



UESB

**ALTERAÇÕES MORFOLÓGICAS E
FISIOLÓGICAS DURANTE O
CRESCIMENTO FOLIAR EM PLANTAS
JOVENS DE CLONES DE EUCALIPTO**

JANAÍNA RAMOS DE JESUS SILVA

2018

JANAÍNA RAMOS DE JESUS SILVA

**ALTERAÇÕES MORFOLÓGICAS E FISIOLÓGICAS DURANTE O
CRESCIMENTO FOLIAR EM PLANTAS JOVENS DE CLONES DE
EUCALIPTO**

Dissertação apresentada à
Universidade Estadual do Sudoeste da
Bahia, como parte das exigências do
Programa de Pós-Graduação em
Agronomia, área de concentração em
Fitotecnia, para obtenção do título de
“Mestre”.

Orientador:

Prof. Dr. Paulo Araquém Ramos Cairo

VITÓRIA DA CONQUISTA – BAHIA

2018

S581a

Silva, Janaína Ramos de Jesus.

Alterações morfológicas e fisiológicas durante o crescimento foliar em plantas jovens de clones de eucalipto. / Janaína Ramos de Jesus Silva, 2018.

96f.: il.

Orientador (a): Dr. Paulo Araquém Ramos Cairo.

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Programa de Pós-Graduação em Agronomia, Área de concentração em Fitotecnia. Vitória da Conquista, 2018.

Inclui referência F. 70 - 92.

1. Plantas lenhosas - Estádios de crescimento. 2. Eucalipto - Caracterização botânica. 3. Fisiologia vegetal. I. Cairo, Paulo Araquém Ramos. II. Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Programa de Pós-Graduação em Agronomia. T. III.

CDD. 634.973766

Catálogo na fonte: **Juliana Teixeira de Assunção – CRB 5/1890**

UESB – Campus Vitória da Conquista – BA

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO SUDOESTE DA BAHIA – UESB
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA
Área de Concentração em Fitotecnia

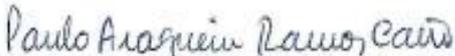
Campus de Vitória da Conquista - BA

DECLARAÇÃO DE APROVAÇÃO

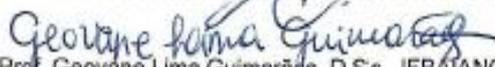
Título: "ALTERAÇÕES MORFOLÓGICAS E FISIOLÓGICAS DURANTE O CRESCIMENTO FOLIAR EM PLANTAS JOVENS DE CLONES DE EUCALIPTO"

Autor: Janaina Ramos de Jesus Silva

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre EM AGRONOMIA, ÁREA DE CONCENTRAÇÃO EM FITOTECNIA, pela Banca Examinadora:


Prof. Paulo Araquém Ramos Cairo, D.Sc., UESB
Presidente


Prof. Carlos André Espôndor Leitão D.Sc., UESB


Prof. Geovane Lima Guimarães, D.Sc., IFBAIANO/Valença-BA.

Data de realização: 31 de janeiro de 2018.

Às duas grandes guerreiras da
minha vida: minha mãe,
Valdeilde Ramos de Jesus
Aguirres, e à memória da minha
avó, Ormezinha Ramos de
Jesus.

Com amor, dedico!

AGRADECIMENTOS

Ao amor divino e transgressor, pela proteção e iluminação diária, por ser guia dos meus passos e equilíbrio da minha mente. Gratidão pela dádiva da vida.

À minha mãe, Valdeilde Ramos, que além de mãe é pai, agradeço imensamente, pelos princípios ensinados, pela confiança e por tornar possível esta caminhada. Cumpri-la com sucesso seria impossível, sem suas mãos a me sustentar. A você, e por você, vislumbro hoje um horizonte superior. Amo-te.

À minha vozinha, Ormezinda Ramos (in memoriam), meu acervo de sabedoria. Agradeço pelo imensurável amor, que, mesmo não estando mais neste plano, é o meu maior exemplo de fortaleza e fonte de inspiração. Meu elo com o divino.

À minha tia Sônia Maria Neves Alcântara, pelo acolhimento, convívio, apoio e amizade. E aos meus primos, Polyana Neves Alcântara, Nádia Neves Alcântara, Murilo Neves Alcântara, Beatriz Santos Alcântara, Isabela Cesar Alcântara, Bernardo Barbosa Alcântara e Ricardo Oliveira Cesar, pela constante torcida e pelos momentos de descontração.

Ao João Paulo Ferraz Santos, que, de forma especial e carinhosa, tornou esta experiência mais leve. Obrigada pelos momentos felizes e pelo apoio nos momentos tristes e, acima de tudo, obrigada pelo gesto de amor, de fazer da sua família a minha. A eles: Tia Marina Ferraz Moreira, José Alves Santos “Seu Zé”, Luciana Ferraz Santos, José Diolisando Santos Neto, Luís Fernando Ferraz Nunes e Luan Henrique Ferraz de Araújo, agradeço pelo suporte sentimental, pelas palavras de carinho e por todo o cuidado e respeito que sempre tiveram comigo. Vocês fazem parte da minha história.

Ao professor Dr. Paulo Araújo Ramos Cairo, não apenas pela orientação, mas, sobretudo, pela confiança que depositou em mim, acreditando na execução deste trabalho, e pelos ensinamentos e paciência a mim dedicados.

À equipe do Laboratório de Fisiologia Vegetal (LFV), pela valiosa colaboração nas análises laboratoriais, com especial gratidão a Katielle Brito Kateivas, por ser sempre prestativa, e pela saudável convivência; ao Raul Bomfim, Matheus Pires e Mikaela Souza, pessoas incríveis, que trouxeram luz e alegria ao laboratório, minha gratidão por toda a dedicação e empenho; a Tande Leite, por me acompanhar desde os meus primeiros passos; a Alessandro Mendes, pela troca de experiência, e a Pedro Henrique e Roger Ribeiro, pela ajuda e atenção com que sempre me trataram.

À UESB, pela oportunidade de mais uma formação acadêmica e pelo apoio institucional.

Aos professores e funcionários do Programa de Pós-Graduação em Agronomia da UESB, pelo aprendizado.

Ao CNPq, pela concessão da bolsa de estudos.

Ao viveiro de mudas florestais TecnoPlant, pela doação das mudas de eucalipto.

À minha querida amiga Karina Rêgo Soares, pela simplicidade, convívio e amizade sincera que pude desfrutar, em muitos dos principais momentos que marcaram minha vida, nos últimos anos.

A Thays Moura Santana, Bruna Silva Ribeiro, Tami Rocha Nascimento e Anne Juciely Vieira, pelas experiências compartilhadas e pelas palavras amigas.

Ao Ivan Villas Boas e a Paula Acácia Silva Ramos, pelo suporte intelectual e prático.

Aos componentes da Banca Examinadora, por aceitarem fazer parte deste trabalho e contribuir com os seus conhecimentos.

Enfim, a todos aqueles que, de alguma forma, contribuíram para o êxito desta pesquisa.

RESUMO

SILVA, J. R. de J. **Alterações morfológicas e fisiológicas durante o crescimento foliar em plantas jovens de clones de eucalipto**. Vitória da Conquista, BA: UESB, 2018. 96p. (Dissertação – Mestrado em Agronomia, Área de Concentração em Fitotecnia).*

A folha é o órgão vegetal mais susceptível a alterações morfológicas, anatômicas e fisiológicas, nos diferentes estádios do seu desenvolvimento. Em folhas de eucalipto, ocorrem variações expressivas em textura, tamanho, cor e posição, e em aspectos bioquímicos e metabólicos que afetam a fotossíntese e o transporte de assimilados. O conhecimento sobre essas alterações pode subsidiar estudos sobre as relações entre os fatores do ambiente e o crescimento da planta. Em eucalipto, contudo, essas informações ainda são escassas. O presente estudo teve o objetivo de caracterizar alterações morfológicas e fisiológicas durante o crescimento foliar em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, CO 1407 e VCC 865. Para isso, realizou-se um trabalho em casa de vegetação, desenvolvido em duas etapas. A primeira delas consistiu no registro fotográfico diário, para identificação e definição das principais alterações visíveis durante o desenvolvimento foliar. Na segunda etapa, realizou-se um experimento para se avaliar as alterações morfológicas e fisiológicas de cada estágio de crescimento foliar definido na primeira etapa. Foi realizado um experimento inteiramente casualizado, com três tratamentos (clones) e parcelas subdivididas no tempo (estádios de crescimento foliar). Os tratamentos tiveram 10 repetições, totalizando 30 parcelas, com uma planta por parcela. Em cada estágio, foram avaliadas as seguintes características: matéria seca, área foliar, índice SPAD, teores de pigmentos fotossintéticos (clorofilas e carotenoides), fotossíntese líquida, atividade das invertases e teores de açúcares solúveis e redutores. Concluiu-se que, em plantas jovens de eucalipto, o desenvolvimento completo da folha é concluído entre os 44 e 49 dias de idade (dependendo do clone), distribuídos em quatro estágios de crescimento, doravante referidos como A, B, C e D. No estágio A (de 12 a 15 dias), pequenas protuberâncias aparecem no eixo caulinar, e se expandem para a direção vertical, até a abertura dos folhetos. No estágio B (10 dias), o limbo da folha é ovalado e há uma mudança de cor avermelhada para tons esverdeados. No estágio C (de 8 a 10 dias), o limbo da folha se expande intensamente na direção longitudinal e predomina a cor verde claro. No estágio D (14 dias), as folhas tornam-se mais espessas e mais consistentes, concluindo sua expansão. Em relação ao acúmulo de matéria seca e à área foliar, não há diferença entre os clones, nas duas primeiras etapas. Nos estádios C e D, no entanto, essas duas variáveis apresentam valores maiores no clone AEC 144, seguido de CO 1407 e VCC 865. O crescimento foliar, assim como o desempenho diferenciado entre os clones, reflete o aumento da

* Orientador: Paulo Araquém Ramos Cairo, *D.Sc.*, UESB.

fotossíntese, que se torna mais intenso em C, aumentando até D. O desempenho da fotossíntese é favorecido pelo aumento contínuo dos teores de clorofilas e carotenoides. A atividade da invertase diminui continuamente, indicando que a importação de assimilados se reduz gradativamente na folha, durante o seu desenvolvimento. Admite-se que a transição de dreno para fonte se dá a partir do estágio C, tendo em vista a baixa atividade da invertase e o aumento expressivo dos teores de açúcares redutores e solúveis decorrentes da fotossíntese

Palavras-chave: Plantas lenhosas, estádios de crescimento, clorofila, fotossíntese, metabolismo de açúcares.

ABSTRACT

SILVA, J. R. de J. **Morphological and physiological changes during the leaf growth in young plants of eucalyptus clones.** Vitória da Conquista, BA: UESB, 2018. 96p. (Dissertation – Master in Agronomy / Phytotechny).*

Leaf is the plant organ most susceptible to morphological, anatomical and physiological changes, in the different stages of its development. In eucalyptus leaves, there are expressive variations in texture, size, color and position, and in biochemical and metabolic aspects that affects photosynthesis and assimilate translocation. Knowledge about these changes may support studies on the relationships between environmental factors and plant growth. In eucalyptus, however, this information is still scarce. This study aimed to identify morphological and physiological changes during leaf growth in young eucalyptus plants, clones AEC 144, CO 1407 and VCC 865. For this, a greenhouse work was carried out, developed in two stages. The first one consisted of the daily photographic record, for identification and definition of the main visible changes during the foliar development. In the second stage, an experiment was performed to evaluate the morphological and physiological changes of each stage of foliar growth defined in the first stage. A completely randomized experiment was carried out, with three treatments (clones) and plots subdivided in time (stages of foliar growth). The treatments had 10 replications, totaling 30 plots, with one plant per plot. At each stage, the following characteristics were evaluated: dry matter, leaf area, SPAD index, photosynthetic pigments contents (chlorophylls and carotenoids), net photosynthesis, invertase activity and soluble and reducing sugar contents. It was concluded that, in young eucalyptus plants, the complete leaf development is finished between 44 and 49 days of age (depending on the clone), which are distributed in four growth stages, hereinafter referred to as A, B, C and D. In A (from 12 to 15 days), small protuberances appear in the stem axis, which expand to the vertical direction, until the opening of the leaflets. In B (10 days), the leaf limb is oval shaped and there is a reddish color change to greenish tones. In C (from 8 to 10 days), the leaf limb expands intensely to the longitudinal direction, and predominates light green color. In D (14 days), the leaves become thicker and more consistent, concluding their expansion. Regarding dry matter accumulation and leaf area, there is no difference between clones, in the first two stages. At stages C and D, however, these two variables present higher values in clone AEC 144, followed by CO 1407 and VCC 865. Leaf growth, as well as the different performance among clones, reflects the increase on photosynthesis, which becomes more intense in C, increasing up to D. Photosynthesis performance is favored by the continuous increase of the chlorophylls and carotenoids contents. The invertase activity has a continuous decrease, indicating that the assimilate importation is gradually reduced in the leaf during its development. It is

* Orientador: Paulo Araquém Ramos Cairo, *D.Sc.*, UESB.

assumed that the sink to source transition starts from the C stage, due to the low invertase activity and to the significant increase on reducing and soluble sugar contents, as a consequence of photosynthesis.

Keywords: woody plants, growth stages, chlorophyll, photosynthesis, sugar metabolism.

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Análise química do solo utilizado no experimento¹36
- Tabela 2.** Matéria seca da folha (g) em diferentes estádios do seu crescimento, em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, VCC 865, CO 1407.....54
- Tabela 3.** Área foliar (cm²) em diferentes estádios do seu crescimento, em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, VCC 865, CO 1407.56
- Tabela 4.** Índice SPAD em diferentes estádios de crescimento foliar, em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, VCC 865, CO 1407.57
- Tabela 5.** Teores de clorofilas *a*, *b* e total, e de carotenoides, em diferentes estádios de crescimento foliar, em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, VCC 865, CO 1407.....58
- Tabela 6.** Fotossíntese líquida em diferentes estádios de crescimento foliar, em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, VCC 865, CO 1407.....60
- Tabela A1.** Resumo da análise de variância e coeficientes de variação (CV), em relação à matéria seca em diferentes estádios de crescimento foliar, em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, VCC 865 e CO 1407.....94
- Tabela A2.** Resumo da análise de variância e coeficientes de variação (CV), em relação à área foliar em diferentes estádios de crescimento foliar, em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, VCC 865 e CO 1407.....94
- Tabela A3.** Resumo da análise de variância e coeficientes de variação (CV), em relação ao índice SPAD, aos teores de clorofilas *a* (Cl_a), *b* (Cl_b), total (Cl_t)

e carotenoides (Car), em diferentes estádios de crescimento foliar em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, VCC 865 e CO 1407.95

Tabela A4. Resumo da análise de variância e coeficientes de variação (CV), em relação à fotossíntese líquida em diferentes estádios de crescimento foliar, em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, VCC 865 e CO 1407.95

Tabela A5. Resumo da análise de variância e coeficientes de variação (CV), em relação aos teores de açúcares redutores (AR) e solúveis (AS) e atividade das invertases ácida (IA) e neutra (IN), em diferentes estádios de crescimento foliar, em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, VCC 865 e CO 1407.96

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Surgimento dos primórdios foliares nos clones CO 1407 (A), VCC 865 (B) e AEC 144 (C).	42
Figura 2. Crescimento vertical dos primórdios foliares nos clones CO 1407 (A), VCC 865 (B) e AEC 144 (C).	43
Figura 3. Abertura das lâminas foliares nos clones CO 1407 (A), VCC 865 (B) e AEC 144 (C).	44
Figura 4. Intenso alongamento do pecíolo nos clones CO 1407 (A), VCC 865 (B) e AEC 144 (C).	45
Figura 5. Crescimento em largura e comprimento da lâmina foliar nos clones CO 1407 (A), VCC 865 (B) e AEC 144 (C).	46
Figura 6. Estádio B de crescimento foliar do clone CO 1407.	47
Figura 7. Estádio B de crescimento foliar do clone VCC 865.	47
Figura 8. Estádio B de crescimento foliar do clone AEC 144.	48
Figura 9. Estádio C de crescimento foliar do clone CO 1407.	49
Figura 10. Estádio C de crescimento foliar do clone VCC 865.	49
Figura 11. Estádio C de crescimento foliar do clone AEC144.	50
Figura 12. Estádio D de crescimento foliar, no clone CO 1407.	51

Figura 13. Estádio D de crescimento foliar, no clone VCC 865.....52

Figura 14. Estádio D de crescimento foliar, no clone AEC 144.....52

Figura 15. Atividade conjunta das enzimas invertases (ácida e neutra), na hidrólise de sacarose, em diferentes estádios de crescimento foliar, em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, VCC 865 e CO 1407. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste Tukey ($p < 0,05$). Letras maiúsculas comparam os clones e as minúsculas comparam os estádios de crescimento foliar.63

Figura 16. Teores de açúcares redutores, em diferentes estádios de crescimento foliar, em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, VCC 865 e CO 1407. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste Tukey ($p < 0,05$). Letras maiúsculas comparam os clones e as minúsculas comparam os estádios de crescimento foliar.66

Figura 17. Teores de açúcares solúveis, em diferentes estádios de crescimento foliar, em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, VCC 865 e CO 1407. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste Tukey ($p < 0,05$). Letras maiúsculas comparam os clones e as minúsculas comparam os estádios de crescimento foliar.....67

LISTA DE SIGLAS E ABREVIATURAS

A	Fotossíntese líquida
ABRAF	Associação Brasileira de Produtores de Florestas Plantadas
AF	Área foliar
Al ³⁺	Íon alumínio
AR	Açúcares redutores
AS	Açúcares solúveis
Car	Carotenoides
Cl _a	Clorofila <i>a</i>
Ca ²⁺	Íon de cálcio
Cl _b	Clorofila <i>b</i>
cm	Centímetro
cm ³	Centímetro cúbico
cmol _c . dm ⁻³	Centimol por decímetro cúbico
CO ₂	Dióxido de Carbono
Cl _t	Clorofila total
CV	Coefficiente de variação
Cwa	Classe climática de Köppen - 1ª letra indicador do grupo (C = clima mesotérmico - subtropical e temperado); 2ª letra indicador do tipo (w = chuva de verão); 3ª letra indicador do subtipo (a = verão quente)
DIC	Delineamento inteiramente casualizado
dm ²	Decímetro quadrado
FAO	Food and Agriculture Organization of the United Nations
FV	Fonte de variação
g	Gramas
GL	Grau de liberdade
H ⁺	Íon hidrogênio
H ₂ O	Molécula de água
ha	Hectare
IA	Invertase ácida
IN	Invertase neutra
IRGA	Analisador de gases por infravermelho
K ⁺	Íon potássio
Kg	Quilograma
M	Molar
MF	Massa fresca

mg	Miligrama
Mg ²⁺	Íon magnésio
MgCl ₂	Cloreto de magnésio
mL	Mililitro
mmol	Milimol
MS	Massa seca
MO	Matéria orgânica
nm	Nanômetro
pH	Escala de potencial hidrogeniônico
rpm	Rotações por minuto
SB	Soma por bases
SPAD	Intensidade da coloração verde das folhas (Soil Plant Analysis Development)
Spp.	Espécies
T	Capacidade de troca de cátions efetiva
V%	Saturação por bases
μL	Microlitro

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	19
2 REFERENCIAL TEÓRICO	22
2.1 Origem, distribuição e importância econômica do eucalipto.....	22
2.2 Caracterização botânica do gênero <i>Eucalyptus</i>	24
2.3 Melhoramento genético do eucalipto.....	25
2.4 Crescimento foliar.....	28
2.5 Relações entre características morfo-fisiológicas, crescimento foliar e produtividade vegetal.....	30
3 MATERIAL E MÉTODOS	35
3.1 Características avaliadas na primeira etapa de estudos.....	37
3.2 Características avaliadas na segunda etapa de estudos	38
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO	42
4.1 Primeira etapa do estudo – identificação e definição dos principais estádios de crescimento foliar.....	42
4.2 Segunda etapa do estudo.....	53
4.2.1. Matéria seca da folha	53
4.2.2 Área foliar	55
4.2.3 Índice SPAD e pigmentos fotossintéticos.....	57
4.2.4 Fotossíntese líquida.....	60
4.2.5 Atividade da invertase e teores de carboidratos.....	63
5 CONCLUSÃO	69
6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	70

APÊNDICE.....	93
APÊNDICE A – Tabelas de análise de variância	94

1 INTRODUÇÃO

O Brasil é um país de intrínseca vocação florestal, sendo as florestas o maior elemento de identidade natural da nação (LOPES et al., 2010). Nas últimas décadas, os plantios florestais, principalmente de espécies exóticas, representam fonte de recursos renováveis de fundamental importância para atender às exigências por produtos derivados de biomassa lenhosa, onde a crescente competição de mercados demanda elevado aprimoramento dos produtos fornecidos, bem como, dos serviços prestados. Neste contexto, o gênero *Eucalyptus* vem se destacando como o gênero florestal exótico mais importante no Brasil, devido ao seu grande número de espécies, rápido crescimento e, principalmente, à sua alta versatilidade para adaptação a diferentes condições de clima e solo (REZENDE et al., 2013).

Segundo o IBÁ (2017), o Brasil possui uma área de 5,7 milhões de hectares cultivados com eucalipto, dos quais aproximadamente 11,34% estão na Bahia, colocando esse estado na posição de quarto maior produtor do país. A alta produtividade dos plantios florestais de *Eucalyptus* no Brasil tem tido aumento significativo, em decorrência da produção de híbridos interespecíficos deste gênero, seguida da clonagem dos melhores indivíduos das progênies geradas. O binômio “hibridação e clonagem” tem levado à formação de florestas mais uniformes, com homogeneidade de características tecnológicas (SANTOS et al., 2006), podendo também ser resistente a pragas, doenças, déficit hídrico e geadas (SANTOS et al., 2012).

Em franca expansão, as plantações de eucalipto no Brasil vêm sendo cultivadas em regiões com as mais diversas condições edafoclimáticas. No sudoeste da Bahia, que é uma região sujeita a períodos prolongados de seca, os clones AEC 144 (*Eucalyptus urophylla*), VCC 865 e CO 1407 (*Eucalyptus urophylla* x *Eucalyptus grandis*) têm se destacado, devido ao seu bom desempenho produtivo e à tolerância à escassez hídrica (FERNANDES et al., 2015; LACERDA, 2016). Entretanto, para o desempenho de clones

promissores, em função das características edafoclimáticas dessa região, esse potencial ainda precisa ser mais estudado, uma vez que maiores avanços nesta área só poderão ser obtidos de forma mais sustentável e prática a partir de um maior direcionamento de pesquisas relacionadas com aspectos morfofisiológicos do eucalipto.

Os fatores ambientais influenciam o comportamento das plantas porque podem alterar as características associadas ao crescimento, com reflexos na produtividade vegetal. Para se estudar a relação entre os fatores ambientais e o crescimento vegetal, é necessário observar alterações que ocorrem em todas as partes da planta. Contudo, o comportamento das folhas é o que costuma atrair maior interesse para a investigação científica, porque elas são o único órgão onde se processa a produção primária de compostos orgânicos, através da fotossíntese. Além disso, as folhas constituem, também, o principal órgão da planta com potencial para exportação de fotoassimilados, os quais são requeridos para o crescimento e desenvolvimento de todos os demais órgãos.

Ainda não existem estudos com o propósito de identificar as características e a duração de cada estágio de crescimento foliar do eucalipto, no período compreendido desde as brotações das primeiras gemas vegetativas até a maturação completa de suas folhas. Por este motivo, estudos sobre as alterações morfológicas e fisiológicas que se registram durante o crescimento foliar do eucalipto podem constituir importante subsídio para a seleção de genótipos que demonstrem melhor adaptação a cultivos em diferentes condições edafoclimáticas. Além disso, o conhecimento acerca do comportamento foliar constitui uma ferramenta eficaz de manejo, que possibilita identificar, por meio da observação dos caracteres morfológicos e fisiológicos, as necessidades do vegetal, que, uma vez atendidas, possibilitarão seu desenvolvimento normal e, conseqüentemente, bons rendimentos à cultura.

Diante do exposto, este estudo foi conduzido com o objetivo de caracterizar as etapas que envolvem o processo de formação completa de

folhas de eucalipto, com base em alterações morfológicas e fisiológicas que ocorrem durante o crescimento foliar, em plantas jovens de clones de eucalipto.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Origem, distribuição e importância econômica do eucalipto

O gênero *Eucalyptus* é originário da Austrália, e sua distribuição ocorre naturalmente em todo o continente australiano, incluindo as ilhas da Indonésia e o norte da Nova Guiné. Possui cerca de 600 a 700 espécies descritas, adaptadas a diversas condições edafoclimáticas, e é um dos exemplos mais notáveis de propagação pelo mundo. Além do elevado número de espécies, existe também um número muito grande de variedades e híbridos (FONSECA et al., 2010; MARTINI, 2013).

A domesticação do *Eucalyptus* começou há cerca de 200 anos, e o gênero já se espalhou pelo mundo, permitindo que o seu cultivo seja realizado também em outros continentes, como Ásia, África e América, com espécies de grande importância para muitas regiões. Na América do Sul, relatos indicam que o Chile deve ter sido o primeiro país a introduzir o eucalipto, em 1823, seguido do Uruguai (1853) e da Argentina (1865) (ANDRADE, 1909; VALE et al., 2014; HENRY e KOLE, 2015).

É difícil determinar, com segurança, a data de introdução do *Eucalyptus* no Brasil. Os relatos mais antigos se referem a dois exemplares de *Eucalyptus globulus* plantados, em 1825, no Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Os eucaliptos começaram a ser cultivados apenas como árvore ornamental, multiplicando-se logo em seguida, devido ao seu extraordinário aproveitamento como quebra-vento e às suas supostas propriedades sanitárias (BERTOLA, 2013; MARCHIORI, 2014). Inicialmente, plantações com fins industriais e de caráter florestal eram escassas. Trabalhos de pesquisa para o cultivo comercial do eucalipto foram iniciados apenas em 1904, por Edmundo Navarro de Andrade (VALE et al., 2014). A partir dos anos 60, foi estabelecido um marco na silvicultura brasileira, através do incentivo fiscal para plantações, que visava reduzir a pressão urbana e industrial sobre as

florestas nativas, bem como garantir, em longo prazo, o suprimento de matéria-prima. Nesse período, a área de plantio no país aumentou de 500 mil para 3 milhões de hectares (VALVERDE, 2007; VALE et al., 2014).

Atualmente, a cultura do eucalipto encontra-se espalhada por quase todo o território nacional. A área brasileira cultivada com eucalipto atingiu, em 2016, 5,7 milhões de hectares, o que representa 73% do total de árvores plantadas no país. Essas áreas estão localizadas principalmente nos estados de Minas Gerais (24%), São Paulo (17%) e Mato Grosso do Sul (15%). Nos últimos cinco anos, o crescimento da área de eucalipto foi de 2,4% ano⁻¹ (IBÁ, 2017).

O estado da Bahia ocupa a posição de quarto maior produtor de eucalipto do país, com aproximadamente 612.199 hectares de plantio, representando 11% da área produtiva nacional (IBÁ, 2017). Segundo projeções da ABAF (2016), para próximas safras, serão implementados outros 300 mil hectares, a fim de atender a projetos de construção civil e de geração de energia, a partir da biomassa, além da produção de celulose líquida e papel. Segundo a mesma fonte, a meta para 2020 é atingir 1 milhão de hectares, sendo que, em até três anos, o aumento estimado das florestas cultivadas em território baiano deve ser de 40%.

A importância econômica da cultura do eucalipto destaca-se pela sua influência em diversos setores, como o de celulose, energia, siderurgia, indústria moveleira e agricultura, entre outros (MOREIRA et al., 2017), que dependem diretamente dessa cultura para o seu desenvolvimento e crescimento. Estima-se que o Setor de Árvores Plantadas é responsável por 1,1% do Produto Interno Bruto (PIB) do Brasil, com reflexos diretos e indiretos nas áreas econômicas e sociais, promovendo o Índice de Desenvolvimento Humano – IDH nas localidades em que a eucaliptocultura está instalada, similar a grandes centros. O setor ainda é responsável por gerar 3,7 milhões de empregos diretos, indiretos e resultantes do efeito da renda (IBÁ, 2017). Este cenário demonstra a importância econômica e social do

cultivo de eucaliptos e o marco histórico que representa a introdução de suas espécies no Brasil (ASSIS, 2014).

2.2 Caracterização botânica do gênero *Eucalyptus*

O gênero *Eucalyptus* é uma espécie arbórea, pertencente à família Myrtaceae, ordem Myrtales das Angiospermas, que é o maior dos gêneros, com vários subgrupos. Sua primeira descrição botânica foi da responsabilidade do botânico francês Charles Louis L'Héritier de Brutelle, em 1788. O nome deriva do grego: eu (= bem) e kalipto (= cobrir), referindo-se à capa ou opérculo que cobre os órgãos reprodutores da flor, até que cai e os deixa a descoberto. Este opérculo é formado por pétalas modificadas (REMADE, 2001).

As espécies mais conhecidas de *Eucalyptus* são árvores típicas de florestas altas, atingindo alturas que variam de 30 a 50 m; e de florestas abertas, com árvores menores, com altura entre 10 e 25 m, incluindo, ainda, cerca de 30 a 40 espécies de porte arbustivo (MORA e GARCIA, 2000). Além do porte elevado, possui também forte dominância apical e frutos lenhosos, de forma vagamente cônica, contendo válvulas que se abrem para libertar as sementes (ESALQ, 2015).

Quase todos os eucaliptos têm folhagem persistente, ainda que algumas espécies tropicais percam as suas folhas no final da época seca. Tal como em outras Myrtaceae, as folhas de *Eucalyptus* caracterizam-se, principalmente, pela presença de cavidades secretoras lisígenas que, na maioria das espécies, estão localizadas abaixo da epiderme e distribuídas nos tecidos parenquimáticos – este gênero botânico é, aliás, pródigo na sua produção. A epiderme é revestida por cutícula, composta de cutina e ceras; o mesofilo é isobilateral a dorsiventral; possui tricomas simples; os estômatos são anomacíticos, ocorrendo em ambas as superfícies de folhas adultas, com

presença de cristais. Muitas espécies de eucalipto apresentam ainda dimorfismo foliar e adaptações a diferentes ambientes e funções. Quando jovens, as suas folhas são opostas, podendo ser de ovais a arredondadas. Ao atingir dois anos de crescimento, a maior parte das espécies passa a apresentar folhas alternadas, lanceoladas a falciformes, estreitas e pendidas a partir de longos pecíolos (CASTRO e MACHADO, 2006).

Em geral, essas alterações ocorrem no decorrer do seu desenvolvimento, que se estende desde a plântula até a árvore adulta. Essa mudança de fases vegetativas consiste em modificações nas estruturas foliares, abrangendo desde folhas juvenis até um tipo de folha adulta, e geralmente inicia-se no 1º ano de idade e vai até o 3º ano. As folhas juvenis de plantas jovens (< 1 ano de idade) são tipicamente azul-acinzentadas, com estrutura dorsiventral, hipostomáticas e com orientação horizontal (FAO, 1979; SMITH et al., 1998; JAMES et al., 1999). Em contraste, as folhas maduras de árvores adultas (> 5 anos de idade) apresentam coloração verde-escura, são isobilaterais, anfiestomáticas e pendentes. Folhas de transição são produzidas ao longo de um intervalo de nós e têm características estruturais que são intermediárias entre as folhas juvenis e adultas (JAMES et al., 1999).

2.3 Melhoramento genético do eucalipto

A maioria das espécies lenhosas normalmente é de natureza heterozigótica, imposta pela alogamia quase que obrigatória no processo de reprodução das plantas e, na maioria das espécies, a forma principal e natural de propagação é por via seminal. Diante disso, a alternativa utilizada no setor florestal para a obtenção de materiais superiores, visando a atingir determinados propósitos, tem sido a utilização da propagação vegetativa, no processo de produção de mudas clonais (XAVIER et al., 2009). Por tais

razões, o gênero *Eucalyptus* vem experimentando certo nível de melhoramento genético ao longo dos anos.

As plantações nacionais de *Eucalyptus* são baseadas principalmente em plantios clonais. As primeiras iniciativas de clonagem do eucalipto datam de meados do século passado, quando pesquisadores australianos, de Camberra, e franceses, no Marrocos e no norte da África, multiplicaram várias espécies de *Eucalyptus* por enraizamento de estacas obtidas de 27 mudas seminais (ALFENAS et al., 2009). Historicamente, as empresas brasileiras do setor têm priorizado a manutenção de investimentos contínuos em pesquisas e desenvolvimento, buscando primordialmente a melhoria da genética dos plantios e das técnicas de manejo (IBÁ, 2017).

A utilização de clones por empresas florestais foi um avanço muito importante, que possibilitou maior produção, melhoria da qualidade e homogeneização da matéria-prima utilizada pelas diversas indústrias do setor florestal. É possível que, sem o desenvolvimento da técnica de clonagem, a eucaliptocultura nacional não tivesse logrado êxito em regiões não tradicionais de cultivo. Acredita-se que ganhos em incremento volumétrico e produção de celulose por hectare dos plantios clonais no Brasil sejam da ordem de 100% em relação aos realizados com sementes (NUNES et al., 2002; ALFENAS et al., 2009).

Nos programas de melhoramento genético, a seleção de clones com boas características silviculturais e tecnológicas é efetuada em diferentes ambientes, antes da seleção final, recomendação e multiplicação. Tal seleção pode ser realizada por meio de testes de campo, o que demanda um longo prazo até a avaliação final. No entanto, é possível que a análise de características ecofisiológicas de plantas, ainda no estágio juvenil, produza resultados igualmente confiáveis, encurtando a extensão desses testes de campo (CHAVES et al., 2004). Para Roderjan (1983), a identificação de essências florestais no estágio juvenil é o ponto de partida para qualquer análise.

No cenário atual, os principais desafios dos programas de melhoramento direcionados à cultura do eucalipto estão associados ao aumento de produtividade (volume de madeira, celulose e biorredutor, por unidade de área e tempo), à adaptação a ambientes estressantes (bióticos e abióticos), à melhor qualidade da madeira para os diversos produtos florestais e à tolerância a pragas e doenças (ASSIS et al., 2015). Nesse campo, a hibridação tem sido uma prática muito comum no Brasil, mas raramente é realizada a seleção e o melhoramento contínuo entre as populações de híbridos (RESENDE e HIGA, 1990). Esse tipo de estudo é extremamente importante, pois é por meio do melhoramento dos próprios híbridos que se podem atingir resultados ainda melhores, já que os híbridos têm capacidade de apresentar maior rendimento e podem se adaptar a diferentes condições ambientais, além de terem maior resistência a patógenos (CRISTINA, 2004; SOUZA, 2008), o que os torna desejáveis na silvicultura.

No sudoeste da Bahia, uma região sujeita a períodos prolongados de seca, os clones AEC 144 (*Eucalyptus urophylla*), VCC 865 e CO 1407 (*E. urophylla* x *E. grandis*) vêm se destacando por demonstrarem bom desempenho produtivo e tolerância à escassez hídrica (FERNANDES et al., 2015; LACERDA, 2016).

O clone AEC 144 é caracterizado como híbrido espontâneo de *Eucalyptus urophylla*, tolerante ao psilídeo de concha (*Glycaspis brimblecombei*) e à ferrugem do eucalipto (*Puccinia psidii*), além de ser recomendado para solos arenosos e argilosos, com boa tolerância a longos períodos de deficiência hídrica e elevadas temperaturas (RSFLORESTAL, 2013). De modo geral, é um clone interessante, principalmente para fins de biomassa e serraria (SAMPAIO, 2014).

Os clones CO 1407 e VCC 865 são considerados híbridos “urograndis”, devido ao cruzamento *E. urophylla* x *E. grandis*. *E. grandis* é mais propenso ao crescimento em altura, enquanto *E. urophylla*, ao crescimento em diâmetro, sendo que estas duas características, juntas, promovem melhorias no rendimento e uma madeira de boa qualidade

(BRIGATTI et al., 1980). Essa combinação interespecífica resulta em árvores vigorosas, com resistência ao cancro do eucalipto (*Cryphonectria cubensis*) e ao fungo *Puccinia psidii*, causador da ferrugem do eucalipto, além de possibilitar boa adaptação aos diversos sítios florestais, justificando a sua ampla utilização em plantios comerciais para produção de matéria prima, como celulose, aglomerados, chapas de fibras, carvão e madeira serrada (MONTANARI et al., 2007).

2.4 Crescimento foliar

A folha é o órgão vegetal mais variável, tanto devido às suas características morfológicas, como anatômicas (EAMES e McDANIELS, 1951; FAHN, 1990). Uma questão chave em estudos biológicos é saber como a diversidade na morfologia organizacional surge e se estabelece através da evolução. As folhas de angiospermas, como o eucalipto, exibem considerável diversidade morfológica e, portanto, representam um assunto atraente para estudos de desenvolvimento evolutivo (PIAZZA et al., 2005).

Em geral, a estrutura da lâmina foliar é plana (fina e ampla) e de crescimento determinado. Essa organização final é produto da atividade de diferentes regiões de crescimento que ocorrem no limite adaxial-abaxial de um primórdio foliar (SCARPELLA et al., 2010). Tais regiões, envolvidas no desenvolvimento nos eixos proximal-distal, adaxial-abaxial e centro-lateral do órgão (FLEMING, 2002; BECK, 2012), são tradicionalmente referidas como meristemas, pelas características das células que as compõem. Hageman e Gleissberg (1996) adotam a expressão “blastozone” como alternativa a “meristem”, com base no argumento de que as regiões de crescimento formadoras da folha são capacitadas à morfogênese, diferentemente dos meristemas apicais, os quais são capazes de exercer organogênese.

Lemaire e Chapman (1996) descreveram a morfogênese como sendo o processo responsável pela formação e modificação da estrutura do dossel, o qual consiste na dinâmica de geração e expansão da forma da planta no tempo e no espaço, podendo ser descrita em termos de aparecimento de novos órgãos (organogênese) e taxa de expansão, senescência e decomposição de tecidos. Carnevalli (2003) sintetizou a definição de morfogênese como o estudo dos processos de crescimento e senescência de partes da planta.

Segundo Hagemann e Gleissberg (1996), mesmo no crescimento inicial, quando o primórdio da folha é uma protuberância tridimensional, a blastozona forma uma linha que "antecipa e circunscreve" a eventual superfície foliar. A blastozona pode então ser vista como um limite unidimensional de uma folha bidimensional, semelhante à epiderme de um meristema apical, sendo visto como um limite bidimensional do meristema tridimensional (FLOYD e BOWMAN, 2010; PRUSINKIEWICZ e RUNIONS, 2012; ALVAREZ et al., 2016).

O desenvolvimento da lâmina foliar ocorre durante o crescimento em comprimento e espessura do primórdio. A magnitude com que ocorre o crescimento marginal varia entre as regiões do primórdio foliar, de modo que, nas folhas com pecíolo, este crescimento é reprimido na região basal, a qual originará o pecíolo (FOSTER, 1936; FAHN, 1990). Alguns estudos têm sumarizado os eventos do crescimento foliar em três fases: iniciação, morfogênese primária, e expansão e morfogênese secundária (HAGEMANN e GLEISSBERG, 1996; DENGLER e TSUKAYA, 2001; BECK, 2012; TSUKAYA, 2010; YAMAGUCHI et al., 2012). O termo "morfogênese primária" é utilizado para descrever os processos que estabelecem a forma básica da folha, determinando sua simetria e sub-regiões (HAGEMANN e GLEISSBERG, 1996). A terceira fase da morfogênese foliar, denominada de "expansão e morfogênese secundária", compreende o aumento na superfície e no volume final da folha, cuja expansão pode ser isométrica ou alométrica, podendo reter ou alterar a forma estabelecida durante a morfogênese primária (DENGLER e TSUKAYA, 2001).

Em plantas lenhosas, de modo geral, a maturação do material vegetal tem recebido atenção especial, devido às alterações que ocorrem ao longo do seu desenvolvimento ontogenético. Durante a transição da fase juvenil para a adulta, os meristemas das plantas lenhosas podem sofrer mudanças gradual ou abrupta no potencial genético do estágio juvenil para o adulto. Tais mudanças são frequentemente caracterizadas por marcantes diferenças fenotípicas que incluem: hábito de crescimento, vigor, filotaxia, presença de espinhos, arquitetura da copa, anatomia do caule, capacidade para enraizar ou florescer, e eficiência assimilatória. Além dessas, consideram-se também diferenças significativas entre a folhagem jovem e madura, que incluem: variação na textura, tamanho, inserção, coloração e posição em que elas se encontram (WENDLING et al., 2000; BOLAND et al., 2006).

2.5 Relações entre características morfo-fisiológicas, crescimento foliar e produtividade vegetal

Estudos morfológicos com órgãos foliares têm se mostrado bastante úteis, tanto para subsidiar estudos taxonômicos quanto ecológicos (KOFIDIS et al., 2007). No entanto, são relativamente poucos os pesquisadores que caracterizaram o desenvolvimento de folhas em uma planta, de tal forma que o desenvolvimento estrutural ou morfológico e a função fisiológica poderiam estar relacionados (SANCHES et al., 2009; FARIAS et al., 2009).

A capacidade de desenvolver uma lâmina foliar ampla, achatada e dorsiventral, como ocorre na maioria das angiospermas, foi um evento de suma importância na evolução das plantas (GIFFORD e FOSTER, 1989; NICOTRA et al., 2011). A condição dorsiventral aprimorou a captação de luminosidade e trocas gasosas, demandados à realização da fotossíntese, função centralizada nas folhas (EAMES e MCDANIELS, 1951).

Grande parte da resposta das plantas às influências do ambiente se manifesta através das folhas, por meio de adaptações anatômicas, morfológicas e fisiológicas. Deste modo, o significado funcional da estrutura foliar é dependente do ambiente em que ela se encontra, e a equivalência funcional indica que frequentemente há mais de uma solução para o mesmo problema (CONFORTO et al., 2011; SILVA et al., 2014).

Embora as plantas C₃, como o eucalipto, partilhem de um mecanismo fotossintético idêntico, há uma considerável diversidade de estruturas foliares que existem para atingir essa mesma finalidade. Segundo Conforto et al. (2011), o arranjo e a morfologia foliar variam grandemente entre as espécies, e às vezes até dentro da mesma espécie, havendo substancial variação, tanto em escala macro quanto microscópica.

Dentre os processos que governam o crescimento das plantas, destacam-se aqueles que ocorrem nas folhas, relacionados com a captura de carbono (fotossíntese) e a perda de água pela planta (transpiração). O processo de assimilação de CO₂, a evolução do aparelho fotossintético e a biossíntese de pigmentos e proteínas têm grande importância durante o desenvolvimento foliar. Em folíolos jovens, torna-se importante também o conhecimento das características anatômicas e fisiológicas durante o seu desenvolvimento, para que se possa caracterizar a fase de maior sensibilidade e de melhor resposta destas características entre as plantas (LARCHER, 2006).

Segundo Deus (2014), avaliar o crescimento e desenvolvimento foliar é também um meio de avaliar o crescimento da planta como um todo, pois a taxa de crescimento foliar é um bom indicativo da pressão de turgescência foliar, e esta tem uma influência significativa sobre o crescimento da folha e a produtividade final da cultura.

As variáveis fisiológicas podem ser utilizadas para analisar as respostas do crescimento e desenvolvimento das plantas (LIMA et al., 2010). Segundo Benincasa (2004), como o crescimento é avaliado por meio de variações de tamanho de algum aspecto da planta, geralmente morfológico, em função da acumulação de material resultante da atividade fotossintética,

esta passa a ser o aspecto fisiológico de maior importância para a análise de crescimento. Tais análises podem ser estudadas através de medidas de diferentes tipos, entre elas: medidas lineares de comprimento e largura de folhas; número de unidades estruturais, realizada por meio de contagem de unidades estruturais morfológicas ou anatômicas; uso de integradores, a exemplo do medidor de área foliar; e determinação da massa de matérias fresca e seca das folhas, dentre outras. Assim, medidas de crescimento, como a quantidade e qualidade da luz e os teores de pigmentos fotossintéticos, podem em conjunto, demonstrar modificações na morfologia ou no aparelho fotossintético da planta (PEIXOTO e PEIXOTO, 2009).

Segundo Wilhelm e McMaster (1995), o crescimento e o desenvolvimento vegetal são processos relacionados, que podem ocorrer simultaneamente ou não. Desenvolvimento vegetal é o processo pelo qual células e órgãos passam por vários estádios identificáveis durante o seu ciclo de vida, e envolve eventos que vão desde a diferenciação celular, organogênese e morfogênese de órgãos até a senescência da cultura. O crescimento vegetal é o aumento irreversível em alguma dimensão física da planta, com o tempo (HANAUER et al., 2014).

Os diferentes estádios foliares de um vegetal são um parâmetro do crescimento vegetal associado com a expansão da área foliar, a qual está diretamente relacionada com a produtividade, uma vez que as folhas interceptam a luz fotossinteticamente ativa para realizar fotossíntese, produzindo carboidratos que irão ser utilizados, direta ou indiretamente, em todos os processos vitais da planta. Além de relacionar-se com a fotossíntese, que é dependente da radiação solar, o crescimento da área foliar também tem relação com algumas características morfológicas da planta, como o surgimento e a expansão das folhas, além do tamanho das mesmas (MUCHOW e CARBERRY, 1989; DELLAI et al., 2005; HANAUER et al., 2014).

A análise de crescimento é uma ferramenta para melhor conhecimento da planta como entidade biológica e que permite manejar, racionalmente, as

espécies cultivadas para expressão do seu potencial de produção. Também permite avaliar o crescimento da planta como um todo e a contribuição dos diferentes órgãos para o crescimento total (ANDRADE et al., 2009). Segundo Aumonde et al. (2011), o crescimento de uma planta se dá em função da produção e da distribuição de matéria seca ao longo da sua ontogenia. Mais de 90% da massa seca vegetal se origina diretamente da assimilação fotossintética do carbono (ROBSON et al., 1988). Portanto, esse processo vem sendo o tema central de muitos estudos que buscam compreender melhor os fundamentos da variação do crescimento das plantas (POORTER et al., 1990).

A translocação dos produtos da fotossíntese da fonte para os diversos drenos se faz pelo floema. Levando-se em conta que somente as folhas fazem fotossíntese, o transporte no floema é essencial para que todos os órgãos do vegetal sejam supridos com assimilados. Como a força motriz para a absorção de solutos inorgânicos normalmente é a transpiração, os nutrientes provenientes do solo tendem a se acumular nos órgãos que transpiram mais, como folhas maduras, em detrimento dos que transpiram menos, como folhas novas e frutos. Para corrigir isso, os vegetais redistribuem os nutrientes de um órgão para outro, através do floema. Esse processo de redistribuição de nutrientes entre as várias partes da planta é denominado partição (PERES, 2003).

Embora o modelo de transporte pelo floema represente simplesmente o movimento da fonte para o dreno, o caminho específico entre eles é altamente complexo, pois nem todos os drenos são igualmente supridos por todas as folhas da planta, uma vez que cada fonte supre drenos específicos. O modelo de distribuição dos assimilados é, em grande parte, função da proximidade entre as fontes e os drenos, do estágio de desenvolvimento dos órgãos drenos, das conexões vasculares, e da alteração nos caminhos de translocação, em que, na ausência de uma conexão direta entre fonte e dreno (ex. desfolha), as conexões vasculares (anastomoses) constituem um caminho alternativo (TAIZ e ZEIGER, 2017).

Além disso, é importante observar que a força da fonte também é influenciada pela eficiência de carboxilação do sistema fotossintético. Algumas características morfológicas das folhas que compõem o sistema fotossintético são importantes para se determinar a força da fonte em relação à sua capacidade de assimilação de carbono (CAIRO et al., 2009). A fotossíntese e a partição desses assimilados são também constantemente afetadas pela disponibilidade de água, luz e nutrientes (PALLARDY, 2008).

3 MATERIAL E MÉTODOS

O presente estudo foi desenvolvido em duas etapas. A primeira, de caráter essencialmente descritivo, consistiu na identificação e definição dos principais estádios de crescimento de todo o processo de formação das folhas, em plantas jovens de três clones de eucalipto. Na segunda etapa, realizou-se um experimento com o objetivo de avaliar as principais alterações morfológicas e fisiológicas que ocorrem em cada um dos estádios de crescimento foliar definidos na primeira etapa.

Foram utilizados três genótipos de *Eucalyptus* spp., identificados pelos seguintes clones: AEC 144 (*Eucalyptus urophylla*), CO 1407 (híbrido de *Eucalyptus urophylla* x *Eucalyptus grandis*) e VCC 865 (híbrido de *Eucalyptus urophylla* x *Eucalyptus grandis*). Mudanças com 100 dias de idade foram gentilmente fornecidas pelos viveiros TecnoPlant e Vereda Florestal, localizados nos municípios de Eunápolis-BA e Águas Vermelhas-MG, respectivamente. As mudas foram produzidas em tubetes de modelo cônico, com secção circular contendo seis frisos internos longitudinais e equidistantes, dimensões de 12,5 cm de altura, 3 cm de diâmetro na parte interna superior, apresentando o fundo aberto de aproximadamente 1 cm, com capacidade volumétrica de substrato para 50 cm³. Os substratos foram compostos por 50% de casca de arroz carbonizada e 50% de vermiculita. O adubo foi fornecido na forma de osmocote – adubo granulado de liberação lenta dos nutrientes.

Os estudos desenvolveram-se em casa de vegetação, no Campo Agropecuário da Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia (UESB), localizado em Vitória da Conquista, BA, cujas coordenadas geográficas são 14° 53' 08" de latitude sul, e 40° 48' 02" de longitude oeste de Greenwich, numa altitude de 881 m. O clima, conforme classificação de Köppen, é do tipo Cwa (tropical de altitude), com temperaturas que variam entre 26,4 °C e 16,1 °C, atingindo média anual de 20,2 °C (SEI, 2010).

Depois de serem transportadas dos viveiros comerciais para o Campo Agropecuário da UESB, as mudas permaneceram nos tubetes por 15 dias, em casa de vegetação, para fins de aclimação, na área experimental. Após esse período, as plantas foram selecionadas com base em uniformidade de tamanho e aspecto vegetativo, sendo transplantadas em vasos de 15 L, preenchidos com Latossolo Amarelo Distrófico típico, de acordo com a classificação de Santos et al. (2013). Com base na análise química do solo (Tabela 1), foram aplicados, em cada vaso, 1,13 g de superfosfato simples (equivalente a 90 Kg ha⁻¹), 0,33 g de cloreto de potássio (equivalente a 60 Kg ha⁻¹) e 0,32 g de uréia (equivalente a 60 Kg ha⁻¹), conforme as necessidades da cultura do eucalipto (GONÇALVES, 1995). A adubação foi feita de forma localizada, em filetes contínuos, sendo posteriormente incorporada ao solo.

Tabela 1. Análise química do solo utilizado no experimento¹

Análise química											
pH	P	K ⁺	H ⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Al ³⁺	S.B	T	V	m	M.O
H ₂ O	mg dm ⁻³	cmolc dm ⁻³ de solo							%		
5,6	3	5,6	3	0,19	1,9	1,7	0,7	0,1	46	4	-

¹Fonte: Laboratório de Análise de Solos da UESB.

O suprimento de água foi constante, conforme a necessidade, seguindo o método da capacidade de vaso (CASAROLI e JONG VAN LIER, 2008). Eventuais demandas de ordem fitossanitária, bem como os tratamentos culturais, tiveram monitoramento permanente, a fim de assegurar as melhores condições possíveis para o crescimento normal das plantas.

3.1 Características avaliadas na primeira etapa de estudos

Nesta etapa, foram realizados registros fotográficos de todo o período de formação das folhas, desde os brotamentos até à sua maturação completa, em 10 plantas selecionadas de cada clone. Os primeiros sinais de brotamento dos primórdios foliares foram identificados e marcados com uma linha vermelha.

Durante a formação da folha, os registros fotográficos foram realizados diariamente, sempre no início da manhã ou no final da tarde, com uma câmera fotográfica Canon PowerShot SX520HS. Alguns cuidados básicos foram tomados para se obter fotos de qualidade, a começar pela escolha dos horários. Segundo Quintas et al. (2008), o início da manhã e o final da tarde são horários em que a luz natural possui alta temperatura, deixando as fotos com cores mais vivas e agradáveis, texturas mais perceptíveis e sombras suaves. Os procedimentos relativos ao enquadramento e à postura, no momento da captura das fotos, variaram conforme a posição das folhas, a altura das plantas, o local dos vasos e a luz ambiente. Contudo, a câmera foi sempre manuseada de maneira firme e a favor do sol, para não criar sombras e outros efeitos indesejáveis às imagens.

As configurações da câmera também foram mantidas, de modo a deixar a abertura do diafragma, a velocidade do obturador e a função ISO, sempre em equilíbrio. Segundo Guran (2002), os controles de exposição mais importantes numa câmara são a abertura do diafragma e a velocidade do obturador, pois ambos influem sobre a quantidade total de luz que atinge o sensor da imagem. Estes recursos também permitem dar destaque a objetos próximos à câmera. O zoom ótico foi utilizado sempre que necessário, para expandir a capacidade de ampliação das lentes.

As fotografias tiveram o objetivo de registrar as alterações visualmente perceptíveis de algumas características morfométricas, tais como

tamanho, forma e coloração, bem como a duração de cada estágio de crescimento foliar.

3.2 Características avaliadas na segunda etapa de estudos

De posse dos resultados obtidos na primeira etapa de estudos, realizou-se um experimento em casa de vegetação, no qual foram avaliadas alterações morfológicas e fisiológicas em cada estágio de crescimento foliar. O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado (DIC), formado por tratamentos primários – três clones de eucalipto (AEC 144, VCC 865 e CO 1407), com parcelas subdivididas no tempo – e tratamentos secundários – quatro estágios de crescimento foliar (A, B, C e D) previamente definidos na primeira etapa. Cada parcela experimental foi constituída de uma planta, totalizando 12 tratamentos e 30 parcelas.

Em cada estágio de crescimento das folhas, foram avaliadas as seguintes características:

- Comprimento e largura da folha: as medidas foram obtidas utilizando-se régua graduada;
- Área foliar: medida correspondente à área de uma folha, em cada estágio de crescimento foliar, utilizando um medidor de área foliar Área Meter (LI-COR, modelo LI-3100);
- Massa seca da folha: folhas coletadas em cada estágio de crescimento foliar foram secadas em estufa com circulação forçada de ar, a 70 °C, até atingirem peso constante, e o seu peso foi aferido em balança de precisão;

- Índice SPAD: estimativa do teor de clorofilas, baseado na intensidade de cor verde nas folhas, utilizando o clorofilômetro portátil SPAD-502 (Soil Plant Analysis Development – Minolta, Japão). Cada índice SPAD correspondeu à média de três leituras, em cada estágio de crescimento;
- Pigmentos fotossintéticos: Clorofilas e carotenóides foram extraídos de tecidos foliares representativos dos quatro estádios de crescimento, e o material vegetal foi adicionado a recipientes de vidro revestidos com papel alumínio (para excluir luminosidade) contendo 20 mL de acetona 80%, e mantidos em geladeira, por três dias. Após esse período, os teores desses pigmentos foram determinados utilizando um espectrofotômetro, conforme Arnon (1949);
- Fotossíntese líquida: avaliações realizadas com base nas trocas gasosas, em folhas representativas dos estádios B, C e D, utilizando um medidor portátil de fotossíntese, do tipo analisador infravermelho de gases (Infrared Gas Analyser) (IRGA LI-6400, LI-COR®, Nebraska/USA). Durante essas avaliações, as plantas receberam irradiância de 940 $\mu\text{mol de fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, com base na curva de saturação luminosa para o eucalipto, estabelecida entre 800 e 1.000 $\mu\text{mol de fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (SILVA et al., 1998). As leituras foram realizadas entre 9 h e 11 h, que é o horário em que as plantas fixam mais CO_2 ;
- Açúcares redutores (AR): Para cada 200 mg de matéria seca homogeneizada e triturada, obteve-se um extrato de AR utilizando-se 15 mL de solução tampão fosfato de potássio 0,1 M como extrator. O volume total do extrator foi dividido em três volumes iguais, para a realização de três centrifugações de 15 minutos, a 8.500 rpm. O sobrenadante foi recolhido para a quantificação de AR pelo método

do ácido dinitrosalicílico (DNS), conforme descrição de Miller (1959), com modificações. Para as folhas, o método consistiu na adição de uma alíquota de 0,3 mL do extrato a 0,5 mL de DNS e 0,45 mL de água deionizada, totalizando um volume reacional de 1,25 mL, que foi submetido ao banho-maria, a 100 °C, por cinco minutos. Após o resfriamento à temperatura ambiente, foram adicionados 3,75 mL de água deionizada, completando o volume para 5,0 mL. Em seguida, a leitura foi realizada em espectrofotômetro, a 540 nm, e os resultados foram expressos em mmol de AR g⁻¹ matéria seca;

- Açúcares solúveis (AS): Os procedimentos de extração de AS, bem como centrifugação e coleta de sobrenadante, foram idênticos aos descritos anteriormente para AR. A quantificação de AS realizou-se pelo método da antrona, conforme Yemm e Willis (1955), com modificações. Adicionou-se uma alíquota de 0,02 mL do extrato a 2 mL de antrona e 0,98 mL de água deionizada, totalizando um volume reacional de 3 mL, em recipiente mantido sob baixa temperatura, com agitação, por 15 segundos. Em seguida, o volume reacional foi submetido ao banho-maria, por três minutos. Após o resfriamento, realizou-se a leitura em espectrofotômetro, a 620 nm, cujos resultados foram expressos em mmol de AS g⁻¹ matéria seca;
- Atividade das enzimas invertase: a atividade total da invertase e suas isoformas (ácida e neutra) foi avaliada pelo método do ensaio “in vivo”, conforme Cairo (2007). Amostras de 50 mg do tecido foliar fragmentado foram adicionadas a meios de reação (2 mL) constituídos de reagentes específicos para os ensaios das invertases neutra e ácida. O meio de reação para as invertases ácidas (vacúolo e parede celular) foi constituído de 200 µL de tampão acetato de sódio pH 4,7 1,0 M, 100 µL de MgCl₂ 0,1 M e 400 µL de sacarose 1,0 M, sendo o restante do volume completado com água para 2.000 µL. O meio de reação

para a invertase neutra foi semelhante ao da invertase ácida, exceto em relação ao tampão e ao pH, que foram substituídos por fosfato de potássio e pH 7,5, respectivamente. Os ensaios foram mantidos em banho-maria, a 37 °C, durante 60 minutos. O sobrenadante foi recolhido para a quantificação de AR pelo método do ácido dinitrosalicílico (DNS), conforme Miller (1959). Para avaliar a atividade da invertase ácida, adicionou-se uma alíquota de 0,3 mL do ensaio a 0,5 mL de DNS e 0,45 mL de água deionizada, totalizando um volume reacional de 1,25 mL, que foi submetido à agitação por 15 segundos e levado ao banho-maria, a 100 °C, por cinco minutos. Após o resfriamento à temperatura ambiente, foram adicionados 3,75 mL de água deionizada, completando o volume para 5,0 mL. Em seguida, a leitura foi realizada em espectrofotômetro, a 540 nm, e os resultados foram expressos em mmol de AR g⁻¹ matéria seca hora⁻¹. Em relação à atividade da invertase neutra, alterou-se apenas o volume da alíquota do ensaio, que foi de 0,2 mL.

Os resultados foram submetidos à análise de variância, para a comparação das médias, com base no teste de Tukey ($p < 5\%$), utilizando o programa SISVAR (versão 5.3) (FERREIRA, 2011).

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Primeira etapa do estudo – identificação e definição dos principais estádios de crescimento foliar

Estádio A (duração: 12 a 15 dias)

Para os três clones estudados, denominou-se “Estádio A” o primeiro estágio de crescimento foliar, caracterizado pelo surgimento dos primórdios foliares. A primeira característica visualmente reconhecível nesse estágio foi o surgimento de pequenas protuberâncias presentes nas camadas externas do eixo caulinar (Figura 1).

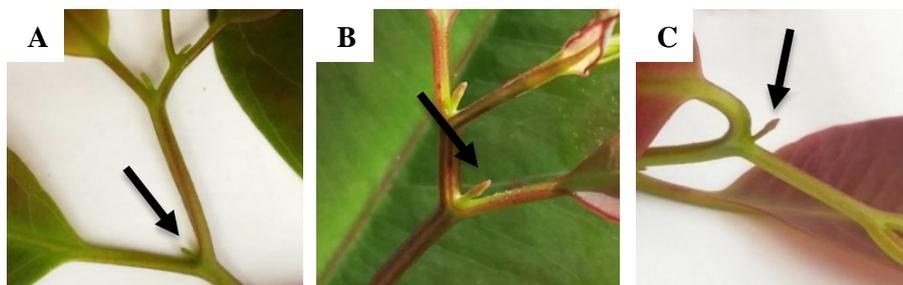


Figura 1. Surgimento dos primórdios foliares nos clones CO 1407 (A), VCC 865 (B) e AEC 144 (C).

Inicialmente, a expansão do primórdio foliar se caracteriza pelo crescimento em largura (para os lados) e, posteriormente, pelo crescimento para cima, adquirindo um formato que se assemelha a um pino, medindo em torno de 1 a 2 cm de comprimento. No clone CO 1407, o primórdio foliar apresenta cor verde claro, e permanece assim durante seu curto período de crescimento lateral e vertical. Já nos clones AEC 144 e VCC 865, quando o primórdio foliar começa a sua expansão vertical (para cima), verifica-se

mudança na coloração do seu ápice, que se torna levemente avermelhado/amarronzado (Figura 2).

Segundo Foster (1936) e Fahn (1990), anatomicamente, a iniciação da folha ocorre por meio de divisões periclinais em um pequeno grupo de células lateralmente situadas em relação ao ápice do caule. Como resultado do intenso processo de divisão celular, forma-se o primórdio foliar, o qual consiste em uma protoderme, uma região central de tecido fundamental e procâmbio. Este primórdio tem a forma de um pequeno cone, com a face adaxial achatada, podendo apresentar diversas colorações, a depender da espécie. As células apicais do primórdio foliar apresentam diferenciação relativamente rápida, sendo grande parte do crescimento no sentido próximo-distal dada por crescimento intercalar. O crescimento em comprimento do eixo é acompanhado pelo aumento na largura, como resultado de divisões celulares na região adaxial, proporcionando aumento em volume do primórdio foliar.

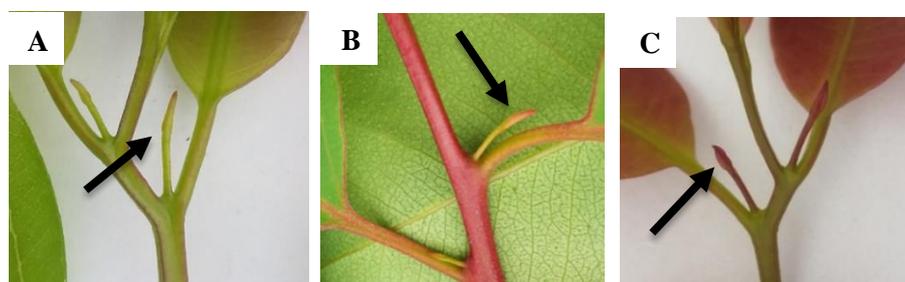


Figura 2. Crescimento vertical dos primórdios foliares nos clones CO 1407 (A), VCC 865 (B) e AEC 144 (C).

Corroborando estes autores, no decorrer de alguns dias, os primórdios foliares dos clones de eucalipto vão se desenvolvendo, concomitantemente ao sucinto crescimento do pecíolo, possibilitando distinguir-se, em relação ao caule, uma parte proximal, que é o pecíolo, e uma outra parte, estreita e distal. Da parte distal, nascem lâminas compostas – pelo crescimento em área, largura e espessura – devido à abertura de escamas externas (Figura 3). Assim, a lâmina foliar começa a ser estabelecida, e a gema axilar, anteriormente em

repouso, torna-se facilmente visível, podendo levar aos surgimentos de futuros lançamentos foliares.

Fahn (1990) constatou que o desenvolvimento de uma lâmina foliar ocorre durante o crescimento em comprimento e espessura do primórdio, por meio de células das margens que continuam a se dividir, formando a blastozona/meristema marginal. O crescimento marginal varia entre as regiões do primórdio foliar, de modo que, nas folhas pecioladas, como as do eucalipto, tal crescimento é reprimido na base, da qual se originará o pecíolo. A partir de divisões de células iniciais marginais, originam-se os tecidos da lâmina foliar.

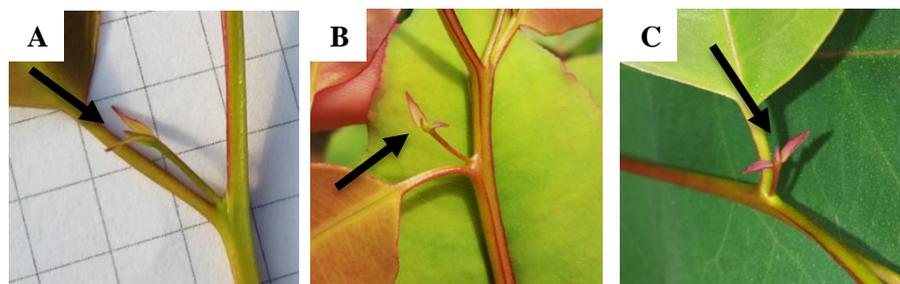


Figura 3. Abertura das lâminas foliares nos clones CO 1407 (A), VCC 865 (B) e AEC 144 (C).

O pecíolo, que é o eixo que sustenta e une a lâmina foliar ao caule, encontra-se preso à base, e apresenta-se ligeiramente achatado e acanalado. De coloração variegada, tende a apresentar duas ou mais cores ao longo do seu crescimento. No clone CO 1407, pode ocorrer, em uma mesma planta, pecíolos totalmente verdes, como também em tons avermelhados e marrons apenas nas nervuras que formam os ângulos terminais, sendo a região central composta por tons esverdeados. Esta última tonalidade é a que predomina, principalmente, quando os pecíolos começam a adquirir maior tamanho. Nos clones AEC 144 e VCC 865, observa-se também a ocorrência de pecíolos totalmente avermelhados e marrons.

Além da abertura dos folíolos, outra característica macro-morfológica bastante perceptível, observada em alguns lançamentos do estágio A, é o intenso alongamento do pecíolo, que pode atingir de 1,0 a 3,5 cm de comprimento (Figura 4). O pecíolo é a parte da folha que mais se aproxima, em estrutura, do caule que lhe deu origem (APPEZZATO-DA-GLÓRIA e CARMELLO-GUERREIRO, 2012). Nos demais estádios, também é possível notar a presença de pecíolos, embora estes se apresentem relativamente mais curtos, crescendo de forma gradativa.

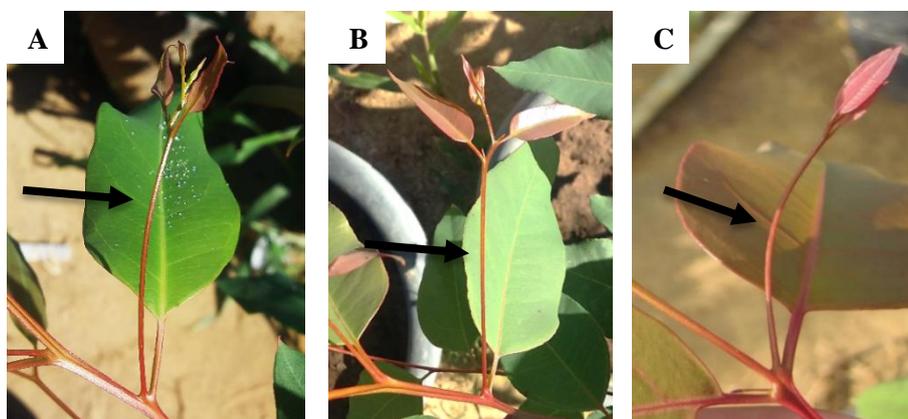


Figura 4. Intenso alongamento do pecíolo nos clones CO 1407 (A), VCC 865 (B) e AEC 144 (C).

Consoante ao crescimento dos pecíolos, as lâminas foliares também se expandem, havendo o crescimento em largura e comprimento, com as seguintes características: lâmina simples e inteira, bem estreita e posicionada na posição vertical, com ápice agudo voltado para cima; nervura central saliente e de cor verde claro em todos os clones; margens lisas nos clones AEC 144 e VCC 865, e onduladas no clone CO 1407; além de apresentarem forte coloração antocianínica nos clones AEC 144 e VCC 865, e coloração amarronzada no CO 1407, que perdura até o estágio B (Figura 5).

Segundo Terci e Rossi (2010), a grande maioria de brotos e folhas jovens das plantas contém altos teores de antocianinas para proteção de suas estruturas contra o excesso de luz ou radiação UV, e contra a predação, devido ao seu sabor desagradável. Além disso, as antocianinas protegem outros compostos celulares durante o crescimento inicial, porque funcionam como antioxidantes. A quantidade de antocianinas presente nessas estruturas depende mais de fatores genéticos do que ambientais (TAYLOR, 1970).

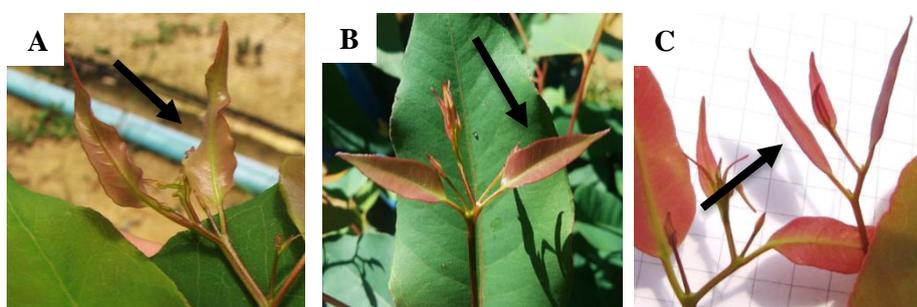


Figura 5. Crescimento em largura e comprimento da lâmina foliar nos clones CO 1407 (A), VCC 865 (B) e AEC 144 (C).

Estádio B (duração: 10 dias)

Para os três clones estudados, denominou-se “estádio B” o segundo estágio de crescimento foliar. Neste estágio, o crescimento se verifica principalmente no limbo, os quais são bem mais longos do que largos, formando uma estrutura laminar característica deste órgão, na fase inicial. De filotaxia alterna, as folhas tendem a modificar sua coloração conforme o crescimento, passando de tons totalmente avermelhados antocianínicos, nos clones AEC 144 e VCC 865, para cor verde mais intensa, à medida que se aproxima do estágio C. Assim como no estágio A, o clone CO 1407 apresenta coloração marrom, que vai diminuindo, à medida que se aproxima do estágio C. Hallé et al. (1978), descrevendo as características de folhas de seringueira, também notaram que no segundo estágio de crescimento foliar (estádios B1 e

B2, de acordo com a sua classificação) os folíolos apresentam coloração vermelha intensa, a qual vai gradativamente diminuindo, à medida que se aproxima do estágio C.

No estágio B, as folhas apresentam as seguintes características: limbo com superfície glabra e lisa; formato oval a arredondado, bordas onduladas em CO 1407 e lisas nos demais clones. O ápice apresenta formato agudo-acuminado e base desigualmente obtusa ou arredondada, em todos os clones. O limbo foliar mede cerca de 4 a 6 cm de comprimento e de 1,5 cm a 3,5 cm de largura (Figuras 6, 7 e 8).



Figura 6. Estádio B de crescimento foliar do clone CO 1407.

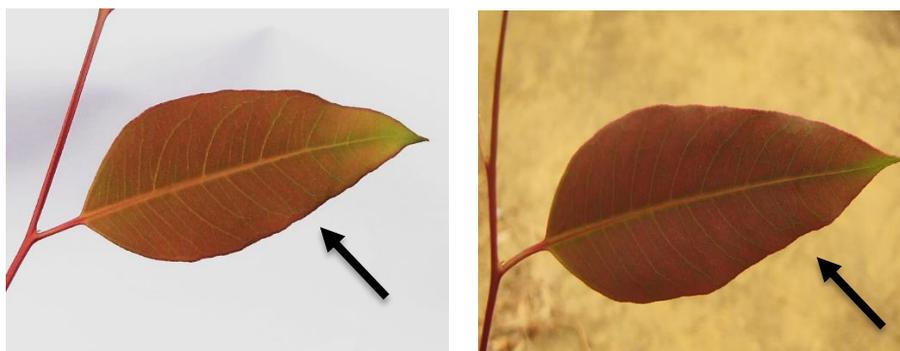


Figura 7. Estádio B de crescimento foliar do clone VCC 865.

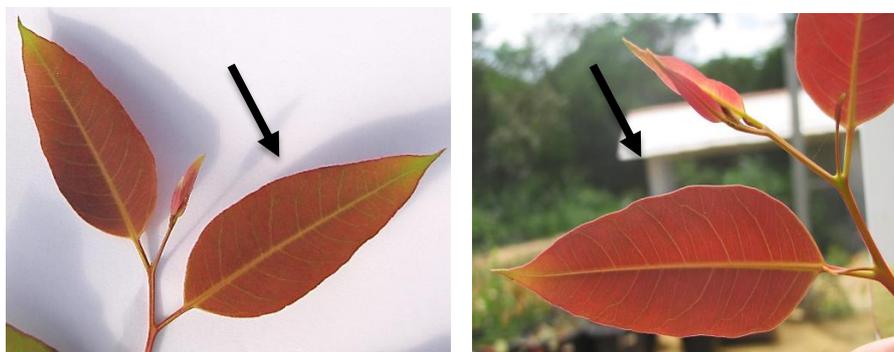


Figura 8. Estádio B de crescimento foliar do clone AEC 144.

Estádio C (duração: 8 a 10 dias)

Neste estágio, ocorre expressiva expansão do limbo foliar, tornando visíveis as características predominantes da nervação. As nervuras laterais, assim como a nervura principal, são bem definidas, com ramificações que se bifurcam e se recombinaem em vários pontos, formando nervuras paralelas a 1-2 cm da margem da lâmina foliar. As lâminas apresentam coloração verde claro em todos os clones, com muitos pontos translúcidos, nem sempre muito evidentes. Em plantas da família Myrtaceae, uma das principais características é a presença de pontos translúcidos nas folhas, que correspondem às cavidades secretoras de óleos essenciais, presentes abaixo da epiderme e distribuídas ao longo dos tecidos parenquimáticos (JOHNSON, 1926; ACCORSI, 1941; CASTRO e MACHADO, 2006).

Em relação às margens da folha, estas se diferem quanto à coloração: é avermelhada em AEC 144 e CO 865, mas em VCC 1407 não há distinção entre a cor do limbo e de sua margem. As lâminas foliares medem em torno de 7 a 8 cm de largura, em AEC 144 e CO 865, e de 4 a 5 cm, em VCC 1407, enquanto o comprimento dos três clones varia de 5 a 8 cm. No clone CO 1407, o formato do limbo é bastante diferente dos demais, pois é bem mais longo do que largo, e vai estreitando em direção ao ápice, sendo classificado como lanceolado. Nos demais clones, a folha apresenta a base do limbo mais larga

e o ápice um pouco mais estreito, e por isso é classificada como ovalada (Figuras 10 e 11).

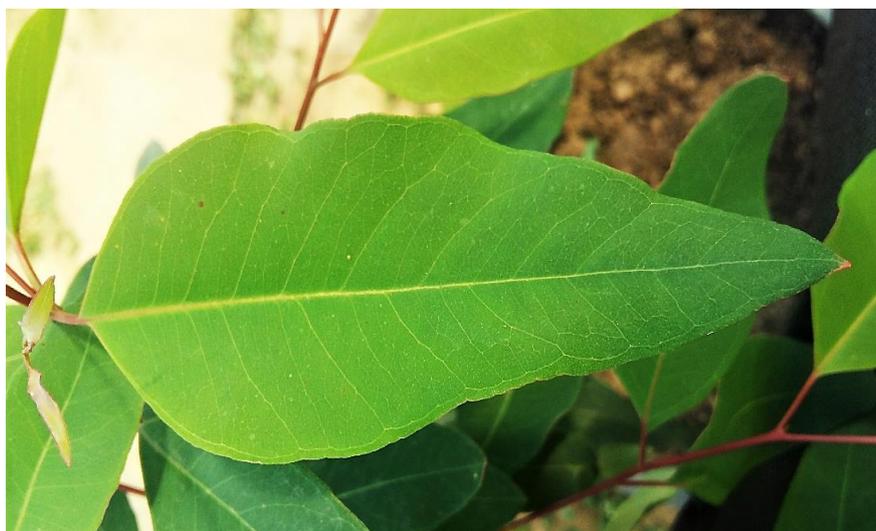


Figura 9. Estádio C de crescimento foliar do clone CO 1407.



Figura 10. Estádio C de crescimento foliar do clone VCC 865.



Figura 11. Estádio C de crescimento foliar do clone AEC144.

Estádio D (duração: 14 dias)

Neste estágio, as folhas estão estruturalmente mais consistentes e completamente expandidas, medindo em torno de 5 a 7 cm de largura e de 12 a 14 cm de comprimento, em CO 1407; 7 a 8 cm de largura e 10 a 12 cm de comprimento, em VCC 865, e 8 a 10 cm de largura e 12 a 14 cm de comprimento, em AEC 144. Com base nestes dados, observa-se que as medidas morfológicas documentaram diferenças visuais entre os clones (Figuras 12, 13 e 14). O clone CO 1407 produziu folhas mais estreitas, enquanto o AEC 1407 produziu folhas mais largas. A largura máxima das folhas de AEC 144 foi verificada próxima ao pecíolo (Figura 14). Os clones AEC 144 e CO 1407 produziram folhas mais alongadas que as de VCC 865. Jamens (1995), estudando a morfologia e anatomia de cinco clones de *E. camaldulensis* em locais geograficamente separados, também verificou variação na morfologia das folhas, e considerou que tais diferenças podem estar relacionadas a variações na morfologia do sistema radicular dos clones estudados, podendo acarretar diferenças na absorção de água e solutos do solo,

contibundo, portanto, para diferenças na estrutura morfológica das folhas. Alternativamente, esse autor reportou que as estruturas de folhas, especialmente de plantas juvenis, estão mais relacionadas às características ambientais do sub-bosque onde se estabelecem, do que às condições ambientais globais de localização.

Na literatura, estudos demonstram que é relativamente comum haver diferenças anatômicas e morfológicas entre clones de eucalipto, em função dos estádios de crescimento. Souza (2008), estudando caracteres anatômicos e a micromorfologia de folhas de eucalipto em três estádios de crescimento, encontrou diferenças estruturais entre os clones e entre os estádios de crescimento das folhas. Segundo este autor, as folhas mais desenvolvidas apresentam maior espessura das cutículas abaxial e adaxial, maior espessura do parênquima paliçádico adaxial, maior porcentagem de parênquima paliçádico e maior número e área de cavidades oleíferas.



Figura 12. Estádio D de crescimento foliar, no clone CO 1407.



Figura 13. Estádio D de crescimento foliar, no clone VCC 865.



Figura 14. Estádio D de crescimento foliar, no clone AEC 144.

4.2 Segunda etapa do estudo

Os dois fatores estudados (clones e estádios de crescimento foliar), quando analisados separadamente, produziram efeitos significativos sobre a quantidade de matéria seca, a área foliar, os teores de clorofila *a*, clorofila total e açúcares solúveis, a atividade da enzima invertase (ácida e neutra) e a taxa de fotossíntese líquida. O fator estádios de crescimento foliar, em especial, apresentou efeitos significativos sobre todas as variáveis estudadas. Além disso, a interação entre esses fatores também foi significativa, cujo desdobramento possibilita melhor compreensão dos seus efeitos sobre algumas características avaliadas, como a atividade das invertases (ácida e neutra), teores de clorofila *a*, clorofila total e açúcares (solúveis e redutores), índice SPAD, quantidade de matéria seca e área foliar.

A análise de variância referente a matéria seca das folhas, área foliar, índice SPAD, pigmentos fotossintéticos, fotossíntese líquida, atividade da invertase e teores de carboidratos, encontram-se no Apêndice.

4.2.1. Matéria seca da folha

Em relação à matéria seca das folhas, a interação entre os fatores foi significativa ($p < 0,05$) (Apêndice, Tabela A1). De modo geral, a quantidade de matéria seca (MS) aumentou com o crescimento da folha, atingindo valores máximos na maturidade foliar, alcançada no estágio D. Em média, este resultado representou um incremento em torno de 90% em relação ao estágio A. AEC 144 foi o clone em que a folha mais acumulou MS, apesar de não apresentar diferenças em relação a esta característica nos estádios A e B, quando comparado aos demais clones. Somente a partir do estágio C, quando atingiu 0,35 g de MS, a folha do clone AEC 144 passou a diferir da folha dos demais clones, assim como no estágio D, quando alcançou 0,48 g. Em

contraste, VCC 865 foi o clone cuja folha acumulou menor quantidade de MS (Tabela 2).

Tabela 2. Matéria seca da folha (g) em diferentes estádios do seu crescimento, em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, VCC 865, CO 1407.

Clones	Estádios de crescimento foliar				Médias	Erro padrão
	A	B	C	D		
AEC 144	0,052 Ad	0,162 Ac	0,345 Ab	0,482 Aa	0,260 A	0,0085
CO 1407	0,047 Ad	0,163 Ac	0,310 Bb	0,448 Ba	0,242 A	0,0085
VCC 865	0,031 Ad	0,138 Ac	0,260 Cb	0,352 Ca	0,195 A	0,0085
Médias	0,043 d	0,154 c	0,305 b	0,427 a	0,232	

Dados seguidos de mesma letra maiúsculas na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).
 Dados seguidos de mesma letra minúsculas na linha não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Em todos os clones, a MS passou a aumentar intensamente a partir da transição do estágio A para o B, quando os valores quase triplicaram. Nessa transição, verificou-se crescimento em comprimento e espessura do primórdio foliar, dando origem à lâmina foliar, propriamente dita, que, no decorrer desse período, se expande consideravelmente, tanto em largura como em comprimento. Assim, esse período de transição pode ser caracterizado como de rápido crescimento foliar, quando os assimilados são translocados de maneira intensa para as folhas em formação, sugerindo que, nessa transição, a folha depende diretamente de adequado suprimento de água e nutrientes.

De modo geral, o adequado atendimento às exigências hídricas e nutricionais, em espécies florestais, é fator fundamental para o crescimento e a distribuição de biomassa, possibilitando melhor desenvolvimento e maior produção. A carência de algum desses dois fatores, principalmente na fase inicial de crescimento, acarreta limitações a diversos processos fisiológicos e metabólicos do vegetal (GONÇALVES e PASSOS, 2000).

A partir do estágio C, a folha intensifica o seu processo de maturação fisiológica e, provavelmente, é o momento em que realiza a transição da sua condição de dreno para fonte. Durante o crescimento vegetativo da planta, os

principais drenos são os meristemas, como tecidos jovens de folhas, raízes e caules em expansão. Com a maturação, a folha alcança a auto-suficiência fotossintética, reduzindo a demanda por assimilados, e o metabolismo da folha se modifica, diminuindo a importação e hidrólise de sacarose, tornando-se órgão produtor e exportador desse açúcar (SIMIONI et al., 2014). No presente estudo, quando a folha atinge o estágio D, os eventos morfogênicos mais importantes que determinam a morfologia foliar já estão, para todos os efeitos, concluídos.

Em geral, todos os órgãos da planta, em algum estágio de desenvolvimento, atuam como drenos, e apenas poucos órgãos, como a folha, deixam a condição de drenos, tornando-se fontes. A partição de carboidratos e a importância relativa dos drenos mudam ao longo do ciclo da planta, de acordo com a distribuição espacial e função fisiológica dos tecidos em crescimento (TAIZ e ZEIGER, 2017). A sobrevivência das plantas depende, dentre outros fatores, da sua capacidade de partição de assimilados, nutrientes inorgânicos, água e fitormônios para os drenos. A partição, por sua vez, é determinada principalmente pela força do dreno, a qual é produto de seu tamanho e de sua atividade (SIMIONI et al., 2014). Além disso, a distância do dreno à fonte, a competição entre os diversos drenos e a anatomia dos feixes vasculares nas folhas têm grande influência sobre a partição de assimilados em plantas mantidas sob condições não limitantes (CHAPMAN et al., 1991).

Neste estudo, o aumento de MS durante o crescimento foliar já era esperado, tendo em vista a evolução do seu aparato fotossintético e da sua capacidade primária de síntese de compostos (LOPES e MAESTRI, 1973; AUMONDE et al., 2011).

4.2.2 Área foliar

Os resultados correspondentes à área foliar apresentaram interação significativa entre os fatores analisados (Apêndice, Tabela A2). Nos estádios

A e B, não houve diferença entre os clones, em relação ao aumento na área foliar. Entretanto, a partir do estágio C, esse aumento tornou-se mais intenso no clone AEC 144, que atingiu o estágio D apresentando a maior área foliar, seguido dos clones CO 1407 e VCC 865 (Tabela 3).

Tabela 3. Área foliar (cm²) em diferentes estádios do seu crescimento, em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, VCC 865, CO 1407.

Clones	Estádios de crescimento foliar				Médias	Erro padrão
	A	B	C	D		
AEC 144	1,995 Ad	13,464 Ac	40,482 Ab	70,932 Aa	31,718 A	0,877
CO 1407	1,861 Ad	14,496 Ac	33,902 Bb	53,785 Ba	26,011 B	0,877
VCC 865	1,645 Ad	13,838 Ac	30,502 Cb	48,279 Ca	23,566 C	0,877
Médias	1,834 d	13,933 c	34,962 b	57,665 a	81,295	

Dados seguidos de mesma letra maiúsculas na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).
 Dados seguidos de mesma letra minúsculas na linha não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

O aumento na área foliar é consequência da alocação de biomassa, no sentido da formação da maior área disponível para captura de luz, e está relacionado com os principais processos fisiológicos das plantas, tais como a fotossíntese, transpiração e fluxo de carbono (CLEUGH et al., 2007). A área foliar pode também estar relacionada com o metabolismo de síntese e hidrólise de sacarose, tanto em órgãos fonte (folhas maduras), como nos drenos (folhas jovens) (MARAFON, 2012). Este comportamento é o que se observa em muitas, como em meloeiro (MORAIS et al., 2008; MAIA et al., 2009), girassol (CARVALHO, 2004), cana-de-açúcar (ALMEIDA et al., 2008) e milho (ARAÚJO JÚNIOR et al., 2010).

Segundo Monteiro et al. (2005), a área foliar é um indicador importante para investigar adaptação ecológica, competição com outras espécies, efeitos do manejo e tratamentos culturais. Além disso, o incremento na área foliar é importante para se avaliar os seus efeitos sobre a capacidade fotossintética e, conseqüentemente, a produtividade vegetal (ZELITCH, 1982).

4.2.3 Índice SPAD e pigmentos fotossintéticos

Os resultados indicam que houve interação significativa em relação ao índice SPAD e aos teores de clorofila *a* e clorofila total, entre os fatores estudados. Entretanto, em relação aos teores de clorofila *b* e carotenoides, houve significância apenas no fator estádios de crescimento foliar (Apêndice, Tabela A3).

Durante o crescimento foliar, verificaram-se sucessivos aumentos no índice SPAD. No estágio B, não houve diferença entre os clones, em relação a esse aumento; no estágio C, contudo, os índices SPAD em AEC 144 e CO 1407 foram maiores que em VCC 865. No estágio D, o índice SPAD em AEC 144 aumentou menos que em CO 1407 e VCC 865. Os valores médios do índice SPAD referentes a todos os estádios de crescimento, contudo, não apresentaram diferenças significativas entre os clones (Tabela 4).

Segundo Torres Netto et al. (2005), índices SPAD inferiores a 40 podem indicar teores de clorofila insuficientes para atender às demandas do processo fotossintético. Com base nessa referência, no presente estudo, pode-se considerar que os índices SPAD nos três clones somente atingiram valores satisfatórios no estágio D.

Tabela 4. Índice SPAD em diferentes estádios de crescimento foliar, em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, VCC 865, CO 1407.

Clones	Estádios de crescimento foliar			Médias	Erro padrão
	B	C	D		
AEC 144	16,805 Ac	28,230 Ab	44,990 Ba	30,008 A	0,773
CO 1407	15,470 Ac	27,440 Ab	47,150 Aba	30,020 A	0,773
VCC 865	14,550 Ac	24,640 Bb	49,630 Aa	29,606 A	0,773
Médias	15,608 c	26,770 b	47,256 a		

Dados seguidos de mesma letra maiúsculas na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).
Dados seguidos de mesma letra minúsculas na linha não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

A extração e quantificação de clorofilas *a*, *b*, total e carotenoides revelaram aumento nos teores desses pigmentos, nos diferentes clones, com o crescimento foliar (Tabela 5). Esse aumento foi mais intenso a partir do estágio C, cujo comportamento pode estar relacionado à variação observada anteriormente, no que diz respeito ao índice SPAD e à área foliar. Segundo Conforto et al. (2011), folhas com maiores áreas possuem espessura suficiente para uma boa distribuição dos cloroplastos e alto teor de pigmentos fotossintéticos.

Tabela 5. Teores de clorofilas *a*, *b* e total, e de carotenoides, em diferentes estádios de crescimento foliar, em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, VCC 865, CO 1407.

Clones	Estádios de crescimento foliar				Médias	Erro Padrão
	A	B	C	D		
Clorofila <i>a</i> (mg g ⁻¹ de MF)						
AEC 144	0,261 Ad	0,643 Ac	1,179 Ab	2,776 Aa	1,215 A	0,42
CO 1407	0,233 Ad	0,692 Ac	1,193 Bb	2,195 Ba	1,078 AB	0,42
VCC 865	0,157 Ac	0,500 Ac	1,141 Cb	2,310 Ca	1,027 B	0,42
Médias	0,217 d	0,612 c	1,171 b	2,427 a		
Clorofila <i>b</i> (mg g ⁻¹ de MF)						
AEC 144	39,76 Ad	83,18 Ac	126,18 Ab	233,52 Aa	108,47 A	3,85
CO 1407	37,82 Ad	78,95 Ac	123,92 Ab	216,51 Ba	120,66 A	3,85
VCC 865	28,17 Ac	69,17 Ac	112,32 Ab	224,22 Ca	114,29 A	3,85
Médias	35,25 d	77,10 c	120,80 b	224,74 a	114,47	
Clorofilas total (mg g ⁻¹ de MF)						
AEC 144	0,321 Ad	0,910 Ac	1,596 Ab	3,652 Aa	1,392 B	0,12
CO 1407	0,276 Ad	0,923 Ac	1,621 Ab	3,032 Ba	1,620 A	0,12
VCC 865	0,186 Ac	0,660 Ac	1,528 Ab	3,195 Ca	1,462 B	0,12
Médias	0,261 d	0,831 c	1,582 b	3,293 a		
Carotenoides (mg g ⁻¹ de MF)						
AEC 144	39,76 Ad	83,18 Ac	126,18 Ab	233,52 Aa	108,47 A	3,85
CO 1407	37,82 Ad	78,95 Ac	123,92 Ab	216,51 Ba	120,66 A	3,85
VCC 865	28,17 Ac	69,17 Ac	112,32 Ab	224,22 Ca	114,29 A	3,85
Médias	35,25 d	77,10 c	120,80 b	224,74 a	114,47	

Dados seguidos de mesma letra maiúsculas na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).
 Dados seguidos de mesma letra minúsculas na linha não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Além da expansão foliar, outra característica bastante marcante no estágio C é a aquisição da cor verde claro nas folhas, refletindo o aumento no teor de clorofilas, que se intensifica no estágio D. O incremento nos teores de clorofilas pode resultar em taxas fotossintéticas mais altas, devido ao aumento no potencial de captação de “quanta”, por unidade de tempo (PORRA et al., 1989; CHAPPELLE e KIM, 1992; BARROS et al., 2011).

Estudos realizados com folhas de espécies arbóreas tropicais revelaram que folhas jovens apresentam menos de 50% do teor de pigmentos cloroplastídicos por unidade de área, quando comparado com folhas maduras (KRAUSE et al., 1995). Segundo esses autores, apesar do maior investimento em pigmentos fotoprotetores, como α -carotenos e pigmentos ligados ao ciclo das xantofilas, as folhas jovens apresentam maior susceptibilidade a danos no fotossistema II (PSII), detectados pelo processo de fotoinibição.

No presente estudo, o teor de clorofila *a* foi superior ao de clorofila *b*. Os valores médios de clorofila *b* no estágio B foram semelhantes ao valor médio de clorofila *a*, quando a folha ainda se encontrava no estágio A. Uma das características fotossintéticas das plantas de sol, como o eucalipto, é apresentar menor teor de clorofilas por cloroplasto, principalmente a clorofila *b*, uma vez que essas plantas não necessitam investir na produção de pigmentos coletores de energia luminosa, em um ambiente intensamente iluminado (SALISBURY e ROSS, 2012).

No desdobramento do fator clone, os teores de clorofila *a*, total e carotenoides em AEC 144 foram maiores que nos demais clones. Em relação aos teores de clorofila *b*, todos os clones apresentaram comportamentos semelhantes. Estas diferenças podem estar relacionadas a comportamentos fisiológico diferenciados destes clones.

4.2.4 Fotossíntese líquida

No presente estudo, como as folhas do estágio A ainda se apresentavam muito pequenas e frágeis, a avaliação da fotossíntese líquida só foi possível a partir do final do estágio B, quando a área foliar tornou-se suficientemente ampla, permitindo que a folha seja analisada pelo IRGA (analisador de gás por infra vermelho), uma vez que este método se baseia na quantificação das trocas de CO₂ no tecido foliar, o qual fica isolado em uma câmara de apenas 9 cm² de área.

Os resultados indicam que houve efeito significativo sobre a fotossíntese líquida apenas no que diz respeito aos estádios de crescimento foliar (Apêndice, Tabela A4). A fotossíntese líquida tornou-se progressivamente maior, durante o crescimento foliar, sendo que os aumentos foram mais intensos a partir do estágio C. Em todos os estádios de crescimento, não houve diferença significativa entre os clones (Tabela 6).

Tabela 6. Fotossíntese líquida em diferentes estádios de crescimento foliar, em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, VCC 865, CO 1407.

Clones	Estádios de crescimento foliar			Médias	Erro padrão
	B	C	D		
AEC 144	6,043 Ac	13,540 Ab	17,515 Aa	12,366 A	0,778
CO 1407	4,687 Ac	11,783 Ab	15,291 Aa	10,587 A	0,778
VCC 865	6,875 Ac	12,371 Ab	15,581 Aa	11,608 A	0,778
Médias	5, 868 c	12,564 b	16,129 a	-	-
Unidade de medida	μmol CO ₂ . m ⁻² . s ⁻¹				

Dados seguidos de mesma letra maiúsculas na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey (p < 0,05).
Dados seguidos de mesma letra minúsculas na linha não diferem entre si pelo teste de Tukey (p < 0,05).

A evolução no desempenho da fotossíntese líquida, durante os estádios de crescimento foliar, tem relação com o comportamento de outras características anteriormente avaliadas neste estudo, tais como aumentos na

quantidade de MS (Tabela 2), na área foliar (Tabela 3), no índice SPAD (Tabela 4) e nos teores de pigmentos fotossintéticos (Tabela 5).

Estudos realizados em folhas jovens, recém-maduras, maduras e velhas, em clones de *Populus tremuloides*, também revelaram que a taxa de fotossíntese líquida é baixa em folhas jovens, mas tem aumentos significativos durante o desenvolvimento foliar (NOORMETS et al., 2001). Segundo Bergonci (1981), as baixas taxas fotossintéticas no início do processo de crescimento das folhas podem estar associadas a limitações na assimilação de CO₂, sendo elas de ordem física, como resistência estomática ao CO₂, e de ordem bioquímica, como o conteúdo de clorofila e a atividade enzimática na redução do CO₂. Estes resultados confirmam os valores baixos de fotossíntese líquida e os baixos teores de clorofilas encontrados nas folhas no estágio B (Tabela 5).

Miyazawa e Terashima (2001), estudando a relação entre as características anatômicas de folhas largas e perenes de *Castanopsis sieboldii* e a taxa fotossintética, também constataram que a fotossíntese líquida aumenta com a idade da folha e atinge o seu máximo alguns dias antes da expansão total da área foliar. Segundo esses autores, em plantas com folhas largas, a proteção mecânica das células do mesófilo tem prioridade sobre a transferência eficiente de CO₂ e a rápida construção dos cloroplastos. No presente estudo, as folhas dos estádios C e D são mais largas e compridas. Em folhas com maior área foliar específica, isto é, que possuem maior espessura foliar, também se verifica maior espessura de mesófilo, onde se encontram os cloroplastos, que são responsáveis pela atividade fotossintética (TAIZ e ZEIGER, 2017).

Segundo Pimentel (1998), a atividade fotossintética é função do número de cloroplastos, sejam eles dispostos horizontalmente (maior área foliar), sejam dispostos verticalmente (maior espessura e área específica). Durante o desenvolvimento das folhas, a atividade fotossintética por unidade de área foliar é mais alta em folhas que recém completaram a sua expansão,

decrecendo em seguida, até a sua senescência (PIMENTEL e ROSSIELO, 1995).

Segundo Appezzato-da-Glória e Carmello-Guerreiro (2012), o aumento na eficiência fotossintética das folhas tem relação com o aumento na estrutura do parênquima paliçádico e, conseqüentemente, do limbo foliar, facilitando a realização das trocas gasosas, devido à maior difusão dos gases nos tecidos. Souza (2008) estudou caracteres anatômicos e a micromorfologia de folhas de eucalipto, em três estádios de crescimento, e constatou que as folhas mais desenvolvidas apresentam maior espessura das cutículas abaxial e adaxial, maior espessura do parênquima paliçádico adaxial e maior porcentagem de parênquima paliçádico. Gomes et al. (2009), em estudos sobre anatomia de Myrtaceae, observaram que o parênquima paliçádico de folhas das plantas dessa família é composto por 1-2 camadas celulares, em alguns casos chegando a 3. Segundo Bolhar-Nordenkampf e Draxler (2013), folhas com parênquima paliçádico mais espesso apresentam coeficiente de extinção da luz mais alto, e maiores quantidades de cloroplastos (SALISBURY e ROSS, 2012), portanto, espera-se que tais folhas tenham maior taxa fotossintética.

No estágio B, a fotossíntese líquida é considerada ainda muito baixa, em comparação com os estádios subsequentes. Isso indica que no período compreendido entre os estádios A e final do B, a folha ainda não pode ser considerada como um órgão fonte, uma vez que a sua capacidade fotossintética, por ser relativamente baixa, pode não ser suficiente para exportar assimilados e atender as demandas de outros órgãos dreno. Em estudos sobre a evolução da fotossíntese líquida em folhas de seringueira, em diferentes estádios de crescimento, Bergonci (1981), Pita (1988) e Miguel (2007) encontraram valores negativos no estágio classificado como B, que também corresponde a uma das etapas iniciais de crescimento da folha.

4.2.5 Atividade da invertase e teores de carboidratos

Os resultados demonstraram que houve significância na interação entre os fatores, em relação à hidrólise de sacarose, representada pela atividade das invertases (ácida e neutra) (Apêndice, Tabela A5). A atividade das invertases tornou-se cada vez menor, durante o desenvolvimento da folha, sendo que o declínio na atividade enzimática foi mais acentuado nos estádios A e B, tornando-se menos intenso nos estádios C e D. Entre os clones, a atividade das invertases em AEC 144 foi mais intensa que em VCC 865 e CO 1407 (Figura 15).

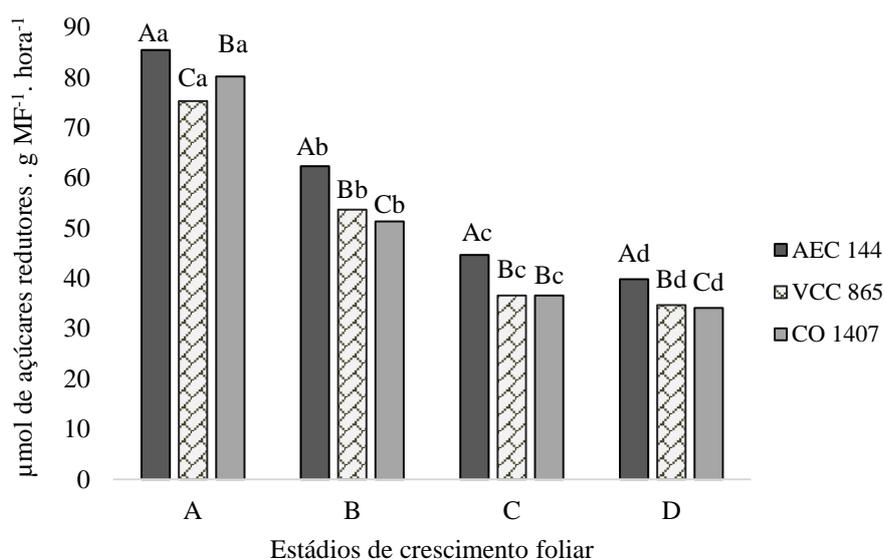


Figura 15. Atividade conjunta das enzimas invertases (ácida e neutra), na hidrólise de sacarose, em diferentes estádios de crescimento foliar, em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, VCC 865 e CO 1407. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste Tukey ($p < 0,05$). Letras maiúsculas comparam os clones e as minúsculas comparam os estádios de

Nos estádios iniciais de crescimento, as folhas ainda não dispõem de quantidade suficiente de clorofilas, o que limita a captação e o aproveitamento da radiação luminosa nas reações fotoquímicas da fotossíntese. Assim, folhas imaturas precisam importar sacarose das folhas adultas para viabilizar a manutenção das suas atividades metabólicas e a sua expansão.

As invertases catalisam a hidrólise altamente exotérmica e irreversível da sacarose em glicose e frutose (WINTER e HUBER, 2000). Segundo Foyler et al. (1997), as invertases têm importante papel no metabolismo de carboidratos em células de órgãos dreno, regulando o teor de sacarose no citosol e amplificando a informação sobre o “status” de carbono na planta.

O objetivo mais provável da hidrólise de sacarose deve ser o de fornecer hexoses para a respiração celular, bem como energia para a síntese de numerosos compostos diferenciados (STURM e TANG, 1999; KOCH, 2004). Como a demanda por energia e nutrientes é mais intensa em órgãos dreno, a atividade das invertases é maior nos estádios iniciais de crescimento da folha, tornando-se menor, com a maturidade fisiológica (BATTA et al., 2008).

O mecanismo do acúmulo ativo de sacarose é dependente da maturidade dos tecidos, isto é, há diferença entre tecidos maduros e imaturos, devido, principalmente, à concentração de invertases e à necessidade de crescimento (ALEXANDER, 1973). Estudos têm demonstrado que a transição de dreno para fonte, na folha, está associada ao decréscimo na atividade de enzimas de hidrólise de sacarose (MATSUMOTO et al., 2010).

A queda na atividade das invertases em folhas nos estádios C e D (Figura 15), nos três clones, pode indicar o avanço no processo de maturação da folha, que se torna cada vez menos dependente da importação de sacarose. Corroboram com esta observação os aumentos em área foliar (Tabela 3), teor de clorofilas (Tabela 5) e fotossíntese líquida (Tabela 6), que se intensificaram nos estádios C e D, quando a folha passa a adquirir gradativamente a condição de órgão autotrófico e autossuficiente, no atendimento à sua demanda por sacarose. Segundo Pimentel (1998), em folhas de dicotiledôneas, somente ao

atingir de 30 a 60% de sua área foliar máxima, ela passa a ser autotrófica e exportadora de sacarose. Em cana-de-açúcar, segundo esse mesmo autor, a importação de carboidratos pelo floema se mantém até a folha atingir 90% de sua área foliar máxima.

Neste estudo, em todos os estádios de crescimento, a atividade da invertase ácida foi maior que a da neutra (dados não apresentados). A invertase ácida é considerada como enzima chave no descarregamento do floema e manutenção da disponibilidade de hexoses, principalmente em zonas de crescimento ativo, tais como folhas jovens e frutos (ROITSCH e GONZALEZ, 2004). A invertase neutra, por sua vez, atua no controle dos níveis de hexoses no interior da célula, em tecidos cuja taxa metabólica é menor, quando comparada à de tecidos meristemáticos (SONNEWALD et al., 1997; STURM, 1999).

Em relação aos teores de açúcares redutores (AR), houve significância apenas entre os estádios de crescimento foliar. Já para os teores de açúcares solúveis (AS), houve significância na interação entre os fatores (Apêndice, Tabela A5).

Os teores de AR e AS, nos três clones, aumentaram durante os estádios de crescimento foliar (Figuras 16 e 17), atingindo valores mais expressivos nos estádios C e D. Resultados semelhantes foram observados por Mendes (2010), em folhas de seringueira, onde os teores de açúcares no estádio D foram maiores que os do estádio B.

Nas folhas maduras (órgãos fontes), em decorrência do processo fotossintético, ocorre a síntese de carboidratos primários, os quais devem ser transportados para os diversos drenos, a exemplo das folhas em fase inicial de formação. Devido a limitações de natureza química para o transporte no floema, os carboidratos primários, que têm caráter redutor, são convertidos a sacarose (NASCIMENTO, 2010). Segundo Casagrande (1991), existe correlação entre o nível de atividade das enzimas de hidrólise de sacarose e a concentração de hexoses, e a atividade quase nula da invertase ácida vacuolar indica que está ocorrendo acúmulo efetivo de sacarose. À medida que as

células se distanciam da região meristemática, estas se alongam com maior concentração de sacarose, atingindo o processo de maturação.

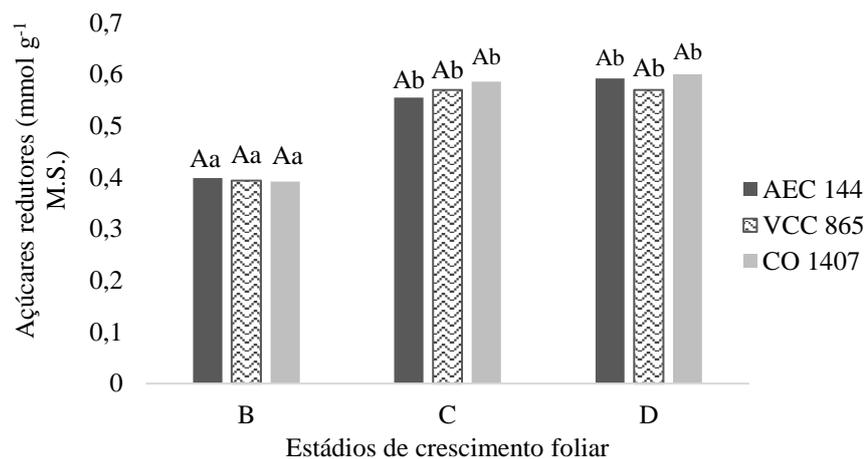


Figura 16. Teores de açúcares redutores, em diferentes estádios de crescimento foliar, em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, VCC 865 e CO 1407. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste Tukey ($p < 0,05$). Letras maiúsculas comparam os clones e as minúsculas comparam os estádios de crescimento foliar.

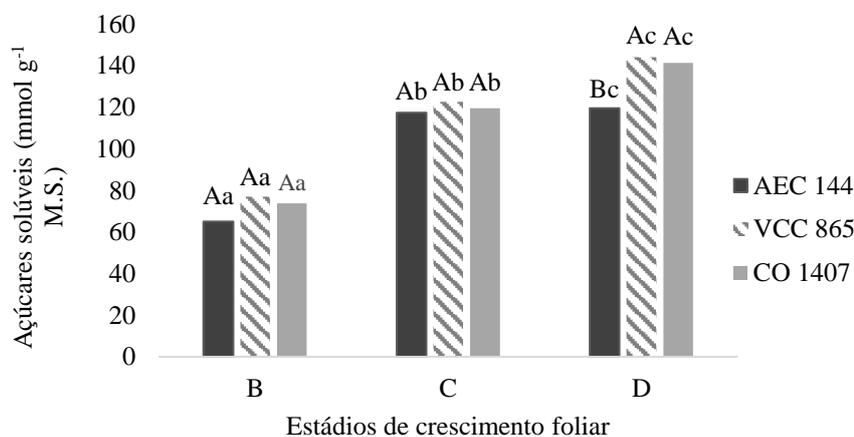


Figura 17. Teores de açúcares solúveis, em diferentes estádios de crescimento foliar, em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, VCC 865 e CO 1407. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste Tukey ($p < 0,05$). Letras maiúsculas comparam os clones e as minúsculas comparam os estádios de crescimento foliar.

Com base nesses autores e nos resultados obtidos no presente estudo (Figuras 16 e 17), pode-se inferir que os teores de AR no estágio B decorrem principalmente da hidrólise de sacarose, mediada pelas invertases. Observa-se também que, à medida que a folha cresce, diminui a importação de sacarose. Os maiores teores de AR e AS nos estádios C e D passam a refletir o aumento na atividade fotossintética nas folhas, que se tornam, gradativamente, autossuficientes na produção de AR e AS.

Na transição do estágio B para o C, houve aumento considerável nos teores de AR (Figura 16). A partir de então, ocorreu uma queda menos intensa entre os estádios C e D, contudo, não apresentaram diferenças estatísticas entre os mesmos. As folhas mais novas, ainda em expansão e sem o aparato fotossintético completamente desenvolvido, apresentaram baixos teores de AR (estádio B).

Segundo Takayanagi e Yokotsuka (1997), o alto teor de AR nas folhas maduras, se deve à alta taxa de transporte de assimilados necessários à síntese de açúcares estruturais, como celulose, pectina e hemiceluloses. Miguel et al. (2007) verificaram que no estágio D do crescimento de folhas de seringueira ocorre a maior atividade fotossintética líquida, acompanhada de maior eficiência fotoquímica do fotossistema II e eficiência de carboxilação.

5 CONCLUSÃO

- Em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, VCC 865 e CO 1407, o desenvolvimento completo da folha requer de 44 a 49 dias, distribuídos em quatro estádios de crescimento, doravante denominados A, B, C e D;
- No estádio A (de 12 a 15 dias), surgem pequenas protuberâncias no eixo caulinar, que se expandem longamente no sentido vertical, até a abertura dos folíolos. No B (10 dias), o limbo foliar apresenta formato oval e ocorre mudança de cor avermelhada para tons esverdeados;
- No estádio C (de 8 a 10 dias), o limbo foliar se expande intensamente no sentido longitudinal, formam-se nervuras típicas e predomina a coloração verde claro. No D (14 dias), as folhas adquirem maior espessura e consistência, e concluem a sua expansão, cujas dimensões são variáveis entre os clones;
- Durante o crescimento foliar, a quantidade de matéria seca e a área foliar são similares entre os clones, nos dois primeiros estádios. Nos estádios C e D, o acúmulo de matéria seca e a área foliar são mais expressivos no clone AEC 144, seguido de CO 1407 e VCC 865;
- O crescimento foliar, bem como o desempenho diferenciado entre os clones, reflete a evolução da fotossíntese, que se torna mais expressiva em C, aumentando até o D. O efeito da fotossíntese se confirma com o aumento contínuo das concentrações de clorofilas e carotenoides;
- A atividade da invertase diminui continuamente, indicando que, durante o crescimento, a folha reduz a sua dependência da importação de assimilados. Considera-se que a folha passa da condição de dreno para fonte a partir do estádio C, tendo em vista a baixa atividade da invertase e o aumento expressivo nos teores de AR e AS decorrentes da fotossíntese.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABAF. **Associação Baiana das Empresas de Base Florestal: Relatório 2016**/ ABAF. Salvador: BA, 2016. 16 p.

ACCORSI, W. R. **Contribuição para o estudo anatômico comparativo das espécies *Eucalyptus tereticornis* Smith e *Eucalyptus citriodora* Hooker.** 1941. 104 p. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Universidade de São Paulo – ESALQ, Piracicaba, SP.

ALEXANDER, A. G. **Sugarcane physiology.** Amsterdam: Elsevier, 1973. 752 p.

ALEXANDRINO, E.; GOMIDE, J. A.; OLIVEIRA, J. A de.; TEIXEIRA, A. C. B.; LANZA, D. C. F. Assimilates distribution in plants of *Panicum maximum* "cv" Mombaça. **Revista Brasileira de Zootecnia**. v. 34, n. 5, p. 1449-1458, 2005.

ALFENAS, A. C.; ZAUZA, E. A. V.; MAFIA, R. G.; ASSIS, T. F.; **Clonagem e doenças do eucalipto.** 2ª ed. Viçosa, MG: [s. n.]. p. 21-24, 2009.

ALMEIDA, A. C. S.; SOUZA, J. L.; TEODORO, I.; BARBOSA, G. V. S.; MOURA FILHO, G.; FERREIRA JUNIOR, R. A. Desenvolvimento vegetativo e produção de variedades de cana-de-açúcar em relação à disponibilidade hídrica e unidades térmicas. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 32, n. 5, p. 1441-1448, 2008.

ALVAREZ, J.; FURUMIZU, C.; EFRONI, I.; ESHED, Y.; BOWMAN, J. Active suppression of a leaf meristem orchestrates determinate leaf growth. **Plant Biology**, v. 5, p. 17-34, 2016.

ANDRADE, C. A. de B.; SCAPIM, C. A.; BRACCINI, A. de L.; MARTORELLI, D. T. Produtividade, crescimento e partição de matéria seca em duas cultivares de feijão. **Acta Scientiarum. Agronomy**, v. 31, n. 4, p. 683-688, 2009.

ANDRADE, E. N. **A cultura do *Eucalyptus***. São Paulo, Typographia Brazil de Rothschild & Cia. 1909. 154 p.

APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. **Anatomia vegetal**. 3ª ed. Editora UFV, Viçosa, 2012. 438 p.

ARAÚJO JUNIOR, B. B.; SILVA, P. S. L.; BRAGA J. D.; MEDEIROS, R. V. Área foliar de milho em função de controles de plantas daninhas, com e sem capinas e consorciação com gliricídia. **Horticultura Brasileira**, v. 28, n. 2, p. 1298- 1303, 2010.

ARNON, D. I. Copper enzymes in isolated chloroplasts: polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. **Plant Physiology**, v. 24, n. 1, p. 1-15, 1949.

ASSIS, T. F. **Melhoramento genético de *Eucalyptus*: desafios e perspectivas**. Nova Lima: Embrapa Florestas, 2014. 22 p. Disponível em: <<http://www.expoforest.com.br/silvicultura/wpcontent/uploads/2013/09/encontrosilvicultura-2014-bloco-2-pdf-artigo-pag-127.pdf>>. Acesso em: agosto de 2017.

ASSIS, T. F.; ABAD, J. I. M.; AGUIAR, A. M. Melhoramento genético do eucalipto. In: SCHUMACHER, M. V.; VIEIRA, M. (Org.). **Silvicultura do eucalipto no Brasil**. Santa Maria, RS: Editora da UFSM, 2015. p. 217-244.

ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA TÉCNICA DE CELULOSE E PAPEL, **ABTCP**. Disponível em: < <http://www.abtcp.org.br/>>. Acesso em: agosto de 2017.

AUMONDE, T. Z.; PEDÓ, T.; LOPES, N. F.; MORAES, D. M de; PEIL, R. M. N. Partição de matéria seca em plantas do híbrido de mini melancia Smile® enxertada e não enxertada. **Revista Brasileira de Biociências**. v. 9, n. 3, p. 387-391, 2011.

BARROS, F. V.; GOULART, M. F.; SÁ TELLES, S. B.; LOVATO, M. B.; VALLADARES, F.; LEMOS-FILHO, J. P. Phenotypic plasticity to light of two congeneric trees from contrasting habitats: Brazilian Atlantic Forest versus cerrado (savanna). **Plant Biology**, v. 14, p. 208–215, 2011.

BATTA, S. K.; PANT, N. C.; THIND, K. S.; UPPAL, S. K. Sucrose accumulation an expansion of enzyme activities in early and mid-late maturing sugarcane genotypes. **Sugar Tech**, New Dehli, v. 10, n. 4, p. 319-326, 2008.

BECK, C. B. **An introduction to plant structure and development. Plant anatomy for the twenty-first century**. 2ª ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2012, 441 p.

BENINCASA M. M. P. **Análise de crescimento de plantas: noções básicas**. Jaboticabal: FUNEP, 2004, 42 p.

BERGONCI, J. I. **Estudos ecofisiológicos relacionados com o balanço de CO₂ durante a ontogenia foliar em *Hevea brasiliensis* Müell. Arg.** 1981. 53 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.

BERTOLA, A. **Eucalipto - 100 anos de Brasil - "Falem mal, mas continuem falando de mim!"**. Setor de Inventário Florestal – V & M Florestal Ltda, Curvelo - MG, 91 p., 2013. Disponível em: <http://www.celsofoelkel.com.br/artigos/outros/Eucalipto_100%20anos%20de%20Brasil_Alexandre_Bertola.pdf>. Acesso em: agosto, 2017.

BOLAND, D. J.; BROOKER, M. I. H.; CHIPPENDALE, G. M.; HALL, N.; HYLAND, B. P. M.; JHONSTON, R. D.; KLEINIG, D. A.; TURNER, J. D. **Forest trees of Australia**. 5ª ed. Melbourne: CSIRO Publishing, 2006.

BOLHAR-NORDENKAMPF, H. R.; DRAXLER, G. Functional leaf anatomy. In: HALL, D. O.; SCURLOC, J. M. O.; BOLHAR-NORDENKAMPF, H. R.; LEEGOOD, R. C.; LONG, S. P. **Photosynthesis and production in a changing environment. A field and laboratory manual**. 2 ed. London: Springer-Science & Business Media, 2013. 91-112 p.

BRASIL. Ministério do Desenvolvimento, Indústria e Comércio Exterior. Levantamento Institucional de APL's 2007-2008. **BRASIL**, 2008. Disponível em: <<http://www.mdic.gov.br/sitio/interna/interna.php?area=2&menu=1515>>. Acesso em: 30 set. 2017.

BRIGATTI, R. A. M.; SILVA, A.P.; FREITAS, M. Estudo comparativo do comportamento de alguns híbridos de *Eucalyptus* ssp. **Circular Técnica**, Piracicaba, n. 123. 1980.

CAIRO, P. A. R. **Variação sazonal da atividade da Rubisco e das enzimas de síntese e hidrólise da sacarose em plantas de seringueira [*Hevea brasiliensis* (Willd ex. Adr. de Juss.) Muell.-Arg], em Lavras-MG**. 2007. 67 p. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

CAIRO, P. A. R.; OLIVEIRA, L. E. M.; MESQUITA, A. C.; CUNHA, R. L. Atividade da rubisco e das enzimas de síntese e hidrólise de sacarose, associada à produtividade de látex, em clones de seringueira [*Hevea brasiliensis* (Willd ex. Adr. de Juss.) Muell.-Arg] cultivados em Lavras, MG. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 33, p. 369-376, 2009.

CARNEVALLI, R. A. **Dinâmica da rebrotação de pastos de Capim-Mombaça submetidos a regimes de desfolhação intermitente**. 2003. 78 p. Tese (Doutorado em Agronomia) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba, SP.

CARVALHO, D. B. Análise de crescimento do girassol em sistema de semeadura direta. **Ciências Agrárias e Ambientais**, v. 2, n. 4, p. 63-70, 2004.

CASAGRANDE, A. A. **Tópicos de morfologia e fisiologia da cana-de-açúcar**. Jaboticabal: Funep, 1991. 157 p.

CASAROLI, D; JONG VAN LIER, Q. Critérios para determinação da capacidade de vaso. **Revista Brasileira Ciência do Solo**, v. 32, n. 1, p. 5866, 2008.

CASTRO, M. M.; MACHADO, S. R. Células e tecidos secretores. In: APPEZZATO--, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. **Anatomia vegetal**. 2ª ed. Viçosa: Ed. UFV, 2006. p. 179-204.

CENTRO DE INTELIGÊNCIA EM FLORESTAS – CIFLORESTAS. **Eucalipto**. Disponível em: <<http://www.ciflorestas.com.br/>>. Acesso em: maio de 2017.

CHAPMAN, D. F.; ROBSON, M. J.; SNAYDON, R.W. The influence of leaf position and defoliation on the assimilation and translocation of carbon in white clover (*Trifolium repens* L.). **Annals of Botany**, v. 67, n. 4, p. 295-302, 1991.

CHAPPELLE, E. W.; KIM, M. S. Ratio analysis of reflectance spectra (RARS): an algorithm for a remote estimation of the concentrations of chlorophyll *a*, chlorophyll *b*, and carotenoids in soybean leaves. **Remote Sensing of Environment**, v. 39, p. 239-247, 1992.

CHAVES, J. H.; REIS, G. G dos; REIS, M das G. F.; NEVES, J. C. L.; PEZZOPANE, J. E. M.; POLLI, H. Q. Seleção precoce de clones de eucalipto para ambientes com disponibilidade diferenciada de água no solo: relações hídricas de plantas em tubetes. **Revista Árvore**, v. 28, n. 3, p. 333-341, 2004.

CLEUGH, H. A.; LEUNING, R.; MU, Q.; RUNNING, S. W.; Regional evaporation estimates from flux tower and MODIS satellite data. **Remote Sensing of Environment**, v. 106, p. 285–304, 2007.

CONFORTO, E. de C.; BITTENCOURT JÚNIOR, N. S.; SCALOPPI JUNIOR, E. J.; MORENO, R. M. B. Comparisons among shade leaves of seven adult rubber tree plants. **Revista Ceres**, v. 58, n. 1, p. 29-34, 2011.

CRISTINA, K. Melhoramento de essências florestais. **Revista da Madeira**, v. 14, n. 83, p. 60-62, 2004.

DANTAS, B. F.; RIBEIRO, L. S.; PEREIRA, M. S. Teor de açúcares solúveis e insolúveis em folhas de videiras, cv. Syrah, em diferentes posições no ramo e épocas do ano. **Revista Brasileira de Fruticultura**. v. 29, n. 1, p. 42-47, 2007.

DELLAI, J.; TRENTIN, G.; BISOGNIN, D. A.; STRECK, N. A. Filocrono em diferentes densidades de plantas de batata. **Ciência Rural**, v. 35, p. 1269-1274, 2005.

DENGLER, N. G.; TSUKAYA, H. Leaf morphogenesis in dicotyledons: current issues. **International Journal of Plant Sciences**, v. 162, p. 459-464, 2001.

DEUS, B. C. S de. **Capacidade fotossintética e ontogenia foliar da videira 'niagara rosada' cultivada sob cobertura plástica no norte fluminense**. 2014. 71 p. Dissertação (Mestrado em Produção Vegetal) – Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes, RJ.

DWELLE, R. B. Photosynthesis and photoassimilate partitioning. In: LI, P. H. **Potato physiology**. Orlando: Academic Press, p. 35–58, 1985.

EAMES, A. J.; McDANIELS, L. H. **An introduction to plant anatomy**. 2^a ed. London: McGraw-Hill, 1951.

ESALQ - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz". **Botânica de *Eucalyptus* spp.** Universidade de São Paulo. Disponível em: <<http://www.tume.esalq.usp.br/botanica>>. Acesso em: junho de 2015.

FAHN, A. **Plant anatomy**. 4^a ed. Oxford: Pergamon Press, 1990. 588 p.

FAO – Food and Agriculture Organization of the United Nations. **Eucalypts for planting**. v. 11. Rome: FAO, 1979. 745 p.

FARIAS, V de.; ROCA, L. D.; PREUSSLER, K. H.; MARANHAO, L. T. Organização estrutural da folha de *Pimenta pseudocaryophyllus* (Gomes) L.

R. Landrum, Myrtaceae. **Acta Botanica Brasilica**. v, 23, n. 2, p. 398-406, 2009.

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

FERREIRA, D. F. SISVAR: a computer statistical analysis system. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 35, n. 6, p. 1039-1042, 2011.

FLEMING, A. J. The mechanism of leaf morphogenesis. **Planta**, v. 216, p. 17-22, 2002.

FLOYD S. K; BOWMAN J. L. Gene expression patterns in seed plant shoot meristems and leaves: homoplasy or homology? **Journal of Plant Research**, v. 123, p. 43–55, 2010.

FONSECA, S. M.; RESENDE, M. D. V de.; ALFENAS, A. C.; GUIMARÃES, L. M da S. ASSIS, T. F de.; GRATTAPAGLIA, D. **Manual prático de melhoramento genético do eucalipto**. Viçosa: Ed. UFV, 2010. 200 p.

FOSTER, A. S. Leaf differentiation in angiosperms. **The Botanical Review**, v. 2, n. 7, p. 349-372, 1936.

FOYLER, C.; KINGSTON-SMITH, A.; POLLOCK, C. Sucrose and invertase, an uneasy alliance. **Iger Innovations**. 1997. Disponível em: <<https://www.aber.ac.uk/en/media/departmental/ibers/pdf/innovations/97/ch3.pdf>>. Acesso em: 08 dez, 2017.

GIFFORD, E. M.; FOSTER, A. S. **Morphology and evolution of vascular plants**. 3ª ed. New York: W. H. Freeman, 1989. 626 p.

GOMES, M. S.; SOMAVILLA, N. S. D. N.; GOMES-BEZERRA, K. M.; DO MIRANDA, S do C de.; DE-CARVALHO, P. S.; RIBEIRO, D, G. Leaf anatomy of Myrtaceae species: contributions to the taxonomy and phylogeny. **Acta Botanica Brasilica**, v. 23, p. 223–238, 2009.

GONÇALVES, J. L de M. Recomendações de adubação para *Eucalyptus*, *Pinus* e espécies típicas da Mata Atlântica. **Documentos Florestais**, v. 15, p. 1-23, Piracicaba, 1995.

GONÇALVES, M. R.; PASSOS, C. A. M. Growth of five species of eucalypts subjected to the water deficit in two level of phosphorus. **Ciência Florestal**, v. 10, p. 145-161, 2000.

GURAN, M. **Linguagem fotográfica e informação**. 3ª ed. Rio de Janeiro: Editora Gama Filho, 2002, 110 p.

HAGEMANN, W.; GLEISSBERG, S. Organogenetic capacity of leaves: the significance of marginal blastozones in angiosperms. **Plant Systematics and Evolution**, v. 199, p. 121–152, 1996.

HALLÉ, F.; OLDEMAN, R. A.; TOMLINSON, P. B. **Tropical trees and forest**. Berlim: Springer-Verlag, 1978. 441 p.

HANAUER, J. G.; STRECK, N. A.; LANGNER, J. A.; KRÄULICH, B.; UHLMANN, L. O. **Bioscience Journal**, v. 30, n. 4, p. 1077-1086, 2014.

HENRY, R.; KOLE, C. **Genetics, genomics and breeding of Eucalypts**. Boca Ratón: CRC Pres, 2015. 188 p.

HUNTER, J. J.; SKRIVAN, R.; RUFFNER, H. P. Diurnal and seasonal physiological changes in leaves of *Vitis vinifera* L: CO₂ assimilation rates, sugar levels and sucrolytic enzyme activity. **Vitis – Journal of Grapevine Research**, Sielbeldingen, v. 33, n. 4, p. 189-195, 1994.

IBÁ. Indústria Brasileira de Árvores. **Relatório 2017** / IBÁ. São Paulo: SP, 2017. 77 p.

INMAN-BAMBER, N. G., SMITH, D. M. Water relations in sugarcane and response to water deficits. **Field Crops Research**, v. 92, p. 185-202, 2005.

JAMES, S. A. Morphology and anatomy of leaves of *Eucalyptus camaldulensis* clones: variation between geographically separated locations. **Australian Journal of Botany**, v. 43, p. 415-433, 1995.

JAMES, S. A.; SMITH, W. K.; VOGELMANN, T. C. Ontogenetic differences in mesophyll structure and chlorophyll distribution in *Eucalyptus globulus* ssp. *Globulus* (Myrtaceae). **American Journal of Botany**, v. 86, p. 198-207, 1999.

JI, X.; VAN DEN ENDE, W.; LAERE, A. V.; CHENG, S.; BENNETT, J. Structure, evolution and expression of two invertase gene families of rice. **Journal of Molecular Evolution**, v. 60, p. 615-634, 2005.

JOHNSON, E. D. A comparison of the juvenile and adult leaves of *Eucalyptus globulus*. **New Phytologist**, v. 25, n. 3, p. 202-212, 1926.

KOCH, K. Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development. **Current Opinion in Plant Biology**, London, v. 7, n. 3, p. 235-246, 2004.

KOFIDIS, G.; BOSBALIDIS, A. M.; MOUSTAKAS, M. Combined effects of altitude and season of leaf characteristics of *Clinopodium vulgare* L. (Labiatae). **Environmental and Experimental Botany**, v. 60, n. 1, p. 69 -76, 2007.

KRAUSE, G. H.; VIRGO, A.; WINTER, K. High susceptibility to photoinhibition of young leaves of tropical forest trees. **Planta**, v. 197, n. 4, p. 583 -591, 1995.

LACERDA, J de J. **Estresse salino e seus efeitos no crescimento inicial de clones de *Eucalyptus* spp.** 2016. 123 p. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Vitória da Conquista, BA.

LANZA, D. C. F. Assimilates distribution in plants of *Panicum maximum* "cv" Mombaça. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 34, n. 5, p. 1449 -1458, 2005.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. 3ª ed. São Carlos: Rima, 2006. 531 p.

LEMAIRE, G.; CHAPMAN, D. Tissue fluxes in grazing plant communities. In: HODGSON, J.; ILLIUS, A.W. **The ecology and management of grazing systems**. Wallingford: CAB International, 1996. p. 3-36.

LIMA, J. D.; NOMURA, E. S.; FUZITANI, E. J.; MODENESE-GORLA DA SILVA, S. H. Physiological variables in anthurium cultivated under different shading screen. **Scientia Agraria**, v. 11, n. 3, p. 193-200, 2010.

LOPES, J. L. W.; SILVA, M. R.; SAAD, C. C.; ANGELICO, T. S. Use of hydrogel in the survival of cuttings of *Eucalyptus urograndis* produced with

different types of substrate and water management. **Ciência Florestal**, v. 20, n. 2, p. 217-224, 2010.

LOPES, N. F.; MAESTRI, M. Análise de crescimento e conversão de energia solar em milho (*Zea mays* L.) em Viçosa, Minas Gerais. **Revista Ceres**, v. 20, p. 189-201, 1973.

LÓPEZ-MIRANDA, S. **Componentes del rendimiento en cv. Verdejo (*Vitis vinifera* L.), sus relaciones y su aplicación al manejo de la poda**. 2002. 247 p. Tese (Doutorado em Fitotecnia) - Universidad Politécnica de Madrid, Madrid.

MAIA, C. E.; MORAIS, E. R. C.; MIRANDA, N. O.; ARAÚJO JUNIOR, B. B. Crescimento do meloeiro Orange Flex em função do preparo do solo e construção de camalhão. **Revista Ciência Agronômica**, v. 40, n. 1, p. 41-47, 2009.

MARAFON, C. A. **Análise quantitativa de crescimento em cana-de-açúcar: uma introdução ao procedimento prático**. Aracaju: Embrapa Tabuleiros Costeiros, 2012. 29 p.

MARCHIORI, J. N. C. Primórdios da silvicultura no Rio Grande do Sul. Nota sobre a introdução do gênero *Eucalyptus* L'Her. **Balduinia**, n. 44, p. 21-31, 2014. Disponível em:
<<http://cascavel.cpd.ufsm.br/revistas/ojs2.2.2/index.php/balduinia/article/view/14002/8736>>. Acesso em: Agosto, 2017.

MARTINI, A. **A introdução do eucalipto no Brasil completa 100 anos**, Disponível em:
<<http://www.canalrioclaro.com.br/antigo/index1.php?s=coluna&coluna=175>>. Acesso em: maio de 2017.

MATSUMOTO, J.; GOTO, H.; KANO, Y. Effects of nighttime heating on cell size, acid invertase activity, sucrose phosphate synthase activity, and sugar content of melon fruit. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 135, n. 6, p. 501-505, 2010.

MENDES, A. D. R. **Dinâmica da composição orgânica e mineral em diferentes estádios de desenvolvimento em seringueira**. 2010. 70 p. Tese (Doutorado em Agronomia/Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

MIGUEL, A. A.; OLIVEIRA, L. E. M de.; CAIRO, P. A. R.; OLIVEIRA, D. M. Photosynthetic behaviour during the leaf ontogeny of rubber tree clones [*Hevea brasiliensis* (Wild. ex. Ait.) Muell. Arg.], in Lavras, MG. **Ciência e Agrotecnologia**. v. 31, n. 1, p. 91-97, 2007.

MILLER, G. L. Use dinitrosalicylic acid reagent for determination of reducing sugar. **Analytical Biochemistry**, v. 31, n. 3, p. 426-428, 1959.

MIYAZAWA, S. I.; TERASHIMA, I. Slow development of leaf photosynthesis in an evergreen broad-leaved tree, *Castanopsis sieboldii*: relationships between leaf anatomical characteristics and photosynthetic rate. **Plant, Cell and Environment**, v. 24, p. 279–291, 2001.

MONTANARI, R.; MARQUES JÚNIOR, J.; CAMPOS, M. C. C.; CALVACANTE, I. H. L. Níveis de resíduos de metalurgia e substratos na formação de mudas de eucalipto (*Eucalyptus urograndis*). **Revista de Biologia e Ciências da Terra**, v. 7, p. 59-66, 2007.

MONTEIRO, J. E. B. A.; SENTELHAS, P. C.; CHIAVEGATO, E. J.; GUISELINI, C.; SANTIAGO, A. V.; PRELA, A. Estimação da área foliar do

algodoeiro por meio de dimensões e massa das folhas. **Bragantia**, v. 64, n.1, p.15-24, 2005.

MORA, A. L.; GARCIA, C. H. **A cultura do eucalipto no Brasil**. São Paulo: Sociedade Brasileira de Silvicultura, 2000. 112 p.

MORAIS, E. R. C.; MAIA, C. E.; NEGREIROS, M. Z.; ARAÚJO JUNIOR, B. B.; MEDEIROS, J. F. Crescimento e produtividade do meloeiro goldex influenciado pela cobertura do solo. **Scientia Agraria**, v. 9, n. 2, p. 129-137, 2008.

MOREIRA, J. M. M. A.; SIMONI, F. J.; OLIVEIRA, E. B. de. Importância e desempenho das florestas plantadas no contexto do agronegócio brasileiro. **Floresta**, v. 47, n. 1, p. 85-94, 2017.

MUCHOW, R. C.; CARBERRY, P. S. Environmental control of phenology and leaf growth in a tropically adapted maize. **Field Crops Research**, v. 20, p. 221-236, 1989.

MUCHOW, R. C.; SPILLMAN, M. F.; WOOD, A. W.; THOMAS, M. R. Radiation interception and biomass accumulation in a sugarcane crop grown under irrigated tropical conditions. **Australian Journal of Agricultural Research**, v. 45, p. 37-49, 1994.

NASCIMENTO, E. A do.; OLIVEIRA, L. E. M de.; CASTRO, E. M de.; DELÚ FILHO, N.; MESQUITA, A. C.; VIEIRA, C. V. Morphophysiological alternations in leaves of *Coffea arabica* L. plants in consort with *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. **Ciência Rural**, v. 36, n. 3, p. 852-857, 2006.

NASCIMENTO, M. N dos. **Enzimas envolvidas na hidrólise de sacarose em folhas e casca e enraizamento de brotações caulinares de seringueira**.

2010. 104 p. Tese (Doutorado em Agronomia/Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

NICOTRA, A. B.; LEIGH, A.; BOYCE, C. K.; JONES, C. S.; NIKLAS, K. J.; ROYER, D. L.; TSUKAYA, H. The evolution and functional significance of leaf shape in the angiosperms. **Functional Plant Biology**, v. 38, p. 535–552, 2011.

NOORMETS, A.; SÔBER, A.; PELL, E. J.; DICKSON, R. E.; PODILA, G. K.; SÔBER, J.; ISEBRANDS, J. G.; KARNOSKY, D. F. Stomatal and non-stomatal limitation to photosynthesis in two trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) clones exposed to elevated CO₂ and/or O₃. **Plant, Cell and Environment**, v. 24, n. 3, p. 327- 336, 2001.

NUNES, G. H de S.; REZENDE, G. D. S. P.; RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B dos. Implicações da interação genótipos x ambientes na seleção de clones de eucalipto. **Cerne**, v. 8, n. 1, p. 49- 58, 2002.

PAIVA, H. N. **Notas de aula de ENF 333 - Cultura de essências exóticas e nativas**. Universidade Federal de Viçosa, 2008. 103 p.

PALLARDY, S. G. **Physiology of woody plants**. 3^a ed. San Diego: Elsevier /Academic Press, 2008. 454 p.

PEIXOTO, C. P.; PEIXOTO, M de F da S. P. Dinâmica do crescimento vegetal. In: CARVALHO, C. A. L de.; DANTAS, A. C. V. L.; PEREIRA, F. A de C.; SOARES, A. C. F.; MELO FILHO, J. F de.; OLIVEIRA, G. J. C de. **Tópicos em ciências agrárias**. Cruz das Almas: Universidade Federal do Recôncavo da Bahia, 2009. p. 39-53.

PERES, L. E. P. **Transporte no floema. Apostila**, 2003. Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” - ESALQ. Disponível em: <http://www.cpa.unicamp.br/sbfv/arquivos/aulas/grad01/09__transporte_de_solutos_organic> Acesso em: 10 dez. 2017.

PIAZZA, P.; JASINSKI, S.; TSIANTIS, M. Evolution of leaf developmental mechanisms. **New Phytologist**, v. 167, p. 693–710, 2005.

PIMENTEL, C. **Metabolismo de carbono na agricultura tropical**. Rio de Janeiro: EDUR, 1998. 150 p.

PIMENTEL, C.; ROSSIELO, R. O. P. Entendimento sobre relações hídricas. In: **Simpósio internacional sobre estresse ambiental: o milho em perspectiva**, 1995, Belo Horizonte, MG. Anais... EMBRAPA/CNPMS, v. 1. p.131-146, 1995.

PITA, F. A. O.; CANO, M. A. O.; LOPES, N. F. Regulação da fotossíntese durante a ontogenia foliar de progênies de *Hevea brasiliensis* e *Hevea pauciflora* submetidas a dois regimes hídricos. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 23. n. 11, p. 1209-1219, 1988.

POORTER, H.; REMKES, C.; LAMBERS, H. Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate. **Plant Physiology**, v. 12, p. 621- 627, 1990.

PORRA, R. J.; THOMPSON, W. A.; KRIDEMANN, P. E. Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics**, v. 975, n. 3, p. 384-394, 1989.

PRUSINKIEWICZ, P.; RUNIONS, A. Computational models of plant development and form. **New Phytologist**, v. 193, p. 549–569, 2012.

QUINTAS, A.; SILVA, F.; DOMINGUES, L.; COSTA, M. **Manual de fotografia digital**, 2008. Núcleo de Estágio de informática. Faculdade de Ciências da Universidade do Porto. Disponível em: <<https://fauufpa.files.wordpress.com/2012/03/manual-de-fotografia-digital.pdf>>. Acesso em: 8 Jan. 2018.

REMADE, **Revista da Madeira**. O eucalipto e suas origens. Edição nº 59, 2001. Disponível em: <http://www.remade.com.br/br/revistadamadeira_materia.php?num=20>. Acesso em: 25 setembro 2017.

RESENDE, M. D. V.; HIGA, A. R. Estratégia de melhoramento para eucaliptos visando à seleção de híbridos. **Boletim de Pesquisa Florestal**, Colombo, n. 21, p. 49-60, 1990.

REZENDE, J. B.; PEREIRA, J. R.; BOTELHO, D. O. Expansão da cultura do eucalipto nos municípios mineiros e gestão territorial. **Cerne**, v. 19, n. 1, p. 1-7, 2013.

ROBSON, M. J.; RYLE, G. J. A.; WOLEDGE, J. The grass plant – its form and function. In: JONES, M. B.; LAZENBY, A. **The grass crop**. London: Chapman & Hall Ltda, 1988. p. 25-83.

RODERJAN, C. V. **Morfologia do estágio juvenil de 24 espécies arbóreas de uma floresta de Araucária**. 1983. 148p. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) – Universidade Federal do Paraná, Curitiba.

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

RSFLORESTAL, **CLONE AEC 144**, Disponível em: <<http://www.rsflorestal.com.br/site/2013/06/04/clone-aec-144/>>. Acesso em: 15 de set. 2017.

SALISBURY, F. B.; ROSS, C. W. **Fisiologia de plantas** – Tradução da 4ª edição norte-americana. São Paulo: Cengage learning, 2012. 774 p.

SAMPAIO, T. F. **Adubação potássica e desenvolvimento de clones de eucalipto cultivados em Luís Eduardo Magalhães-BA**. 2014. 99p. Tese (Doutorado em Ciência Florestal) - Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, SP.

SAMSUDDIN, Z.; IMPENS, I. Water vapour and carbon dioxide diffusion resistances of four *Hevea brasiliensis* clonal seedlings. **Experimental Agriculture**, v. 14, n. 2, p. 173-177, 1978.

SANCHES, M. C.; MIELKE, M. S.; SOUZA, C. S. D de.; VIEIRA, A. J. D.; LOPES, M. M. M.; SILVA JÚNIOR, M. B. da. Morfologia foliar de indivíduos jovens e adultos de *Caesalpinia echinata* Lam. numa floresta semidecídua do sul da Bahia. **Revista Árvore**, v. 33, n. 5, p. 885-893, 2009.

SANTOS. D. M. M dos. **Transporte no floema e partição de fotoassimilados**. Apostila, 2004. Universidade Estadual de São Paulo - UNESP. Disponível em:<[http://www.fcav.unesp.br/home/departamentos/biologia/DURVALINA MARIAM.DOSSANTOS/TEXT08_translocacao_no_floema_01.pdf](http://www.fcav.unesp.br/home/departamentos/biologia/DURVALINA%20MARIAM.DOSSANTOS/TEXT08_translocacao_no_floema_01.pdf)>. Acesso em: 09 de dez de 2017.

SANTOS, G. A.; REZENDE, M. D. V.; SILVA, L. D.; HIGA, A.; ASSIS, T. F. Potencial da silvicultura clonal de *Eucalyptus benthamii* para o sul do Brasil. In: SILVA, L. D.; HIGA, A. R.; SANTOS, G. A., (Coord.) **Silvicultura e melhoramento genético de *Eucalyptus benthamii***. Curitiba: FUPEF, 2012. p. 77-103.

SANTOS, G. A.; XAVIER, A.; LEITE, H. G. Desempenho silvicultural de clones de *Eucalyptus grandis* em relação às árvores matrizes. **Revista Árvore**, v. 30, n. 5, p. 737-747, 2006.

SANTOS, H. G.; JACOMINE, P. K. T.; ANJOS, L. H. C.; OLIVEIRA, V. A. LUMBRERAS, J. F.; COELHO, M. R.; ALMEIDA, J. A.; CUNHA, T. J. F.; OLIVEIRA, J. B. **Sistema Brasileiro de Classificação de Solos**. 3ª ed. Rio de Janeiro: EMBRAPA-SPI, 2013. 353 p.

SCARPELLA, E.; BARKOULAS, M.; TSIANTIS, M. Control of leaf and vein development by auxin. **Cold Spring Harbor Perspectives in Biology**. v. 2, p. 54-71, 2010.

SEI. Superintendência de Estudos Econômicos e Sociais da Bahia. **Estatística dos municípios baianos**. v. 4, 2010. 450 p. Disponível em: <http://www.sei.ba.gov.br/index.php?option=com_content&view=art%20icla&id=76&Itemid=110>. Acesso em 10 de junho de 2017.

SILVA, P. P.; SOARES, L.; COSTA, J. G.; VIANA, L. V.; ANDRADE, J. C. F.; GONÇALVES, E. R.; SANTOS, J. M.; BARBOSA, G. V. S.; NASCIMENTO, V. X.; TODAROE, A. R.; RIFFEL, A.; GROSSI-DE-SAF, M. F.; BARBOSA, M. H. P.; SANT'ANAC, A. E. G.; RAMALHO NETO, C. E. Path analysis for selection of drought tolerant sugarcane genotypes through physiological components. **Industrial Crops and Products**, v. 37, p. 11-19, 2012.

SILVA, C. R. A.; LEITE, K. R. B.; FERREIRA, M dos S. L.; SILVA, M. S., SILVA, L. B. Influência da altitude na plasticidade foliar de *Clusia obdeltifolia* bittrich (clusiaceae). **Revista Nordestina de Biologia**, v. 23, p, 29-48, 2014.

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

SILVA, W.; SEDIYAMA, T.; SILVA, A. A.; FERREIRA, F. A. Condutância estomática de *Eucalyptus citriodora* e *Eucalyptus grandis*, em resposta a diferentes níveis de água no solo e de convivência com *Brachiaria brizantha* Stapf. **Bragantia**, v. 57, n. 2, p. 339-347, 1998.

SIMIONI, T. A.; HOFFMANN, A.; GOMES, F. J.; MOUSQUER, C. J.; TEIXEIRA, U. H. G.; FERNANDES, G. A.; BOTINI, L. A.; De PAULA, D. C. Senescência, remoção, translocação de nutrientes e valor nutritivo em gramíneas tropicais. **Pubvet**, v. 8, n. 13, p. 287- 996, 2014.

SMITH, A. M.; STITT, M. Coordination of carbon supply and plant growth. **Plant, Cell and Environment**, v. 30, p. 1126-1149, 2007.

SMITH, W. K.; BELL, D. T.; SHEPHERD, K. A. Associations between leaf structure, orientation, and sunlight exposure in five Western Australian communities. **American Journal of Botany**, v. 85, p. 56–63, 1998.

SONNEWALD, U.; LERCHL, J.; ZRENNER, R.; FROMMER, W. Manipulation of sink-source relations in transgenic plants. **Plant, Cell e Environment**, v. 17, n. 5, p. 649–658, 1994.

SONNEWALD, U.; HAJIREZAEI, M. R.; KOSSMANN, J.; HEYER, A.; TRETHERWEY, R. N.; WILLMITZER, L. Increased potato tuber size resulting from apoplastic expression of a yeast invertase. **Nature Biotechnology**, v. 15, p, 794 -797, 1997.

SOUZA, R. R. S. **Caracterização anatômica quantitativa e composição de óleos essenciais em três estágios foliares de clones de eucalipto e sua relação com a ferrugem**. 2008. 106 p. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Faculdade de Ciências Agronomicas, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, SP.

STURM, A. Invertases: primary structures, functions, and roles in plant development and sucrose partitioning. **Plant Physiology**, v. 121, p. 1-8, 1999.

STURM, A.; TANG, G. Q. The sucrose-cleaving enzymes of plants are crucial for development, growth and carbon partitioning. **Trends in Plant Science**, v. 4, p. 401–407, 1999.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 6^a ed. Porto Alegre: Artmed, 2017. 858 p.

TAKAYANAGI, T.; YOKOTSUKA, K. Relationship between sucrose accumulation and sucrose-metabolizing enzymes in developing grapes. **American Journal of Enology and Viticulture**, v. 48, n. 4, p. 403-407, 1997.

TAYLOR, F. J. Some aspects of the development of mango (*Mangifera indica* L.) leaves. **New Phytologist**, v. 69, p. 377-394, 1970.

TERCI, D. B. L.; ROSSI, A. V. Indicadores naturais de pH: usar papel ou solução? **Química Nova**, v. 25, p. 684-688, 2002.

TORRES NETTO, A.; CAMPOSTRINI, E.; OLIVEIRA, J. G.; BRESSAN-SMITH, R. E. Photosynthetic pigments, nitrogen, chlorophyll a fluorescence and SPAD-502 readings in coffee leaves. **Scientia Horticulturae**, v. 104, n. 2, p. 199-209, 2005.

TSUKAYA, H. Leaf development and evolution. **Journal of Plant Research**, v. 123, p. 3-6, 2010.

VALE, A. B.; MACHADO, C. C.; PIRES, J. M. M.; VILAR, M. B.; COSTA, C. B.; NACIF, A. P. **Eucaliptocultura no Brasil: silvicultura, manejo e ambiência**. Viçosa, MG: SIF, 2014. 551 p.

VALVERDE, S. R. As plantações de eucalipto no Brasil. Texto Técnico. **Revista da Madeira**. CI Florestas, 2007. 7 p.

VEYRES, N.; DANON, A.; AONO, M.; GALLIOT, S.; KARIBASAPPA, Y. B.; DIET, A.; GRANDMOTTET, F.; TAMAOKI, M.; LESUR, D.; PILARD, S.; BOITEL-CONTI, M.; SANGWAN-NORREEL, B. S.; SANGWAN, R. S. The *Arabidopsis* sweetie mutant is affected in carbohydrate metabolism and defective in the control of growth, development and senescence. **The Plant Journal**. v. 55, p. 665-686, 2008.

WANG, J.; NAYAK, S.; KOCH, K.; MING, R. Carbon partitioning in sugarcane (*Saccharum* species). **Frontiers in Plant Science**, v. 4, p. 1-6, 2013.

WARDLAW, I. F. The control of carbon partitioning in plants. **New Phytologist**, v. 116, n. 3, p. 341-381, 1990.

WENDLING, I.; XAVIER, A.; GOMES, J. M.; PIRES, I. E.; ANDRADE, H. B. Propagação clonal de *Eucalyptus* ssp. por miniestaquia. **Revista Árvore**, v. 24, n. 2, p. 181-186, 2000.

WILHELM, W. W.; McMASTER, G. S. Importance of the phyllochron in studying development and growth in grasses. **Crop Science**, v. 35, n.1, p. 1-3, 1995.

WINTER, H.; HUBER, S. C. Regulation of sucrose metabolism in higher plants: localization and regulation of activity of key enzymes. **Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology**, v. 35, n. 4, p. 253-289, 2000.

XAVIER, A.; WENDLING, I.; SILVA, R. L. **Silvicultura Clonal**: Princípios e técnicas. Viçosa: Ed. UFV, 2009. 272 p.

YAMAGUCHI, T.; NUKAZUKA, A.; TSUKAYA, H. Leaf adaxial-abaxial polarity specification and lamina outgrowth: evolution and development. **Plant, Cell and Physiology**, v. 53, p. 1180-94, 2012.

YEMM, E. W.; COCKING, E. C. The determination of amino acid with ninhydrin. **Analyst**, v. 80, p. 209-213, 1955.

ZELITCH, I. The close relationship between net photosynthesis and crop yield, **BioScience**, v. 32, p. 796- 802, 1982.

APÊNDICE

APÊNDICE A – Tabelas de análise de variância

Tabela A1. Resumo da análise de variância e coeficientes de variação (CV), em relação à matéria seca em diferentes estádios de crescimento foliar, em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, VCC 865 e CO 1407.

FV	GL	Quadrados médios
		Matéria Seca
Clones (C)	2	0,045*
Resíduo 1	27	0,0007
Estádios (E)	3	0,85*
(C) x (E)	6	0,007*
Resíduo 2	81	0,0007
CV 1 (%)	-	11,05
CV 2 (%)	-	11,54

Tabela A2. Resumo da análise de variância e coeficientes de variação (CV), em relação à área foliar em diferentes estádios de crescimento foliar, em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, VCC 865 e CO 1407.

FV	GL	Quadrados médios
		Área foliar
Clones (C)	2	700,09*
Resíduo 1	27	8,36
Estádios (E)	3	18078,18*
(C) x (E)	6	318,73*
Resíduo 2	81	7,70
CV 1 (%)	-	10,67
CV 2 (%)	-	10,24

Tabela A3. Resumo da análise de variância e coeficientes de variação (CV), em relação ao índice SPAD, aos teores de clorofilas *a* (Cla), *b* (Clb), total (Clt) e carotenoides (Car), em diferentes estádios de crescimento foliar em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, VCC 865 e CO 1407.

FV	GL	Quadrados médios				
		SPAD	Cla	Clb	Clt	Car
Clones (C)	2	1,66 ^{NS}	0,37*	0,01 ^{NS}	0,54*	1487,12 ^{NS}
Resíduo 1	27	8,09	0,10	0,01	0,15	593,44
Estádios (E)	3	7729,51*	27,84*	3,69*	52,04*	198730,11*
(C) x (E)	6	50,34*	0,23*	0,01 ^{NS}	0,26*	231,08 ^{NS}
Resíduo 2	81	5,97	0,09	0,01	0,10	370,53
CV 1 (%)	-	9,52	29,16	32,03	25,70	21,28
CV 2 (%)	-	8,18	27,87	28,08	21,62	16,81

Tabela A4. Resumo da análise de variância e coeficientes de variação (CV), em relação à fotossíntese líquida em diferentes estádios de crescimento foliar, em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, VCC 865 e CO 1407.

FV	GL	Quadrados médios
		Fotossíntese Líquida
Clones (C)	2	23,91*
Resíduo 1	27	10,75
Estádios (E)	3	814,12*
(C) x (E)	6	5,45 ^{NS}
Resíduo 2	81	6,06
CV 1 (%)	-	28,47
CV 2 (%)	-	21,37

Tabela A5. Resumo da análise de variância e coeficientes de variação (CV), em relação aos teores de açúcares redutores (AR) e solúveis (AS) e atividade das invertases ácida (IA) e neutra (IN), em diferentes estádios de crescimento foliar, em plantas jovens de eucalipto, clones AEC 144, VCC 865 e CO 1407.

FV	GL	Quadrados médios			
		IA	IN	AR	AS
Clones (C)	2	330,00*	110,37*	0,002 ^{NS}	1609,13*
Resíduo	27	1,07	0,67	0,0039	153,66
Estádios (E)	3	8122,69*	421,82*	0,33*	32565,45*
(C) x (E)	6	48,72*	3,43*	0,002 ^{NS}	330,44*
Resíduo 2	81	1,16	0,34	0,002	151,67
CV 1 (%)	-	2,69	5,67	12,05	11,38
CV 2 (%)	-	2,80	4,05	9,89	11,30