et al., 2017).

Nesse contexto, melhorar a relação entre a distribuição das raízes, e a atividade fisiológica das mesmas pode melhorar a absorção de nutrientes e a eficiência de utilização. Esses resultados também apoiam a sugestão recente de que o aumento de ajustes morfológicos para o comprimento da raiz (Figura 5A), ao invés da alocação para a biomassa da raiz (Figura 3B), é um método pelo qual as plantas se aclimatam e adaptam à limitação de nutrientes (CHEN et al., 2020). As restrições genéticas sobre a plasticidade das características morfológicas são uma das principais razões pelas quais as plantas ajustam a morfologia das raízes ao invés de ocorrer alocação às raízes.

Dessa forma, grande parte do P absorvido pelas raízes pode ser transportado e acumulado nas folhas das plantas (VENEKLAAS et al., 2012), onde proporciona aumento do metabolismo energético, aumento da divisão celular (MARSCHNER, 2012), e conseqüentemente aumento da síntese de pigmentos fotossintéticos (Figura 12) (JIANG et al., 2009). Concentrações crescentes de clorofilas nas folhas promovem maior absorção e captura de luz em diferentes regiões do espectro nas fases iniciais do processo fotossintético. Assim, ocorre uma maior transferência de

energia de ressonância dos complexos de antenas para os centros de reação, onde a energia pode ser utilizada para as reações fotoquímicas (TAIZ et al., 2017).

Apesar da redução da disponibilidade de P (10% P), as mudas do *E. dunnii* foram capazes de manter o Fv/Fm com valores semelhantes aos observados nas plantas do tratamento controle (Figura 11B), indicando a resistência da atividade fotoquímica nas reações primárias de fotossíntese mesmo sob condições de estresse (GONÇALVES et al., 2019).

O valor mais alto de Fv/Fm (0,66) encontrado com a menor adição de P (Figura 11B) indica que a maior parte da energia luminosa está sendo direcionada para o estágio fotoquímico da fotossíntese, em vez de ser perdida pela fluorescência da clorofila *a*. Assim, valores próximos a 0,66 podem ser considerados bons preditores de crescimento, porque nessas condições, as mudas costumam apresentar maior crescimento e produção de matéria seca (BERGHETTI et al., 2020). Entretanto, a baixa fertilização com P não alterou o crescimento (Figura 1), e a produção de biomassa seca de raiz das mudas do *E. dunnii* (Figura 3), visto que não ocorreu diferença significativa, em relação ao seu tratamento controle.

Dessa forma, os parâmetros satisfatórios evidenciados nos atributos bioquímicos e fisiológicos do *E. dunnii* não foram interligados com as características de crescimento. Isso provavelmente deve ter acontecido pelo fato do *E. dunnii* apresentar natureza de crescimento mais lento em comparação ao *E. saligna* e *E. urograndis*, ou a disponibilidade de P foi insuficiente para atender aos requisitos funcionais do estabelecimento dessas mudas. Curiosamente, nossos resultados para esse genótipo contrastam com estudos que relatam aumento na taxa de crescimento e acúmulo de biomassa em plantas sob baixos níveis de fósforo (KIM; LI, 2016; SHRECKHISE et al., 2018), mas apoiam outros estudos que evidenciaram efeitos não significativos da fertilização com P nas variáveis de crescimento (LIU et al., 2015; TARIQ et al., 2018; YIN et al., 2012)

Essas observações indicam que, para as plantas deficientes de P pode haver um consumo proporcionalmente maior de fotossintatos (KLEINERT et al., 2014), e isso pode ser responsável pelas diferenças não significativas nas taxas de crescimento (Figura 1), e declínio na biomassa (Figura 3) das mudas no *E. dunnii* com 10% de P apesar da taxa fotossintética permanecer inalterada (Figura 7A).

Além disso, o transporte reduzido de triose-P, em troca de Pi via translocador cloroplástico de triose-fosfato (TPT) também pode ter contribuído para a falta de C

disponível para o crescimento. O transportador triose-P está localizado na membrana do cloroplasto e funciona como um antiportador, movendo a triose-P para fora do cloroplasto em troca de Pi. Isso garante a reposição das reservas de P no cloroplasto, garantindo assim a produção e exportação da triose-P, que por sua vez é usada para a síntese de sacarose no citosol, ou síntese de amido no cloroplasto (THUYNSMA et al., 2016).

A redução da fertilização com P (10%P) no *E. dunnii* favoreceu a síntese de pigmentos fotossintéticos, e alterou os parâmetros de fluorescência da clorofila *a*, com menor dissipação fotoquímica de energia, resultando em menor atividade das enzimas antioxidantes SOD (Figura 13) e POD (Figura 14) (FERREIRA et al., 2018). Entretanto, a atividade da fosfatase mais alta em raízes (Figura 15B) aconteceu porque, com a menor disponibilidade de P na solução, espera-se menor absorção das formas de P e, conseqüentemente, menores concentrações nos tecidos (TANG et al. 2013), o que desencadeia a ação das enzimas para tentar compensar a falta de P que está disponível via absorção radicular.

Para as mudas do *E. dunnii* com a concentração de 30% P possivelmente também ocorreu pouca absorção de P, implicando em menor quantidade de P nos tecidos. Entretanto, a concentração de 30% P não estimulou o metabolismo energético, a divisão celular, e a condutância estomática (Figura 9B) nas folhas do *E. dunnii*, e conseqüentemente ocorreu diminuição da síntese de pigmentos fotossintéticos, como, por exemplo os carotenoides (Figura 12C). Concentrações baixas de pigmentos nas folhas podem ter contribuído para uma menor absorção e captura de luz em diferentes regiões do espectro nas fases iniciais do processo fotossintético. Com isso, ocorreu uma menor transferência de energia de ressonância do complexo antena para o centro de reação provocando diminuição no valor do Fv/Fm (Figura 11B).

A redução de Fv/Fm observada nas mudas do *E. dunnii* cultivadas com a concentração de 30% P caracterizou um estado de fotoinibição nas plantas. Assim, uma menor quantidade de energia absorvida através do complexo antena foi usada para reduzir o carbono e produzir matéria seca, o que ajuda a explicar a baixa produção de matéria seca nesta condição de baixa disponibilidade de P (TIECHER et al., 2016).

6.4 VARIÁVEIS MORFOFISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS NO *E. globulus*

Para as mudas do *E. globulus* houve resultados significativos integrados às variáveis fisiológicas e bioquímicas. Entretanto, observou-se que durante todo o período de condução do experimento em sistema hidropônico, desde o período de aclimação contendo apenas solução nutritiva, e após a aplicação dos tratamentos com diferentes concentrações de P não ocorreu incremento em parte aérea e raízes (Figura 1), e incremento em número de folhas e diâmetro do coleto (Figura 2). Como não houve acréscimo ou redução para as variáveis citadas anteriormente, conseqüentemente também não ocorreram alterações na produção de biomassa seca da parte aérea e raiz das mudas do *E. globulus* (Figura 3).

Diante disso, o *E. globulus* não apresentou diferenças significativas entre o tratamento controle para as características morfológicas de crescimento de modo geral independente das concentrações de P testadas. Isso pode ter ocorrido pelo fato desse genótipo não ter se adaptado ao sistema hidropônico, possuir algum mecanismo de reserva interno para se manter vivo mesmo sem ocorrência de crescimento, ou apresentar uma taxa de crescimento bastante lenta em relação aos demais genótipos do estudo.

7 CONCLUSÃO

A concentração de 30% P é recomendada para a produção de mudas do *E. urograndis* e *E. saligna*, o que pode trazer benefícios econômicos e ecológicos. Para as mudas do *E. dunnii* é preciso utilizar a concentração padrão de P em solução nutritiva. Entretanto, não houve crescimento das mudas do *E. globulus* em nenhuma das concentrações de P testadas.

A fertilização com 30% P proporcionou melhor desempenho para as variáveis morfofisiológicas e bioquímicas do *E. urograndis*, em comparação aos demais genótipos. Por outro lado, a concentração de 10% P não permitiu a produção de mudas com características morfológicas desejáveis para nenhum dos genótipos do presente estudo.

Melhorar nossa compreensão das inter-relações entre os efeitos do P na bioquímica fotossintética e a produtividade da planta pode fornecer informações adicionais sobre a otimização da fertilização com P para maximizar o crescimento, minimizando os impactos ambientais adversos.

Estudos adicionais devem ser realizados em cultivos com solo, ou plantações de campo com o objetivo de confirmar e avaliar as características morfológicas, fisiológicas e bioquímicas dos genótipos de eucalipto submetidos aos baixos níveis de P.

8 CONSIDERAÇÕES GERAIS SOBRE O COMPORTAMENTO DOS DIFERENTES GENÓTIPOS

A concentração de 30% P foi adequada para a produção de mudas do *E. saligna* e *E. urograndis*, conforme os resultados observados nas variáveis morfofisiológicas e bioquímicas. Esses resultados indicam que a concentração de 30% de P pode ser utilizada para esses genótipos, o que pode trazer benefícios econômicos e ecológicos. No entanto, torna-se necessário realizar estudos futuros com esses genótipos a partir da cinética de absorção de P, ou através de cultivo em solo, a fim de confirmar as respostas de eficiência ao P observadas no experimento em sistema hidropônico.

As concentrações de 10 e 30% P não apresentaram resultados satisfatórios para as mudas do *E. dunnii*. Sendo assim, é preciso utilizar o nível padrão de P em solução nutritiva para a produção de mudas do *E. dunnii*, ou estudos futuros podem ser realizados testando concentrações intermediárias entre 30 e 100% P para esclarecer melhor o comportamento desse genótipo.

Não foi possível determinar a eficiência de absorção e uso de P no *E. globulus*, já que o mesmo não se adaptou ao sistema hidropônico. Assim, uma maneira viável para avaliar a eficiência em P para esse genótipo seria a partir do cultivo em solo.

A concentração de 10% P não apresentou características morfológicas desejáveis para nenhum dos genótipos do presente estudo. Desse modo, a maior redução do nível de P não é recomendada para a produção de mudas destes genótipos.

A alta variabilidade nas respostas das diferentes espécies à aplicação de P pode ser porque a resposta à fertilização depende da espécie, nutrientes disponíveis, interações de nutrientes, entre muitos outros fatores que modulam a resposta da planta a um aumento da concentração de nutrientes específicos (TARIQ et al., 2018).

Os genótipos podem diferir em sua capacidade de plasticidade, dependendo da estratégia geral de planta. Além disso, não se pode excluir a possibilidade de que existam diferenças na demanda de P pelas espécies, levando às variações no acúmulo de biomassa observada para plantas cultivadas em condições de baixo teor de P, ou seja, se as espécies diferem na demanda crítica de P devido as diferenças

na eficiência de absorção, elas também podem diferir no grau de estresse quando não há adição de P externo (BULGARELLI et al., 2019).

Essa variabilidade no efeito do P nos genótipos de eucalipto também pode ser devido a diferenças interespecíficas nos mecanismos fisiológicos, bioquímicos e moleculares, como expressão gênica e assimilação de proteínas. Genes induzidos pelo estresse hídrico e/ou nutricional não só protegem as células vegetais da desidratação, mas também regulam a transdução de sinal de certos genes, muitos deles codificam proteínas de transporte de íons que precisam de ATP (composto rico em P), e o P também é um elemento importante em várias etapas metabólicas da síntese de proteínas (TARIQ et al., 2018).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACUÑA, C. V. et al. Discovery, validation, and in silico functional characterization of EST-SSR markers in *Eucalyptus globulus*. **Tree Genetics and Genomes**, v. 8, n. 2, p. 289-301, 2012.
- ALFENAS, A. C. et al. **Clonagem e doenças do eucalipto**. 2ª ed. Viçosa: Ed. UFV, 2009. 500 p.
- ALMEIDA, J. C. R. **Nutrição, crescimento, eficiência do uso de água e de nutrientes em povoamentos de *Eucalyptus grandis* fertilizados com potássio e sódio**. 2009. 112 F. Tese (Doutorado em Recursos Florestais) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP. 2009.
- ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.
- ASSIS, T. F.; ABAD, J. I. M.; AGUIAR, A. M. **Melhoramento genético do eucalipto. Silvicultura do Eucalipto no Brasil**. Santa Maria - RS: Universidade Federal de Santa Maria, 2016. Cap. 7. p. 215-242.
- AZEVEDO, D. V. et al. A coocorrência de plantas na caatinga pode ser explicada pelo processo de facilitação? Estudo de caso com duas espécies de fabaceae. **Ciência Florestal**, v. 28, n. 4, p.1514-1522, 2018.
- BEAUCHAMP, C.; FRIDOVICH, I. Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. **Anal. Biochemistry**, v.8, n.44, p. 276-287, 1971.
- BELCHIOR, I. B. et al. Effect of localized irrigation on dendrometric attributes of *Eucalyptus* hybrids. **Floresta e Ambiente**, v. 27 n. 3,p. 01-07,2020.
- BERGHETTI, A. L. P. et al. Morphological, physiological and biochemical traits of *Cordia trichotoma* under phosphorous application and a water-retaining polymer. **Journal of Forestry Research**, p. 01-11, 2020.
- BHATTACHARYA, S. **Reactive oxygen species and cellular defense system**. In: RANI, V. YADAV, U. C. S. (eds), Free radicals in human health and disease, 2015, 17-29p.
- BULGARELLI, R. G. et al. Eucalypts and low phosphorus availability: between responsiveness and efficiency. **Plant and Soil**, v. 445, p.349-368, 2019.
- BUNDOCK, P. C.; POTTS, B. M.; VAILLANCOURT, R. E. Detection and stability of quantitative trait loci (QTL) in *Eucalyptus globulus*. **Tree Genetics and Genomes**, v. 4, n. 1, p. 85-95, 2008.
- CARDOSO, E. J. B. N. C.; ANDREOTE, F. D. **Microbiologia do solo**. 2 ed. Piracicaba. ESALQ, 2016. 221 p.

- CARNEVALI, N. H. S. et al. Eficiência nutricional de mudas de *Stryphnodendron polyphyllum* em função de nitrogênio e fósforo. **Ciência Florestal**, v. 26, n. 2, p. 449-461, 2016.
- CASTRO, G. Y. **Eficiência de absorção e utilização de fósforo em batata cultivada *in vitro***. 2009. 52 F. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, RS, 2009.
- CHEN, Z. et al. Photosynthesis and biomass allocation of cotton as affected by deep-layer water and fertilizer application depth. **Photosynthetica**, v. 55, p. 638–647, 2017.
- CHEN, Z. et al. Water-nutrient management enhances root morpho-physiological functioning, phosphorus absorption, transportation and utilization of cotton in arid region. **Industrial Crops & Products**, v. 143, p. 02-09, 2020.
- CROUS, K. Y.; ÓSVALDSSON, A.; ELLSWORTH, D. S. Is phosphorus limiting in a mature Eucalyptus woodland? Phosphorus fertilization stimulates stem growth. **Plant and Soil**, v. 391, p. 293-305, 2015.
- DENG, Y. et al. Tolerance to low phosphorus in rice varieties is conferred by regulation of root growth. **The Crop Journal**, v. 08, p. 534-547, 2020.
- DIAS, L. P. R. **Fósforo e boro na adubação de *Eucalyptus dunnii* e *Eucalyptus benthamii* em solos do planalto sul catarinense**. 2016. 158 F. Tese (Doutorado em Ciência do Solo) - Universidade do Estado de Santa Catarina, Lages, Santa Catarina, SC, 2016.
- FAGERIA, N. K.; BALIGAR, V. C.; LI, Y. C. The role of nutrient efficient plants in improving crop yields in the twenty first century. **Journal of Plant Nutrition**, v. 31, n. 6, p.1121–1157, 2008.
- FARIA, R. et al. **Desenvolvimento de *Eucalyptus urograndis* no município de Corumbá-GO**. Ensaios e Ciência: Ciências Biológicas, Agrárias e da Saúde. v. 17, n. 2, p. 09-27, 2013.
- FERNANDES, L. V. **Alterações nutricionais, fisiológicas e moleculares em clones de eucalipto submetidos à omissão e ao ressuprimento de N ou P**. 2017. 112 F. Tese (Doutorado em Solos e Nutrição de Plantas) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2017.
- FERREIRA, D. F. Sisvar: a guide for its Bootstrap procedures in multiple comparisons. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 38, n. 02, 2014.
- FERREIRA, P. A. A. et al. Effects of *Rhizophagus clarus* and P availability in the tolerance and physiological response of *Mucuna cinereum* to copper. **Plant Physiol Biochem.**, v.122, p. 46–56, 2018.

- FERREIRA, P. A. A. et al. *Rhizophagus clarus* and Phosphorus in *Crotalaria juncea*: Growth, Glomalin Content and Acid Phosphatase Activity in a Copper-Contaminated Soil. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 42, p. 01-16, 2018.
- FEUCHARD, L. D. **Influência do espaçamento de plantio e idade de colheita na qualidade da madeira de eucalipto para celulose**. 2015. 53 F. Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais) - Universidade Federal do Espírito Santo, Jerônimo Monteiro, ES, 2015.
- FINK, J. R. et al. Adsorption and desorption of phosphorus in subtropical soils as affected by management system and mineralogy. **Soil & Tillage Research**, v. 155, p. 62–68, 2016.
- FOLTRAN, E. C. **Dinâmica do fósforo no sistema solo-planta em função da solubilidade de fertilizantes fosfatados, em plantios de *Eucalyptus grandis***. 2017. 75 F. Dissertação (Mestrado em Recursos Florestais) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo. Piracicaba, SP, 2017.
- FONSECA, S. M. et al. **Manual prático de melhoramento genético do eucalipto**. Viçosa: UFV, 2010. 200p.
- FRANÇA, M. C. **Caracterização tecnológica de clones de *Eucalyptus* para a produção de madeira maciça**. 2019. 111 F. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) – Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR, 2019.
- FREITAS, E. C. S. et al. Crescimento e qualidade de mudas de *Cassia grandis* Linnaeus F. em resposta à adubação fosfatada e calagem. **Ciência Florestal**, v. 27, n. 2, p. 509-519, 2017.
- FRITSCH NETO, R.; BORÉM, A. **Melhoramento de plantas para condições de estresses abióticos**. Visconde do Rio Branco: Suprema, 2011, 250p.
- GALLARDO, A. et al. The pedogenic Walker and Syers model under high atmospheric P deposition rates. **Biogeochemistry**, v. 148, p. 237–253, 2020.
- GAXIOLA, R. A.; EDWARDS, M.; ELSER, J. J. A transgenic approach to enhance phosphorus use efficiency in crops as part of a comprehensive strategy for sustainable agriculture. **Chemosphere**, v. 84, n. 6, p. 840-845, 2011.
- GEORGE, T. S. et al. Understanding the genetic control and physiological traits associated with rhizosheath production by barley (*Hordeum vulgare*). **New Phytologist**, v. 203, n.1, p.195-205, 2014.
- GIANNOPOLITIS, C. N.; RIES, S. K. Purification and quantitative relationship with water-soluble protein in seedlings. **Journal of Plant Physiology**, v. 48, n. 59, p. 315-318, 1977.
- GLENCROSS, K. et al. Basal area increment is unaffected by thinning intensity in Young *Eucalyptus dunnii* and *Corymbia variegata* plantations across different quality sites. **Forest Ecology and Management**, v. 318, p. 326-333, 2014.

GODINHO, T. O. **Fertilidade e frações de fósforo em solos sob povoamentos monoespecíficos e mistos de *Eucalyptus* e *Acacia mangium***. 2015. 99 F. Tese (Doutorado em Recursos Florestais) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo. Piracicaba, SP, 2015.

GONÇALVES, K. S. et al. Potassium Phosphite and Water Deficit: Physiological Response of *Eucalyptus* Using Multivariate Analysis. **Journal of Agricultural Science**, v. 11, n. 3, p 565-574, 2019.

GONTIJO, D. O. **Silvicultura do eucalipto: Principais espécies cultivadas no Brasil e suas características**. 2018. 53 F. Dissertação (Mestrado em Educação Continuada em Ciências Agrária) – Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR, 2018.

GONZAGA, R. F. **Produção de madeira e eficiência de utilização de nutrientes em clones de eucaliptos em diferentes idades**. 2017. 61 F. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, SP, 2017.

GUIMARÃES, C. C. **Biomassa e nutrientes em plantios de eucaliptos no bioma pampa**. 2014. 63 F. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) – Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, RS, 2014.

GUO, T. R. et al. Devolvement of antioxidative defense system in rice growing seedlings exposed to aluminum toxicity and phosphorus deficiency. **Rice Science**, v. 19, p.207-212, 2012.

HIDAKA, A.; KITAYAMA, K. Allocation of foliar phosphorus fractions and leaf traits of tropical tree species in response to decreased soil phosphorus availability on Mount Kinabalu, Borneo. **Journal of Ecology**, v. 99, p. 849-857, 2011.

HISCOX, J. D.; ISRAELSTAM, G. F. A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. **Canadian Journal of Botany**, v. 57, p.1132-1334, 1979.

HOAGLAND, D. R.; ARNON, D. I. **The waterculture method for growing plants without soil**. Berkeley, CA: Agric. Exp. Stn., Univ. Of California.(Circ. 347). 1950.

HOEKSTRA, N. J. et al. Do belowground vertical niche differences between deep- and shallow-rooted species enhance resource uptake and drought resistance in grassland mixtures? **Plant and Soil**, v. 394, p. 21-34, 2015.

HOYOS, G. R.; FONSECA, L. M. Physiological and antioxidant responses of cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.) seedlings to phosphorus deficiency. **Agronomía Colombiana**, v. 37, n. 01, 03-11, 2019.

IWAKIRI, S.; PRATA, J. G. Produção de painéis compensados multilaminados de *Eucalyptus*. **Remada – Revista da Madeira**, n.111, 2008.

JIANG, H. X. et al. Phosphorus alleviates aluminum-induced inhibition of growth and photosynthesis in *Citrus grandis* seedlings. **Physiol. Plant**, v. 137, n. 03, p. 298-311, 2009.

JOVANOVIC, T.; BOOTH, T. H. **Improved Species Climatic Profiles**. RIRDC, n. 02/095, Austrália, 2002.

KIM, H. J.; LI, X. Effects of Phosphorus on Shoot and Root Growth, Partitioning, and Phosphorus Utilization Efficiency in Lantana. **Hortscience**, v. 51, n. 08, p.1001–1009, 2016.

KLEINERT, A. et al. Photosynthetic and respiratory partitioning in lupins during P deficiency. **Journal of Plant Physiology**, v. 171, p.1619-1624. 2014.

KLODD, A. E. et al. Coping with cover crop competition in mature grapevines. **Plant and Soil**, v. 400, p.391-402, 2016.

KULMANN, M. S. S. **Eficiência de absorção de nitrogênio e dinâmica do crescimento do sistema radicular de *Vitis vinifera* e *Eucalyptus* sp. submetidos à adubação nitrogenada**. 2019.184 F. Dissertação (Mestrado em Ciência do Solo) - Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, RS, 2019.

LACLAU, J. P. et al. Biogeochemical cycles of nutrients in tropical *Eucalyptus* plantations. Main features shown by intensive monitoring in Congo and Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 259, n. 09, p. 1771-1785, 2010.

LAFETÁ, B. O. et al. Climatic suitability for *Eucalyptus cloeziana* cultivation in four Brazilian States. **Floresta**, v. 48, n. 1, p. 77-86, 2018.

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

LEE, H. J. et al. Stempiped light activates phytochrome B to trigger light responses in *Arabidopsis thaliana* roots. **Science Signaling**, v. 9, n. 452, p. 01-08, 2016.

LICHTENTHALER, H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. In: PACKER L, DOUCE R (eds). **Methods in Enzimology**, London: Academic Press. v. 148, p. 350-381, 1987.

LIMA NETO, A. J. et al. Establishment of critical nutrient levels in soil and plant for eucalyptus. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 44, p. 01-16, 2020.

LIPPERT, D. B. **Resposta espectral de folhas de *Eucalyptus globulus* (Labill.) atacadas por *Mycosphaerella* spp**. 2011. 64 F. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) – Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, RS, 2011.

LIU, C. G. et al. Effects of phosphorus application on photosynthetic carbon and nitrogen metabolism, water use efficiency and growth of dwarf bamboo (*Fargesia rufa*) subjected to water deficit. **Plant Physiol. Biochem.**, v. 96, p. 20–28, 2015.

- LUO, H.; ZHANG, H.; HAN, H. Effects of water storage in deeper soil layers on growth, yield, and water productivity of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) in arid areas of northwestern China. **Irrig. Drain**, v. 63, p. 59-70, 2014.
- LYNCH, J. P.; HO, M. D. Rhizo economics: carbon costs of phosphorus acquisition. **Plant and Soil**, v. 269, p. 45-56, 2005.
- MACHADO, J. M. et al. Morphogenesis of native grasses of Pampa biome under nitrogen fertilization. **Rev. Bras.Zootec.**, v. 42, n. 01, p. 22-29, 2013.
- MARQUES, A. C. R. et al. Interaction between growth strategies and phosphorus use efficiency in grasses from South America natural grasslands. **Rev. Ceres**, v. 67, n.1, p. 062-069, 2020.
- MARQUES, A. C. R. **Relação entre estratégias de crescimento, fotossíntese e uso de nitrogênio e fósforo por gramíneas forrageiras C4 nativas da América do Sul**. 2017. 159 F. Tese (Doutorado em Agronomia) – Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, RS, 2017.
- MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. London: Academic, 2012. 652p.
- MEDEIROS, L. C. D. et al. *Eucalyptus urograndis* e *Mimosa tenuiflora*. **Revista Árvore**, v. 43, n. 4, p. 01-11, 2019.
- MEVANARIVO, Z. E. et al. Variability in the physico-chemical properties of wood from *Eucalyptus robusta* depending on ecological growing conditions and forestry practices: The case of smallholdings in the Highlands of Madagascar. **Maderas. Ciencia y tecnología**, v. 22, n. 4, 2020.
- MOMOLLI, D. R. **Monitoramento ambiental: Fluxo de nutrientes em povoamento de *Eucalyptus dunnii*, no sul do Brasil**. 2018. 58 F. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) - Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, RS, 2018.
- MORA, F.; SERRA, N. Bayesian estimation of genetic parameters for growth, stem straightness and survival in *Eucalyptus globulus* on an Andean foothill site. **Tree Genetics and Genomes**, v. 10, n. 3, p. 711–719, 2014.
- MOREIRA, M. M. et al. High-resolution mapping of soil phosphorus concentration in agricultural landscapes with readily available or detailed survey data. **European Journal of Soil Science**, v. 68, p. 281-294, 2017.
- MULLER, M. T. **Influência de diferentes combinações de lâminas de *Eucalyptus saligna* e *Pinus taeda* em painéis estruturais LVL**. 2009. 164 F. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) – Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, RS, 2009.

MUNIZ, C. O. et al. Influence of the Nutritional Aspects on Initial Growth of African Mahogany (*Khayaivorensis* A. Chev.). **Journal of Agricultural Science**, v. 10, n. 6, 2018.

NAKAMURA, Y. Review: Phosphate starvation and membrane lipid remodeling in seed plants. **Prog. Lipid Res.**, v. 52, p. 43-50, 2013.

NAVROSKI, M. C. **Multiplicação *in vitro* de genótipos de *Eucalyptus dunnii* Maiden**. 2011. 101 F. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) – Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, RS, 2011.

NIELSEN, U. N. et al. Response of belowground communities to short-term phosphorus addition in a phosphorus-limited woodland. **Plant and Soil**, v. 391, p. 321-331, 2015.

OJO, A. O. et al. Distribution of Phosphorus Fractions down the Soil Depth in the Savanna Zone of Nigeria. **Journal of Agricultural Science**, v. 9, n. 9, 2017.

OLIVEIRA, L. B. **Crescimento e uso de nitrogênio e fósforo de quatro gramíneas nativas do Rio Grande do Sul**. 2015. 98 F. Tese (Doutorado em Zootecnia) - Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, RS, 2015.

OLIVEIRA, L. B. et al. Phosphorus allocation and phosphatase activity in grasses with different growth rates. **Oecologia**, v. 183, n.3, p. 01-11. 2018.

ONS, T. Z. et al. Alleviation of phosphorus deficiency stress by moderate salinity in the halophyte *Hordeum maritimum* L. **Plant Growth Regul.**, v. 66, p. 75-85, 2012.

PALUDZYSZYN, E.; RODRIGUES, A.; CORDEIRO, D. **Estrategia para o melhoramento de eucaliptos tropicais na Embrapa**. Paraná: EMBRAPA. 2004.

PANDEY, B. K. et al. TheHAD1, a haloacid dehalogenase-like apase, enhances phosphate accumulation. **Plant Physiol.**, v. 174, p. 2316–2332, 2017.

PAPADAKIS, I. E. et al. Effects of UV-B Excess on Some Physiological and Anatomical Parameters of 'Navelina' Orange Plants Grafted on Two Rootstocks. **Environ. Exp. Bot.**, v. 51, p. 247-257, 2004.

PAULA NETO, A. **Eficiência do uso de fósforo por cultivares de café e adaptação morfológica do sistema radicular sob deficiência de nutriente**. 2014. 97 F. Tese (Doutorado em Fitotecnia) – Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2014.

PICCIN, R. et al. Phosphorus forms in leaves and their relationships with must composition and yield in grapevines. **Pesquisa Agropecuária Bras.**, v. 52, p. 319-327, 2017.

PICCIN, R. **Formas de fósforo no tecido de videira: Acúmulo, redistribuição e relação com parâmetros produtivos e composição da uva**. 2016. 85 F.

Dissertação (Mestrado em Ciência do solo) - Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, RS, 2016.

PINTO, S. I. C. et al. Eficiência nutricional de clones de eucalipto na fase de mudas cultivados em solução nutritiva. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 35, n.1, p. 523-533, 2011.

PISSININ, L. Z. **Crescimento e produção de clones de *Eucalyptus saligna* Smith sob diferentes condições ambientais**. 2013. 157 F. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) – Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, RS, 2013.

PLAXTON, W. C.; TRAN, H. T. Metabolic adaptations of phosphate-starved plants. **Plant Physiol.**, v.156, p.1006–1015, 2011.

POUDYAL, S. et al. Phosphorus requirement for biomass accumulation is higher compared to photosynthetic biochemistry for three ornamental shrubs. **Scientia Horticulturae**, v. 275, p. 01-11, 2021.

RICHARDSON, A. E. et al. Plant mechanisms to optimize access to soil phosphorus. **Crop and Pasture Science**, v. 60, n. 2, p. 124–143, 2009.

ROCA, L. F. et al. Nitrogen status affects growth, chlorophyll content and infection by *Fusicladium oleagineum* in olive. **Crop Prot.**, v.109, p. 80-85, 2018.

ROCHA, J. H. T. et al. Produção e desenvolvimento de mudas de eucalipto em função de doses de fósforo. **Cerne**, v. 19, n. 4, p. 535-543, 2013.

ROSSATO, L. V. **Respostas fisiológicas e bioquímicas ao estresse de alumínio e fósforo em genótipos de batata (*Solanum tuberosum*)**. 2014. 167 F. Tese (Doutorado em Agronomia) - Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, RS, 2014.

ROUACHED, H. et al. Uncoupling phosphate deficiency from its major effects on growth and transcriptome via *pho1* expression in *Arabidopsis*. **The Plant Journal**, v. 65, n. 04, p. 557–570, 2011.

SANES, F. S. M. et al. Morfologia de raízes e cinética de absorção de potássio em genótipos de arroz irrigado. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 37, n. 3, p. 688-697, 2013.

SANTAROSA, E.; PENTEADO JUNIOR, J. F.; GOULART, I. C. G. R. (Ed.). **Cultivo do eucalipto em propriedades rurais: diversificação da produção e renda**. Brasília-DF: Embrapa Florestas, 2014. 140 p.

SANTOS, K. F. et al. Estimation of nutrient export in eucalypts genotypes under different harvest intensities in Southern. **IDESIA (Chile)**, v. 38, n. 1, p. 33-38, 2020.

SANTOS, P. A. R.; FREITAS, E. C. S.; PAIVA, H. N. Growth and quality of *Leucochloronincuriale* seedlings subjected to liming and phosphorus. **Floresta e Ambiente**, v. 26, n. 3, p. 01-09, 2019.

SHRECKHISE, J. S.; OWEN JÚNIOR, J. S.; NIEMIERA, A. X. Growth response of three containerized woody plant taxa to varying low phosphorus fertilizer concentrations. **Hortscience**, v. 53, n.5, p. 628-637, 2018.

SILVA, L. A. **Fenotipagem para a eficiência de fósforo em linhagens de sorgo**. 2012. 83 F. Tese (Doutorado em Agronomia – Genética e Melhoramento de Plantas) - Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, SP, 2012.

SILVA, L. C. S. **Produção de mudas de *Eucalyptus urograndis* em substratos obtidos a partir de resíduos agroindustriais**. 2017. 49 F. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano – Campus Rio Verde, Rio Verde, GO, 2017.

SILVA, N. F. **Eficiência nutricional e seus biomarcadores em eucalipto para nitrogênio, fósforo e potássio**. 2017. 138 F. Tese (Doutorado em Solos e Nutrição de Plantas) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2017.

SILVA, P. H. et al. Avaliação da eficiência técnica de clones de eucalipto em escala comercial: uma abordagem empregando Data Envelopment Analysis (DEA). **Ciência Florestal**, v. 30, n. 2, p. 421-435, 2020.

SILVA, R. M. L. **Resposta à fertilização de plantios comerciais de *Eucalyptus* e sua correlação com as características edafoclimáticas e silviculturais em diferentes regiões do estado de São Paulo**. 2011. 118 F. Dissertação (Mestrado em Recursos Florestais) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP, 2011.

SILVA, W. et al. Índice de consumo e eficiência do uso da água em eucalipto, submetido a diferentes teores de água em convivência com a braquiária. **Floresta**, v. 34, n. 3, p. 325-335, 2004.

SINGH, S. K. et al. Carbon dioxide diffusion across stomata and mesophyll and photo-biochemical processes as affected by growth CO₂ and phosphorus nutrition in cotton. **Journal of Plant Physiology**, v.170, p. 801-813, 2013.

SINGH, S. K.; REDDY, V. R. Response of carbon assimilation and chlorophyll fluorescence to soybean leaf phosphorus across CO₂: Alternative electron sink, nutrient efficiency and critical concentration. **Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology**, v.151, p. 276-284, 2015.

SOARES, I. D. **Etiologia da mancha foliar e resistência genética em *Eucalyptus benthamii* à *Calonectria metrosideri* e *Calonectria spathulata***. 2019. 133 F. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) – Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR, 2019.

SOUZA, R. P. et al. Photosynthetic Gas Exchange, Chlorophyll Fluorescence, and Some Associated Metabolic Changes in Cowpea (*Vigna unguiculata*) during Water Stress and Recovery. **Environ. Exp. Bot.**, v. 51, n. 01.p. 45-56, 2004.

TABALDI, L. A. et al. Effects of metal elements on acid phosphatase activity in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings. **Environmental and Experimental Botany**, v. 59, n. 01, p. 43-48, 2007.

TAIZ, L. et al. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. Porto Alegre: Artmed, 6.ed. 2017. 858p.

TANG, H. et al. Spatial distribution and expression of intracellular and extracellular acid phosphatases of cluster roots at different developmental stages in white lupin. **Plant Physiol.**, v. 170, p.1243-1250, 2013.

TARIQ, A. et al. Phosphorous fertilization alleviates drought effects on *Alnus cremastogyne* by regulating its antioxidant and osmotic potential. **Scientific reports**, v. 08, n. 01, p. 01-11, 2018.

TAVARES, M. S. **Efeitos da interação entre fósforo e excesso de ferro nas características morfológicas e fisiológicas de cultivares de arroz (*Oryza sativa* L.)**. 2017. 113 F. Tese (Doutorado em Agronomia) - Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, 2017.

TCHERKEZ, G. et al. Leaf day respiration: low CO₂ flux but high significance for metabolism and carbon balance. **New Phytologist**, v. 216, p. 986-1001, 2017.

TEIXEIRA, G. C. et al. Genetic diversity analysis of two *Eucalyptus* species using ISSR markers. **Ciência Florestal**, v. 30, n. 1, p. 270-278, 2020.

TENNANT, D. A. A test of a modified line intersect method of estimating root length. **Journal of Ecology**, v. 63, n. 03, p. 995-1001, 1975.

THINLEY, C. et al. Spiral and interlocking grain in *Eucalyptus dunnii*. **Holz Roh Werkst**, v. 63, n. 5, p. 372-379, 2005.

THOMAS, D. S.; MONTAGU, K. D.; CONROY, J. P. Leaf inorganic phosphorus as a potential indicator of phosphorus status, photosynthesis and growth of *Eucalyptus grandis* seedlings. **Forest Ecology and Management**, v. 223 p. 267-274, 2006.

THUYNSMA, R. et al. The effects of limiting phosphate on photosynthesis and growth of *Lotus japonicus*. **South African Journal of Botany**, v. 104, p. 244-248, 2016.

TIECHER, T. L. et al. Physiological and nutritional status of black oat (*Avena strigosa* Schreb.) grown in soil with interaction of high doses of copper and zinc. **Plant Physiol. Biochem.**, v. 106, p.253-263, 2016.

VENEKLAAS, E. J. et al. Opportunities for improving phosphorus-use efficiency in crop plants. **New Phytologist**, v. 195, n. 2, p. 306–320, 2012.

- VERONICA, N. et al. Influence of low phosphorus concentration on leaf photosynthetic characteristics and antioxidant response of rice genotypes. **Photosynthetica**, v. 55, n. 2, p. 285-293, 2017.
- VIEIRA, T. A. S. **Crescimento e eficiência nutricional de leguminosas arbóreas pioneiras e não pioneiras**. 2013. 85 F. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal). Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2013.
- WANG, X.; SHEN, J.; LIAO, H. Acquisition or utilization, which is more critical for enhancing phosphorus efficiency in modern crops? **Plant and Science**, v. 179, n. 4, p. 302–306, 2010.
- WARREN, C. R. How does P affect photosynthesis and metabolite profiles of *Eucalyptus globulus*? **Tree Physiology**, v. 31, n. 7. p. 727-739, 2011.
- WHITE, P. J. et al. Matching roots to their environment. **Annals of Botany**, v. 112, n. 2, p. 207-222, 2013.
- WU, F. Z. et al. Accumulation, nitrogen and phosphorus use efficiency of *Sophoradavidii* seedlings in response to nitrogen supply and water stress. **Journal of Arid Environments**, v.73, p.1067-1073, 2009.
- WU, Z. et al. Alleviation of drought stress in *Phyllostachys edulis* by N and P application. **Sci. Rep.**, v.228, n. 08, p. 01-10, 2018.
- XU, H. X. et al. Effect of Phosphorus Deficiency on the Photosynthetic Characteristics of Rice Plants. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 54, n. 6, p. 741-748, 2007.
- YAN, B. et al. Effects of nitrogen and phosphorus on the regulation of nonstructural carbohydrate accumulation, translocation and the yield formation of oilseed flax. **Field Crops Res.**, v. 219, p.229-241, 2018.
- YIN, C. Y. et al. The water adaptability of *Jatropha curcas* is modulated by soil nitrogen availability. **Biomass Bioenergy**, v. 47, p. 71-81, 2012.
- YONEYAMA, T. et al. Expression and characterization of a recombinant unique acid phosphatase from kidney bean hypocotyl exhibiting chloroperoxidase activity in the yeast *Pichiapastoris*. **Protein Expr. Purif.**, v. 53, n.1, p. 31-39, 2007.
- ZAMBROSI, C. B. F. et al. Contribution of phosphorus (³²P) absorption and remobilization for citrus growth. **Plant and Soil**, v. 355, p. 353-362, 2012.
- ZAMBROSI, C. B. F.; MATTOS JR, D.; SYVERTSEN, J. P. Plant growth, leaf photosynthesis, and nutrient-use efficiency of citrus rootstocks decrease with phosphite supply. **Plant Nutr. Soil Sci.**, v. 174, p. 487-495, 2011.

ZERAIK, A.E.; SOUZA, F.S.; FATIBELLO-FILHO, O. Desenvolvimento de um spot test para o monitoramento da atividade da peroxidase em um procedimento de purificação. **Química Nova**, v.31, p.731-734, 2008.

ZHU, Z.et al. Silicon alleviates salt stress and increases antioxidant enzymes activity in leaves of salt-stressed cucumber (*Cucumis sativus*L.). **Plant Science**,v.167, p.527-533, 2004.