

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E ENGENHARIAS PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS

ANA PAULA CÂMARA DA SILVA

RESPOSTAS ESTRUTURAIS DO XILEMA DE *EUCALYPTUS* ÀS DIFERENTES CONDIÇÕES HÍDRICAS

JERÔNIMO MONTEIRO – ES 2020

ANA PAULA CÂMARA DA SILVA

RESPOSTAS ESTRUTURAIS DO XILEMA DE *EUCALYPTUS* ÀS DIFERENTES CONDIÇÕES HÍDRICAS

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais do Centro de Ciências Agrárias e Engenharias da Universidade Federal do Espírito Santo, como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em Ciências Florestais na Área de Concentração Ciências Florestais. Orientadora: Graziela B. Vidaurre Dambroz Coorientador: José Tarcísio da Silva Oliveira

JERÔNIMO MONTEIRO – ES 2020

Ficha catalográfica disponibilizada pelo Sistema Integrado de Bibliotecas - SIBI/UFES e elaborada pelo autor

S586r	SILVA, ANA PAULA CÂMARA DA, 1991- Respostas estruturais do xilema de Eucalyptus às diferentes condições hídricas / ANA PAULA CÂMARA DA SILVA 2020. 107 f. : il.
	Orientadora: Graziela Baptista Vidaurre Dambroz. Coorientador: José Tarcísio da Silva Oliveira. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) - Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Agrárias e Engenharias.
	1. Interação genótipo-ambiente. 2. Exclusão de chuva. 3. Arquitetura de vasos. 4. Densidade da madeira. 5. Cerne e alburno. I. Dambroz, Graziela Baptista Vidaurre. II. Oliveira, José Tarcísio da Silva. III. Universidade Federal do Espírito Santo. Centro de Ciências Agrárias e Engenharias. IV. Título. CDU: 630*38

RESPOSTAS ESTRUTURAIS DO XILEMA DE EUCALYPTUS ÀS DIFERENTES CONDIÇÕES HÍDRICAS

Ana Paula Câmara da Silva

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais do Centro de Ciências Agrárias е Engenharias da Universidade Federal do Espírito Santo, como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em Ciências Florestais na Área de Concentração Ciências Florestais.

Aprovada em 20 de fevereiro de 2020.

daune

Prof. Dr. Róger Moya/Roque (Examinador externo) Escuela de Ingeniería Forestal Instituto Tecnológico de Costa Rica

Prof. Dr. Edgard Augusto de Toledo Picoli (Examinador externo) Universidade Federal de Viçosa

<u>Jacie 36 tan faleto</u> Dr. João Vitor Toledo (Examinador externo)

Universidade Federal do Espírito Santo

Prof. Dr. Jordão Cabral Moulin (Examinador externo) Universidade Federal do Espírito Santo

aure

Prof^a. Dr^a. Graziela Baptista Vidaurre Dambroz (Orientadora) Universidade Federal do Espírito Santo

As espécies que sobrevivem não são as mais fortes, nem as mais inteligentes, e sim aquelas que se adaptam melhor às mudanças.

Charles Darwin

Ao Jean Carlos, pelo companheirismo **DEDICO**

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus pela vida, saúde e demais bênçãos concedidas. Reconheço-o em inúmeros momentos e sinto suas maravilhas constantemente, principalmente nas pessoas que estiveram presentes para que essa etapa se concretizasse. À Nossa Senhora Aparecida, pela presença real e protetora de mãe divina.

A toda minha família, meus alicerces de vida. Em especial, aos meus pais, irmãos, tios, primos e avós por torcerem, incentivarem e compreenderem minha ausência em tantos momentos importantes. Ao meu esposo e amigo Jean Carlos que desfrutará desta conquista tanto quanto eu. O companheirismo, incentivo, incansáveis leituras, divergências de ideias, contribuição na coleta e elaboração dos dados e todo seu carinho foram essenciais para nosso fortalecimento pessoal e profissional.

À Universidade Federal do Espírito Santo, ao Departamento de Ciências Florestais e da Madeira e ao Programa de Pós-graduação em Ciências Florestais, pela qualificação profissional, oportunidades, experiências junto ao Colegiado e pela estrutura para a realização desta pesquisa.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) -Código de Financiamento 001, pela concessão da bolsa de estudos. À Fundação de Amparo à Pesquisa e Inovação do Espírito Santo (FAPES) pelos incentivos à participação de eventos científicos.

Ao Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais (IPEF) e ao programa TECHS pela concessão e oportunidade de analisar o material. Às empresas Cenibra, International Paper, Cooperativa Comigo e Vallourec pelo interesse e disponibilidade na coleta e estudo da exclusão de chuvas.

Expresso sincera gratidão à minha orientadora Graziela Baptista Vidaurre Dambroz e ao meu coorientador José Tarcísio da Silva Oliveira. A orientação científica, a liberdade, valiosos conselhos e o ambiente de trabalho fornecidos a mim, tornaramme madura o suficiente para concluir esta importante tarefa. Os seis anos de respeitosa convivência profissional foram muito enriquecedores.

Agradeço aos professores que contribuíram para o processo de aperfeiçoamento, sejam nas disciplinas cursadas ou nas conversas extraclasse. Em especial ao professor D.Sc José Eduardo Pezzopane e D.Sc Otávio Campoe, que juntamente com o comitê científico realizaram pertinentes questionamentos na qualificação. Foi um período de intensas leituras, mas que proporcionaram o crescimento como pesquisadora.

Aos membros da banca examinadora, Prof. D.Sc. Edgard Augusto de Toledo Picoli, Prof. D.Sc. Róger Moya Roque, Prof. D.Sc Jordão Cabral Moulin e D.Sc. João Vitor Toledo pelas valiosas contribuições e sugestões para melhoria deste trabalho.

Ao professor D.Sc. Ananias Francisco Dias Júnior por suas conversas e parcerias de pesquisa. Além das contribuições acadêmicas, compartilhamos de bons momentos em âmbito familiar. Ao professor D.Sc. Michel Picanço Oliveira pelas contribuições no manuseio e ajustes no microscópio.

Ao Núcleo de Pesquisa em Qualidade da Madeira (NUQMAD), com todos seus membros pelo aprendizado científico. Ao João Gabriel, Maria Naruna, Daniela Minini e Sofia Maria pela troca de conhecimento. A relação interpessoal proporcionou muito crescimento, seja pessoal ou profissional. Aos queridos Tayná Rebonato, Gabriela Amorim e Ramon Oliveira pelas contribuições nas análises de qualidade da madeira. Aos técnicos e amigos, José Geraldo de Oliveira e Sr. Elecy Palácio. Agradeço todo auxílio laboratorial prestado durante a tese, sejam nos cortes anatômicos ou no preparo das amostras na marcenaria.

Aos servidores do Departamento de Ciências Florestais e da Madeira, Calebe Pereira, Elizangela de Almeida, Damielle Figueiredo, Vanessa Firmino, Adriane Gallo e Rosy Santos pela disponibilidade em ajudar.

Ao professor D.Sc. Mario Tomazello Filho pela parceria científica ESALQ/UFES. Na ocasião, pessoas muito generosas como Regina Maria, Rosane Severo e Francisco Figueiredo facilitaram minha estadia e análises em Piracicaba.

À Paulo Teodoro e à Hector Pegoretti pelas contribuições em análises na Universidade Federal de Mato Grosso do Sul e Universidade de Concepción, Chile.

Aos amigos que fiz no doutorado, em especial Genilda Amaral. Agradeço a parceria nos experimentos multidisciplinares de ecofisiologia e madeira, na representatividade discente e pelo incentivo na pesquisa.

Aos amigos da vida, sempre incentivadores e bons ouvintes e aos que, pela emoção do momento, não foram mencionados.

Essa conquista é nossa! Com carinho e gratidão!

RESUMO

SILVA, Ana Paula Câmara. **Respostas estruturais do xilema de eucalyptus às diferentes condições hídricas.** 2020. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) – Universidade Federal do Espírito Santo, Jerônimo Monteiro – ES. Orientadora: D. Sc. Graziela Baptista Vidaurre Dambroz. Coorientador: D. Sc. José Tarcísio da Silva Oliveira

O gênero *Eucalyptus* abrange uma grande faixa de ocorrência natural, o que o qualifica seus genótipos a crescer e se desenvolver em grande parte do mundo. Além de possuir características anatômicas desejáveis para o setor já estabelecido e em expansão de papel e celulose. Neste contexto, entender as interações de ambiente e genótipo é de importância ecológica e industrial, uma vez que o clima está em mudança. O objetivo do trabalho foi avaliar as estratégias adaptativas dos traços do xilema de clones de eucalipto em diferentes ambientes com exclusão de 33% da chuva e relacionar de forma anual com as variáveis meteorológicas, a fim de prognosticar os ajustes hidráulicos frente às mudanças climáticas. Foram analisados dois materiais: Eucalyptus urophylla e E. grandis x E. camaldulensis aos seis anos, em 4 sítios do Brasil distribuídos em gradiente de chuva, em duas condições hídricas: com 100% de água (W) e com exclusão de 33% da chuva (WE). Os sítios e a exclusão exerceram efeito sobre os traços da madeira. Estratégias de ajustes hidráulicos foram adotadas com maior ocorrência de tilose e trade off entre diâmetro e frequência de vasos. O E. grandis x E. camaldulensis demonstrou o maior número de traços alterados (10/13) e com cerca 9% a mais de proporção de alburno. As correlações de Pearson entre fatores meteorológicos e traços da madeira evidenciam diferentes interações nos comportamentos interespecíficos, assim como pela condição de disponibilidade de água. Na estimativa de TWV, a temperatura do ar esteve presente em todas as equações. Estudos desta natureza fornecem um conhecimento da dinâmica entre madeira-clima em redução de 33% da chuva, o que tem implicações na seleção direta de sítios de cultivo e indiretamente nos traços manipulados nos programas de melhoramento frente as mudanças climáticas.

Palavras-chave: Interação genótipo-ambiente, Exclusão de chuva, Arquitetura de vasos, Densidade da madeira, Cerne e alburno

ABSTRACT

SILVA, Ana Paula Câmara. **Structural responses of** *Eucalyptus* **xylem to different water conditions.** 2020. Thesis (Doctorate in Forest Sciences) – Federal University of Espírito Santo, Jerônimo Monteiro, ES. Advisor: D.Sc. Graziela Baptista Vidaurre Dambroz. Co-advisor: D.Sc José Tarcísio da Silva Oliveira

Eucalyptus covers a wide range of naturally occurring species, which qualifies its genotypes to grow and develop in much of the world. In addition to having desirable anatomical characteristics for the already established and expanding paper and cellulose sector. In this context, understanding the interactions of environment and genotype is of ecological and industrial importance, since the climate is changing. The objective of the work was to evaluate the adaptive strategies of the xylem traits of eucalyptus clones in different environments with the 33% rainfall exclusion and to relate annually with the meteorological variables, in order to predict the hydraulic adjustments in facing climate changes. Two materials were analyzed: Eucalyptus urophylla and E. grandis x E. camaldulensis at six years of age, at 4 sites in Brazil distributed in a rainfall gradient, in two water conditions: with 100% water (W) and 33% rainfall exclusion (WE). Sites and exclusion had an effect on the traits of the wood. Hydraulic adjustment strategies were adopted with a higher occurrence of tylose and trade off between diameter and frequency of vessels. E. grandis x E. camaldulensis showed the highest number of altered traits (10/13) and with about 9% more proportion of sapwood. Pearson's correlations between meteorological factors and wood traits show different interactions in interspecific behaviors, as well as the condition of water availability. In the estimation of vessel wall thickness, air temperature was present in all equations. Studies of this nature provide an understanding of the dynamics between wood and climate in a 33% rainfall reduction, which has implications for the direct selection of cultivation sites and indirectly for the features handled in breeding programs in the face of climate change.

Keywords: Genotype-environment interaction, Rainfall exclusion, Vessel architecture, Wood density, Heartwood and sapwood

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	11
1.1 Objetivos	11
1.1.1 Objetivo geral	11
1.1.2 Objetivos específicos	12
1.2 Estrutura da tese	12

CAPÍTULO I - Mudanças climáticas e a restrição hídrica no impacto da	fisiologia
e propriedades da madeira de espécies de eucaliptos: uma revisão	13
1. INTRODUÇÃO	13
2. RELAÇÃO CLIMA-MADEIRA	14
3. AJUSTES NOS ELEMENTOS DE VASOS, PROPORÇÃO DE	CERNE-
ALBURNO E PROPRIEDADES DA MADEIRA EM DÉFICIT HÍDRICO	21
4. CONSIDERAÇÕES FINAIS	29
5. REFERÊNCIÂS	29

CAPÍTULO II - Exclusão e regime de chuvas em áreas de plantio	comercial
modificam arquitetura hidráulica de eucaliptos	36
1. INTRODUÇÃO	36
2. MATERIAIS E MÉTODOS	38
3. RESULTADOS	44
4. DISCUSSÃO	53
5. CONCLUSÕES	57
6. REFERÊNCIAS	57

CAPÍTULO IV - A exclusão de chuvas altera o alburno da madeira de e	ucalipto
em sítios úmidos e secos	88
1.INTRODUÇÃO	88
2. MATERIAÍS E MÉTODOS	90
3. RESULTADOS	93
4. DISCUSSÃO	101
5. CONCLUSÕES	104
6. REFERÊNCIAS	
2. CONCLUSÕES GERAIS	107

1. INTRODUÇÃO GERAL

A distribuição geográfica das florestas no mundo, monstra um grupo de caraterísticas funcionais correlatas, coordenadas pela evolução interespecífica ao clima. As mudanças climáticas acompanhadas com eventos de extremos de temperatura e precipitação, principalmente, promovem efeitos negativos nos padrões de adaptação ambiental em populações florestais. Entretanto, algumas espécies arbóreas, como o eucalipto, apresentam variação genética suficiente para uma seleção positiva adaptativa de fenótipo ao clima futuro.

No âmbito de teste, experimentos reproduzem cenários das possíveis mudanças no regime hídrico global por meio da exclusão de chuvas em espécies do gênero *Eucalyptus*. Comumente plantado em regiões tropicais e subtropicais, *Eucalyptus* possui boa adaptação ambiental decorrente de sua plasticidade fenotípica, com altas taxas de crescimento e propriedades da madeira desejáveis.

Pesquisas das interações da disponibilidade de água com traços da madeira de eucalipto ajudam a revelar mecanismos fenotípicos de adaptação frente as diversas condições ambientais existentes no mundo. Os traços da madeira com maior poder responsivo ao clima são relacionados ao transporte de água, como elementos de vasos e alburno na madeira. Dessa forma, o conjunto de características das raízes às folhas promovem a homeostase foliar, com o aumento de pressão nos vasos, pelo reforço de toda matriz celular no fuste. Em eucalipto, outro mecanismo de alteração física ao déficit hídrico severo contínuo é a produção de metabólitos secundários em específico a tilose que acelera o processo da cernificação para isolar células embolizadas.

A complexidade de ajuste anatômico na madeira ainda apresenta lacunas a serem preenchidas, sendo os experimentos com multiespécies que abrangem áreas com condições ambientais diversas importantes prognósticos de comportamento de adaptação e a longo prazo, evolução das espécies.

1.1 Objetivos

1.1.1 Objetivo geral

Avaliar clones de *Eucalyptus* em diferentes sítios com exclusão de chuvas a fim de prognosticar as respostas adaptativas do xilema sobre a perspectiva de mudanças climáticas.

1.1.2 Objetivos específicos

- a) Discorrer sobre características fisiológicas, anatômicas e suas relações com as variáveis meteorológicas (foco na restrição hídrica), para a madeira de eucaliptos.
- b) Avaliar as estratégias adaptativas dos traços do xilema em diferentes ambientes climáticos com exclusão de 33% da chuva, em clones de eucalipto, a fim de prognosticar os ajustes hidráulicos frente às mudanças climáticas.
- c) Avaliar características do xilema em caráter anual em dois clones de eucalipto e correlacionar com as variáveis meteorológicas em quatro sítios com diferentes condições climáticas e exclusão da chuva.
- d) Avaliar a variação percentual de alburno ao longo do fuste e as propriedades hidráulicas e densidade do alburno de clones de eucaliptos sob condição de exclusão de chuva, em sítios úmidos e secos.

1.2 Estrutura da tese

Para atingir aos objetivos, o estudo foi dividido em quatro capítulos, cujos temas são:

Capítulo I – Mudanças climáticas e a restrição hídrica no impacto da fisiologia e propriedades da madeira de espécies de eucaliptos: uma revisão.

Capítulo II – Exclusão e regime de chuvas em áreas de plantio comercial modificam arquitetura hidráulica de eucaliptos.

Capítulo III – Alterações nos regimes de chuvas potencializam as inter-relações entre clima e características da madeira: uma abordagem anual em eucaliptos.

Capítulo IV – A exclusão de chuvas altera o alburno da madeira de eucalipto em sítios úmidos e secos.

CAPÍTULO I

Mudanças climáticas e a restrição hídrica no impacto da fisiologia e propriedades da madeira de espécies de eucaliptos: uma revisão

1. INTRODUÇÃO

A interação planta-clima determina as zonas ecológicas de incidência de espécies em todo mundo. Mudanças na disponibilidade de água podem resultar em alterações estruturais e funcionais na planta, em nível foliar ou integral (RAO; RAGHAVENDRA; REDDY, 2006). Dessa forma, a escassez de precipitação somado com aumento da temperatura e ao alto potencial de evapotranspiração, reduzem a disponibilidade de água no solo, contribuindo para o estresse hídrico nas árvores (MCDOWELL et al., 2008). Como estratégia, cada vegetal é forçado a lidar com limites de segurança hidráulica, adotando um comportamento para regular seu *status* hídrico, seja pela manutenção (isohídrico) ou de readaptação (anisohídrico) à redução de concentração de água no solo (MCDOWELL et al., 2008; POU et al., 2012).

Fisiologicamente, a falta de água do solo ou do ar, mediada pelo déficit de pressão de vapor, influencia de forma direta a diferença de potencial hídrico da folha e do xilema, por meio da turgescência celular, tendo impacto em sua divisão e expansão e, por conseguinte, no crescimento radial e na arquitetura do xilema (FERNÁNDEZ-DE-UÑA et al., 2017). A dinâmica da fisiologia do xilema tem sido abordada por alguns autores como explicação à sobrevivência e à recuperação de espécies à seca extrema, embora o número de pesquisas permaneça bastante limitado (ALI et al., 2019; BARIGAH et al., 2013; DELZON et al., 2010; LI et al., 2016; OGASA et al., 2013). As estruturas condutoras e de sustentação em angiospermas como vasos e fibras, respectivamente, respondem a essa dinâmica, com alterações em sua frequência e dimensões físicas (PFAUTSCH et al., 2016a).

Em geral, as espécies adaptadas às condições de restrição hídrica possuem ajustes na estrutura anatômica para reduzir o risco de cavitação, como: redução do diâmetro dos vasos, aumento na frequência vascular e espessura de parede, elementos de vasos mais curtos (LENS et al., 2011, 2016) e menor índices de vulnerabilidade (razão entre diâmetro e frequência do vaso) (CARLQUIST, 2009). Contudo, em eucalipto essa resposta parece controversa, pois algumas espécies não apresentaram tendências de reação ao estresse hídrico (DREW; PAMMENTER, 2006; SEARSON et al., 2004). Esses casos são comuns diante da ampla variabilidade genética do gênero, que implica em mudanças fenotípicas particulares, as quais são regidas por características externas com por exemplo, edafoclimáticas. Diante disso, e dada a diversidade e especificidade de mecanismos utilizados pelas plantas ao interagir com o clima, a anatomia do xilema é fator chave na compreensão dessa temática.

2. RELAÇÃO CLIMA-MADEIRA

A formação da madeira é controlada pela xilogênese provinda do câmbio vascular, camada fina de células em formação, com ritmo de crescimento determinado pelo material genético (DE MICCO et al., 2019) e condições ambientais (BARBOSA et al., 2019). Essa característica inerente a espécie foi moldada pelo tempo de forma singular nos respectivos ambientes de origem, de acordo com a teoria da favorabilidade (SWENSON et al., 2011), onde recursos ecológicos como água, radiação solar e temperatura são determinantes na seleção (BONAN, 2008). Assim, situações adversas de crescimento podem induzir ajustes fisiológicos e anatômicos, a fim da manutenção de ações vitais para a sobrevivência e produtividade (BARBOSA et al., 2019).

Neste contexto, estudos que analisam a influência do clima na formação de madeira são essenciais para desvendar eventos específicos de mudanças do clima ou até mesmo anuais, nas condições de chuva e temperatura (BARBOSA et al., 2019; MENDIVELSO et al., 2016; PFAUTSCH et al., 2016a). Há necessidade de uso de espécies com sensibilidade às mudanças de fatores climáticos ou que ocorrem em ampla faixa geográfica. O gênero *Eucalyptus* apresenta uma gama de espécies que se adaptaram às diferentes condições de água no solo (MITCHELL et al., 2013), apresentando situações de *trade off* entre segurança e eficiência hidráulica regulado pelo diâmetro dos vasos condutores de água, e área de alburno da madeira (PFAUTSCH et al., 2016a). Os traços hidráulicos do xilema de eucaliptos são correspondentes ao ritmo de crescimento e sobrevivência sob limitação de água (BOURNE et al., 2017).

O melhoramento genético intensamente desenvolvido no Brasil para esse gênero, tem proporcionado resultados em produtividade, sendo a qualidade da madeira para os setores industriais de efeito secundário. Embora o crescimento sem falhas na condutividade ascendente da água já esteja como foco nos programas de melhoramento (FRANCO, 2018).

A perda de condução de água no xilema é dada por distúrbios na pressão entre fonte e dreno, em que fatores como diâmetro, frequência, espessura da parede e parede dupla dos vasos condutores estão diretamente ligados à resistência a implosão e a vulnerabilidade a embolia (HACKE et al., 2001). Já a demanda de água na planta é dependente de fatores meteorológicos, de temperatura, precipitação, radiação solar e déficit de pressão de vapor (COSTA et al., 2020; HE et al., 2019; PRISLAN et al., 2016). Intrinsecamente ligadas, essas relações entre o meio ambiente, as respostas fisiológicas e as propriedades da madeira precisam ser entendidas em termos dos efeitos sobre a atividade cambial e o incremento do caule (BRÄUNING et al., 2017).

2.1 FATORES EDAFOCLIMÁTICOS INFLUENTES NA MADEIRA 2.1.1 PRECIPITAÇÃO E DÉFICIT HÍDRICO

A precipitação é uma das variáveis mais consideradas no estudo dos ambientes (BARBOSA et al., 2019; FREITAS et al., 2019; GOUVEA et al., 2012; OTTO et al., 2013). Todavia, o volume anual precipitado não é indicativo preciso da quantidade de água disponível para a planta, uma vez que há variações na sua distribuição ao decorrer do ano e no destino da água precipitada (ARCOVA; CICCO; ROCHA, 2003). Outros fatores edafoclimáticos são considerados nesse processo, como a profundidade e textura do solo, o relevo do sítio e ainda o fator vegetal, que infere na cobertura do solo, por meio da área foliar, podem afetar a quantidade final de água disponível para uma floresta (ELLI et al., 2019).

A precipitação em gradiente climático influencia a disponibilidade de água e afeta diretamente a atividade cambial das árvores, resultando em mudanças na taxa de crescimento e ao tipo de células formadas no xilema (MORRIS et al., 2018; PACHECO; CAMARERO; CARRER, 2016). Assim, é possível estabelecer uma relação positiva entre a precipitação e crescimento das árvores onde, sítios com maiores valores de precipitação apresentam maiores taxas de crescimento e diferentes comportamentos das propriedades da madeira, quando comparado com locais mais secos. Maiores influências sobre as variações de densidade básica e incremento da madeira são verificadas para aumento de precipitação (COSTA et al., 2020).

Essa afirmativa foi comprovada para clones de *Eucalyptus*, cujo sítio com precipitação média de 1.251 mm ano⁻¹ apresentou menores valores de densidade da madeira em comparação ao sítio com precipitação média 773 mm ano⁻¹. A diferença de 38% de precipitação média anual entre os sítios foi significativa para diferir também a espessura de parede de fibras, teor de extrativos, lignina e carboidratos (GOUVEA et al., 2012).

Populações de *E. tricarpa,* provenientes do sudeste da Austrália, foram distribuídas em gradiente de precipitação na faixa de 450-1020 mm, evidenciando especialização genética e resposta plástica ao gradiente climático, sinais que os eucaliptos apresentam mecanismos de adaptação à variação espacial do clima (BYRNE et al., 2013). *E. tricarpa*, por exemplo, apresentou variação no tamanho e espessura foliar em todo o gradiente climático.

Por se tratar de uma variável que interfere no incremento anual, bem como na proporção de lenho inicial e tardio, a precipitação influencia indiretamente na densidade da madeira. A literatura científica reporta a influência da variação de precipitação na densidade da madeira de eucalipto e os resultados disponíveis indicam que em maior precipitação ocorre diminuição da densidade da madeira (MENESES et al., 2015; RAMIREZ, 2013; RAYMOND; MUNERI, 2000). Provavelmente, este fato é explicado pela formação do lenho por meio de características anatômicas essenciais, que contribuem com a baixa densidade, paredes celulares delgadas, lúmen maior e menor concentração de açúcares e carboidratos e açucares são reforços na estrutura e reguladores de PH produzidos durante a escassez de água no solo. Entretanto, fatores associados à precipitação contribuem para que a densidade, em alguns casos, seja pouco influenciada na madeira de eucalipto.

O estreito gradiente de precipitação entre Posto da Mata, BA (nordeste do Brasil) e Nova Almeida, ES (sudeste do Brasil), pouco influenciou a densidade básica média ponderada em clones de *Eucalyptus grandis* x *E. urophylla*, aos 6,5 anos, fato que pode ser atribuído à capacidade de água disponível no solo, influenciada pelo tipo de solo presente nas distintas áreas avaliadas (FREITAS et al., 2019).

O déficit hídrico é uma das principais razões para o desempenho reduzido de desenvolvimento e crescimento em plantas lenhosas (GALVEZ; LANDHÄUSSER; TYREE, 2011). Todavia, a composição do xilema como: número, comprimento e

diâmetro dos vasos, e outros elementos - pode contribuir para que a limitada quantidade de seiva seja melhor transportada, ou ainda, minimizar a vulnerabilidade do sistema à cavitação (DELZON et al., 2010; DREW; PAMMENTER, 2006).

Respostas ao déficit hídrico são variadas entre plantas e determinadas por diferenças na estrutura do xilema. Logo, a resistência à cavitação ocorre distintamente entre gimnospermas e angiospermas. A maior margem de segurança em gimnospermas, deve-se ao frequente reabastecimento dos órgãos distais que servem para evitar a cavitação do fuste (JOHNSON et al., 2012; URLI et al., 2013). Porém, o reparo à cavitação é maior em angiospermas, em decorrência dos níveis mais elevados de parênquima e concentrações de carboidratos não estruturais em seus fustes. A conclusão é de que a resiliência no fuste das angiospermas é maior, o que corrobora com o índice de 88% de pressão do xilema para haver falha hidráulica (URLI et al., 2013), enquanto em gimnospermas é de 50% (FICHOT et al., 2010; OGASA et al., 2013).

A cavitação é um fenômeno puramente físico, relacionado a morfologia do xilema, e ocorre pela formação de bolhas de ar (embolismo) no interior dos vasos impedindo a passagem da água (HACKE et al., 2001). Sob efeito de estresse hídrico, quando a pressão do vaso embolizado se excede, ocorre a dissipação do ar e o embolismo se estende entre os vasos vizinhos. Essa descontinuidade no transporte ascendente de água é intensificada pela diferença de pressão dos espaços intercelulares e a superfície da folha. Em situação contrária, ou seja, quando a pressão é menor ao vaso adjacente, o embolismo pode ser dissipado, por meio da membrana porosa, contudo, isso pode variar de acordo com a pressão do ar: se a pressão do ar for menor que a tensão do menisco, o ar não ocupa o vaso adjacente (SPERRY; TYREE, 1988). A obstrução do xilema por ar, além de reduzir a condutividade hidráulica para os locais onde ocorre a fotossíntese, define o limite da taxa de transpiração em função da umidade do solo.

Estudos evidenciam a habilidade de sobrevivência e recuperação de árvores sob períodos de seca prolongados, fortemente relacionadas à resistência a cavitação (LARCHEVÊQUE et al., 2011). De acordo com a "hipótese de segmentação", proposta por Zimmermann (1983), órgãos distais possuem gradientes de pressão e redução na condutividade hidráulica mais acentuados, por isso, a perda projetada de folhas e ramos pequenos aliviaria a tensão do xilema em mais partes basais da planta,

evitando a cavitação e, portanto, contribuiria para sua sobrevivência sob o estresse hídrico.

O *Eucalyptus gomphocephala* mostrou capacidade de resistência à seca, no sudoeste da Austrália, e tolerância ao déficit hídrico ao ponto de evitar a cavitação (DRAKE, 2008), embora o período de permanência da espécie em períodos prolongados de seca seja desconhecido.

A influência dos fatores ambientais e genéticos na anatomia do xilema, confirma a plasticidade dos vasos durante o desenvolvimento da planta (THOMAS; MONTAGU; CONROY, 2007). Os vasos com a capacidade reduzida de desenvolvimento limitam a condutância hidráulica e podem aumentar а vulnerabilidade a cavitação sob condições moderadas de estresse hídrico (LOVISOLO; SCHUBERT, 1998). Os estudos divergem quanto a influência das características estruturais de vasos, cujo tamanho e frequência podem proporcionar maior condutância de água e, por outro lado, aumentar a vulnerabilidade a cavitação por enfraquecer a parede do vaso contra a implosão. A implosão pode ocorrer quando a parede defeituosa do vaso não suporta a diferença de pressão do vaso embolizado e do vaso adjacente, preenchido com água (HACKE et al., 2001b). Entretanto, a possibilidade e a duração do processo de reparação à cavitação são fortemente influenciadas pelas dimensões dos vasos.

Ao aprofundar as análises de relação genótipo e ambiente, é necessário incluir respostas fisiológicas as variáveis meteorológicas locais. Nesse contexto, a razão entre precipitação e evapotranspiração, chamado de índice de aridez (DRY) tem sido relacionada como influentes nas dimensões, frequência de elemento de vaso e densidade de alburno. A medida que o índice DRY aumenta, proporcionalmente é elevado a eficiência de transporte de água, em contrapartida a segurança hidráulica da árvore diminui (PFAUTSCH et al., 2016a). O índice DRY é indicado para determinações na variação anatômica de árvores de eucalipto estabelecidas em condições ambientais distintas.

Outro índice gerado pela interação direta de natureza fisiológica e ambiental é a índice de eficiência do uso da água (WUE) que é a razão entre quantidade de água transpirada e biomassa das árvores (STAPE et al., 2004). O WUE, mostrou um poder de explicação de 55% na estimativa da densidade da madeira de *E. urophylla*, e forte relação com o cerne da madeira e crescimento do fuste (ALMEIDA et al., 2020). Além disso, o WUE é um índice influenciado pela precipitação e temperatura e pode variar

de forma inter e/ou intra-anual e tipo de vegetação (DE MICCO et al., 2019; YUAN et al., 2019).

Atualmente, pesquisadores têm manipulado as condições de precipitações locais para simular as mudanças previstas em relação às chuvas (BINKLEY et al., 2017; GAVINET; OURCIVAL; LIMOUSIN, 2019). Contudo, as consequências do estresse hídrico no crescimento das árvores ainda são incipientes e pouco exploradas em relação as propriedades da madeira de *Eucalyptus* (ARNAUD et al., 2019; PLOYET et al., 2019; FRANCO, 2018; CASTRO et al., 2017), sendo a densidade, mais estudada (Tabela 1).

Exclusão de chuvas	Espécie Idade Local	Propriedades da madeira avaliadas	Fonte
-34%	<i>Eucalyptus grandis</i> 1, 2 e 3 anos Itatinga/SP	 ✓ Densidade por densitometria de raios X 	Castro et al., (2017)
-37%	<i>Eucalyptus grandis</i> 5 anos Itatinga/SP	 ✓ Densidade por densitometria de raios X ✓ Densidade por NIR ✓ Anéis de crescimento ✓ Vasos (diâmetro, frequência e área) ✓ Fibras (comprimento, largura e espessura) ✓ Extrativos 	Franco (2018)
-37%	<i>Eucalyptus grandis</i> 4 anos Itatinga/SP	 ✓ Densidade por densitometria de raios X ✓ Vasos (diâmetro, frequência) 	Ployet et al., (2019)
-37%	<i>Eucalyptus grandis</i> 5 anos Itatinga/SP	 ✓ Densidade ✓ MOE ✓ Vasos (diâmetro, frequência, área e condutividade hidráulica) 	Arnaud et al., (2019)

Tabela 1 – Experimentos de exclusão de chuvas com avaliação da madeira no gênero *Eucalyptus*.

De modo geral, a densidade do lenho das árvores foi maior com a exclusão de chuvas. O menor diâmetro tangencial dos vasos foi verificado como uma mudança adaptativa frente a redução da disponibilidade hídrica (FRANCO, 2018; PLOYET et al., 2019). Assim, o banco de dados correspondente a interação madeira-exclusão de chuvas permanece limitado, diante a complexos mecanismos e situações ainda a serem exploradas.

2.1.2 TEMPERATURA

A temperatura do ar é afetada por fatores como latitude, altitude e continentalidade e em escala de microclima, pela topografia e a inclinação. Geralmente, estudadas de forma conjunta, a temperatura e altitude interferem a formação de madeira, principalmente no que tange o incremento diamétrico (FRITZSONS; MANTOVANI; WREGE, 2016; ZANON; FINGER, 2010).

O incremento diamétrico de eucalipto em plantações florestais corresponde à atividade cambial, com estagnação ou crescimento em decorrência da temperatura e outros fatores, influenciando na espessura das camadas de crescimento (DOWNES; BEADLE; WORLEDGE, 1999). Variações na temperatura média, proporcionadas pela sazonalidade, provocam alternância de crescimento, cessando-o ou reduzindo-o em períodos com temperaturas mais baixas (ZANON; FINGER, 2010), comportamento observado em espécies do sul do Brasil. Clarke et al., (1999) estudaram os efeitos das diferenças de clima no crescimento e propriedades de madeira de *Eucalyptus* spp., concluíram que as árvores cultivadas no local mais frio obtiveram maiores densidades de madeira, enquanto o rendimento em polpa foi maior em árvores cultivadas no local quente.

As alternâncias de temperatura também estão ligadas à quantidade de reservas da planta para suportar períodos de estresse. O tecido de parênquima, principal fonte de reservas, armazena basicamente água e compostos de carbono e os conduz radialmente pelo xilema, câmbio e floema (GARTNER, 1997). Segundo Thomas; Montagu; Conroy, (2004), o aumento da temperatura contribuiu para o crescimento de *Eucalyptus camaldulensis* por favorecer a alocação de carbono no lenho. Desta forma, houve incremento em densidade, porém proporcionou menor condutividade hidráulica da água e vasos condutores com menores diâmetros.

2.1.3 DÉFICIT DE PRESSÃO DE VAPOR

Junto a temperatura, o déficit de pressão de vapor (DPV) são fortes influenciadores no cenário de composição e estratégias ecológicas (WIECZYNSKI et al., 2018), por indicarem as demandas atmosféricas de água pela planta. O DPV corresponde à diferença entre a pressão do vapor de água na saturação e a pressão real do vapor de água para uma determinada temperatura (YUAN et al., 2019), sendo fundamental para entendimento da dinâmica de fluxo de água no sistema. Estudo de avaliação da seca em uma vegetação dominada cerca de 80% por duas espécies

incluindo *Eucalyptus sclerophylla,* demostrou que o DPV exerce maior influência a transpiração e produtividade primária líquida que a temperatura sozinha, e quando combinado a seca esse efeito aumenta (EAMUS et al., 2013).

O DPV interfere no aumento em densidade da madeira de clones de eucalipto (ROCHA, 2018), sendo de melhor efeito com a combinação com o fator hídrico local. De modo geral, as espécies de eucalipto interagem fenotipicamente com o DPV de formas diferentes (COSTA et al., 2020; ROCHA, 2018), distinguindo em dois grupos de acordo com a disponibilidade de água do local de origem – regiões áridas e úmidas. Nas espécies originárias de regiões úmidas se prevê que os estômatos sejam mais sensíveis ao DPV, afim de manutenção da integridade hidráulica das folhas e xilema (CHOAT et al., 2012).

Já nas espécies de origem árida, há uma menor sensibilidade estomática em relação ao DPV, demonstrando uma coordenação das adaptações fisiológicas e estruturais(YUAN et al., 2019), com a adoção de estratégias de sobrevivência como reajuste hidráulico dos vasos condutores. Assim, os impactos do DPV no crescimento das plantas devem ser corretamente considerados para avaliar as respostas do ecossistema às condições climáticas futuras.

3 AJUSTES NOS ELEMENTOS DE VASOS, PROPORÇÃO DE CERNE-ALBURNO E PROPRIEDADES DA MADEIRA EM DÉFICIT HÍDRICO

3.1 VASOS: CONDUTORES E REGULADORES HÍDRICOS

O transporte eficiente de água em angiospermas é resultado do dinamismo dos elementos anatômicos da madeira, dependendo diretamente das características dos vasos e indiretamente do conjunto das células que os cercam (SHMULSKY; JONES, 2011). A combinação dos elementos celulares reflete na densidade da madeira, associada à resistência mecânica e às paredes das fibras, bem como à estrutura das células do vaso e do parênquima (NAIDOO et al., 2006). Desse modo, estabelece-se a relação entre a densidade e o espessamento das paredes dos vasos e fibras, como resposta também as condições ambientais adversas.

Sob a influência de diferentes situações climáticas, espécies de eucalipto reestruturam-se para assegurar seu desenvolvimento. A configuração anatômica de vasos, principalmente, confirma que a arquitetura hidráulica da madeira reflete a variação climática, observada em 28 espécies de eucalipto distribuídas em uma ampla

faixa de gradiente árido que compreende grande parte do território australiano, em estudo desenvolvido por Pfautsch et al., (2016). As abordagens anatômicas adaptativas, em sua maioria, relacionam-se à alteração de diâmetro de vasos, tendo pouca discussão sobre o espessamento da parede dos mesmos. Apesar da inexistência de dados corroboráveis, o papel funcional do espessamento da parede de vasos versa sobre a adaptação a condições de restrição hídrica (LENS et al., 2011).

A influência da área total ocupada por lúmens em vasos foi verificada em três espécies de eucalipto: *E. globulus, E. viminalis* e *E. grandis* com idades de 11 a 15 anos (BAROTTO et al., 2017). A relação indireta da menor espessura de vaso em detrimento do maior espaço ocupado por lúmens foi mais influente na condutividade hidráulica que a frequência vascular para esses eucaliptos, provenientes da Argentina.

Existem três interpretações dos motivos pelos quais ocorre o espessamento da parede de vaso. A princípio, refere-se ao fortalecimento da estrutura vascular, em espécies mais adaptadas aos ambientes secos, onde ocorrem pressões no xilema mais negativas (HACKE et al., 2001). Outro fator é para atenuar a resistência ao fluxo, diminuindo as forças de cisalhamento na parede do vaso (JEJE; ZIMMERMANN, 1979). E a última interpretação é de que o espessamento da parede do vaso pode diminuir o ângulo de contato entre a água e as paredes, favorecendo a molhabilidade das paredes e facilitando a recarga do vaso (KOHONEN; HELLAND, 2009).

Swenson e Enquist (2007) defendem a ideia de que o aumento de custo energético para a construção de paredes de vasos mais espessas, com maior utilização de carbono, resulta em maior resistência do caule para garantir condutividade hidráulica e evitar a cavitação. Logo, ocorre o decréscimo de energia alocada para o crescimento vertical, realocação do carbono e energia que poderia ser usado no crescimento e reprodução. Opinião semelhante foi defendida por Sperry, Hacke, Pittermann (2006), cujas plantas de locais com baixos potenciais de água requerem maior espessura da parede, isto é, paredes mais fortes, para resistir à implosão e à cavitação induzida pelo déficit hídrico.

Gradientes de temperatura e aridez podem não interferir no espessamento de parede de vasos. A avaliação anatômica de galhos de 24 espécies foi realizada em quatro locais distribuídos no leste da Austrália (ZIEMIŃSKA et al., 2013). As combinações de frio e úmido, frio e quente, quente e úmido e quente e seco para o desenvolvimento de espécies do gênero *Eucalyptus* e *Corymbia* não apresentaram modificação na espessura de parede de vasos, tendo essas, comportamentos

semelhantes, embora submetidas a condições contrastantes. No entanto, recomendase cautela ao inferir a relação destes resultados com os caules, visto que pode haver comportamento distinto dos elementos anatômicos ao longo da estrutura vertical das plantas.

Regiões vasculares onde ocorre o agrupamento, ou seja, vasos múltiplos, o contato parede-parede, resulta em uma dupla camada, proporcionando um espessamento indireto da parede do vaso (HACKE et al., 2001; JANSEN et al., 2011), o que pode conferir maior resistência. Outras mudanças ocasionadas pelo efeito do gradiente climático são relacionadas ao diâmetro e à frequência de vasos em eucalipto. Verificado por Harbusch (2014) e Pfautsch et al., (2016b), respectivamente, em 12 e 28 espécies de eucalipto, o clima de leste a oeste da Austrália foi determinante na alteração dessas variáveis anatômicas, na porção do alburno.

Em condição de restrição hídrica, onde a relação precipitação anual/evapotranspiração potencial é inferior a 0,5 configurando clima árido, os diâmetros dos vasos foram estreitos, apesar de frequentes, que resultou em uma rede de transporte de água segura, um efeito *trade-off* (PFAUTSCH et al., 2016b). As espécies *E. lesoueffi* e *E. regnans* caracterizaram-se por apresentar os comportamentos específicos a cada condição extrema, clima árido e clima úmido, respectivamente. Assim, confirma-se que as respostas anatômicas também estão relacionadas a espécie.

O diâmetro dos vasos foi menor em espécies de clima árido com aumento em gradiente climático. Todavia, foi verificado comportamento semelhante entre espécies de climas intermediários, e clima úmido. Essa tendência de estagnação de diâmetro dos vasos corresponde a possível segurança hidráulica, uma vez que foi atingido o limiar de crescimento dessa estrutura (PFAUTSCH et al., 2016a).

O gradiente de disponibilidade de água correlacionou fortemente com o diâmetro de vaso e densidade da madeira, em espécies de eucalipto oriundos de sítios da Austrália. Entretanto, os dados refletem que a adaptação da arquitetura hidráulica ocorre a longo prazo (PFAUTSCH et al., 2016a). Nessa mesma linha de pesquisa, Harbusch (2014) determinou o comportamento de 12 espécies de eucalipto ao longo de quatro zonas climáticas na Austrália (Figura 1).

Figura 1 – Diâmetro de vasos em 12 espécies de *Eucalyptus*, ao longo do gradiente climático da Austrália. As colorações expressam as zonas climáticas de árido, semiárido, seco sub úmido e muito úmido, gradualmente da esquerda para a direita.



Fonte: Harbusch (2014), adaptado.

Os resultados corroboram a teoria de segurança hidráulica, onde vasos com maiores diâmetros são encontrados em locais mais úmidos. Vale destacar o mesmo comportamento da espécie *E. regnans* frente a zona climática, cuja ocorrência é predominante em locais com umidade mais acentuada.

3.2 FORMAÇÃO E PROPORÇÃO DE CERNE E ALBURNO EM RESPOSTA ÀS CONDIÇÕES AMBIENTAIS

A distinção entre o cerne e alburno, ocorre como um processo de envelhecimento vegetal para regulação do armazenamento e condução de substâncias (HILLIS, 1987). A condução ascendente de água e solutos no caule ocorre no alburno, cuja área de conversão em cerne é altamente influenciada pelos ambientes com restrição hídrica (CHAN; RAYMOND; WALKER, 2013). A proporção de cerne e alburno em eucalipto, bem como em outras espécies, é utilizada como critério de classificação de uso da madeira, com significativa variação em função da espécie, idade, taxa de crescimento, práticas silviculturais e condições ambientais (BRITO et al., 2019; FREITAS et al., 2019; KUMAR; DHILLON, 2014; LOURENÇO; GOMINHO; PEREIRA, 2010).

Fatores climáticos influenciam a formação e proporção de cerne e alburno da madeira de eucalipto (ALMEIDA et al., 2020; MORAIS; PEREIRA, 2012). A porcentagem de cerne da madeira de *E. urophylla* foi alterada pela temperatura, precipitação, déficit hídrico no solo, índice de uso da água e uso da água eficiência, em ampla variação geográfica no Brasil (ALMEIDA et al., 2020). As menores precipitações, em diferentes ambientes de crescimento em Portugal, proporcionaram aumento da razão cerne:alburno (média de 1,82) em *Eucalyptus urophylla*, resultado também da interação das condições ambientais (MORAIS; PEREIRA, 2012). Entretanto, alguns estudos não demonstram influência das condições ambientais na proporção e formação de cerne e alburno, como em *E. grandis x E. urophylla* (FREITAS et al., 2019) e *Eucalyptus* sp (CHERELLI, 2015), resultado possivelmente pelo estreito gradiente de condições dos ambientes avaliados.

A primeira linha de defesa ao déficit hídrico é a redução de área foliar (TAIZ et al., 2017), que pode também influenciar a proporção de alburno nas árvores. Essa relação funcional entre a área foliar (Af) e a área do alburno (Aa) foi descrita por Huber (1928) citado por Zimmermann (1983) e Shinozaki et al., (1964) em que uma unidade de área foliar requer uma unidade equivalente de alburno para suporte.

A quantidade de folhas existente é proporcional à soma da área transversal dos caules, sendo o suporte de órgãos fotossintéticos realizado por caule e ramos considerados como conjunto de tubos unitários, na proporção de 1:1 (SHINOZAKI et al., 1964), teoria aplicável a várias madeiras de angiospermas. Em *E. globulus*, aos 18 anos de idade, o maior desenvolvimento da copa das árvores proporcionou elevados percentuais de alburno (MIRANDA; GOMINHO; PEREIRA, 2009).

Assim, a correlação entre o valor Huber (Af:Aa) e os gradientes climáticos foi estabelecida por diversos autores (CARTER; WHITE, 2009; GOTSCH et al., 2010; MENCUCCINI; GRACE, 1995). O resultado mostra o decréscimo desse valor em decorrência da perda de área foliar, frequente estratégia adotada pelas plantas sob déficit hídrico. Exemplos desse comportamento foram relatados para as espécies de *E. globulus, E. nitens* e *E. kochii* ssp., aos seis anos (BENYON et al., 2017; CARTER; WHITE, 2009).

A relação causal entre área foliar e área de alburno foi avaliada em *E. globulus* e *E. nitens*, na Tasmânia. As espécies foram avaliadas a diferentes disponibilidades hídricas, sendo precipitação natural (515 mm ano⁻¹) e irrigação. A maior disponibilidade de água aumentou a relação (Af:Aa), aos seis anos de idade. Destaca-

se que dentre as variáveis, o fator genético foi o mais responsivo, tendo *E. globulus* maior relação Af:Aa que *E. nitens* (WHITE et al., 1998). Todavia, outros trabalhos não encontraram correlação entre o valor de Huber e o clima ou a disponibilidade hídrica (ALMEIDA et al., 2020; WILLIGEN; PAMMENTER, 1998).

3.3 AUMENTO DE DENSIDADE EM FUNÇÃO DA MENOR DISPONIBILDIADE DE ÁGUA NO SOLO

Variáveis como espessura de parede de fibras, arranjo e espessura da parede de vasos, formação de anel de crescimento, acúmulo de açúcares, suporte mecânico e resistência à cavitação são consideradas influentes na densidade da madeira de folhosas (GALLE et al., 2010; HACKE et al., 2001; ROQUE; TOMAZELO-FILHO, 2007). Somado a isso, situações em que a oferta de água é limitada são determinantes para as alterações na formação de madeira, tendo efeito mais acentuado na variação de densidade.

A densidade básica da madeira, ou seja, a massa seca por unidade de volume saturado, reflete o investimento ou o armazenamento de carbono estrutural durante a vida útil da planta. Nesse sentido, maiores ritmos de crescimento proporcionarão incremento em lenho inicial, e maiores proporções de madeira juvenil, dependendo do estádio fisiológico, pode resultar em menores densidades, principalmente decorrentes da precoce formação das células. Esse comportamento, por vezes, é proveniente de ambientes onde há maior precipitação e melhor distribuição das mesmas ao longo do ano (OLIVEIRA et al., 2011). Meneses et al., (2015) estudando o efeito de diferentes sítios na densidade da madeira de *Eucalyptus urophylla*, encontraram variação na densidade básica relacionado à precipitação. As árvores com melhores crescimentos, oriundos dos locais de maiores precipitações (Sul de Minas), apresentaram os menores valores de densidade básica, resposta da maior proporção de lenho inicial e incremento da árvore.

Por outro lado, maiores densidades de madeira são associadas a taxas de crescimento mais lentas e períodos de vida mais longos (MARTÍNEZ-CABRERA et al., 2011; RAYMOND; MUNERI, 2000). Nesses casos, a menor disponibilidade de água pode ter importante contribuição, por configurar condição desfavorável ao crescimento e desenvolvimento da planta. Em outras palavras, a menor disponibilidade de água interfere a formação e expansão de células, fazendo com que

o dispêndio de energia seja em fortalecimento das estruturas em detrimento ao crescimento.

Um fator relacionado ao aumento da densidade de madeira com menor oferta de água é a segurança hidráulica à cavitação e implosão (HACKE et al., 2001b). Por ser um preditor de propriedades mecânicas, a densidade da madeira, é tipicamente relacionada ao suporte contra gravidade, vento e outros fenômenos naturais e meteorológicos. O reforço das paredes de vasos, das fibras e o contato vaso-vaso correspondem a estratégias para minimizar os efeitos da pressão negativa pela quantidade reduzida de água.

Embora haja alteração no arranjo dos vasos sob déficit hídrico, e entre lenhos inicial e tardio, deve-se considerar que a proporção das alterações sobre a densidade da madeira é mais preponderante para as dimensões de fibras. Provavelmente, os efeitos na variação da densidade da madeira entre os anéis seja resposta dos aumentos das espessuras das fibras, acentuada no lenho tardio (ROQUE; TOMAZELO-FILHO, 2007). Dois motivos principais caracterizam a densidade da madeira como característica fundamental nas estratégias ecológicas das plantas. Em primeiro lugar, está associada a estratégias hidráulicas, influenciada por uma anatomia complexa (SCHULDT et al., 2013). Em segundo lugar, associada a estratégias mecânicas da planta, onde madeiras mais densas tendem a ser mais rígidas e mais resistentes (CHAVE et al., 2009). Isso mostra quanto a estrutura anatômica influencia na densidade da madeira, conforme os dados encontrados por Ziemińska et al., (2013).

Diferentes espécies, do leste da Austrália, foram avaliadas em combinação dos fatores climáticos de temperatura e umidade. Os destaques na Figura 2 referem-se a condição de fria-seca e quente-seca, representados nas espécies pelas cores azul e vermelho, respectivamente. Ziemińska et al., (2013) avaliaram a contribuição dos elementos anatômicos nos valores de densidade de madeira e observaram que a espessura de parede de fibra foi a variável mais importante na distinção das densidades, seguida por parênquima radial e lúmen dos vasos.

Figura 2 – Contribuição de estruturas anatômicas na densidade básica da madeira de galhos de *Eucalyptus*, dispostas em ordem crescente (de baixo para cima). Números grandes de densidade indicam a densidade total da madeira, e os números pequenos

indicam densidade não vascular. As frações métricas médias em todas as espécies são mostradas na barra na parte superior da figura.



Fonte: Ziemińska et al., (2013), adaptado.

A espécie *E. tenuiramis* demonstrou a maior densidade e foi cultivada em condição seca, corroborando com a teoria que o déficit hídrico tende a alterar a configuração dos elementos anatômicos, bem como a densidade básica da madeira.

Outra possível contribuição para aumento de densidade da madeira em menor oferta de água é o acúmulo de açúcares. Em condições de déficit hídrico, as reservas de carboidratos não-estruturais apoiam o metabolismo e crescimento das árvores quando os fotoassimilados atuais são insuficientes, oferecendo resiliência em tempos de estresse (HARTMANN; TRUMBORE, 2016; JAKOB, 2016). Entretanto, os autores ressalvam a limitação da pesquisa, por se concentrarem na dinâmica do carboidrato não estrutural apenas em compartimentos acima do solo. As mudanças de concentração de carboidratos não estruturais durante a seca, todavia, são bastante inconclusivas; ora expressando aumento, ora diminuição (GALVEZ; LANDHÄUSSER; TYREE, 2011; MITCHELL et al., 2013).

Portanto, os elevados valores de densidade básica podem refletir um grande investimento em carbono estrutural para a formação de paredes celulares, taxas de crescimento lento e vasos menores que possuem condutividade limitada (PFAUTSCH et al., 2011). Como resposta a ambientes semi-áridos a áridos, a densidade da madeira é resultado de reduções no componente de lúmen de fibra, acompanhado de parênquima axial crescente que possui capacidade de armazenamento de água (HARBUSCH, 2014).

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

As diferentes respostas das espécies do gênero *Eucalyptus* em relação aos eventos climáticos extremos, indicam que nem sempre há congruência de comportamento. Fato que pode ser justificado pela maior resistência ou sensibilidade às condições ambientais adversas, como o déficit hídrico. A resistência e a sensibilidade de algumas espécies pode resultar em modificações estruturais nos tecidos. Tais mudanças nas características anatômicas da madeira, como o espessamento de parede de vasos e razão cerne/alburno podem explicar parcialmente o crescimento diferencial ou a adaptação a condição imposta.

A reconfiguração do custo energético para resistir ao déficit hídrico, como perda de área foliar e a construção de paredes mais espessas com maior alocação de carbono torna-se fator contribuinte na tolerância de algumas espécies. Contudo, pouca atenção tem sido desprendida para a influência do déficit hídrico na razão cerne/alburno.

Atenção de pesquisadores deve ser dada aos materiais provenientes de gradientes climáticos, uma vez que a variabilidade na anatomia da madeira não só altera ao funcionamento biológico e hidráulico de uma árvore, mas também pode influenciar as algumas propriedades tecnológicas da madeira, como químicas e mecânicas, com impactos substanciais na silvicultura.

5. REFERÊNCIAS

ALI, A. et al. Climatic water availability is the main limiting factor of biotic attributes across large-scale elevational gradients in tropical forests. **Science of the Total Environment**, v. 647, p. 1211–1221, 2019.

ALMEIDA, M. N. F. et al. Heartwood variation of *Eucalyptus urophylla* is influenced by climatic conditions. **Forest Ecology and Management**, v. 458, p. 1–10, 2020.

ARCOVA, F. C. S.; CICCO, V. DE; ROCHA, P. A. B. Precipitação efetiva e interceptação das chuvas por floresta de Mata Atlântica em uma microbacia experimental em Cunha - São Paulo. **Revista Árvore**, v. 27, n. 2, p. 257–262, 2003.

ARNAUD, C. et al. Interactions between the mechanical and hydraulic properties of eucalyptus trees under different environmental conditions of fertilization and water availability. **BioResources**, v. 14, n. 3, p. 7157–7168, 2019.

BARBOSA, T. L. et al. Influence of site in the wood quality of *Eucalyptus* in plantations in Brazil. **Southern Forests**, v. 81, n. 3, p. 247–253, 2019.

BARIGAH, T. S. et al. Water stress-induced xylem hydraulic failure is a causal factor

of tree mortality in beech and poplar. **Annals of Botany**, v. 112, n. 7, p. 1431–1437, 2013.

BAROTTO, A. J. et al. Wood density and anatomy of three eucalyptus species: Implications for hydraulic conductivity. **Forest Systems**, v. 26, n. 1, p. 1–11, 2017.

BENYON, R. G. et al. Stand-level variation in evapotranspiration in non-water-limited eucalypt forests. **Journal of Hydrology**, v. 551, p. 233–244, 2017.

BINKLEY, D. et al. The interactions of climate, spacing and genetics on clonal Eucalyptus plantations across Brazil and Uruguay. **Forest Ecology and Management**, v. 405, p. 271–283, 2017.

BONAN, G. B. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. **Science**, v. 320, n. 1, p. 1444–1449, 2008.

BOURNE, A. E. et al. Species climate range influences hydraulic and stomatal traits in Eucalyptus species. **Annals of Botany**, v. 120, n. 1, p. 123–133, 2017.

BRÄUNING, A. et al. Studying tree responses to extreme events. **Frontiers in plant science**, v. 8, n. 506, 2017.

BRITO, A. S. et al. Effect of planting spacing in production and permeability of heartwood and sapwood of *Eucalyptus* wood. **Floresta e Ambiente**, v. 26, n. 1, p. 1–9, 2019.

BYRNE, M. et al. **Adaptation to climate in widespread eucalypt species**. National Climate Change Adaptation Research Facility, Gold Coast, 2013. 86 p.

CARLQUIST, S. Non-random vessel distribution in Woods: patterns, modes, diversity, correlations. **Aliso**, v. 27, n. 1, p. 39–58, 2009.

CARTER, J. L.; WHITE, D. A. Plasticity in the Huber value contributes to homeostasis in leaf water relations of a mallee Eucalypt with variation to groundwater depth. **Tree Physiology**, v. 29, n. 11, p. 1407–1418, 2009.

CASTRO, V. R. et al. Efeito da aplicação do potássio, do sódio e da disponibilidade hídrica na densidade aparente a 12% de umidade do lenho juvenil de árvores de *Eucalyptus grandis*. **Ciencia Florestal**, v. 27, n. 3, p. 1017–1027, 2017.

CHAN, J. M.; RAYMOND, C. A.; WALKER, J. C. F. Development of heartwood in response to water stress for radiata pine in Southern New South Wales, Australia. **Trees**, v. 27, n. 3, p. 607–617, 2013.

CHAVE, J. et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, v. 12, n. 4, p. 351–366, 2009.

CHERELLI, S. G. **Cerne e alburno em eucaliptos: influência da espécie e da idade nas propriedades tecnológicas**. 2015. 165 f. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Botucatu, 2015.

CHOAT, B. et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought.

Nature, v. 491, n. 7426, p. 752–755, 2012.

CLARKE, C. R. E. et al. Effect of differencesnin climate on growth, wood, and pulp properties of nine eucalypt species at two sites. **Tappi Journal**, v. 82, n. 7, p. 89–99, 1999.

COSTA, S. E. L. et al. The effects of contrasting environments on the basic density and mean annual increment of wood from eucalyptus clones. **Forest Ecology and Management**, v. 458, 2020.

DE MICCO, V. et al. From xylogenesis to tree rings: Wood traits to investigate tree response to environmental changes. **IAWA Journal**, v. 40, n. 2, p. 155–182, 2019.

DELZON, S. et al. Mechanism of water-stress induced cavitation in conifers: Bordered pit structure and function support the hypothesis of seal capillary-seeding. **Plant, Cell and Environment**, v. 33, n. 12, p. 2101–2111, 2010.

DOWNES, G.; BEADLE, C.; WORLEDGE, D. Daily stem growth patterns in irrigated *Eucalyptus globulus* and *E. nitens* in relation to climate. **Trees**, v. 14, n. 2, p. 102–111, 1999.

DRAKE, P. L. **Drought traits of Eucalyptus gomphocephala in Yalgorup National Park**. 2008. 241 f. Tese (Doutorado em Ciências Naturais) - Edith Cowan University, Western Australia, 2008.

DREW, D. M.; PAMMENTER, N. W. Vessel frequency, size and arrangement in two Eucalypt clones growing at sites differing in water availability. **New Zealand Journal of Forestry**, v. 51, n. 3, p. 23–28, 2006.

EAMUS, D. et al. Global change-type drought-induced tree mortality: Vapor pressure deficit is more important than temperature per se in causing decline in tree health. **Ecology and Evolution**, v. 3, n. 8, p. 2711–2729, 2013.

ELLI, E. F. et al. Assessing the growth gaps of *Eucalyptus* plantations in Brazil – magnitudes, causes and possible mitigation strategies. **Forest Ecology and Management**, v. 451, 2019.

FERNÁNDEZ-DE-UÑA, L. et al. Xylem and leaf functional adjustments to drought in *Pinus sylvestris* and *Quercus pyrenaica* at their elevational boundary. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 1–12, 2017.

FICHOT, R. et al. Common trade-offs between xylem resistance to cavitation and other physiological traits do not hold among unrelated *Populus deltoides* x *Populus nigra* hybrids. **Plant, Cell and Environment**, v. 33, n. 9, p. 1553–1568, 2010.

FRANCO, M. P. Plasticidade de árvores de Eucalyptus grandis no contexto das mudanças climáticas : interação do déficit hídrico e da fertilização no crescimento e qualidade do lenho das árvores. 2018. 172 f.Tese (Doutorado em Recursos Florestais) - Universidade de São Paulo Escola Superior de Agricultura " Luiz de Queiroz", Piracicaba, 2018.

FREITAS, T. P. et al. Environmental effect on growth and characteristics of Eucalyptus wood. **Floresta e Ambiente**, v. 26, n. 4, p. 1–9, 2019.

FRITZSONS, E.; MANTOVANI, L. E.; WREGE, M. S. Relação entre altitude e temperatura: uma contribuição ao zoneamento climático no Estado de Santa Catarina, Brasil. **Revista Brasileira de Climatologia**, v. 18, n. 10, p. 80–92, 2016.

GALLE, A. et al. Responses of wood anatomy and carbon isotope composition of *Quercus pubescens* saplings subjected to two consecutive years of summer drought. **Annals of Forest Science**, v. 67, n. 8, p. 809, 2010.

GALVEZ, D. A.; LANDHÄUSSER, S. M.; TYREE, M. T. Root carbon reserve dynamics in aspen seedlings: Does simulated drought induce reserve limitation? **Tree Physiology**, v. 31, n. 3, p. 250–257, 2011.

GARTNER, B. L. Plant Stems: physiology and functional morphology. **Tree Physiology**, v. 17, p. 603–604, 1997.

GAVINET, J.; OURCIVAL, J.-M.; LIMOUSIN, J.-M. Rainfall exclusion and thinning can alter the relationships between forest functioning and drought. **New Phytologist**, v. 223, n. 3, p. 1267–1279, 2019.

GOTSCH, S. G. et al. Allocation to leaf area and sapwood area affects water relations of co-occurring savanna and forest trees. **Oecologia**, v. 163, n. 2, p. 291–301, 2010.

GOUVEA, A. F. G. et al. Efeito do sítio nas características tecnológicas da madeira de *Eucalyptus* para produção de celulose Kraft. **Revista Ciência da Madeira**, v. 3, n. 2, p. 102–115, 2012.

HACKE, U. G. et al. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. **Oecologia**, v. 126, n. 4, p. 457–461, 2001a.

HARBUSCH, M. **The effect of climate variables on sapwood anatomy of Eucalyptus**. 2014. 304 f. Tese (Doutorado) - University of Sydney, Faculty of Agriculture and Environment, Sydney, 2014.

HARTMANN, H.; TRUMBORE, S. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees - from what we can measure to what we want to know. **The New phytologist**, v. 211, n. 2, p. 386–403, 2016.

HE, P. et al. Growing-season temperature and precipitation are independent drivers of global variation in xylem hydraulic conductivity. **Global Change Biology**, 2019.

HILLIS, W. . Heartwood and tree exudates. Berlim: Springer-Verlag, 1987.

JAKOB, S. Water relations during drought and the recovery from drought in two *Eucalyptus* species with contrasting water-use strategies. 2016. 99 f. Tese (Doutorado em Biologia de Plantas) - University of Western Australia, 2016.

JANSEN, S. et al. Do quantitative vessel and pit characters account for ion-mediated changes in the hydraulic conductance of angiosperm xylem? **New Phytologist**, v. 189, n. 1, p. 218–228, 2011.

JEJE, A. Y. A.; ZIMMERMANN, M. H. Resistance to water flow in xylem vessels. **Journal of Experimental Botany**, v. 30, n. 4, p. 817–827, 1979.

JOHNSON, D. M. et al. Hydraulic safety margins and embolism reversal in stems and leaves: Why are conifers and angiosperms so different? **Plant Science**, v. 195, p. 48–53, 2012.

KOHONEN, M. M.; HELLAND, Å. On the function of wall sculpturing in xylem conduits. **Journal of Bionic Engineering**, v. 6, n. 4, p. 324–329, 2009.

KUMAR, A.; DHILLON, G. P. S. Variation of sapwood and heartwood content in halfsib progenies of *Eucalyptus tereticornis* Sm. **Indian Journal of Natural Products and Resources**, v. 5, n. 4, p. 338–344, 2014.

LARCHEVÊQUE, M. et al. How does drought tolerance compare between two improved hybrids of balsam poplar and an unimproved native species? **Tree Physiology**, v. 31, n. 3, p. 240–249, 2011.

LENS, F. et al. Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus Acer. **New Phytologist**, v. 190, n. 3, p. 709–723, 2011.

LENS, F. et al. Herbaceous angiosperms are not more vulnerable to drought-induced embolism than angiosperm trees. **Plant Physiology**, v. 172, p. 661–667, 2016.

LI, S. et al. Intervessel pit membrane thickness as a key determinant of embolism resistance in angiosperm xylem. **IAWA Journal**, v. 37, n. 2, p. 152–171, 2016.

LOURENÇO, A.; GOMINHO, J.; PEREIRA, H. Pulping and delignification of sapwood and heartwood from *Eucalyptus globulus*. **Journal of Pulp and Paper Science**, v. 36, n. 3–4, p. 85–90, 2010.

LOVISOLO, C.; SCHUBERT, A. Effects of water stress on vessel size and xylem hydraulic conductivity in *Vitis vinifera* L. **Journal of Experimental Botany**, v. 49, n. 321, p. 693–700, 1998.

MARTÍNEZ-CABRERA, H. I. et al. Integration of vessel traits, wood density, and height in angiosperm shrubs and trees. **American Journal of Botany**, v. 98, n. 5, p. 915–922, 2011.

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

MENCUCCINI, M.; GRACE, J. Climate influences the leaf area/sapwood area ratio in Scots pine. **Tree Physiology**, v. 15, n. 1, p. 1–10, 1995.

MENDIVELSO, H. A. et al. Climatic influences on leaf phenology, xylogenesis and radial stem changes at hourly to monthly scales in two tropical dry forests. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 216, p. 20–36, 2016.

MENESES, V. A. et al. Efeito da idade e do sítio na densidade básica e produção de massa seca de madeira em um clone do *Eucalyptus urophylla*. **Scientia Forestalis**, v. 43, n. 105, p. 101–116, 2015.

MIRANDA, I.; GOMINHO, J.; PEREIRA, H. Variation of heartwood and sapwood in

18-year-old *Eucalyptus globulus* trees grown with different spacings. **Trees**, v. 23, n. 2, p. 367–372, 2009.

MITCHELL, P. J. et al. Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. **New Phytologist**, v. 197, n. 3, p. 862–872, 2013.

MORAIS, M. C.; PEREIRA, H. Variation of extractives content in heartwood and sapwood of *Eucalyptus globulus* trees. **Wood Science and Technology**, v. 46, n. 4, p. 709–719, 2012.

MORRIS, H. et al. Vessel diameter is related to amount and spatial arrangement of axial parenchyma in woody angiosperms. **Plant, Cell & Environment**, v. 41, n. 1, p. 245–260, 2018.

NAIDOO, S.; ZBOŇÁK, A.; AHMED, F. The effect of moisture availability on wood density and vessel characteristics of *Eucalyptus grandis* in the warm temperate region of South Africa. **Proceedings of the 5th International Symposium on Wood Structure and Properties**, 2014, p. 117–122, 2006.

OGASA, M. et al. Recovery performance in xylem hydraulic conductivity is correlated with cavitation resistance for temperate deciduous tree species. **Tree Physiology**, v. 33, n. 4, p. 335–344, 2013.

OLIVEIRA, B. R. U. et al. Correlações dendroclimatológicas do *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden na região de Rio Claro, RJ. **Ciencia Florestal**, v. 21, n. 3, p. 495–504, 2011.

OTTO, M. S. G. et al. Fotossíntese, condutância estomática e produtividade de clones de *Eucalyptus* sob diferentes condições edafoclimáticas. **Revista Árvore**, v. 36, n. 3, p. 431–439, 2013.

PACHECO, A.; CAMARERO, J. J.; CARRER, M. Linking wood anatomy and xylogenesis allows pinpointing of climate and drought influences on growth of coexisting conifers in continental Mediterranean climate. **Tree Physiology**, v. 36, n. 4, p. 502–512, 2016.

PFAUTSCH, S. et al. Diurnal patterns of water use in *Eucalyptus victrix* indicate pronounced desiccation-rehydration cycles despite unlimited water supply. **Tree Physiology**, v. 31, n. 10, p. 1041–1051, 2011.

PFAUTSCH, S. et al. Vessel diameter and related hydraulic traits of 31 *Eucalyptus* species arrayed along a gradient of water availability. **Ecology**, v. 97, n. 6, p. 1626, 2016a.

PFAUTSCH, S. et al. Climate determines vascular traits in the ecologically diverse genus *Eucalyptus*. **Ecology Letters**, v. 19, n. 3, p. 240–248, 2016b.

PLOYET, R. et al. A systems biology view of wood formation in *Eucalyptus grandis* trees submitted to different potassium and water regimes. **New Phytologist**, v. 223, n. 2, p. 766–782, 2019.

POU, A. et al. Anisohydric behaviour in grapevines results in better performance

under moderate water stress and recovery than isohydric behaviour. **Plant and Soil**, v. 359, n. 1–2, p. 335–349, 2012.

PRISLAN, P. et al. Annual cambial rhythm in *Pinus halepensis* and *Pinus sylvestris* as indicator for climate adaptation. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, n. 1923, p.1-15, 2016.

RAMIREZ, J. L. M. **Condições edafoclimáticas na produtividade e massa específica de madeira de eucalipto**. 2013. 153 f. Dissertação (Mestrado em Engenharia Agrícola) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2013.

RAO, K. V. M.; RAGHAVENDRA, A. S.; REDDY, K. J. **Physiology and molecular biology of stress tolerance in plants**. Springer, 2006. 345 p.

RAYMOND, C. A.; MUNERI, A. Effect of fertilizer on wood properties of *Eucalyptus globulus*. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 30, n. 1, p. 136–144, 2000.

ROCHA, S. M. G. **Densidade básica da madeira de eucalipto em gradientes climáticos no Brasil**. 2018. 48 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais) -Universidade Federal do Espírito Santo, Jerônimo Monteiro, 2018.

ROQUE, R. M.; TOMAZELO-FILHO, M. Relationships between anatomical features and intra-ring wood density profiles in *Gmelina arborea* applying X-ray densitometry. **Cerne**, v. 13, n. 4, p. 384–392, 2007.

SCHULDT, B. et al. Changes in wood density, wood anatomy and hydraulic properties of the xylem along the root-to-shoot flow path in tropical rainforest trees. **Tree Physiology**, v. 33, n. 2, p. 161–174, 2013.

SEARSON, M. J. et al. Wood, density and anatomy of water-limited eucalypts. **Tree Physiology**, v. 24, n. 11, p. 1295–1302, 2004.

SHINOZAKI, K. . et al. A quantitative analysis of plant form – the pipe model theory I. basic analyses. **Japanese Journal of Ecology**, v. 14, n. 3, p. 97–105, 1964.

SHMULSKY, R.; JONES, P. D. Forest products & Wood science: an introduction. 6. ed. Wiley-Blackwell, 2011, 483 p.

SPERRY, J. S.; HACKE, U. G.; PITTERMANN, J. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. **American Journal of Botany**, v. 93, n. 10, p. 1490–1500, 2006.

SPERRY, J. S.; TYREE, M. T. Mechanism of water stress-induced xylem embolism. **Plant Physiology**, v. 88, n. 3, p. 581–587, 1988.

STAPE, J. L. et al. Water use, water limitation, and water use efficiency in a *Eucalyptus* plantation. **Bosque (Valdivia)**, v. 25, n. 2, p. 35–41, 2004.

SWENSON, N. G. et al. The biogeography and filtering of woody plant functional diversity in North and South America. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, n. 8, p. 798–808, 2011.

SWENSON, N. G.; ENQUIST, B. J. Ecological and evolutionary determinants of a
key plant functional trait: Wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. **American Journal of Botany**, v. 94, n. 3, p. 451–459, 2007.

TAIZ, L. et al. Fisiologia Vegetal. 6. ed. Porto Alegre: Artmed. 2017.

THOMAS, D. S.; MONTAGU, K. D.; CONROY, J. P. Changes in wood density of *Eucalyptus camaldulensis* due to temperature - The physiological link between water viscosity and wood anatomy. **Forest Ecology and Management**, v. 193, n. 1–2, p. 157–165, 2004.

THOMAS, D. S.; MONTAGU, K. D.; CONROY, J. P. Temperature effects on wood anatomy, wood density, photosynthesis and biomass partitioning of *Eucalyptus grandis* seedlings. **Tree Physiology**, v. 27, n. 2, p. 251–260, 2007.

URLI, M. et al. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. **Tree Physiology**, v. 33, n. 7, p. 672–683, 2013.

VENTER, F. L. Environmental factors affecting wood properties of *Eucalyptus* spp. grown on the Zululand Coastal Plain and along the Mpumalanga Escarpment of South Africa. 2003. 142 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais) - University of Natal, Durban, 2003.

WHITE, D. et al. The influence of drought on the relationship between leaf and conducting sapwood area in Eucalyptus globulus and Eucalyptus nitens. **Trees**, v. 12, n. 7, p. 406–414, 1998.

WIECZYNSKI, D. J. et al. Climate shapes and shifts functional biodiversity in forests worldwide. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 116, n. 2, p. 1–6, 2018.

WILLIGEN, C. V.; PAMMENTER, N. W. Relationship between growth and xylem hydraulic characteristics of clones of *Eucalyptus* spp. at contrasting sites. **Tree Physiology**, v. 18, n. 8–9, p. 595–600, 1998.

YUAN, W. et al. Increased atmospheric vapor pressure deficit reduces global vegetation growth. **Science Advances**, v. 5, n. 8, p. 1–13, 2019.

ZANON, M. L. B.; FINGER, C. A. G. Relação de variáveis meteorológicas com o crescimento das árvores de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze em povoamentos implantados. **Ciencia Florestal**, v. 20, n. 3, p. 467–476, 2010.

ZIEMIŃSKA, K. et al. Fibre wall and lumen fractions drive wood density variation across 24 Australian angiosperms. **AoB PLANTS**, v. 5, p. 1–14, 2013.

ZIMMERMANN, M. H. **Xylem structure and the ascent of sap**. Springer Verlag, Berlin, 1983.

CAPÍTULO II

Exclusão e regime de chuvas em áreas de plantio comercial modificam arquitetura hidráulica de eucaliptos

RESUMO

O aumento de temperatura global resulta em modificações nos regimes de chuva e pode provocar alterações estruturais e funcionais nas árvores. Cada vegetal é forcado a enfrentar limites de segurança hidráulica, e adotam um comportamento para regular seu status hídrico. O objetivo do trabalho foi avaliar as estratégias adaptativas do xilema de clones de eucalipto em diferentes ambientes com exclusão de chuva, a fim de prognosticar os ajustes hidráulicos frente às mudanças climáticas. Foram analisados dois clones: Eucalyptus urophylla e E. grandis x E. camaldulensis aos seis anos, em 4 sítios do Brasil distribuídos em gradiente de chuva, em duas condições hídricas: com 100% de água (W) e com exclusão de 33% da chuva (WE). As características da anatomia do xilema foram avaliadas em intervalos anuais, com média para todo o período de crescimento das sete árvores amostradas em cada sítio e exclusão de chuva. A interação sítio x exclusão de chuva para os clones foi avaliada quanto a análise conjunta. As relações entre os pares univariados foram analisadas por regressões lineares. E. urophylla foi mais produtivo em todos os sítios, mesmo sob exclusão de chuvas, com maior crescimento radial. Ambos clones tiveram efeito significativo do sítio, sendo maior o efeito da exclusão de chuvas em E. grandis x E. camaldulensis no diâmetro, área e espessura da parede de vaso, espessura da parede dupla, área de condução, índice de composição do vaso, condutividades hidráulicas teórica e potencial, resistência a implosão e a vulnerabilidade. Em Eucalyptus urophylla, a espessura de parede do vaso foi mais responsiva em função das condições W e WE, com efeito em espessura da parede dupla e resistência a implosão. Outras estratégias de ajustes hidráulicos foram observadas como a maior ocorrência de tilose e trade off entre diâmetro e frequência de vasos para E. grandis x E. camaldulensis. A maior variação na densidade da madeira foi explicada pelas variações na área do lúmen dos vasos do xilema e pela resistência à implosão.

PALAVRAS-CHAVE: Interceptação da chuva, Seca, *Trade off*, Xilema secundário, Elemento de vaso.

1. INTRODUÇÃO

As mudanças climáticas, eventos extremos de alterações dos regimes das precipitações (RAWAL et al., 2014) e ondas de calor (ASPINWALL et al., 2019) têm sido relacionados com a suscetibilidade das plantas à disfunção hidráulica e alterações nas taxas de crescimento das espécies de eucalipto. A sobrevivência e crescimento das plantas estão diretamente ligados à capacidade do xilema de transportar água (SANTINI et al., 2018), e a manutenção da atividade cambial, que interage com o meio ambiente

que, por fim, tem efeito na arquitetura hidráulica da planta (ISLAM; RAHMAN; BRÄUNING, 2019). Em angiospermas, o transporte é realizado por células que exibem um avançado processo de diferenciação e são mortas na maturidade (OHTANI et al., 2017). A função de transporte é realizada pelo que resta desta célula, uma estrutura oca delimitada por uma parede celular resistente, espessa e lignificada, que permite suportar as tensões da coluna de água necessárias à condução da seiva em longas distâncias, entre a raiz e folhas (Tyree and Ewers, 1991; Brodersen et al., 2019).

A versatilidade da arquitetura hidráulica possibilita a manutenção de um fluxo contínuo de água, diante da disponibilidade e demanda (TYREE; EWERS, 1991), com *trade-off* entre a segurança hidráulica e eficiência do uso da água (SPERRY; MEINZER; MCCULLOH, 2008). Para manutenção de um fluxo contínuo, as angiospermas seguem diferentes estratégias para manter a integridade hidráulica baseada na variação da ultraestrutura do elemento de vaso (LENS et al., 2016; PFAUTSCH et al., 2018), como o alongamento e espessamento de células e diferente arranjos vasculares, sendo essas condicionadas por fatores ambientais (DE MICCO et al., 2019).

Dentre as angiospermas, o gênero *Eucalyptus* é amplamente plantado em regiões tropicais e subtropicais, cuja boa adaptação ambiental decorre de sua plasticidade fenotípica, com altas taxas de crescimento e de densidade de madeira satisfatória (MARTINS; SOARES; SILVA, 2014). Mundialmente, nove espécies e os seus híbridos compõem 90% das florestas plantadas de eucalipto, sendo elas: *E. camaldulensis, E. grandis, E. tereticornis, E. globulus, E. nitens, E. urophylla, E. saligna, E. dunnii, e E. pellita* (STANTURF et al., 2013). No Brasil, as características de produtividade e qualidade dos *Eucalyptus* são resultado do intenso e contínuo trabalho de melhoramento genético (GRATTAPAGLIA et al., 2012).

Naturalmente, *E. camaldulensis* exibe os vasos com grandes diâmetro e área do lúmen, com valores que podem variar de 128 µm a 134 µm, os menores valores densidade da madeira das raízes e resistência à implosão dos vasos (SANTINI et al., 2018). O investimento em melhoramento genético com a hibridação, combinado aos plantios em larga escala no Brasil (ZANETTI; RADE; BOGNOLA, 2008), que abrangem distintas condições ambientais, podem influenciar a diferenciação dos elementos condutores deste gênero. Essas mudanças fenotípicas são avaliadas por indicadores derivados das características do xilema, como a composição do vaso, potencial e condutividade hidráulica teórica, resistência à implosão de vasos e índice de vulnerabilidade à seca (Fichot et al., 2010; Santini et al., 2016, 2018; Zanne et al., 2010).

A relação e possíveis interações de características do xilema com a seca por meio de exclusão de chuva em diferentes sítios é uma maneira de revelar novas estratégias ou prever os limites para os condutores hidráulicos do xilema diante das mudanças climáticas (ESTIARTE et al., 2016; GAVINET; OURCIVAL; LIMOUSIN, 2019). Se a exclusão de chuva afetar aos índices anatômicos de forma significativa, a estratégia de ajuste do desenho hidráulico foi insuficiente para desencadear alterações na diferenciação dos elementos de vaso caracterizando o *trade-off* entre a segurança hidráulica e eficiência no transporte da água. Caso a redução de água não altere de forma significativa as variáveis, identifica-se uma margem de segurança para o *trade-off* das espécies estudadas nos respectivos sítios. O objetivo desta pesquisa foi avaliar as estratégias adaptativas do xilema de clones comerciais de eucalipto em diferentes ambientes com exclusão de chuva, a fim de prognosticar os ajustes hidráulicos frente às mudanças climáticas.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Locais e caracterização meteorológica do experimento

Parcelas experimentais padronizadas foram avaliadas em 4 locais do Brasil: Belo Oriente e Bocaiúva (estado de Minas Gerais), Rio Verde (estado de Goiás) e Mogi Guaçu (estado de São Paulo), distintos em características edafoclimáticas (ver Binkley et al., 2017, <u>material suplementar, Tabela S1</u>).

Dados meteorológicos foram obtidos do Instituto Nacional de Meteorologia -INMET (<u>www.inmet.gov.br</u>), de estações automáticas de superfície instaladas próximas aos municípios experimentais, exceto para Belo Oriente - MG, cujos dados foram obtidos localmente. Foram registradas sete variáveis meteorológicas: temperatura do ar média, máxima e mínima, umidade relativa média, velocidade do vento a 2 metros, radiação solar global e precipitação para o período experimental de 2012 a 2018, as quais foram utilizadas para a caracterização do balanço hídrico. A ausência de dados correspondentes ao período foi preenchida por outras bases meteorológicas, seguindo a metodologia de preenchimento de falhas utilizada por Elli et al. (2019).

Para caracterizar o déficit hídrico do solo (DEF) foi realizado o balanço hídrico climatológico sequencial em escala mensal conforme apresentado por Thornthwaite e Mather em 1955 (CAMARGO, 1962), para todo o período de crescimento das plantas (2012 a 2018). Para a condição WE, foi aplicada a redução de 33% do volume de precipitação total. O DEF anual foi obtido pela soma dos déficits hídricos mensais. A

capacidade de armazenamento de água no solo foi calculada para dois metros de profundidade efetiva e pela água disponível no solo (MENEZES, 2005), a partir dos teores de silte e argila, do ponto de murcha permanente (tensão de 1500 kPa) e da capacidade de campo (tensão de 10 kPa), Figura 1.

Figura 1 – Localização geográfica e dados meteorológicos de precipitação, déficit hídrico total, temperaturas mínimas e máximas de quatro regiões de plantio de eucalipto no Brasil, no período de 2012 a 2018. W=100% de água; WE= exclusão de 33% da chuva. Mapa adaptado de Alvares et al., (2013).



2.2 Clones de eucalipto e experimento de exclusão de chuva

Os clones comerciais avaliados no experimento foram *E. urophylla* (A1) e *E. grandis* x *E. camaldulensis* (C3) com seis anos de idade, provenientes de plantios experimentais do projeto "Tolerância de *Eucalyptus* Clonais aos Estresses Hídricos, Térmicos e Bióticos – TECHS", coordenado pelo Instituto de Pesquisas Florestais – IPEF, Brasil (Binkley et al., 2017). Esses clones foram selecionados por representarem as espécies mais plantadas no mundo (STANTURF et al., 2013), com características de adaptação a maiores amplitudes meteorológicas, sendo possível testar as limitações do eucalipto quanto as mudanças abruptas do volume de chuvas.

Cada clone foi plantado em uma única parcela, 8 linhas x 30 árvores (24 x 90 m) em espaçamento de 3 x 3 m, totalizando 240 árvores (Figura 2a, 2b). A parcela (24 x 45 m) foi dividida para receber as condições hídricas testadas: uma com 100% de água (W), ou seja, o total de precipitação local e outra de exclusão de 33% da chuva (WE). Para a condição WE, a área da parcela foi equipada com calhas de polietileno de 0,5 m de largura, dispostas nas entrelinhas do plantio. As calhas foram instaladas a cerca de um ano após o plantio (ano de 2013) e recobriram a superfície abaixo do dossel, em declive de 1 m de altura, de modo a cobrir 33% da área do solo sob a copa das árvores. Na parcela, 160 árvores eram permanentes para inventário semestral realizado durante todo o período de crescimento, e 80 árvores foram alocadas na borda da parcela em fileiras de amostragem destrutiva.

Todas as parcelas foram fertilizadas durante o primeiro ano (BINKLEY et al., 2017), do pré-plantio aos 12 meses, para reduzir qualquer limitação nutricional, com aplicações de adubos variados em função da necessidade específica do local. O controle fitossanitário ocorreu por meio químico.

2.3 Caracterização de crescimento das árvores

O volume de madeira das árvores foi determinado a partir do inventário florestal, realizado em intervalos semestrais, medindo-se diâmetro a altura do peito (DAP) a 1,30 m do solo e altura total (H) das 80 árvores permanentes (Tabela 1). As equações de volume utilizadas foram: – 10,1385 + 1,6552*ln (DAP) + 1,2800*ln (H) e – 10,2215 + 1,6552*ln (DAP) + 1,2800*ln (H), para *E. urophylla* e *E. grandis* x *E. camaldulensis*, respectivamente (MATTOS, 2015). O incremento médio anual (IMA) foi determinado pela razão entre o volume de madeira acumulado pela idade do plantio.

	Sítio	Eucolyptus	Exclusão	DAP	Altura comercial	IMA
	3110	Eucaryptus	de chuva	(cm)	(m)	(m³ ha ⁻¹ ano ⁻¹)
tação +			W	16,63 ±1,87	26,77 ±1,80	61,16
	7	E. urophylla	WE	16,41 ±1,92	26,53 ±1,50	59,12
		E. grandis x E.	W	15,73 ±2,31	24,44 ±2,43	45,31
cipi		camaldulensis	WE	15,19 ±2,58	24,20 ±2,88	43,94
lre	20		W	16,85 ±2,48	26,11 ±2,72	60,25
I		E. urophylla	WE	16,48 ±2,87	24,53 ±2,76	54,29
	20	E. grandis x E. camaldulensis	W	14,97 ±1,68	23,68 ±1,72	40,58
			WE	14,30 ±1,33	21,93 ±1,30	33,79
			W	14,96 ±1,99	24,25 ±3,10	43,28
		E. urophylla	WE	13,78 ±1,84	23,57 ±3,03	37,29
	4	E. grandis x E. camaldulensis	W	13,57 ±2,33	20,51 ±2,71	28,79
			WE	13,17 ±2,38	19,23 ±2,41	25,35
		_ , ,,	W	14,70 ±1,28	21,61 ±0,88	36,38
	20	E. urophylla	WE	13,21 ±1,25	20,14 ±0,85	27,91
	30	E. grandis x E.	W	12,00 ±1,42	18,35 ±1,16	19,39
		camaldulensis	WE	11,71 ±1,43	17,72 ±1,17	17,84

Tabela 1 – Variáveis dendrométricas da parcela experimental nas diferentes condições de crescimento, aos 6 anos.

Média ±desvio padrão, n=80 árvores por condição de crescimento. DAP= diâmetro a altura de 1,30m do solo. IMA= incremento médio anual. W=100% de água; WE= exclusão de 33% da chuva. 7 – Rio Verde, 20 – Mogi Guaçu, 4 – Belo Oriente, 30 – Bocaiúva.

2.4 Árvores selecionadas

Sete árvores de cada condição de crescimento (4 sítios com 2 condições de disponibilidade de água) foram selecionadas de acordo com a amplitude do DAP da parcela em sete classes (Figura 2c), sendo colhida uma árvore por classe de diâmetro, totalizando 56 árvores por clone. As classes diamétricas foram determinadas pela medição das 40 árvores da parcela destrutiva, com a diferença do maior e menor diâmetro das árvores dividido por sete, sendo esse valor gradativamente somado às classes. Um disco de madeira, com aproximadamente 3 cm de espessura, foi retirado na altura do DAP de cada árvore, com o qual foram realizadas as análises de densitometria de raios X e anatômica do xilema. Árvores mortas, tortas, danificadas e doentes não foram selecionadas.

Figura 2 – Esquema metodológico da parcela, coleta, amostragem e análises dos traços do xilema em árvores de *Eucalyptus urophylla* e *E. grandis* x *E. camaldulensis.* a: imagens de campo com as respectivas condições hídricas; b: parcelas experimentais; c: amostragem de árvores por classe diamétrica, 7 por clone; d: detalhe do corte nos discos do DAP; e: seção radial para análises; f: densidade aparente por densitometria por raios X; g: anatomia de vasos por anos.



2.5 Determinação de densidade aparente

A determinação das densidades anuais da madeira (WD) foi realizada pela técnica de densitometria de raio X, em amostras de madeira retiradas dos discos. As amostras foram dimensionadas (1 cm de largura, 1 cm de espessura e comprimento variável de acordo com o diâmetro do disco) e coladas com as fibras na direção horizontal, em suportes. Subamostras foram cortadas na orientação transversal com 2 mm de espessura, usando serras circulares duplas, e climatizadas (24h, 20 °C, 50% de umidade relativa). A varredura radial das amostras, a cada 80 µm, foi realizada sobre a superfície transversal da madeira (Figura 2e), no equipamento QTRX-01X. Os valores de raios X foram convertidos em densidade aparente, usando o software QMS (Quintek Measurement Systems - Tree Ring Analyzer, 1999). A média de dois raios do mesmo disco foram usados para análise de perfis de densidade radial (Figura 2f).

2.6 Medições do xilema

Seções transversais no sentido radial dos discos, um por cada anel de crescimento, foram amostrados para a medição das características do xilema e foi o

mesmo para os clones e condições W e WE, conforme protocolos estabelecidos (SCHOLZ et al., 2013). As amostras foram cortadas com 20 µm de espessura em micrótomo de deslize (SM2000R, Leica), desidratadas em concentrações crescentes de etanol (10 a 100%) e coradas com safranina (1% em água destilada). Foram obtidas e analisadas fotomicrografias por *software* acoplado ao microscópio digital automatizado (Zeiss Axio Scope.A1, *software* Axio Vision SE64) para as seguintes características de vasos do xilema: (i) diâmetro (VD), (ii) densidade (VD_{en}), (iii) área (VA), obtida pela ferramenta *outline spline* do *software* e (iv) espessura da parede celular (TWV).

2.7 Condutividades hidráulicas teórica e potencial, resistência à implosão de vasos e índice de vulnerabilidade

A condutividade hidráulica teórica (K_{TH}) foi estimada individualmente para cada vaso, usando o VD e a viscosidade da água a 20 °C (1.002 x 10⁻⁹, MPa s), adaptado de Fichot et al., (2010). A condutividade hidráulica potencial (Ks, Equação 1) foi determinada em função dos aspectos da condução da água: (i) área de condutividade do lúmen (LCA= VA.VD_{en}) e (ii) índice de composição de vaso dentro do espaço (S= VA/VD_{en}), desenvolvidos por Zanne et al., (2010).

 $K_S \propto LCA^{1.5} S^{0.5}$ (Equação 1)

A resistência à implosão do vaso (IR) foi estimada como a razão entre a espessura da parede dupla (t, a espessura total das paredes do vaso entre células adjacentes) e o VD (HACKE et al., 2001b), e o índice de vulnerabilidade à seca (VI) foi determinado pela razão entre VD e VD_{en} (CARLQUIST, 1977). As repetições de espessura de parede dupla foram correspondentes ao número de agrupamentos do vasos.

2.8 Ultraestrutura de vasos e obtenção de imagens por microscopia eletrônica de varredura

Dada a semelhança das características dos vasos entre as condições W e WE (por exemplo, VD, VD_{en}, VA), características qualitativas da ultraestrutura dos vasos foram selecionadas na árvore de maior classe diamétrica, em virtude da maior área do disco para varredura com utilização da microscopia eletrônica de varredura (SEM). O preparo das seções histológicas (correspondentes as posições semelhantes nas quais foram avaliadas as características do xilema) seguiu a metodologia de Anderson (1951). As amostras foram fixadas em 2,5-4% de glutaraldeído em tampão de cacodilato de sódio por meia hora, a 4 °C, posteriormente, lavadas por 10 min, desidratadas por duas vezes, uma em série crescente de etanol e outra em CO₂ líquido. As amostras foram montadas em um suporte com fita de carbono para aplicar um revestimento condutor usando um metalizador (SPI-MODULE revestido por pulverização). O revestimento foi realizado com ouro (24k) por 60 s. As imagens foram obtidas usando um microscópio eletrônico de varredura (SEM) JEOL JSM-6380LV conectado a um computador para captura de imagens.

2.9 Análise de dados

Para avaliação da interação sítio x condição de disponibilidade de água dos clones, os dados das características do xilema foram submetidos à análise de variância individual para cada sítio e, em seguida, de variância conjunta utilizando software estatístico R (R CORE TEAM, 2014). O delineamento experimental foi inteiramente casualizado com sete repetições. O pressuposto dos limites entre o maior e o menor quadrado médio do resíduo (QMR), obtidos nas análises individuais, de 7:1 foi considerado. Para os efeitos significativos, os desdobramentos foram calculados e as médias de sítios comparadas pelo teste de Tukey (α =5%) e das condições de disponibilidade de água pelo teste F. Diferenças significativas entre as condições W e WE na espessura da parede de vaso, parede dupla adjacente dos vasos, resistência à implosão e área de condutividade do lúmen foram plotadas em gráfico. Considerou-se o sentido radial do lenho, com amostra composta dos seis anos de crescimento. Análises de regressão linear foram utilizadas para testar todas as relações entre os pares univariados para a madeira de *E. urophylla* e *E. grandis* x *E. camaldulensis* e plotadas as de maior valor de r².

3. RESULTADOS

O efeito significativo do sítio foi verificado para ambos os clones em todas as características avaliadas, enquanto a interação entre os fatores foi significativa para TWV, t, LCA e IR (p <0,05, teste F) na madeira de *E. urophylla* e VD, VA, TWV, t, LCA, S, K_{TH}, K_S, IR e VI na madeira de *E. grandis* x *E. camaldulensis*, o que demonstra que a variação ambiental da rede experimental foi maior que a condição de redução de chuvas a qual as plantas foram condicionadas (Tabela 2). A interação entre sítio e disponibilidade de água (tratamento de exclusão de chuvas) é observada para os dois

clones avaliados, apesar de um maior número de variáveis com interação significativa para o híbrido de *E. grandis* x *E. camaldulensis* (Tabela 2). Esta diferença evidencia um comportamento diferenciado também para genótipos. Para os clones *E. urophylla* e *E. grandis* x *E. camaldulensis* o critério de homogeneidade da variância residual foi obedecido (maiorQMR/menorQMR= 1,71 e 1,07, respectivamente).

Características do Exclusão de Sítio x Exclusão de Sítio CV (%) Xilema água água E. urophylla WD 6,7x10^{-3**} 3.8x10^{-4 ns} 9.5x10^{-4ns} 6,81 VD 364,62** 0,46 ns 47,40 ns 5,36 Medições do xilema 2478467 ns VA 11,27 26925500** 29983815 ns VDen 11,14** 0,53 ns 0,69 ns 10,92 TWV 2,48** 0,56 ns 0,93** 4,71 13,13** 0,91 ^{ns} 4,57** 4,89 t LCA 1.43 x 10-3** 2.16 x 10^{-5 ns} 1.23 x 10-3** 10.85 3,75 x 10^{-7**} 3,50 x 10^{-9 ns} 2,26 x 10^{-8 ns} 17,78 S anatômicos Índices Ктн 8,36 x 10^{-18**} 1,90 x 10^{-20 ns} 5,64 x 10^{-19 ns} 20,53 3,46 x 10^{-7 ns} 2,04 x 10^{-6**} 1,80 x 10^{-10 ns} 19,22 Ks IR 1,85 x 10^{-4**} 1,96 x 10^{-5 ns} 1,10 x 10⁻⁴** 15,11 0,004 ^{ns} 0,806 ^{ns} 11,08** VI 13,34 E. grandis x E. camaldulensis 5,2 x10^{-3**} 7,3x10^{-6 ns} WD 4,37 7,8x10^{-4ns} VD 298,25** 357,94** 249,73** 5,26 9 Medições c xilema VA 16849240** 18033386** 12985051** 9,56 VD_{en} 22,83** 5,65 ns 4.31 ns 10,03 TWV 0,44** 0,35** 0,30** 2,54 29.54** 18.71** 21.03** 6,56 t LCA 7.9x10^{-3**} 3.3x10^{-3**} 4,6x10^{-3**} 9,72 1,93 x 10^{-7**} 1,78 x 10^{-7**} 1,25 x 10^{-7**} S 16,01 Índices anatômicos 4,7 x 10⁻¹⁸** 3,6 x 10⁻¹⁸** 4.3 x 10^{-18**} 22,48 Ктн Ks 5.5 x 10⁻⁷** 5.2 x 10^{-8 ns} 2,62 x 10⁻⁷ ** 16,65 IR 3,4x10^{-4**} 9,9x10^{-5 ns} 2,3x10⁻⁴** 24,43 4,32** 8.11** 6.13** VI 12.12

Tabela 2 – Quadrados médios da análise conjunta para as características do xilema da madeira de *E. urophylla* e *E. grandis* x *E. camaldulensis*.

ns: não significativo (p> 0,05); ** significativo (5% pelo teste F).

VD: diâmetro de vaso, VDen: densidade de vasos, VA: área de vasos, TWV: espessura da parede de vaso, t: espessura da parede dupla, LCA: área de condutividade do lúmen, S: índice de composição de vaso, K_{TH}: condutividade hidráulica teórica, K_S: condutividade hidráulica potencial, IR: resistência à implosão, VI: índice de vulnerabilidade à seca, WD: densidade da madeira.

As características do xilema de *E. urophylla* apresentaram variação entre os sítios. Os sítios 4 – Belo Oriente e 7 – Rio Verde foram menores para VD, VA, LCA, S, K_{TH}, K_S e VI (Tabela 3), sendo variáveis, em geral, dependentes dos diâmetros dos vasos. No presente estudo, TWV, t, LCA e IR foram importantes para E*. urophylla* em exclusão de chuvas. Os quatro locais de cultivo de *E. grandis* x *E. camaldulensis* proporcionaram maiores variações do que a exclusão de chuvas, com formação de 3 grupos de médias das características do xilema para VD, VA, TWV, LCA, K_{TH}, K_S e IR, sendo o sítio 20 – Mogi Guaçu a maior média para as características. Fatores diferentes foram significativos para esse clone, apontando estratégias ou comportamentos diferentes mediante à redução da disponibilidade de água.

Tabela 3 – Características do xilema de *Eucalyptus urophylla* e *E. grandis* x *E. camaldulensis* de 4 locais e duas condições de disponibilidade de água: W=100% de água; WE= exclusão de 33% da chuva.

Característica do xilema		Sítio + precipitação [—]				Exclusão de água	
		7	20	4	30	W	WE
WD (g.cm ⁻³)		0,529b	0,571a	0,526b	0,558ab	0,543 ^{ns}	0,549
VD (µm)		102,9b	112,0a	103,6b	112,2a	107,8 ^{ns}	107,6
VA (µm²)	lla	10856,1b	13134,6a	11219,7b	13659,6a	12144,3 ^{ns}	12290,7
VD _{en} (nº.mm²)		15,5a	13,5b	14,9ab	13,9ab	14,3 ^{ns}	14,5
TWV(μm)	iyha	6,5b	6,5b	7,4a	6,6b	6,6*	6,8
t (µm)	loın	15,7b	16,4b	17,7a	17,6a	16,7 *	17,0
LCA	sn;	0,156b	0,165a	0,148b	0,171a	0,161 *	0,159
S (mm⁴)	alypi	7,8x10 ⁻⁴ b	1,1x10 ⁻³ a	8,6x10 ⁻⁴ b	1,1x10 ⁻³ a	9,4x10 ^{-4 ns}	9,6x10 ⁻⁴
Ктн (g/mm/MPa/s)	Euc	3,3x10⁻⁰b	4,6x10 ⁻⁹ a	3,4x10 ⁻⁹ b	4,8x10 ⁻⁹ a	4,0x10 ^{-9 ns}	4,0x10 ⁻⁹
Ks		1,9x10 ⁻³ b	2,3x10 ⁻³ a	1,8x10 ⁻³ b	2,6x10 ⁻³ a	2,1x10 ^{-3 ns}	2,1x10 ⁻³
IR		0,024ab	0,021b	0,031a	0,026ab	0,024 *	0,026
VI		7,2b	9,0a	7,8b	9,0a	8,3 ^{ns}	8,3
WD (g.cm ⁻³)	amaldulensis	0,547ab	0,533b	0,528b	0,571a	0,545 ^{ns}	0,545
VD (µm)		96,1b	102,0a	95,8b	90,7 <i>c</i>	93,6*	98,7
VA (µm²)		9244,2b	10989,9a	9490,0b	8348,3c	8950,6*	10085,6
VD _{en} (nº.mm²)		16,6ab	15,3b	17,6a	18,3a	17,3 ^{ns}	16,7
TWV(µm)		6,1b	6,3a	6,0c	5,9c	6,0*	6,2
t (µm)		14,1a	14,8a	14,4a	11,6b	13,2*	14,3
LCA	с Ш	0,135b	0,095c	0,152a	0,134b	0,136*	0,121
S (mm⁴)	is x	6,1x10⁻⁴b	7,9x10⁻⁴a	6,0x10 ⁻⁴ b	5,2x10 ⁻⁴ b	5,7x10 ^{-4*}	6,9x10 ⁻⁴
К _{тн} (g/mm/MPa/s)	grand	2,4x10 ⁻⁹ b	3,3x10 ⁻⁹ a	2,4x10 ⁻⁹ b	1,9x10 ⁻⁹ b	2,2x10 ⁻⁹ *	2,8x10 ⁻⁹
Ks	Ш	1,3x10 ⁻³ ab	1,0 x10 ⁻³ c	1,5x10 ⁻³ a	1,1 x10 ⁻³ bc	1,3 x10 ^{-3*}	1,2x10 ⁻³
IR		0,016b	0,018ab	0,021a	0,009c	0,015*	0,018
VI		6,3b	7,3a	6,0b	5,5b	6,0*	6,6

Valores são médias *indica p <0,05 pelo teste F e ns indica diferenças não significativas. Letras diferentes diferem pelo teste Tukey (p<0,05).

VD: diâmetro de vaso, VDen: densidade de vasos, VA: área de vasos, TWV: espessura da parede de vaso, t: espessura da parede dupla, LCA: área de condutividade do lúmen, S: índice de composição de vaso, KTH: condutividade hidráulica teórica, Ks: condutividade hidráulica potencial, IR: resistência à implosão, VI: índice de vulnerabilidade à seca, WD: densidade da madeira. Retângulo azul indica as medições do xilema, retângulo verde indica os índices anatômicos. Destaque em negrito para a diferença significativa dos dados.

A elevada precipitação, e demais fatores ambientais, no sítio 20 – Mogi Guaçu (Figura 1), resultaram em árvores de *E. urophylla* com maiores vasos e menor densidade de vasos, ou seja, um *trade-off* contrário ao ambiente seco, característica que condiz ao menor déficit hídrico apresentado durante o período de cultivo das árvores. Isso proporcionou valor 12% menor de densidade de vasos que o sítio 7 – Rio Verde, que possui também maiores precipitações (Figura 1) e incrementos médio anual das árvores (Tabela 1).

A espessura de parede de vaso foi estatisticamente superior na madeira de árvores do sítio 4 – Belo Oriente, e elevou a resistência à implosão dos vasos, sendo superior 47% ao sítio 20 – Mogi Guaçu.

O sítio 30 – Bocaiúva, que recebe naturalmente pouca chuva, não apresentou efeito da condição WE, porém apresentou diferenças significativas em relação as características VD, VA, TWV, t, LCA, S, K_{TH} , K_S e VI para as plantas que se desenvolveram no sítio 7 – Rio Verde.

A interação de sítio e disponibilidade de água para as características do xilema de *E. urophylla* mostrou resposta pontual à resistência à implosão de vasos, como espessura de parede e paredes duplas adjacentes (Figura 3) e na LCA, como combinação de diâmetro de densidade de vasos. A condição WE no sítio 4 promoveu vasos com paredes mais espessas (Figura 3a), enquanto para o sítio 20, a mesma condição resultou em paredes duplas mais espessas (Figura 3b), ou seja, o agrupamento de vasos atuou como um reforço indireto à implosão.

Nos sítios 7 e 20, sítios com o maior e menor déficits hídricos, respectivamente, a condição WE promoveu maior resistência à implosão no sítio mais úmido (Figura 3c). WE proporcionou maior área de condutividade do lúmen no sítio 7.

Figura 3 – Desdobramento da interação entre sítio x disponibilidade de água para as características do xilema de *E. urophylla.* a) TWV: espessura de parede de vaso – μ m; b) t: espessura de parede dupla de vaso – μ m; c) IR: resistência à implosão de vasos; d) LCA: área de condutividade do lúmen; W: 100% de água; WE: 33% de exclusão de chuva. Letras maiúsculas (sítios) e minúsculas (disponibilidade de água) diferem pelo teste Tukey e F, respectivamente (p<0,05).



A disponibilidade de água afetou de forma significativa 10 das 13 características do xilema avaliados em *E. grandi*s x *E. camaldulensis* (Figura 4). O sítio 20 – Mogi Guaçu, de menor déficit hídrico e dentre um dos mais chuvosos, apresentou diferenças para as condições de W e WE, sendo os vasos maiores e mais numerosos para a condição WE, com exceção de LCA e K_s (Figura 4e e 4h).

O sítio menos chuvoso e com maior déficit hídrico (30 – Bocaiúva) potencializou a condição WE, cujas características VD, VA, t e IR foram menores. *E. grandis* x *E. camaldulensis* não diferiu entre os sítios em condição W para as características de VD, VA, S, K_{TH}, K_S e IV. Figura 4 – Desdobramento da interação entre sítio x disponibilidade de água para as características do xilema de *E. grandis* x *E. camaldulensis.* a) VD: diâmetro de vasos – μ m; b) VA: área de vasos – μ m²; c) TWV: espessura de parede de vaso – μ m; d) t: espessura de parede dupla de vaso – μ m; e) LCA: área de condutividade do lúmen; f) S: índice de composição de vaso– mm⁴; g) K_{TH}: condutividade hidráulica potencial; i) IR: resistência à implosão de vasos; j) IV: índice de vulnerabilidade à seca.



W: 100% de água; WE: 33% de exclusão de chuva. Letras maiúsculas (sítios) e minúsculas (disponibilidade de água) diferem pelo teste Tukey e F, respectivamente (p<0,05).

A mudança no diâmetro e densidade de vasos de *E. urophylla*, expressas pela LCA, pode ser visualizado qualitativamente nas imagens transversais do xilema (Figura 5). A influência da condição de disponibilidade de água teve efeito inverso em função do sítio para a madeira de *E. urophylla*. A análise entre os sítios 4 e 7 ocorreu por apresentarem maiores variações em exclusão de chuvas para o *E. urophylla*. A área condutiva foi menor no sítio 4 (Figura 5b) e maior no sítio 7 (Figura 5d), sob 33% de exclusão de chuvas. Contudo, observa-se o número elevado de vasos impregnados por tilose no sítio 7WE (Figura 5d), contribui para um efeito compensatório de eficiência hidráulica.

Figura 5 – Seções transversais da madeira de *Eucalyptus urophylla* dos sítios 4 – Belo Oriente e 7 – Rio Verde, nas condições de disponibilidade de água: W=100% de água e WE= 33% de exclusão de chuvas.



Círculos (a e c) evidenciam as frequências de vasos; Setas mostram vasos sem obstrução (b) e com obstrução por tilose (d).

A adaptação no xilema de *E. grandis* x *E. camaldulensis* em arranjo dos vasos ocorreu em sítio menos chuvoso e com maior déficit hídrico (30 – Bocaiúva), com vasos menores e mais numerosos (Figura 6c, 6d), em comparação ao sítio 20 – Mogi Guaçu (menor déficit hídrico e chuvoso), representado qualitativamente (Figura 6).

Figura 6 – Seções transversais da madeira de *E. grandis* x *E. camaldulensis* usando SEM dos sítios 20 – Mogi Guaçu e 30 – Bocaiuva, nas condições de disponibilidade de água: W=100% de água e WE= 33% de exclusão de chuvas.



Círculos (b e d) evidenciam tamanhos e agrupamentos e proximidade de vasos.

A densidade da madeira de *Eucalyptus urophylla* foi correlacionada negativamente com a LCA – área do lúmen do vaso do xilema (ou seja, a densidade da madeira foi menor nas árvores com grandes vasos no xilema; $r^2 = 0,67$, p = 0,012, Figura 7). As médias correspondentes a condição W de disponibilidade de água (símbolos circulares) estão mais próximas a reta de regressão. O diagrama de pontos das duas características avaliadas demonstra visualmente dois grupos: um formado

pelos sítios 20 – Mogi Guaçu e 30 – Bocaiúva e outro, por 4 – Belo Oriente e 7 – Rio Verde.

Figura 7 – Relação entre a densidade da madeira e a área do lúmen do vaso (a) e vulnerabilidade à seca e diâmetro de vaso (b) para *Eucalyptus urophylla*; a regressão foi: Y = 0,7174 - 13,95 X (p = 0,0120) e Y = 0,1537 - 8,33 X (p = 0,0005), respectivamente para médias de 7 árvores.



Os símbolos representam valores médios ± erros padrão para condição de disponibilidade de água: W=100% de água (triângulos); WE= exclusão de 33% da chuva (círculos). Símbolos coloridos diferentes indicam sítios (laranja, marrom, cinza e branco representam os sítios 7, 20, 4 e 30, respectivamente).

O comportamento dos sítios para a relação entre a vulnerabilidade à seca e ao diâmetro de vasos seguiu o mesmo padrão apresentado pela densidade da madeira X área do lúmen do vaso. Os maiores vasos estão mais suscetíveis à cavitação proporcionada por ambientes secos ($r^2 = 0.88$, Figura 7). Aparentemente, considerando a ordem de maior para a menor taxa de precipitação nos sítios 7, 20, 4 e 30, há um maior efeito do sítio do que a restrição de água em relação as variáveis área de lume e diâmetro de vaso.

A densidade da madeira de *E. grandis* x *E. camaldulensis* foi explicada pelo IR (Figura 8a), tendo relação negativa, ou seja, o aumento do agrupamento dos vasos que proporciona as paredes duplas contribuem para diminuição de densidade da madeira. As duas condições W e WE do sítio 30 – Bocaiuva proporcionaram as plantas desenvolver maior densidade, quando comparados aos demais sítios. O aumento da condutividade hidráulica teórica está relacionado à vulnerabilidade à seca (Figura 8b), uma vez que os maiores diâmetros de vasos estão mais vulneráveis à cavitação, em situação de déficit como o sítio 30 – Bocaiuva.

A relação positiva e forte entre o índice de composição do vaso (S) e a parede dupla foi verificada para o *E. grandis* x *E. camaldulensis*, obtendo entre as regressões ajustadas o melhor coeficiente de determinação, 91%.

Figura 8 – Relação entre a densidade da madeira e a resistência à implosão (a), a vulnerabilidade à seca e condutividade hidráulica teórica (b) e índice de composição de vaso e parede dupla (c) para *E. grandis* x *E. camaldulensis;* as regressões foram: Y = 0,591 - 2,59 X (p = 0,010), Y = 1,346 +1460437130 X (p = 0,031), Y = -0,00321+0,000631 X (p <0,001), respectivamente para médias de 7 árvores.



Os símbolos representam valores médios ± erros padrão para condição de disponibilidade de água: W=100% de água (triângulos); WE= exclusão de 33% da chuva (círculos). Símbolos coloridos diferentes indicam sítios (laranja, marrom, cinza e branco representam os sítios 7, 20, 4 e 30, respectivamente).

4. DISCUSSÃO

A influência dos fatores ambientais nas características do xilema confirma a plasticidade dos vasos durante o desenvolvimento do eucalipto. A adaptação fenotípica verificada em *E. urophylla* e *E. grandis* x *E. camaldulensis*, independente da condição de disponibilidade de água, reforça que as características hidráulicas do xilema contribuem para o conjunto de estratégias que permitem a ocorrência de

espécies em ambientes heterogêneos. Neste contexto adaptativo, *E. camaldulensis* (SANTINI et al., 2016) e *E. grandis* (PFAUTSCH et al., 2018) também alteraram a densidade, o tamanho das áreas condutoras, espessura de paredes de fibras, resistência à implosão, demonstrando a versatilidade fenotípica do gênero, conforme encontrado neste trabalho.

A interação do clone *E. grandis* x *E. camaldulensis* com as condições de ambiente no sítio 30 – Bocaiúva, e dado a comparação entre as condições W e WE resultaram em maior ajuste da arquitetura hidráulica deste clone (Figura 6). Isto reflete uma maior habilidade de ajuste da arquitetura hidráulica para a manutenção fisiológica deste clone, ou que a condição ambiental atingiu o limite em que é necessário para este clone realizar um *trade-off* entre características dos vasos com reflexos na segurança hidráulica e eficiência do transporte da seiva. Essas habilidades estão relacionados aos genes e metabólitos co-reguladores fortemente relacionados aos traços complexos do xilema (PLOYET et al., 2019), resultando em um *trade off* entre a produção de biomassa e respostas ao estresse.

Em termos de produtividade e estratégias, os clones respondem distintamente. Quando os fatores do ambiente (conjunto de solo, água, nutrição, etc) são mais favoráveis como no sítio 20, o clone *E. urophylla*, mais produtivo, cresce mais em altura que em diâmetro. Quando há restrição hídrica (sítios 4 e 30), *E. urophylla* cresce mais em diâmetro que em altura, ou seja, há um investimento em sistema radial com maior atividade cambial em menor disponibilidade de água. Comportamento contrário é observado para o clone menos produtivo, *E. grandis* x *E. camaldulensis*.

As diferenças edafoclimáticas dos sítios sobressaíram às de 33% de exclusão de chuvas em influenciar as características do xilema para a espécie *E. urophylla*. O total de chuva local foi o suficiente para aclimatar as plantas desde o início do período de crescimento, tendo a exclusão de 33% efeito secundário à formação do xilema. Características dos sítios como chuva (ZHANG et al., 2016), temperaturas (HATFIELD; PRUEGER, 2015), déficit hídrico e CAD (KARMAKAR et al., 2016) promovem impacto na relação solo-água-planta-atmosfera, pois, interferem na entrada, tempo de permanência e armazenamento de água no sistema ecológico. A relação entre precipitação e CAD dos sítios 4 e 7 (Figura 1) é a principal influenciadora nos menores valores da maioria das características do xilema.

A influência de exclusão de chuvas em *E. urophylla* ocorreu nos traços do xilema quando os 33% foram superiores a diferença de chuva dos sítios, por exemplo,

entre os sítios 4 e 7; e 7 e 20, em que as diferenças de chuva entre os sítios foram de 26% e 12%, respectivamente. A diferença na amplitude de temperatura entre os sítios 7 e 20 tende a intensificar as diferenças provocadas pelo estresse hídrico. O sítio 30 – Bocaiúva, o mais seco, diferiu para a maioria dos traços do xilema em comparação ao sítio que recebe mais chuva, 7 – Rio Verde, ou seja, a diferença de 56% da chuva total entre os sítios teve maior impacto. O efeito ambiental entre o sítio seco e úmido promoveu diferença no IMA, em ambos os clones, mesmo sob condições de 100% de precipitação (Tabela 1). Os níveis de redução da chuva ou em qual período do experimento as mudanças começam a alterar o xilema são importantes limites para um prognóstico confiável dos efeitos potenciais das mudanças climáticas (ESTIARTE et al., 2016).

A TWV foi uma característica responsiva em função das condições W e WE em *E. urophylla*, com efeito na t e IR (Tabela 3). A medição foi constituída de parede secundária e lamela composta, visto que a estrutura não foi individualizada de parênquima e fibras, com diferença nas árvores do sítio 4 – Belo Oriente, para W e WE. A TWV maior em WE atende uma das vertentes de funcionalidade dos vasos como ajuste ao ambiente seco (Figura 3a), em que a eficiência de condução é garantida pelo reforço da parede de vaso, para suportar a pressão negativa da água dentro do vaso (HACKE et al., 2001b). Os espessamentos de paredes de vasos podem ser associados à adaptação ao déficit hídrico (LENS et al., 2016), e proporcionam diminuição do ângulo de contato entre a escassa água e as paredes do vaso, que favorece a maior hidratação das paredes e reduz a formação do embolismo (KOHONEN; HELLAND, 2009).

LCA e S foram bons traços preditores da condutividade hídrica, por considerar a área e densidade dos vasos. VA pode ter contribuído para a diferença das condições de disponibilidade de água nos sítios 4 e 7, uma vez que o formato oval (EVANGELISTA et al., 2010) do eucalipto foi considerado na medição. O *trade off* entre área e tamanho de vaso atende a outra vertente de funcionalidade de eficiência em oposição à segurança, onde grandes vasos melhoram o fluxo, porém comprometem a contenção de cavitação e permitem espalhar a embolia (JACOBSEN et al., 2019), resultado observado na relação IV x VD (Figura 7b), bem como na relação de IV x K_{TH} (Figura 8b).

O xilema nas plantas terrestres evoluiu para realizar múltiplas funções, de transporte de água e sustentação (ZIMMERMANN, 1983), porém quando o efeito

trade off entre área e tamanho de vaso não ocorre, a estratégia utilizada para reduzir a área de condutividade do vaso é a impregnação por tilose, observado no xilema de árvores do sítio 7 (Figura 4). A presença de mais tilose no ambiente WE, particularmente, pode estar relacionada ao menor espessamento da parede de vasos com as células adjacentes, que, quando sob estresse (maior tensão) poderiam se romper mais facilmente, favorecendo a formação da tilose. A proteção da integridade do transporte de água em vasos mais largos através da obstruções, pode explicar por que o equilíbrio entre eficiência e segurança entre o diâmetro do conduto e a vulnerabilidade hidráulica acontece em angiospermas (GLEASON et al., 2016; ZIMMERMANN, 1983).

A correlação negativa de WD x VA é uma resposta de reforço da estrutura xilemática por fibras, desta forma, a eficiência condutiva é considerada inversamente proporcional à força mecânica (JIANG et al., 2017). A densidade da madeira é melhor representada por características da fibra, que compõe a maior parte do xilema. Isso também foi verificado para *E. grandis* x *E. camaldulensis,* em que a densidade foi correlacionada com outro traço dos vasos, a IR (Figura 8a), obtida pela relação entre espessura de parede de vaso e paredes duplas, consequência do arranjo de vasos múltiplos.

No atual cenário global de mudanças climáticas, as árvores cultivadas em ambientes tropicais estarão entre as mais afetadas pela estreita relação entre crescimento e água (VENEGAS-GONZALEZ et al., 2015), tendo a exclusão de 33% da chuva de efeito diferenciado para sítio e clone nas características de vasos do xilema. A diferenciação e magnitude das respostas adaptativas ocorrem em conjunto (BAROTTO et al., 2017; CARRASCO et al., 2014), o que favorece a manutenção do crescimento e desenvolvimento das árvores de acordo com a plasticidade fenotípica de cada clone.

Portanto, estudos sobre as estratégias adaptativas e outros limites de restrição são importantes para melhor entender a influência de fatores ambientais e para melhor conectá-los à ecofisiologia das árvores tropicais, o que pode ser útil para estudos de mudança climática, biologia das árvores e na seleção de clones/genótipos mais adaptados à um dado ambiente ou condição climática. A exclusão de chuvas em regiões de plantios consideradas secas é importante para determinar futuros impactos das mudanças climáticas, além da possibilidade de testar materiais genéticos mais adaptados quanto aos seus limites hidráulicos e não prejudicar a produtividade dos plantios em locais de condições limitantes.

5. CONCLUSÕES

A densidade permaneceu inalterada com a exclusão de chuvas. A mudança na arquitetura hidráulica de *E. urophylla* e *E. grandis* x *E. camaldulensis* respondeu de forma mais intensiva às condições edafoclimáticas inerentes aos sítios. A exclusão de 33% da chuva teve maior influência no xilema de *E. grandis* x *E. camaldulensis* com maiores alterações na anatomia, embora tenha influenciado na espessura da parede de vaso, paredes duplas adjacentes e resistência à implosão dos vasos em *E. urophylla*. A exclusão de chuva teve efeito irrelevante sobre as características do xilema avaliadas em sítios menos chuvosos para ambos materiais genéticos.

O xilema do *E. urophylla* foi capaz de adaptar-se à condição de exclusão de chuva de 33% sem apresentar danos significativos no crescimento da árvore, apesar da influência de sítio menos chuvoso. Dez traços do xilema de *E. grandis* x *E. camaldulensis* foram alterados em exclusão de chuva no sítio mais chuvoso. Esse estudo pode servir de referência na determinação de limites de regime hídrico de eucalipto à campo e futuras projeções comportamentais das espécies, demonstrando que a escolha do sítio de cultivo tem maior impacto nas árvores que as mudanças de precipitação que poderão ocorrer em resposta às mudanças climáticas.

6. REFERÊNCIAS

ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2013.

ANDERSON, T. F. Techniques for preservation of three dimensional structure in preparing specimens for the electron microscope transactions. **The New York Academy of Sciences**, v. 11, n. 135, p. 130–134, 1951.

ASPINWALL, M. J. et al. Range size and growth temperature influence Eucalyptus species responses to an experimental heatwave. **Global Change Biology**, v. 25, n. 5, p. 1665–1684, 2019.

BAROTTO, A. J. et al. Wood density and anatomy of three eucalyptus species: Implications for hydraulic conductivity. **Forest Systems**, v. 26, n. 1, p. 1–11, 2017.

BINKLEY, D. et al. The interactions of climate, spacing and genetics on clonal Eucalyptus plantations across Brazil and Uruguay. **Forest Ecology and Management**, v. 405, p. 271–283, 2017.

BRODERSEN, C. R. et al. Functional status of xylem through time. **Annual Review** of **Plant Biology**, v. 70, n. 1, p. 407–433, 2019.

CAMARGO, A. P. DE. Contribuição para a determinação da evapotranspiração potencial no estado de São Paulo. **Bragantia**, v. 21, n. 12, p. 163–213, 1962.

CARLQUIST, S. Ecological factors in wood evolution : a floristic approach. **American Journal of Botany**, v. 64, n. 7, p. 887–896, 1977.

CARRASCO, L. O. et al. Water storage dynamics in the main stem of subtropical tree species differing in wood density, growth rate and life history traits. **Tree Physiology**, v. 31, p. 1–12, 2014.

DE MICCO, V. et al. From xylogenesis to tree rings: Wood traits to investigate tree response to environmental changes. **IAWA Journal**, v. 40, n. 2, p. 155–182, 2019.

ELLI, E. F. et al. Assessing the growth gaps of Eucalyptus plantations in Brazil – magnitudes, causes and possible mitigation strategies. **Forest Ecology and Management**, v. 451, 2019.

ESTIARTE, M. et al. Few multiyear precipitation-reduction experiments find a shift in the productivity-precipitation relationship. **Global change biology**, v. 22, n. 7, p. 2570–2581, 2016.

EVANGELISTA, W. V. et al. Caracterização anatômica quantitativa da madeira de clones de Eucalyptus camaldulensis Dehnh. e Eucalyptus urophylla S.T. Blake. **Scientia Forestalis**, n. 86, p. 273–284, 2010.

FICHOT, R. et al. Common trade-offs between xylem resistance to cavitation and other physiological traits do not hold among unrelated *Populus deltoides* × *Populus nigra* hybrids. **Plant, Cell and Environment**, v. 33, n. 9, p. 1553–1568, 2010.

GAVINET, J.; OURCIVAL, J. M.; LIMOUSIN, J.-M. Rainfall exclusion and thinning can alter the relationships between forest functioning and drought. **New Phytologist**, v. 223, n. 3, p. 1267–1279, 2019.

GLEASON, S. M. et al. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. **New Phytologist**, v. 209, n. 1, p. 123–136, 2016.

GRATTAPAGLIA, D. et al. Progress in Myrtaceae genetics and genomics: *Eucalyptus* as the pivotal genus. **Tree Genetics and Genomes**, v. 8, n. 3, p. 463–508, 2012.

HACKE, U. G. et al. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. **Oecologia**, v. 126, n. 4, p. 457–461, 2001.

HATFIELD, J. L.; PRUEGER, J. H. Temperature extremes: Effect on plant growth and development. **Weather and Climate Extremes**, v. 10, p. 4–10, 2015.

ISLAM, M.; RAHMAN, M.; BRÄUNING, A. Long-term wood anatomical time series of two ecologically contrasting tropical tree species reveal differential hydraulic adjustment to climatic stress. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 265, p. 412–

423, 2019.

JACOBSEN, A. L. et al. Large volume vessels are vulnerable to water-stress-induced embolism in stems of poplar. **IAWA Journal**, v. 40, n. 1, p. 4–22, 2019.

JIANG, G. et al. Salt management strategy de fi nes the stem and leaf hydraulic characteristics of six mangrove tree species. **Tree Physiology**, v. 37, p. 389–401, 2017.

KARMAKAR, R. et al. Potential effects of climate change on soil properties: A Review. **Science International**, v. 4, n. 2, p. 51–73, 2016.

KOHONEN, M. M.; HELLAND, Å. On the function of wall sculpturing in xylem conduits. **Journal of Bionic Engineering**, v. 6, n. 4, p. 324–329, 2009.

LENS, F. et al. Herbaceous angiosperms are not more vulnerable to drought-induced embolism than angiosperm trees. **Plant Physiology**, v. 172, p. 661–667, 2016.

MARTINS, F. B.; SOARES, C. P. B.; SILVA, G. F. Individual tree growth models for eucalyptus in northern Brazil. **Scientia Agricola**, v. 71, n. 3, p. 212–225, 2014.

MATTOS, E. M. **Caracterização da sazonalidade do crescimento do lenho, da copa e da eficiência do uso da luz em clones do gênero** *Eucalyptus*. 2015. 130 f. Dissertação (Mestrado em Recursos Florestais) - Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2015.

MENEZES, A. A. **Produtividade do eucalipto e sua relação com a qualidade e a classe de solo**. 2005. 110 f. Tese (Doutorado em Solos e Nutrição de Plantas) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2005.

OHTANI, M. et al. Evolution of plant conducting cells: Perspectives from key regulators of vascular cell differentiation. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, n. 1, p. 17–26, 2017.

PFAUTSCH, S. et al. Traits and trade-offs in whole-tree hydraulic architecture along the vertical axis of *Eucalyptus grandis*. **Annals of Botany**, v. 121, p. 129–141, 2018.

PLOYET, R. et al. A systems biology view of wood formation in *Eucalyptus grandis* trees submitted to different potassium and water regimes. **New Phytologist**, v. 223, n. 2, p. 766–782, 2019.

R CORE TEAM A LANGUAGE AND ENVIRONMENT FOR STATISTICAL COMPUTING. **R Core Team -**. Vienna, Austria: 2014.

RAWAL, D. S. et al. Environmental effects on growth phenology of co-occurring *Eucalyptus* species. **International Journal of Biometeorology**, v. 58, n. 4, p. 427–442, 2014.

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

SANTINI, N. S. et al. Root xylem characteristics and hydraulic strategies of species co-occurring in semi-arid Australia. **IAWA Journal**, v. 39, n. 1, p. 43–62, 2018.

SCHOLZ, A. et al. How to quantify conduits in wood ? **Frontiers in Plant Science**, v. 4, n. 56, p. 1–12, 2013.

SPERRY, J. S.; MEINZER, F. C.; MCCULLOH, K. A. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: Scaling from tissues to trees. **Plant, Cell and Environment**, v. 31, n. 5, p. 632–645, 2008.

STANTURF, J. A. et al. *Eucalyptus* beyond Its native range: environmental issues in exotic bioenergy plantations. **International Journal of Forestry Research**, v. 2013, n. 463030, p. 1–5, 2013.

TYREE, M. T.; EWERS, F. W. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. **New Phytologist**, v. 119, n. 3, p. 345–360, 1991.

VENEGAS-GONZALEZ, A. et al. Plasticity in xylem anatomical traits of two tropical species in response to intra-seasonal climate variability. **Trees**, v. 29, p. 423–435, 2015.

ZANETTI, E. A.; RADE, G. C.; BOGNOLA, I. A. Eucalyptus plantations . In Brazil. **Southern Hemisphere Forest Industry Journal**, v. 14, n. 3, p. 4–5, 2008.

ZANNE, A. E. et al. Angiosperm wood structure: global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. **American Journal of Botany**, v. 97, n. 2, p. 207–215, 2010.

ZHANG, D. H. et al. Effects of rainfall intensity and intermittency on woody vegetation cover and deep soil moisture in dryland ecosystems. **Journal of Hydrology**, v. 543, p. 270–282, 2016.

ZIMMERMANN, M. H. **Xylem structure and the ascent of sap**. Springer-Verlag, Berlin. 1983.

CAPÍTULO III

Alterações nos regimes de chuvas potencializam as inter-relações entre clima e características da madeira: uma abordagem anual em eucaliptos

RESUMO

A intensidade das mudanças no clima demanda estudos da adaptabilidade dos materiais genéticos mais plantados no mundo, como os avaliados neste trabalho: E. urophylla e E. grandis x E. camaldulensis. Objetivo deste trabalho foi avaliar características da madeira e relacionar com as variáveis meteorológicas a cada ano de crescimento de árvores que cresceram em quatro sítios com distintas condições climáticas e com exclusão de 33% da chuva. As características da madeira avaliadas foram: densidade da madeira, diâmetro, densidade e área de vaso, espessura da parede celular de vaso - TWV, espessura total da parede do vaso entre células adjacentes, condutividade hidráulica teórica, condutividade hidráulica potencial, área de condutividade do lúmen, composição de vaso dentro do espaço, resistência à implosão do vaso e índice de vulnerabilidade à seca. Foram estimadas as correlações de Pearson entre as variáveis avaliadas e os resultados expressos graficamente por meio da rede de correlações. A análise de regressão múltipla com ajuste pelo método Exhaustive Search foi utilizada para estimar TWV, para isolar essa característica e identificar a intensidade de explicação das variáveis meteorológicas. As correlações de Pearson entre fatores meteorológicos e características da madeira evidenciam diferentes interações nos comportamentos dos clones, assim como pela condição de disponibilidade de água. Na estimativa de TWV, a temperatura do ar esteve presente em todas as equações. A exclusão de 33% de chuvas proporcionou os melhores ajustes de equações com variáveis meteorológicas, explicando até 84% da variação na TWV. A exclusão de chuvas intensificou os efeitos das inter-relações entre o clima e a arquitetura hidráulica em E. grandis x E. camaldulensis, tendo a resistência à implosão e a espessura de parede de vaso forte relação entre clima-madeira. Os resultados da dinâmica entre madeira-clima em redução da chuva têm implicações na seleção indireta em programas de melhoramento.

PALAVRAS-CHAVE: Variação intra-espécie, Variáveis climáticas, Condições de crescimento, Interação genótipo-ambiente, Elementos estruturais da madeira.

1. INTRODUÇÃO

A interação entre genótipo e o ambiente é considerada complexa por envolver fatores a nível local e temporal. A distribuição geográfica da vegetação no planeta é regida, principalmente, por fatores climáticos (WIECZYNSKI et al., 2018), sendo a precipitação e a temperatura do ar elementos de influência primária. A variação a nível temporal ocorre de acordo com as estações do ano, definindo períodos sazonais de precipitação, temperatura e radiação solar (CUNY; RATHGEBER, 2016; DE MICCO et al., 2019; GÁRATE-ESCAMILLA et al., 2020; KUŽELOVÁ; TREML, 2020).

Para o gênero *Eucalyptus*, a disponibilidade de água no solo é um fator determinante e limitador, relacionado aos impactos negativos na produtividade de biomassa (ELLI et al., 2019), enquanto a temperatura demonstra ser uma barreira para adaptabilidade desse gênero (ARAUJO et al., 2019; BINKLEY et al., 2020). Assim, a interação entre elementos climáticos ocorre de forma complexa na formação do fenótipo, a depender também da variação inter-anual, uma vez que as árvores de eucalipto expressam à sazonalidade climática (CAMPOE et al., 2016).

As alterações genéticas adquiridas no processo de seleção natural ou modificadas de forma artificial (ANDERSON; WILLIS; MITCHELL-OLDS, 2011) possibilitam a adaptação das plantas aos diversos ambientes. Contudo, as mudanças climáticas exercem influência nesta adaptação (PRITZKOW et al., 2020). No xilema secundário, os efeitos climáticos são responsáveis por alterações nas suas estruturas anatômicas e, consequentemente, na vulnerabilidade ao colapso nos condutos de água (Rita et al., 2015; Nola et al., 2020). Assim, há plantas que se adaptam às mudanças ambientais com mecanismo de reforço no design hidráulico com fibra e parênquima axial (JANSSEN et al., 2019; MORRIS et al., 2018), aumentando a resistência a seca.

A temperatura e precipitação tem forte relação com as funções vitais da planta, como transpiração e fotossíntese, regidas pela condução de água que é inferida pela condutividade potencial do xilema, esse transporte de água pelos elementos de vasos, pode ou não ser contínuo a depender das condições fonte-dreno (HE et al., 2019). A probabilidade de falha na coluna de água por cavitação ou implosão de uma haste pode ser predita pela vulnerabilidade do xilema (HACKE et al., 2001a; KOEPKE; KOLB, 2013).

Estudos mostram que há relação das características do xilema com o clima (ALMEIDA et al., 2020; BARBOSA et al., 2019; CHAUVIN et al., 2019) e a avaliação destas relações em nível de multiespécies (FERNÁNDEZ et al., 2019) são importantes e podem esclarecer o caráter de adaptabilidade para as espécies. A hipótese questionada pelos autores é que a exclusão de chuva pode intensificar as interrelações entre o clima e a arquitetura hidráulica na madeira de clones de eucalipto. O objetivo deste trabalho de pesquisa foi avaliar características do xilema em caráter

anual em dois clones de eucalipto e relacionar com as variáveis meteorológicas com diferentes condições climáticas com exclusão da chuva.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Experimento e Amostragem da madeira

Os experimentos de campo foram realizados entre os anos de 2012 e 2018 com materiais clonais de *E. urophylla* (A1) e *E. grandis* x *E. camaldulensis* (C3), cuja descrição detalhada é abordada por (BINKLEY et al., 2017). A escolha desses clones foi embasada em sua alta representatividade nos plantios pelo mundo (STANTURF et al., 2013), além de possuírem características adaptativas as diversidades ambientais de grande parte do território brasileiro.

Os plantios foram conduzidos em espaçamento 3 x 3 m, nos municípios brasileiros da região Neotropical: 04 Belo Oriente e 30 Bocaiúva (estado de Minas Gerais), 07 Rio Verde (estado de Goiás) e 20 Mogi Guaçu (estado de São Paulo) (Figura 1). A seguir o termo município será equivalente a sítio e será acompanhado do número correspondente a sua identificação.

Figura 1 – Localização dos sítios e condições experimentais avaliadas em *Eucalyptus*.



(a) Sítios de instalação dos plantios, cujos círculos vermelhos enumerados indicam o sítio correspondente. (b e c) Fotos de campo das árvores de *Eucalyptus* com seis anos de idade. (c)

Disposição padrão das calhas na condição de 33% de exclusão de chuva (WE). Ambas condições experimentais foram instaladas nos 4 sítios.

O estudo ocorreu em duas condições de disponibilidade de água: W – sem a exclusão de chuva, com 100% da precipitação local e WE – com exclusão de 33% da chuva (Figura. 1). Para a condição WE, a área da parcela (24 x 45 m) foi equipada com calhas de polietileno de 0,5 m de largura, dispostas nas entrelinhas do plantio. As calhas foram instaladas a cerca de um ano após o plantio e recobriram a superfície abaixo do dossel, em declive de 1m de altura, de modo a cobrir 33% da área do solo sob a copa das árvores. Na parcela, 160 árvores eram permanentes para inventário semestral realizado durante todo o período de crescimento, e 80 árvores foram alocadas na borda da parcela em fileiras de amostragem destrutiva. Para cada condição e sítio, foram utilizadas sete árvores representativas de classes diamétricas de parcelas de 1080 m², sendo uma árvore por classe diamétrica.

A madeira foi amostrada em discos e coletados a 1,30 m do solo para medições de microdensidade da madeira e para as análises anatômicas. As características da madeira foram analisadas anualmente, totalizando seis anéis de crescimento avaliados por árvore. A identificação dos períodos anuais foi realizada pelos dados das planilhas geradas dos inventários florestais semestrais, com medições a 1,30 m do solo, e confirmados por análises macroscópicas com uso de um estereoscópio com aumento de 10 vezes.

2.2 Dados e análises meteorológicas

Os dados meteorológicos foram obtidos do Instituto Nacional de Meteorologia - INMET (www.inmet.gov.br) do Brasil, de estações automáticas de superfície localizadas próximas aos municípios experimentais, exceto para o sítio de Belo Oriente, MG, cujos dados foram obtidos localmente. Sete variáveis meteorológicas mensais, obtidas a partir da data de plantio, abrangendo o período de 2012 –2018 foram utilizadas: temperatura máxima (T_{mx}), temperatura mínima (T_{mn}) e a temperatura média (T_{ave}) do ar, umidade relativa média, velocidade do vento a 2 metros, radiação solar global e precipitação pluviométrica. Os dados ausentes foram preenchidos por outras bases meteorológicas, de acordo com a metodologia de preenchimento de falhas utilizada por Rocha (2018) e Elli et al. (2019).

O déficit hídrico do solo (DEF) foi caracterizado a partir do balanço hídrico climatológico sequencial em escala mensal baseado no método de Thornthwaite e Mather (CAMARGO, 1962). Para a condição WE, foi aplicada a redução de 33% do volume de precipitação total. O DEF anual foi obtido pela soma dos déficits hídricos mensais. Os valores anuais de temperatura (T) foram calculados pela média aritmética da temperatura média mensal e a precipitação (P) anual foi calculada pela soma da precipitação acumulada em cada mês (Figura 2a). A evapotranspiração potencial (ETP) foi calculada pelo método de Penman-Monteith (PM-FAO 56). A capacidade de armazenamento de água no solo foi calculada para dois metros de profundidade efetiva e pela água disponível no solo (MENEZES, 2005), a partir dos teores de silte e argila, do ponto de murcha permanente (tensão de 1500 kPa) e da capacidade de campo (tensão de 10 kPa).

Figura 2 – Regime anual médio de temperaturas (Tmn, Tave, Tmx, mínima, média e máxima, respectivamente), precipitação (P), déficit hídrico no solo (DEF), índice de uso da água (WI), índice de aridez (DRY), déficit de pressão de vapor máximo (VDP) e eficiência no uso da água (WUE) de quatro sítios no Brasil.



Onde: W - sem exclusão de chuva e WE - com exclusão de 33% da chuva.

O déficit de pressão de vapor máximo (VPD) foi calculado de forma adaptada, utilizando a equação proposta por Tetens (Alvarenga et al., 2014), com substituição da temperatura média pela temperatura máxima do dia no cálculo da pressão de vapor de saturação, sendo o VPD anual a média do VPD médio mensal. O índice anual do uso da água (WI) foi calculado pela razão da evapotranspiração real (ETR) pela evaporação potencial (ETP) para o mesmo período de crescimento, obtidas nos cálculos de balanço hídrico (Figura 2b).

O índice de aridez (DRY) é a razão entre a precipitação e a evapotranspiração potencial (Figura 2c), representando as condições secas nos anos de plantio (SAHIN, 2012). A eficiência no uso da água (WUE) é expressa pela produção de madeira pela quantidade de água transpirada (STAPE; BINKLEY; RYAN, 2004), e foi determinada pela razão entre a biomassa das árvores vivas da parcela (kg), pela ETR (convertida para m³), ambas calculadas anualmente (Figura 2d).

2.3 Determinação da densidade aparente e microscopia da madeira

A densidade aparente da madeira (WD) foi determinada como descrito por Dobner Júnior et al. (2018), sendo a umidade das amostras estabilizada em 12%. A densidade aparente média (g cm³) foi medida a cada 80 µm por escaneamento das amostras de madeira usando um microdensitômetro de raios X direto (QTRS01X, Quintek Measurement Systems Inc. Knoxville, TN) integrado a um sistema de análise por computador. Dois raios do mesmo disco foram usados para os cálculos de perfis anuais de densidade.

Os picos de densidade aparente (zona fibrosa) obtidos na densitometria de raios X e a porosidade do lenho (observado em aumento de 20x em microscópio estereoscópio estéreo (SZT, BEL Photonics) contribuíram para delimitar os períodos anuais dos seis anos de crescimento (Figura 3).



Figura 3 – Amostragem anual da madeira (anatomia e densidade aparente).

Cortes histológicos de 20 µm de espessura foram realizados anualmente em micrótomo de deslize (SM2000R, Leica), desidratados em concentrações crescentes de etanol (10 a 100%) e fotomicrografados, pelo *software* acoplado ao microscópio digital automatizado (Zeiss Axio Scope.A1, *software* Axio Vision SE64), para determinação de densidade da madeira, características de vasos e índices (Tabela 1).

Tabela 1 – Lista de características da madeira avaliadas, suas abreviaturas e respectivas metodologias.

Características	Abreviação	Autor	
Diâmetro tangencial de vaso	VD		
Densidade de vaso	VDn	Scholz et al. (2013)	
Área de vaso	VA		
Espessura da parede celular de vaso	TWV		
Espessura total da parede do vaso entre	+	Hacke et al. (2001)	
células adjacentes	ι		
Condutividade hidráulica teórica	K _{TH}	Fichot et al., (2010)	
Condutividade hidráulica potencial	Ks	Santini et al. (2018)	
Área de condutividade do lúmen	LCA	\overline{Z}_{22222} at al. (2010)	
Composição de vaso dentro do espaço	S	Zanne et al., (2010)	
Resistência à implosão do vaso	IR	Hacke et al., (2001)	
Índice de vulnerabilidade à seca	VI	Carlquist (1977)	
Densidade da madeira	WD	Dobner Júnior et al (2018)	

2.4 Análise de dados

Correlações de Pearson entre fatores meteorológicos e características da madeira foram realizadas. A correlação foi realizada separadamente para os clones e as condições de disponibilidade de água. Os sítios foram utilizados como repetições, com os dados meteorológicos e da madeira plotados anualmente (24 repetições, 4 sítios e 6 anos de crescimento). Uma correlação de rede bidimensional foi usada para expressar graficamente a relação funcional entre estimativas dos coeficientes de correlação entre as características e detectar padrões fenotípicos complexos. Os pares de características foram estimados de acordo com a Equação 1:

$$r = \frac{COV_{(xy)}}{\sqrt{\widehat{\sigma}_x^2 \times \widehat{\sigma}_y^2}}$$
(1)

Onde: $COV_{(XY)}$ é a covariância entre as características X e Y, $\hat{\sigma}_x^2$ é a variação da variável X e $\hat{\sigma}_y^2$ é a variação da variável Y.

A proximidade entre os nós (características) foi proporcional ao valor absoluto da correlação entre esses nós. A espessura das arestas foi controlada aplicando um valor de corte de 0,70, que representa a significância pelo teste t, cujas bordas foram destacadas. As correlações positivas foram apresentadas em verde, enquanto as correlações negativas foram apresentadas em escala de vermelho.

A análise de regressão múltipla com ajuste pelo método Exhaustive Search foi utilizada para estimar TWV, por ser a característica fortemente relacionada aos fatores meteorológicos. Todas as combinações de variáveis são testadas e fornecem a que melhor estima a variável dependente.

As médias do cultivo de seis anos das variáveis T_{mn}, T_{ave}, T_{mx}, P, DEF, VPD, WI, DRY e WUE, por material genético e condição de disponibilidade de água foram utilizadas como variáveis independentes. As combinações obtidas foram comparadas e os melhores modelos foram selecionados. Todas as análises estatísticas foram realizadas utilizando o software estatístico R (R Core Team, 2014). O procedimento de correlação de rede foi realizado com o pacote "qgraph" (EPSKAMP et al., 2012), enquanto as análises de regressão múltipla foram realizadas com pacote Leaps.

3. RESULTADOS

3.1 Correlações clima-madeira

A rede de correlações de Pearson, construída entre variáveis meteorológicas e características da madeira (Figura 4) evidencia diferentes interações nos comportamentos dos dois clones, assim como a interação com a água (W e WE). Há diferenças nas estratégias de combinação e intensidade clima-madeira de *E. urophylla* e *E. grandis* x *E. camaldulensis*

Figura 4 – Correlação de rede entre fatores meteorológicos e características da madeira avaliados em *Eucalyptus* cultivados em quatro sítios no Brasil, em duas condições de disponibilidade de água: W – sem exclusão de chuva e WE – com exclusão de 33% da chuva.









d) E. grandis x E. camaldulensis – WE



Em que: os fatores meteorológicos são temperaturas máxima (Tmx), mínima (Tmn) e média (Tave), precipitação (P), déficit hídrico do solo (DEF), índice anual do uso da água (WI), déficit de pressão de vapor máximo (VPD), índice de aridez (DRY), eficiência no uso da água (WUE). Características da

madeira: densidade da madeira (WD), diâmetro de vaso (VD), densidade de vaso (VDn), área de vaso (VA), espessura da parede celular de vaso (TWV), espessura total da parede do vaso entre células adjacentes (t), condutividade hidráulica teórica (K_{TH}), condutividade hidráulica potencial (K_S), área de condutividade do lúmen (LCA), composição de vaso dentro do espaço (S), resistência à implosão do vaso (IR) e índice de vulnerabilidade à seca (VI).

A densidade da madeira, mesmo avaliada de forma anual, não apresentou correlação significativa com as variáveis meteorológicas para os dois clones. Entretanto, na madeira de *E. urophylla* em W e WE, a densidade ocorre de forma mais conexa na rede de correlações, com correlações com as características da madeira.

O DEF e a WUE na condição W, apresentaram fracas conectividades entre os nós para ambos os clones, ou seja, entre as características da madeira e variáveis meteorológicas há baixa relação na condição sem a exclusão de chuva. Já em E. grandis x E. camaldulensis – WE, o DEF apresentou maior proximidade entre as características de xilema e variáveis meteorológicas, indicativo das maiores correlações. As médias anuais meteorológicas dos quatro sítios tiveram pouca influência sobre as características da madeira de E. urophylla – W (Figura 4a), exceto para TWV, t e IR que tiveram correlação positiva (0,626; 0,605 e 0,492, respectivamente), com Tmn. O VPD relacionou-se com intensidade moderada com TWV e t, enquanto o DRY teve correlação negativa com LCA. A exclusão de 33% de chuva resultou em maior número de correlações clima-madeira para o E. urophylla (Figura 4b). As variáveis meteorológicas mais correlacionadas foram Tmn, Tmx, P, DEF e WUE. A T_{mx} correlacionou-se positivamente com VA e Ks e negativamente com TWV. Maiores Tmn resultam em aumento de TWV. O maior WUE promoveu a diminuição do número de vasos (VDen) e da resistência à implosão (IR). Aumentos em precipitação e déficit hídrico no solo diminuem a parede dupla em vasos (t) e composição de vaso dentro do espaço (S), respectivamente. A densidade da madeira correlacionou-se com o WUE, de forma positiva.

Relações fracas foram verificadas para *E. grandis* x *E. camaldulensis* – W, embora significativas (Figura 4c). Houve influência de T_{mx}, P, VPD e WUE. A T_{mx} teve efeito positivo na IR e negativo para WD. Aumentos em precipitações promovem aumentos em TWV e t. WUE também se correlacionou positivamente com TWV, t, S, IV e K_{TH}. Em *E. grandis* x *E. camaldulensis* – WE, a características da madeira TWV representa um nó fortemente conectado no módulo de variáveis avaliadas, e correlaciona-se com cinco variáveis meteorológcias: T_{mn}, T_{ave}, DEF, WI e VPD (Figura 4d). Seis fortes correlaçãoes foram estabelecidas entre as variáveis meteorológicas e
as características da madeira: T_{mn} x TWV (-0,773), T_{ave} x TWV (-0,725), T_{ave} x t (-0,807), T_{ave} x IR (-0,704), DEF x t (0,708) e VPD x TWV (-0,738).

A condição WE possibilitou diferentes elos dos clones, inclusive para o efeito do DEF, ou seja, em condiçoes de menor oferta de água as características da madeira são mais alteradas. As correlações de Pearson entre variáveis meteorológicas e características da madeira demonstraram que, independente do clone e da condição de disponibilidade de água, a TWV foi fortemente correlacionada, sendo o elo entre os nós. Dessa forma, foram ajustadas regressões múltiplas para isolar essa característica e identificar a intensidade de explicação das variáveis meteorológicas.

3.2 Estimativas de TWV por variáveis meteorológicas

A temperatura do ar esteve presente em todas as equações da estimativa de TWV (Tabela 2) nas condições W e WE. Na condição de exclusão de chuvas (WE), a variação de TWV, de ambos os clones estudados nesse trabalho, obteve os melhores ajustes, com explicação de 84% pelas variáveis climáticas, enquanto na condição W, foi necessária uso da precipitação como terceira variável para melhorar a equação.

A T_{mx} e VPD explicam a TWV para o *E. urophylla*, independentemente da condição hídrica. Já em *E. grandis* x *E. camaldulensis* – W a variável WI explica 98%, sendo a condição WE explicada 91,6% por DRY. Desse modo, verifica-se que o *E. urophylla* teve influência de VPD e *E. grandis* x *E. camaldulensis* de variáveis ligadas à água, como WI e DRY.

Tabela 2 – Equações de regressão linear múltipla e estatística de precisão da previsão de espessura de parede de vaso (TWV) de *Eucalyptus urophylla* e *E. grandis* x *E. camaldulensis* em duas condições de disponibilidade de água: W – sem exclusão de chuva e WE – com exclusão de 33% da chuva em função de variáveis climáticas em 4 locais no Brasil.

		0 4005*	T			
	1 VVV = 8,0480 -	- 0,1025*	1 mx + 0.000)2^ P +1,0	118° VPD	7,4 -
3	r² _{aj} : 0,66					22
Ī	RMSE: 1,83%					(E)
la						
Ň	Cooficientes:	Potos	Std Error	tvoluo	Dr(s t)	6,8
þ	Loterconto	Delas			ΓΙ (<i>></i> ι) 1 12ο 9**	
01	пиетсеріо	4 70/		9,203	1,130-0	0,0
<u>、</u>	Tmax	1,7%	2,7566-2	-3,720	0,00135**	6,4 -
Ш	P	0,3%	9,684e-5	2,672	0,01465**	6,4 6,6 6,8 7,0 7,2 7,4
	VPD	98%	1,629e-1	6,211	4,56e-6**	Observado (µm)
	TWV = 19.2679	- 0.4998	3* Tmx +1.80)95* VPD		8,5
I.	r ² _{ai} : 0.84	-,	,			8,0
a la						a ···
Ž	11110L. 3,3470					17,7,5 - 9
å₽	• • • •					
2	Coeficientes:	Betas	Std. Error	t value	Pr (> t)	
	Intercepto		1,3833	13,93	4,45e-12*	
ш	Tmax	5,6%	0,0493	-10,13	1,54e-9*	6,0 6,5 7,0 7,5 8,0 8,5
	VPD	94,4%	0,2294	7,89	1,03e-7*	Observado (µm)
		,		,	,	
	TWV = 8,4870 -	- 0,1014*	Tave +0.00	03* P – 0	,8498* WI	6.3
.>	TWV = 8,4870 - r_{2ai}^2 0.43	- 0,1014*	Tave +0.00	03* P – 0	,8498* WI	6.2
Е. ; – Х	TWV = 8,4870 - $r_{aj}^2: 0,43$ RMSE: 1.64%	- 0,1014*	Tave +0.00	03* P – 0	,8498* WI	6.3 6.2 ft 6.1
s × E. sis – W	TWV = 8,4870 - r ² _{aj} : 0,43 RMSE: 1,64%	- 0,1014*	Tave +0.00	03* P – 0	,8498* WI	6.3 6.2 (III) 90 6.0
dis × E. ensis – W	TWV = 8,4870 - r ² _{aj} : 0,43 RMSE: 1,64%	- 0,1014*	Tave +0.00	03* P – 0	,8498* WI	6.3 (IIII) opriming 6.0 5.9 5.9
andis × E. ulensis – W	TWV = 8,4870 - r ² _{aj} : 0,43 RMSE: 1,64% Coeficientes:	- 0,1014* Betas	Tave +0.00 Std. Error	03* P – 0	,8498* WI Pr (> t)	6.3 6.1 6.0 6.0 5.9 5.8 5.8
grandis × E. Idulensis – W	TWV = 8,4870 - r ² _{aj} : 0,43 RMSE: 1,64% Coeficientes: Intercepto	- 0,1014* Betas	Tave +0.00 Std. Error 1,1253	03* P – 0 t value 7,542	,8498* WI Pr (> t) 2,86e-7*	6.3 6.2 6.1 6.0 6.0 6.0 6.0 6.0 6.0 6.0 6.0 6.0 6.0
E. grandis × E. naldulensis – W	TWV = 8,4870 - r_{aj}^2 : 0,43 RMSE: 1,64% Coeficientes: Intercepto Tave	- 0,1014* Betas 1,87%	Tave +0.00 Std. Error 1,1253 0,0438	03* P – 0 t value 7,542 -2,312	,8498* WI Pr (> t) 2,86e-7* 0,0315*	6.3 6.1 6.0 6.0 6.0 6.0 6.0 6.0 6.0 6.0 6.0 6.0
E. grandis × E. amaldulensis – W	$TWV = 8,4870 - r_{aj}^2 \cdot 0,43$ RMSE: 1,64% Coeficientes: Intercepto Tave P	- 0,1014* Betas 1,87% 0,03%	Tave +0.00 Std. Error 1,1253 0,0438 0,0001	03* P − 0 t value 7,542 -2,312 4,282	,8498* WI Pr (> t) 2,86e-7* 0,0315* 0,0004*	6.3 6.1 6.1 6.0 6.0 6.0 6.0 6.0 6.0 6.0 6.0
E. grandis x E. camaldulensis – W	$TWV = 8,4870 - r_{aj}^2 : 0,43$ RMSE: 1,64% Coeficientes: Intercepto Tave P WI	- 0,1014* Betas 1,87% 0,03% 98,1%	Tave +0.00 Std. Error 1,1253 0,0438 0,0001 0,2747	t value 7,542 -2,312 4,282 -3,094	,8498* WI Pr (> t) 2,86e-7* 0,0315* 0,0004* 0,0005*	6.3 6.1 6.0 6.0 5.5 5.6 5.7 5.6 5.7 5.6 5.7 5.8 5.7 5.6 5.7 5.8 5.7 5.6 5.7 5.8 5.7 5.6 5.7 5.8 5.9 6.0 6.1 6.2 6.3 Observado (µm)
E. grandis x E. camaldulensis – W	TWV = 8,4870 - r ² _{aj} : 0,43 RMSE: 1,64% Coeficientes: Intercepto Tave P WI TWV = 9,1997 -	- 0,1014* Betas 1,87% 0,03% 98,1% - 0,1812*	Tave +0.00 Std. Error 1,1253 0,0438 0,0001 0,2747 Tmn +0.393	t value 7,542 -2,312 4,282 -3,094	,8498* WI Pr (> t) 2,86e-7* 0,0315* 0,0004* 0,0005*	6.3 (III) 6.0 5.9 5.6 5.6 5.7 5.6 5.6 5.7 5.8 5.7 5.6 5.7 5.8 5.7 0.0 0.1 0.2 0.3 Observado (µm)
. E. grandis × E. - camaldulensis – W	TWV = 8,4870 - r_{aj}^{2} : 0,43 RMSE: 1,64% Coeficientes: Intercepto Tave P WI TWV = 9,1997 - r_{aj}^{2} : 0,65	- 0,1014* Betas 1,87% 0,03% 98,1% - 0,1812*	Tave +0.00 Std. Error 1,1253 0,0438 0,0001 0,2747 Tmn +0,393	t value 7,542 -2,312 4,282 -3,094 31* DRY	,8498* WI Pr (> t) 2,86e-7* 0,0315* 0,0004* 0,0005*	6.3 (III) 000 5.9 5.8 5.7 5.6 5.6 5.7 5.8 5.7 5.6 5.7 5.6 5.7 5.8 5.9 6.0 6.1 6.2 6.3 Observado (µm)
E. E. grandis × E. is – camaldulensis – W	TWV = 8,4870 - r_{aj}^2 : 0,43 RMSE: 1,64% Coeficientes: Intercepto Tave P WI TWV = 9,1997 - r_{aj}^2 : 0,65 PMSE: 2,409/	- 0,1014* Betas 1,87% 0,03% 98,1% - 0,1812*	Tave +0.00 Std. Error 1,1253 0,0438 0,0001 0,2747 Tmn +0,393	t value 7,542 -2,312 4,282 -3,094 31* DRY	,8498* WI Pr (> t) 2,86e-7* 0,0315* 0,0004* 0,0005*	6.3 (III) 000 5.9 5.8 5.7 5.6 5.7 5.6 5.7 5.8 5.9 6.0 6.1 6.2 6.3 Observado (µm)
s x E. E. grandis x E. nsis – camaldulensis – W	TWV = 8,4870 - r_{aj}^2 : 0,43 RMSE: 1,64% Coeficientes: Intercepto Tave P WI TWV = 9,1997 - r_{aj}^2 : 0,65 RMSE: 2,49%	- 0,1014* Betas 1,87% 0,03% 98,1% - 0,1812*	Tave +0.00 Std. Error 1,1253 0,0438 0,0001 0,2747 Tmn +0,393	t value 7,542 -2,312 4,282 -3,094 31* DRY	,8498* WI Pr (> t) 2,86e-7* 0,0315* 0,0004* 0,0005*	6.3 (III) 00 5.9 5.6 5.7 5.6 5.7 5.8 5.9 0.0 0.1 6.2 6.3 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
dis × E. E. grandis × E. Ilensis – camaldulensis – W E	TWV = 8,4870 - r_{aj}^2 : 0,43 RMSE: 1,64% Coeficientes: Intercepto Tave P WI TWV = 9,1997 - r_{aj}^2 : 0,65 RMSE: 2,49%	- 0,1014* Betas 1,87% 0,03% 98,1% - 0,1812*	Std. Error 1,1253 0,0438 0,0001 0,2747	t value 7,542 -2,312 4,282 -3,094 31* DRY	,8498* WI Pr (> t) 2,86e-7* 0,0315* 0,0004* 0,0005*	6.3 (IIII) optimized 5.9 5.6 5.6 5.7 5.6 6.6 6.4 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
andis x E. E. grandis x E. dulensis – camaldulensis – W WE	TWV = 8,4870 - r_{aj}^2 : 0,43 RMSE: 1,64% Coeficientes: Intercepto Tave P WI TWV = 9,1997 - r_{aj}^2 : 0,65 RMSE: 2,49% Coeficientes:	- 0,1014* Betas 1,87% 0,03% 98,1% - 0,1812* Betas	Std. Error 1,1253 0,0438 0,0001 0,2747 Tmn +0,393 Std. Error	t value 7,542 -2,312 4,282 -3,094 31* DRY t value	,8498* WI Pr (> t) 2,86e-7* 0,0315* 0,0004* 0,0005* Pr (> t)	6.8 6.8 6.8 6.4 6.4 6.4 6.4 6.4 6.4 6.4 6.4
grandis × E. E. grandis × E. naldulensis – camaldulensis – W WE	TWV = 8,4870 - r_{aj}^2 : 0,43 RMSE: 1,64% Coeficientes: Intercepto Tave P WI TWV = 9,1997 - r_{aj}^2 : 0,65 RMSE: 2,49% Coeficientes: Intercepto	- 0,1014* Betas 1,87% 0,03% 98,1% - 0,1812* Betas	Std. Error 1,1253 0,0438 0,0001 0,2747 Tmn +0,393 Std. Error 0,6334	t value 7,542 -2,312 4,282 -3,094 31* DRY t value 14,52	,8498* WI Pr (> t) 2,86e-7* 0,0315* 0,0004* 0,0005* Pr (> t) 2,01e-12*	6.8 (IIII) openings 5.6 5.6 5.7 5.6 6.2 6.0 5.8 5.7 5.6 5.6 5.7 5.8 5.9 6.0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
E. grandis × E. amaldulensis – camaldulensis – W WE	TWV = 8,4870 - r_{aj}^2 : 0,43 RMSE: 1,64% Coeficientes: Intercepto Tave P WI TWV = 9,1997 - r_{aj}^2 : 0,65 RMSE: 2,49% Coeficientes: Intercepto Tmin	- 0,1014* Betas 1,87% 0,03% 98,1% - 0,1812* Betas 8,4%	Std. Error 1,1253 0,0438 0,0001 0,2747 Tmn +0,393 Std. Error 0,6334 0,0336	t value 7,542 -2,312 4,282 -3,094 31* DRY t value 14,52 -5,396	,8498* WI Pr (> t) 2,86e-7* 0,0315* 0,0004* 0,0005* Pr (> t) 2,01e-12* 2,37e-5*	6.8 (uni) openings 5.6 6.6 6.6 6.7 5.6 5.7 5.6 5.7 5.6 5.7 5.8 5.9 0.0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
E. grandis x E. camaldulensis – W WE	TWV = 8,4870 - r_{aj}^2 : 0,43 RMSE: 1,64% Coeficientes: Intercepto Tave P WI TWV = 9,1997 - r_{aj}^2 : 0,65 RMSE: 2,49% Coeficientes: Intercepto Tmin DRV	- 0,1014* Betas 1,87% 0,03% 98,1% - 0,1812* Betas 8,4% 01.6%	Std. Error 1,1253 0,0438 0,0001 0,2747 Tmn +0,393 Std. Error 0,6334 0,0336 0,1715	t value 7,542 -2,312 4,282 -3,094 31* DRY t value 14,52 -5,396 2,202	Pr (> t) 2,86e-7* 0,0315* 0,0004* 0,0005* Pr (> t) 2,01e-12* 2,37e-5*	6.3 (III) 0 pruiys 5.8 5.7 5.6 5.7 5.8 5.7 5.8 5.9 0.0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0

Tmx: temperatura máxima; P: precipitação; VPD: déficit de pressão de vapor máximo; Tave: temperatura média; WI: índice de uso da água; DRY: índice de aridez. * Significativo pelo teste de t (α = 5%).

ar

Entre os quatro diferentes locais de crescimento das árvores, houve variação anual da TWV e IR nos dois clones avaliados, cujos anos de menor precipitação anual

^{3.3} TWV e IR anuais influenciados por menor precipitação e alta temperatura do

e maior temperatura média anual do ar estão destacados nas cores azul e laranja, respectivamente (Figura 5).

Figura 5 – Comportamento anual de espessura de parede de vaso (TWV) e resistência à implosão (IR) de *E. urophylla* e *E. grandis* x *E. camaldulensis* cultivados em quatro sítios no Brasil, em duas condições de disponibilidade de água: W – sem exclusão de chuva e WE – com exclusão de 33% da chuva. Os períodos sombreados nas cores azul e laranja correspondem aos anos de menor precipitação e maior temperatura, respectivamente.



Já entre os dois clones estudados, a TWV demonstrou pouca variação e condições de disponibilidade de água avaliados, sendo o sítio 4, o de maior variação

para *E. urophylla* – WE. O sítio 4 apresenta a maior sazonalidade do déficit hídrico do solo. O ano 1 e 3 foram semelhantes em relação ao déficit hídrico, porém o ano 2 foi de maior precipitação, que pode ter influenciado no ano 3. Em dois momentos houve uma redução de IR nos dois clones, nas duas condições e em todos quatro os sítios: do primeiro para o segundo ano e do quinto para o sexto ano de crescimento.

O *E. urophylla* apresentou maior IR em todos os anos avaliados, exceto no sítio 20, com menor déficit hídrico. A IR demonstrou maior diferença em W e WE no sítio 20 para os dois clones. *E. grandis* x *E. camaldulensis* obteve aumento de 62% da resistência dos vasos de W para a WE, no ano com menor precipitação e maior temperatura (ano de 2014). Já para *E. urophylla*, o aumento foi de 43% de W para WE. Em todos os sítios, a IR em *E. urophylla* – W aumenta no ano posterior ao ano de maior temperatura. No sítio 20, de menor déficit hídrico, o IR não diferiu entre os clones para WE. A IR é obtida pela relação entre duas características: diâmetro de vasos e paredes duplas adjacentes. Os elementos de vaso no gênero *Eucalyptus* são, em sua maioria, solitários, assim, as respostas das variações anuais no IR correspondem à variabilidade anual dos diâmetros dos vasos.

O diâmetro de vasos acompanha o arranque inicial de crescimento do eucalipto (Figura 6), e favorece a intensa condução de água de forma ascendente, nos anos iniciais de todas as condições avaliadas (sítio, clone e disponibilidade de água). A maior variação na dimensão dos vasos foi entre os clones do que entre a disponibilidade de água.

Entre os sítios avaliados, o *E. grandis* x *E. camaldulensis* apresentou menores dimensões dos vasos, com pequena variação, exceto para o sítio 20 de menor DEF, que apresentou vasos maiores que em outros sítios. Já a variabilidade dos vasos observada no *E. urophylla* WE, é correspondente as variações ocorridas em IR. Não houve clara tendência da combinação de temperatura e precipitação na dimensão dos vasos.

Figura 6 – Comportamento anual de diâmetro de vasos de *E. urophylla* e *E. grandis* x *E. camaldulensis* cultivados em quatro sítios no Brasil, em duas condições de disponibilidade de água: W – sem exclusão de chuva e WE – com exclusão de 33% da chuva. Os períodos sombreados nas cores azul e laranja correspondem aos anos de menor precipitação e maior temperatura, respectivamente.



4. DISCUSSÃO

4.1 Redes de Interações madeira-clima

A intensidade e significância com que as variáveis meteorológicas influenciam o desenvolvimento e crescimento das espécies são diferentes (BEGUM et al., 2012), como verificado para os materiais de *Eucalyptus* avaliados. De forma geral, a precipitação e a temperatura influenciam diretamente na fisiologia e xilogênese (ALI

et al., 2019; QUINTILHAN, 2019), embora neste trabalho verificou-se o efeito nas características da madeira de outras variáveis dependentes como VPD, WI e DRY. A dinâmica de rendimento em produção de biomassa é uma característica de materiais melhorados para plantios florestais de ciclo curto (BOOTH, 2013) em que a adaptabilidade e estabilidade produtiva promovem uma adequação aos diversos ambientes de crescimento. Este fato resultou em correlações fracas e não significativas entre características da madeira e variáveis meteorológicas em condição W.

As fortes correlações entre variáveis meteorológicas e características da madeira na condição WE podem ser resultado do controle fisiológico do status hídrico das árvores, que foram impactadas pela exclusão da chuva. Especificamente, o aumento do déficit de pressão do vapor atmosférico tem resultado nas taxas de transpiração, que aumentam a tensão da água no xilema favorecendo embolismo e/ou implosão e, em resposta, a planta eleva a IR (ZWIENIECKI; SECCHI 2014). Assim, o aumento de TWV e t seria uma estratégia de segurança e manutenção do transporte de água.

A utilização da correlação de redes contribuiu para identificar conexões fortes e fracas entre os nós, além disso, o posicionamento das variáveis indica a conectividade das interações (LANGFELDER; HORVATH, 2008). Em *Eucalyptus urophylla* – W foi verificada baixa correlação do DEF nas características da madeira o que favorece a avaliação deste clone sob condições de déficit hídrico. Enquanto que em situações com alterações de temperatura ocorre maiores efeitos na madeira. Nas características da madeira foi possível reduzir o número de variáveis, pois o posicionamento central no módulo corresponde a alta conectividade das interações, observado para TWV em *E. grandis* x *E. camaldulensis* – WE. As fracas correlações do DEF e WUE podem estar relacionadas a adaptação dos clones plásticos ao ambiente, variáveis estas indiretamente ligadas ao fornecimento de água. Logo, as correlações mais acentuadas foram na condição WE para o *E. grandis* x *E. camaldulensis*.

4.2 Variáveis meteorológicas explicam características da madeira de E. urophylla e E. grandis x E. camaldulensis

A diversidade e funcionamento do ecossistema em florestas tropicais são regulados por fatores climáticos como a temperatura média anual e disponibilidade de

água (Araújo et al., 2019; Poorter et al., 2017). Taxas de fotossíntese e respiração aumentam exponencialmente com elevação de temperatura, por isso as variações em temperatura possuem impactos estruturais distintos nas espécies, como comprovado pelos ajustes das equações (Tabela 2). *E. urophylla* teve sensibilidade as variações de temperatura, logo, essa variável teve relações com a TWV. Contudo, o maior impacto no espessamento de vaso foi do VPD, cuja relação é exponencial com o aumento de temperatura no ar (YUAN et al., 2019). Ou seja, as maiores temperaturas diminuem a quantidade de água no ar e, consequentemente, o VPD (MASSMANN; GENTINE; LIN, 2019). Por considerar a umidade do ar e a temperatura, o VPD teve efeito acentuado para o *E. urophylla*, indicativo de maior sensibilidade deste material a esses fatores.

E. grandis x *E. camaldulensis* teve a TWV explicada por fatores diretamente relacionados à agua (WI e DRY). Essa resposta é decorrente das características intrínsecas ao *E. camaldulensis*, que possui ocorrência em zonas de chuva com amplitude de 250 a 1.600 mm (Butcher; Southerton, 2007), a capacidade de acessar as águas subterrâneas ao longo dos sistemas de drenagem (MENSFORTH et al., 1994) e adaptação às zonas climáticas tropicais e áridas.

4.3 Comportamento anual de TWV, IR e diâmetro de vasos sob exclusão de chuvas

O comportamento constante da TWV ao longo dos anos está em conformidade com a variação intra-anual das variáveis meteorológicas dos sítios, exceto para o sítio 4. No sítio 4 (maior sazonalidade do déficit hídrico), a maior variação de TWV ao longo dos anos pode ter sido influenciada pela amplitude dos valores de WI entre as condições de disponibilidade de água (Figura 2b). Fato confirmado no ajuste de equações, em que o WI explica cerca de 98% da TWV em *E. grandis* x *E. camaldulensis* na condição W (Tabela 2).

A queda do IR, nos quatro sítios, segue um comportamento similar ao aumento WUE (nos primeiros anos), ou seja, houve um *trade-off* entre segurança e eficiência de uso da água. Isso acontece porque a produção de fotoassimilados utilizados para conversão em biomassa é oriunda das folhas (YADAV et al., 2017), que também são responsáveis pela pressão negativa da ascensão de água nos vaso (RODRIGUEZ-ZACCARO; GROOVER, 2019). Esse resultado sugere que houve ações coordenadas entre características da madeira e traços foliares (BOURNE et al., 2017), com

impactos na produção de biomassa. Entretanto, espécies do mesmo gênero ou híbridos divergem no comportamento, sendo o gênero *Eucalyptus* possuidor de características diversas determinadas pelo clima (PFAUTSCH et al., 2016a), elevando a importância de estudos de multiespécies. Neste trabalho, as condições do sítio 30 com características de menor P, WI e DRY e maior DEF e WUE, demonstraram comportamentos particulares de IR para os clones, onde o *E. urophylla* apresentou maior IR frente as condições extremas do local acentuadas com a exclusão de 33% de chuva.

Os vasos formados no xilema no primeiro ano de crescimento das árvores são maiores e numerosos, e favorecem a maior condutividade hidráulica do lenho das árvores e, assim, a alta taxa de crescimento (FRANCO, 2018). Posteriormente, a variabilidade anual dos vasos em *E. grandis* x *E. camaldulensis* - W ocorre de forma específica, com menores crescimentos e variações, independentes das condição ambiental, característica de plantas que apresentam plasticidade (Fritsche-Neto and Borém, 2011).

A formação da madeira não acontece simultaneamente ao efeito climático, a exemplo do verificado na resistência a implosão de vasos em relação a maior temperatura do período de crescimento para *E. urophylla* – W. O processo de alocação de carbono em espécies tropicais ocorre de forma hierárquica, principalmente quando há sazonalidade acentuada, distribuindo-se hierarquicamente para respiração, folhas, raízes, reservas e alburno (SCHIPPERS et al., 2015). Neste sentido, quando houveram as maiores temperaturas nos sítios, o investimento em carbono não foi diretamente para os vasos, evidenciando estratégias utilizadas pelas árvores (WAY; OREN, 2010). Porém, as mudanças climáticas podem aumentar os períodos críticos e intensificar a dinâmica de elementos essenciais intrínsecos a sobrevivência da árvore e consequentemente elevar a sazonalidade.

5 CONCLUSÕES

A exclusão de chuvas potencializou as inter-relações entre o clima e a arquitetura hidráulica em *E. grandis* x *E. camaldulensis*. Apesar das amplitudes geoclimáticas dos sítios no Brasil, é possível avaliar um padrão geral de correlação entre fatores meteorológicos e características da madeira, que há independentemente

das condições variáveis do local tendo a resistência à implosão e a espessura de parede de vaso forte relação entre clima-madeira.

Maiores amplitudes na resistência a implosão ocorreram no período de maior temperatura e menor precipitação, no sítio 20. A espessura da parede foi maior em sítio 4, de maior sazonalidade do déficit hídrico do solo.

A temperatura teve influência significativa nas estimativas da espessura de parede de vaso de ambos clones e condições hídricas, tendo forte influência em *E. urophylla*. O índice de uso da água e aridez tiveram alta influência nas características da madeira de *E. grandis* x *E. camaldulensis*

A espessura de parede de vaso tem importância no estudo adaptativo de espécies frente às mudanças climáticas, uma vez que correlaciona com diferentes variáveis meteorológicas. Essas descobertas fornecem insights acerca do conhecimento da dinâmica entre madeira-clima em redução de chuva, o que tem implicações na seleção indireta em programas de melhoramento.

6. REFERÊNCIAS

ALI, A. et al. Climatic water availability is the main limiting factor of biotic attributes across large-scale elevational gradients in tropical forests. **Science of the Total Environment**, v. 647, p. 1211–1221, 2019.

ALMEIDA, M. N. F. et al. Heartwood variation of *Eucalyptus urophylla* is influenced by climatic conditions. **Forest Ecology and Management**, v. 458, p. 1–10, 2020.

ALVARENGA, C. B. et al. Efeito do déficit de pressão de vapor d'água no ar na pulverização hidropneumática em alvos artificiais. **Bioscience Journal**, v. 30, n. 1, p. 182–193, 2014.

ANDERSON, J. T.; WILLIS, J. H.; MITCHELL-OLDS, T. Evolutionary genetics of plant adaptation. **Trends in Genetics**, v. 27, n. 7, p. 258–266, 2011.

ARAUJO, M. J. et al. Adaptability and stability of eucalypt clones at different ages across environmental gradients in Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 454, p. 117631, 2019.

BARBOSA, T. L. et al. Influence of site in the wood quality of *Eucalyptus* in plantations in Brazil. **Southern Forests**, v. 81, n. 3, p. 247–253, 2019.

BEGUM, S. et al. Regulation of cambial activity in relation to environmental conditions: Understanding the role of temperature in wood formation of trees. **Physiologia Plantarum**, v. 147, n. 1, p. 46–54, jan. 2012.

BINKLEY, D. et al. The interactions of climate, spacing and genetics on clonal Eucalyptus plantations across Brazil and Uruguay. **Forest Ecology and**

Management, v. 405, p. 271–283, 2017.

BINKLEY, D. et al. Variation in whole-rotation yield among *Eucalyptus* genotypes in response to water and heat stresses: The TECHS project. **Forest Ecology and Management**, v. 462, n. 117953, 2020.

BOOTH, T. H. Eucalypt plantations and climate change. **Forest Ecology and Management**, v. 301, p. 28–34, 2013.

BOURNE, A. E. et al. Species climate range influences hydraulic and stomatal traits in *Eucalyptus* species. **Annals of Botany**, v. 120, n. 1, p. 123–133, 2017.

BUTCHER PA; SOUTHERTON S. Marker-assisted selection in forestry species. In: GUIMARÃES EP, RUANE J, SCHERF BD, SONNINO A, D. J. (Ed.). Markerassisted selection in crops, livestock, forestry and fish: current status and the way forward. Rome: FAO. p. 283–306.

CAMARGO, A. P. DE. Contribuição para a determinação da evapotranspiração potencial no estado de São Paulo. **Bragantia**, v. 21, n. 12, p. 163–213, 1962.

CAMPOE, O. C. et al. Meteorological seasonality affecting individual tree growth in forest plantations in Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 380, p. 149–160, 2016.

CARLQUIST, S. Ecological factors in wood evolution : a floristic approach. **American Journal of Botany**, v. 64, n. 7, p. 887–896, 1977.

CHAUVIN, T. et al. Native-source climate determines the Douglas-fir potential of adaptation to drought. **Forest Ecology and Management**, v. 444, n. December 2018, p. 9–20, 2019.

CUNY, H. E.; RATHGEBER, C. B. K. Xylogenesis: Coniferous trees of temperate forests are listening to the climate tale during the growing season but only remember the last words! **Plant Physiology**, v. 171, n. 1, p. 306–317, 2016.

DE MICCO, V. et al. From xylogenesis to tree rings: Wood traits to investigate tree response to environmental changes. **IAWA Journal**, v. 40, n. 2, p. 155–182, 2019.

DOBNER JÚNIOR, M.; HUSS, J.; TOMAZELLO FILHO, M. Wood density of loblolly pine trees as affected by crown thinnings and harvest age in southern Brazil. **Wood Science and Technology**, v. 52, n. 2, p. 465–485, 2018.

ELLI, E. F. et al. Assessing the growth gaps of *Eucalyptus* plantations in Brazil – magnitudes, causes and possible mitigation strategies. **Forest Ecology and Management**, v. 451, 2019.

EPSKAMP, S. et al. Qgraph: Network visualizations of relationships in psychometric data. **Journal of Statistical Software**, v. 48, n. 4, 2012.

FERNÁNDEZ, M. E. et al. New insights into wood anatomy and function relationships: How Eucalyptus challenges what we already know. **Forest Ecology and Management**, v. 454, 2019.

FICHOT, R. et al. Common trade-offs between xylem resistance to cavitation and other physiological traits do not hold among unrelated *Populus deltoides* x *Populus nigra* hybrids. **Plant, Cell and Environment**, v. 33, n. 9, p. 1553–1568, 2010.

FRANCO, M. P. **Plasticidade de árvores de** *Eucalyptus grandis* **no contexto das mudanças climáticas : interação do déficit hídrico e da fertilização no crescimento e qualidade do lenho das árvores**. 2018. 172 f. Tese (Doutorado em Recursos Florestais) - Universidade de São Paulo Escola Superior de Agricultura " Luiz de Queiroz", Piracicaba, 2018.

FRITSCHE-NETO, R.; BORÉM, A. **Melhoramento de plantas para condições de estresses abióticos.** Viçosa: Editora UFV. 2011.

GÁRATE-ESCAMILLA, H. et al. Greater capacity to exploit warming temperatures in northern populations of European beech is partly driven by delayed leaf senescence. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 284, p. 107908, 2020.

HACKE, U. G. et al. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. **Oecologia**, v. 126, n. 4, p. 457–461, 2001.

HE, P. et al. Growing-season temperature and precipitation are independent drivers of global variation in xylem hydraulic conductivity. **Global Change Biology**, 2019.

JANSSEN, T. A. J. et al. Wood allocation trade-offs between fiber wall, fiber lumen and axial parenchyma drive drought resistance in neotropical trees. **Plant, Cell & Environment**, 2019.

KOEPKE, D. F.; KOLB, T. E. Cavitation at a Forest-Woodland Ecotone. **Forest Science**, v. 59, n. 5, p. 524–535, 2013.

KUŽELOVÁ, H.; TREML, V. Landscape-scale variability of air and soil temperature related to tree growth in the treeline ecotone. **Alpine Botany**, 2020.

LANGFELDER, P.; HORVATH, S. WGCNA: An R package for weighted correlation network analysis. **BMC Bioinformatics**, v. 9, n. 1, p. 559, 2008.

MASSMANN, A.; GENTINE, P.; LIN, C. When Does Vapor Pressure Deficit Drive or Reduce Evapotranspiration? **Journal of Advances in Modeling Earth Systems**, v. 11, n. 10, p. 3305–3320, 2019.

MENEZES, A. A. **Produtividade do eucalipto e sua relação com a qualidade e a classe de solo**. 2005. 110 f. Tese (Doutorado em Solos e Nutrição de Plantas) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2005.

MENSFORTH, L. J. et al. Sources of water used by riparian Eucalyptus camaldulensis overlying highly saline groundwater. **Oecologia**, v. 100, n. 1–2, p. 21–28, 1994.

MORRIS, H. et al. Vessel diameter is related to amount and spatial arrangement of axial parenchyma in woody angiosperms. **Plant, Cell & Environment**, v. 41, n. 1, p. 245–260, 2018.

NOLA, P. et al. Xylem anatomy of alien Robinia pseudoacacia L . and native *Quercus robur* L . is differently affected by climate in a temperate alluvial forest. **Annals of Forest Science**, v. 77, n. 8, p. 1–16, 2020.

PFAUTSCH, S. et al. Vessel diameter and related hydraulic traits of 31 *Eucalyptus* species arrayed along a gradient of water availability. **Ecology**, v. 97, n. 6, p. 1626, 2016.

POORTER, L. et al. Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests. **Global Ecology and Biogeography**, v. 26, n. 12, p. 1423–1434, 2017.

PRITZKOW, C. et al. Phenotypic plasticity and genetic adaptation of functional traits influences intra- specific variation in hydraulic efficiency and safety. **Tree Physiology**, v. 40, n. 2, p. 215–229, 2020.

QUINTILHAN, M. T. Crescimento, anatomia, microdensidade e propriedades hidráulicas do lenho de árvores de *Eucalyptus grandis* ao longo de uma rotação de 8 anos: correlações com o clima e ciclos do carbono e da água. 2019. 118 f. Dissertação (Mestrado em Recursos Florestais) - Universidade de São Paulo Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Piracicaba, 2019.

R CORE TEAM A LANGUAGE AND ENVIRONMENT FOR STATISTICAL COMPUTING. **R Core ream -**. Vienna, Austria, 2014.

RITA, A. et al. Functional adjustments of xylem anatomy to climatic variability: Insights from long-Term *Ilex aquifolium* tree-ring series. **Tree Physiology**, v. 35, n. 8, p. 817–828, 2015.

ROCHA, S. M. G. **Densidade básica da madeira de eucalipto em gradientes climáticos no Brasil**. 2018. 48 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais) -Universidade Federal do Espírito Santo, Jerônimo Monteiro, 2018.

RODRIGUEZ-ZACCARO, F. D.; GROOVER, A. Wood and water: How trees modify wood development to cope with drought. **Plants, People, Planet**, v. 1, n. 4, p. 346–355, 2019.

SAHIN, S. An aridity index defined by precipitation and specific humidity. **Journal of Hydrology**, v. 444–445, p. 199–208, 2012.

SANTINI, N. S. et al. Root xylem characteristics and hydraulic strategies of species co-occurring in semi-arid Australia. **IAWA Journal**, v. 39, n. 1, p. 43–62, 2018.

SCHIPPERS, P. et al. Sapwood allocation in tropical trees: A test of hypotheses. **Functional Plant Biology**, v. 42, n. 7, p. 697–709, 2015.

SCHOLZ, A. et al. How to quantify conduits in wood ? **Frontiers in Plant Science**, v. 4, n. 56, p. 1–12, 2013.

STANTURF, J. A. et al. *Eucalyptus* beyond Its native range: environmental issues in exotic bioenergy plantations. **International Journal of Forestry Research**, v. 2013, n. 463030, p. 1–5, 2013.

STAPE, J. L.; BINKLEY, D.; RYAN, M. G. *Eucalyptus* production and the supply, use and efficiency of use of water, light and nitrogen across a geographic gradient in Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 193, n. 1–2, p. 17–31, 2004.

WAY, D. A.; OREN, R. Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. **Tree Physiology**, v. 30, n. 6, p. 669–688, 2010.

WIECZYNSKI, D. J. et al. Climate shapes and shifts functional biodiversity in forests worldwide. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, v. 116, n. 2, p. 1–6, 2018.

YADAV, U. et al. Assessing long-distance transport from photosynthetic source leaves to heterotrophic sink organs with [¹⁴C]CO₂. **Bio-Protocol**, v. 7, n. 24, 2017.

YUAN, W. et al. Increased atmospheric vapor pressure deficit reduces global vegetation growth. **Science Advances**, v. 5, n. 8, p. 1–13, 2019.

ZANNE, A. E. et al. Angiosperm wood structure: global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. **American Journal of Botany**, v. 97, n. 2, p. 207–215, 2010.

APÊNDICES

	T _{mn}	T _{ave}	T _{mx}	Р	DEF	WI	VPD	DRY	WUE	VD	VA	VDen	TWV	t	LCA	S	Kth	Ks	IR	VI	WD
T _{mn}	1																				
T _{ave}	0,714	1																			
T _{mx}	0,144	0,757	1																		
Р	-0,230	-0,459	-0,386	1																	
DEF	-0,044	-0,031	0,042	-0,068	1																
WI	-0,427	-0,830	-0,771	0,680	0,085	1															
VPD	0,804	0,760	0,354	-0,695	0,095	-0,684	1														
DRY	-0,221	-0,536	-0,528	0,956	-0,044	0,744	-0,667	1													
WUE	0,059	0,101	0,173	0,139	0,084	-0,157	0,001	0,065	1												
VD	-0,124	0,100	0,171	-0,194	0,183	-0,048	0,070	-0,132	0,229	1											
VA	-0,086	0,197	0,235	-0,313	0,200	-0,131	0,132	-0,242	0,033	0,949	1										
VDen	0,124	0,025	-0,028	-0,057	-0,186	-0,099	0,015	-0,118	-0,466	-0,855	-0,700	1									
TWV	0,627	0,218	-0,295	-0,083	0,044	-0,059	0,563	-0,006	-0,017	0,122	0,104	-0,155	1								
t	0,605	0,442	0,040	-0,320	-0,151	-0,326	0,613	-0,289	0,095	0,440	0,382	-0,432	0,633	1							
LCA	-0,007	0,220	0,271	-0,456	0,104	-0,285	0,191	-0,464	-0,318	0,282	0,455	0,165	0,044	0,024	1						
S	-0,128	0,102	0,153	-0,223	0,247	-0,021	0,096	-0,144	0,135	0,956	0,951	-0,836	0,132	0,399	0,207	1					
Kth	-0,084	0,174	0,234	-0,248	0,191	-0,126	0,111	-0,188	0,165	0,979	0,967	-0,770	0,101	0,439	0,335	0,952	1				
Ks	-0,025	0,342	0,390	-0,412	0,149	-0,296	0,197	-0,383	-0,043	0,848	0,953	-0,508	0,025	0,349	0,575	0,840	0,907	1			
IR	0,492	0,295	0,002	-0,198	-0,165	-0,291	0,383	-0,258	-0,311	-0,581	-0,466	0,726	0,358	0,134	0,376	-0,607	-0,528	-0,330	1		
VI	-0,112	0,036	0,071	-0,116	0,215	0,048	0,070	-0,036	0,274	0,941	0,859	-0,936	0,176	0,457	0,011	0,965	0,906	0,699	-0,677	1	
WD	-0,404	-0,364	-0,047	0,158	0,077	0,266	-0,274	0,153	0,419	0,379	0,155	-0,594	-0,279	0,105	-0,382	0,322	0,302	0,029	-0,666	0,465	1

Apêndice 1. Matriz de correlação entre variáveis meteorológicas e características da madeira de *E. urophylla* – W aos 6 anos, cultivados em quatro sítios do Brasil.

Fatores meteorológicos em cinza: temperaturas máxima (T_{mx}), mínima (T_{mn}) e média (T_{ave}), precipitação (P), déficit hídrico do solo (DEF), índice anual do uso da água (WI), déficit de pressão de vapor máximo (VPD), índice de aridez (DRY), eficiência no uso da água (WUE). Características da madeira: diâmetro de vaso (VD), densidade de vaso (VDn), área de vaso (VA), espessura da parede celular de vaso (TWV), espessura total da parede do vaso entre células adjacentes (t), condutividade hidráulica teórica (K_{TH}), condutividade hidráulica potencial (K_S), área de condutividade do lúmen (LCA), composição de vaso dentro do espaço (S), resistência à implosão do vaso (IR) e índice de vulnerabilidade à seca (VI), densidade da madeira (WD).

As correlações em negrito são significativas pelo teste de Pearson (α = 5%).

	T _{mn}	T _{ave}	T _{mx}	Р	DEF	WI	VPD	DRY	WUE	VD	VA	VDen	TWV	t	LCA	S	Kth	Ks	IR	VI	WD
T _{mn}	1																				
T _{ave}	0,714	1																			
T _{mx}	0,144	0,757	1																		
Р	-0,300	-0,498	-0,404	1																	
DEF	-0,433	-0,849	-0,764	0,763	1																
WI	-0,412	-0,766	-0,673	0,843	0,955	1															
VPD	0,814	0,765	0,359	-0,728	-0,692	-0,723	1														
DRY	-0,271	-0,557	-0,538	0,956	0,789	0,850	-0,697	1													
WUE	-0,031	-0,102	-0,010	-0,030	0,012	-0,069	-0,130	-0,041	1												
VD	-0,137	0,114	0,247	-0,156	-0,220	-0,201	-0,082	-0,163	0,431	1											
VA	-0,077	0,275	0,407	-0,208	-0,365	-0,294	0,015	-0,205	0,192	0,917	1										
VDen	-0,053	-0,164	-0,189	0,335	0,285	0,322	-0,172	0,285	-0,451	-0,803	-0,690	1									
TWV	0,503	-0,107	-0,651	-0,117	0,234	0,115	0,379	0,032	0,026	-0,171	-0,250	-0,011	1								
t	0,208	-0,036	-0,305	-0,461	-0,056	-0,155	0,382	-0,314	0,008	0,365	0,288	-0,556	0,628	1							
LCA	-0,418	-0,017	0,315	0,031	-0,024	-0,030	-0,281	-0,082	-0,088	0,156	0,312	0,223	-0,415	-0,338	1						
S	0,032	0,352	0,419	-0,312	-0,430	-0,384	0,179	-0,297	0,144	0,875	0,957	-0,781	-0,161	0,407	0,174	1					
Kth	-0,100	0,214	0,343	-0,219	-0,320	-0,276	-0,012	-0,226	0,263	0,971	0,963	-0,753	-0,228	0,357	0,224	0,931	1				
Ks	-0,130	0,278	0,448	-0,147	-0,364	-0,257	-0,054	-0,168	0,099	0,829	0,955	-0,472	-0,331	0,134	0,450	0,854	0,900	1			
IR	-0,003	-0,184	-0,331	-0,117	0,199	0,075	0,155	-0,074	-0,447	-0,591	-0,483	0,548	0,382	0,105	0,332	-0,436	-0,538	-0,433	1		
VI	0,040	0,285	0,328	-0,327	-0,373	-0,366	0,184	-0,302	0,272	0,904	0,888	-0,906	-0,081	0,499	0,012	0,962	0,917	0,732	-0,500	1	
WD	-0,172	-0,043	0,176	-0,314	-0,198	-0,239	0,013	-0,268	0,425	0,463	0,312	-0,630	-0,150	0,396	-0,332	0,354	0,430	0,209	-0,500	0,475	1

Apêndice 2. Matriz de correlação entre variáveis meteorológicas e características da madeira de *E. urophylla* – WE aos 6 anos, cultivados em quatro sítios do Brasil.

Fatores meteorológicos em cinza: temperaturas máxima (T_{mx}), mínima (T_{mn}) e média (T_{ave}), precipitação (P), déficit hídrico do solo (DEF), índice anual do uso da água (WI), déficit de pressão de vapor máximo (VPD), índice de aridez (DRY), eficiência no uso da água (WUE). Características da madeira: diâmetro de vaso (VD), densidade de vaso (VDn), área de vaso (VA), espessura da parede celular de vaso (TWV), espessura total da parede do vaso entre células adjacentes (t), condutividade hidráulica teórica (K_{TH}), condutividade hidráulica teórica (K_{TH}), condutividade à seca (VI), densidade da madeira (WD).

As correlações em negrito são significativas pelo teste de Pearson ($\alpha = 5\%$).

Apêndice 3. Matriz de correlação entre variáveis meteorológicas e características da madeira de *E. grandis* x *E. camaldulensis* – W aos 6 anos, cultivados em quatro sítios do Brasil.

Fatores meteorológicos em cinza: temperaturas máxima (T_{mx}), mínima (T_{mn}) e média (T_{ave}), precipitação (P), déficit hídrico do solo (DEF), índice anual do uso da água (WI), déficit de pressão de vapor máximo (VPD), índice de aridez (DRY), eficiência no uso da água (WUE). Características da madeira: diâmetro de vaso (VD), densidade de vaso (VDn), área

	T _{mn}	T _{ave}	T _{mx}	Р	DEF	WI	VPD	DRY	WUE	VD	VA	VDen	TWV	t	LCA	S	Kth	Ks	IR	VI	WD
T _{mn}	1																				
T _{ave}	0,714	1																			
T _{mx}	0,144	0,757	1																		
Р	-0,230	-0,459	-0,386	1																	
DEF	-0,044	-0,031	0,042	-0,068	1																
WI	-0,427	-0,830	-0,771	0,680	0,085	1															
VPD	0,804	0,760	0,354	-0,695	0,095	-0,684	1														
DRY	-0,221	-0,536	-0,528	0,956	-0,044	0,744	-0,667	1													
WUE	-0,077	-0,106	0,037	0,351	0,026	0,006	-0,237	0,290	1												
VD	0,090	0,006	0,014	0,132	0,108	0,048	0,082	0,136	0,583	1											
VA	0,025	-0,082	-0,086	0,123	0,114	0,126	0,032	0,146	0,568	0,945	1										
VDen	0,146	0,051	-0,086	-0,227	-0,140	-0,084	0,127	-0,216	-0,547	-0,849	-0,845	1									
τwv	-0,268	-0,203	0,031	0,516	-0,072	0,112	-0,473	0,475	0,556	0,290	0,236	-0,463	1								
t	0,288	-0,172	-0,348	0,468	0,036	0,276	0,005	0,447	0,597	0,588	0,482	-0,354	0,299	1							
LCA	0,156	0,033	-0,135	-0,325	-0,042	-0,110	0,251	-0,286	0,061	0,076	0,300	0,051	-0,349	-0,116	1						
S	-0,095	-0,111	-0,037	0,169	0,142	0,144	-0,066	0,186	0,569	0,885	0,960	-0,918	0,321	0,372	0,239	1					
Kth	0,066	-0,055	-0,040	0,153	0,106	0,119	0,049	0,159	0,535	0,982	0,931	-0,783	0,235	0,610	0,098	0,857	1				
Ks	0,060	-0,075	-0,160	-0,118	0,052	0,046	0,136	-0,075	0,356	0,621	0,800	-0,498	-0,069	0,205	0,804	0,748	0,635	1			
IR	0,369	-0,154	-0,513	0,190	-0,026	0,224	0,129	0,232	-0,056	-0,371	-0,294	0,514	-0,162	0,368	0,317	-0,363	-0,316	0,008	1		
VI	-0,079	-0,048	0,059	0,220	0,138	0,099	-0,074	0,212	0,589	0,925	0,913	-0,971	0,424	0,442	0,003	0,958	0,883	0,569	-0,462	1	
WD	0.101	0.366	0.423	-0.008	-0.218	-0.389	0.044	-0.161	-0.050	-0.257	-0.492	0.277	0.071	-0.033	-0.478	-0.517	-0.277	-0.613	-0.166	-0.320	1

de vaso (VA), espessura da parede celular de vaso (TWV), espessura total da parede do vaso entre células adjacentes (t), condutividade hidráulica teórica (K_{TH}), condutividade hidráulica potencial (K_S), área de condutividade do lúmen (LCA), composição de vaso dentro do espaço (S), resistência à implosão do vaso (IR) e índice de vulnerabilidade à seca (VI), densidade da madeira (WD).

As correlações em negrito são significativas pelo teste de Pearson ($\alpha = 5\%$).

Apêndice 4. Matriz de correlação entre variáveis meteorológicas e características da madeira de *E. grandis* x *E. camaldulensis* – WE aos 6 anos, cultivados em quatro sítios do Brasil.

	T _{mn}	T _{ave}	T _{mx}	Р	DEF	WI	VPD	DRY	WUE	VD	VA	VDen	TWV	t	LCA	S	Kth	Ks	IR	VI	WD
T _{mn}	1																				
T _{ave}	0,714	1																			
T _{mx}	0,144	0,757	1																		
Р	-0,300	-0,498	-0,404	1																	
DEF	-0,433	-0,849	-0,764	0,763	1																
WI	-0,412	-0,766	-0,673	0,843	0,955	1															
VPD	0,814	0,765	0,359	-0,728	-0,692	-0,723	1														
DRY	-0,271	-0,557	-0,538	0,956	0,789	0,850	-0,697	1													
WUE	-0,005	-0,009	0,078	0,010	-0,053	-0,133	-0,139	-0,038	1												
VD	-0,491	-0,510	-0,215	0,128	0,327	0,262	-0,455	0,182	0,431	1											
VA	-0,595	-0,620	-0,300	0,206	0,450	0,373	-0,550	0,278	0,305	0,953	1										
VDen	0,356	0,362	0,156	-0,067	-0,172	-0,117	0,325	-0,140	-0,368	-0,904	-0,838	1									
TWV	-0,773	-0,725	-0,313	0,431	0,569	0,575	-0,738	0,483	0,004	0,762	0,846	-0,656	1								
t	-0,572	-0,807	-0,548	0,426	0,708	0,633	-0,615	0,523	0,160	0,823	0,879	-0,715	0,864	1							
LCA	0,678	0,484	0,073	-0,226	-0,302	-0,371	0,523	-0,286	0,403	-0,487	-0,554	0,456	-0,788	-0,616	1						
S	-0,685	-0,661	-0,291	0,232	0,462	0,396	-0,606	0,308	0,171	0,908	0,965	-0,855	0,897	0,893	-0,687	1					
Kth	-0,595	-0,585	-0,228	0,178	0,403	0,340	-0,541	0,233	0,288	0,968	0,970	-0,829	0,830	0,857	-0,607	0,943	1				
Ks	0,471	0,215	-0,101	-0,129	-0,105	-0,220	0,310	-0,155	0,671	0,012	-0,071	-0,031	-0,414	-0,194	0,852	-0,232	-0,153	1			
IR	-0,486	-0,704	-0,543	0,462	0,699	0,658	-0,491	0,542	-0,354	0,124	0,346	-0,004	0,539	0,596	-0,481	0,399	0,265	-0,407	1		
VI	-0,615	-0,573	-0,214	0,148	0,353	0,281	-0,530	0,222	0,231	0,940	0,946	-0,909	0,837	0,852	-0,661	0,978	0,959	-0,206	0,257	1	
WD	0,248	0,199	0,109	0,166	-0,097	-0,004	0,046	0,063	0,065	-0,253	-0,446	0,330	-0,357	-0,343	0,212	-0,477	-0,302	0,027	-0,387	-0,394	1

Fatores meteorológicos em cinza: temperaturas máxima (T_{mx}), mínima (T_{mn}) e média (T_{ave}), precipitação (P), déficit hídrico do solo (DEF), índice anual do uso da água (WI), déficit de pressão de vapor máximo (VPD), índice de aridez (DRY), eficiência no uso da água (WUE). Características da madeira: diâmetro de vaso (VD), densidade de vaso (VDn), área

de vaso (VA), espessura da parede celular de vaso (TWV), espessura total da parede do vaso entre células adjacentes (t), condutividade hidráulica teórica (K_{TH}), condutividade hidráulica potencial (K_S), área de condutividade do lúmen (LCA), composição de vaso dentro do espaço (S), resistência à implosão do vaso (IR) e índice de vulnerabilidade à seca (VI), densidade da madeira (WD).

As correlações em negrito são significativas pelo teste de Pearson ($\alpha = 5\%$).

CAPÍTULO IV

A exclusão de chuvas altera o alburno da madeira de eucalipto em sítios úmidos e secos

RESUMO

A altura, o diâmetro e a área foliar das árvores apresentam influência na anatomia vegetal para o crescimento e manutenção da condução de água no alburno, com variação ambiental. O objetivo foi avaliar a variação percentual de alburno ao longo do fuste e as propriedades hidráulicas do alburno em clones de eucaliptos sob duas condições de disponibilidade de água, em sítios úmidos e secos. Os plantios experimentais foram conduzidos no Brasil em sítios úmidos (20 - Mogi Guaçu e 7- Rio Verde) e secos (4 - Belo Oriente e 30 – Bocaiúva). Em cada sítio foram avaliados dois clones, E. urophylla e E. grandis x E. camaldulensis, com seis anos de idade, nas condições de 100% de água (W), considerada a precipitação local e exclusão de 33% da chuva (WE). A madeira foi avaliada quanto à proporção cerne e alburno, densidade aparente do alburno, diâmetro, espessura da parede e área do lume do elemento de vaso, condutividade hidráulica potencial e valor Huber. A exclusão de chuva em sítio seco promoveu cerca de 9% a mais de alburno guando comparado ao sítio úmido, com alterações nos diâmetros, área de lume, espessura da parede e índice de composição de vaso e menor valor Huber, para a madeira de E. grandis x E. camaldulensis. A exclusão de chuvas aumentou o percentual de alburno e reduziu o crescimento de E. urophylla. A densidade aparente da madeira do alburno de E. grandis x E. camaldulensis foi maior em sítio seco, enquanto em E. urophylla, em sítio úmido. A diversidade genética dos clones foi expressa no crescimento da árvore e no teor de alburno da madeira, modificados em sítios úmidos e secos, o que demonstra diferentes níveis de rusticidade dos clones. O E. grandis x E. camaldulensis tem maior facilidade em reconfigurar as estruturas diretamente envolvidas no transporte de água no tronco quando submetido a exclusão de chuva.

PALAVRAS-CHAVE: Área condutiva, Transporte de água, Processo de cernificação, Ambiente contrastante, Variação ao longo do fuste.

1. INTRODUÇÃO

Nas árvores, as folhas têm o papel de produzir fotoassimilados usados no crescimento e desenvolvimento do xilema, sendo essa relação descrita na teoria do modelo tubo (SHINOZAKI et al., 1964), em que determinada área de alburno é proporcional a área foliar da árvore. Adequação da quantidade de alburno é dada pela formação do cerne (BEAUCHAMP et al., 2013). O cerne é constituído por células não funcionais na condução de água, resultado de alterações químicas e físicas na zona de transição dos lenhos (HILLIS, 1987).

A cernificação é regida pelo processo de manutenção da homeostase no uso de água nas folhas, assim, regulação da proporção de alburno junto a área foliar (valor Huber) são importantes aliados e preditores de adaptação de algumas espécies a disponibilidade hídrica local (CARTER; WHITE, 2009). As ações coordenadas de alburno e área foliar equilibram a demanda de transpiração com a disponibilidade de água no solo (BOND; MEINZER; BROOKS, 2008).

No alburno, elementos de vasos são responsáveis pela condução ascendente de água na direção fonte – dreno, tendo em algumas espécies de eucalipto relação com o ambiente, com modificações na frequência e diâmetro dos elementos de vasos (THOMAS; MONTAGU; CONROY, 2007; PFAUTSCH et al., 2018). As interações entre elementos de vasos com condições moderadas de estresse hídrico causam variações que alteram a condutância hidráulica e a vulnerabilidade à cavitação em plantas (LOVISOLO; SCHUBERT, 1998).

Diante dos dois principais efeitos esperados das mudanças climáticas antropogênicas, alterações nos regimes de chuva (RAWAL et al., 2014) e aumento da temperatura média anual (ASPINWALL et al., 2019), há uma demanda de estudos com espécies responsivas ao ambiente de crescimento, como o eucalipto. O eucalipto apresenta uma sensível relação entre as características fenotípicas (hidráulicas e estomáticas), que se correlacionam ao clima (BOURNE et al., 2017). Além disso, a plasticidade das propriedades hidráulicas do eucalipto ocorre de acordo com a demanda da posição do tronco, ou seja, as alturas do tronco podem conter uma variação nas dimensões e frequência dos condutores de água. Assim, a quantidade de alburno da base do tronco pode apresentar características intrínsecas aos elementos de vaso e/ou compensar com ajustes de área de alburno.

A permeabilidade (BRITO et al., 2019) e a composição química (LUKMANDARU, 2018) do alburno possuem impacto positivo a nível de utilização industrial por facilitar e acelerar a interação com reagentes químicos, seja para a preservação da madeira, secagem ou transformação em polpa celulósica. As polpas oriundas do alburno de eucalipto podem ser mais leves e taxas de reações químicas mais rápidas (LOURENÇO; GOMINHO; PEREIRA, 2010). Neste contexto, a proporção de alburno exerce influência significativa em âmbito ecológico e industrial frente às extensas áreas de plantio que aumentam a importância do conhecimento da relação genótipo-ambiente.

Compreender os mecanismos pelos quais as árvores mantêm a área de alburno e as mudanças que ocorrem neste lenho são essenciais para melhorar a compreensão da fisiologia das árvores, a regulação do transporte de água e a alocação de carbono. O objetivo do trabalho foi avaliar a variação percentual de alburno ao longo do fuste, as propriedades hidráulicas e densidade do alburno de clones de eucaliptos sob condição de exclusão de chuva, em sítios úmidos e secos.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Descrição dos sítios e Exclusão de chuva

Quatro locais de plantios experimentais do projeto "TECHS" (BINKLEY et al., 2017) em diferentes regiões climáticas foram selecionados: 20 - Mogi Guaçu, 7- Rio Verde, 4 - Belo Oriente e 30 - Bocaiúva. As médias de temperatura, precipitação e déficits hídricos dos locais no espaço temporal (2012-2018) do plantio foram de 22 °C, 1.418 mm e 269 mm; 23 °C, 1.197 mm e 410 mm; 22 °C, 1.624 mm e 672 mm e; 24 °C, 741 mm e 1.158 mm, respectivamente para os sítios 20, 7, 4 e 30. Desta forma, os sítios 20 e 30 foram denominados como úmido e seco respectivamente, sendo os extremos.

Dentro de cada sítio foram avaliados dois clones, *Eucalyptus urophylla* (A1) e *E. grandis* x *E. camaldulensis* (C3) com seis anos de idade, espaçamento 3 x 3 m em duas condições de disponibilidade de água: W= 100% de água, considerada a precipitação local e WE= exclusão de 33% da chuva. Cada parcela possuía dimensões de 24 m x 45 m, sendo a WE equipada com calhas de polietileno de 0,5 m de largura, dispostas nas entrelinhas do plantio. As calhas foram instaladas um ano após o plantio (ano de 2013) e recobriram a superfície abaixo do dossel, em declive de 1 m de altura. A fertilização e o controle fitossanitário químico foram realizados durante o primeiro ano, de acordo com a necessidade específica do local.

2.2 Amostragem de madeira e análises

Em cada sítio foram medidos o DAP (diâmetro na altura do peito, medido a 1,30 m do solo) de 40 árvores sadias e sem deformações visíveis. A diferença do maior e menor DAP foi dividido por sete, a fim do valor gradativamente somado determinasse sete classes diamétricas. As amostragens de madeira foram realizadas em sete árvores por sítio, sendo uma árvore de cada classe, na condição (W e WE) para cada clone, totalizando 112 árvores.

Seis discos de madeira com aproximadamente 3 cm de espessura foram coletados a 0%, DAP, 25%, 50%, 75% e 100% da altura comercial da árvore (diâmetro de 6 cm). Os discos foram secos até umidade de equilíbrio para lixamento e determinação do limite do cerne e do alburno. A delimitação do cerne foi realizada visualmente em cada disco (Figura 1, seta marrom), sendo o polimento em lixadeira de cinta (grãos 50, 80 e 120) favorável para a distinção de cores. Os discos foram digitalizados (scanner Epson Perfection v750 pro/600 dpi). As fotos foram analisadas por sistema de análise de imagem (*software* Axio Vision SE64) para determinação das áreas totais de cerne e alburno. O volume total da árvore sem casca e o volume de cerne foram obtidos pelo método de *Smalian* e, por diferença, calculou-se o volume de alburno. A porcentagem de cerne e alburno na árvore foram calculadas com base no volume.

Figura 1 – Esquema de amostragem nas árvores (disco de madeira e copa) com distinção das análises realizadas.



A densidade aparente do alburno foi determinada pela técnica de densitometria de raios X (QTRS-01X), com resolução da leitura de 80 µm, no disco da posição do DAP. Os valores de raios X foram convertidos em densidade aparente, usando o

software QMS (Quintek Measurement Systems - Tree Ring Analyzer, 1999). O limite entre os lenhos (cerne e alburno) foi demarcado na seção radial, e foi utilizado para separar os dados médios de densidade do alburno de cada árvore (Figura 1, seta cinza).

A análise dos elementos de vaso do alburno foi realizada por meio de intervalos anuais, delimitados por picos de densidade aparente (zona fibrosa) e ausência de tilose. As medições hidráulicas do alburno foram realizadas no disco da posição do DAP (Figura 1, seta cinza). A análise dos elementos de vaso ocorreu em um raio da amostra, na porção do alburno. Os cortes histológicos foram realizados em micrótomo de deslize (SM2000R, Leica), fervidos, desidratados em concentrações crescentes de etanol (10 a 100%) e fotomicrografados por *software* acoplado ao microscópio digital automatizado (Zeiss Axio Scope.A1, *software* Axio Vision SE64) para determinação de diâmetro de vaso, espessura da parede de vaso, área de lume de vaso, composição de vaso dentro do espaço, razão entre área de vaso e frequência e condutividade hidráulica potencial (ZANNE et al., 2010).

O valor de Huber (razão área de alburno/área foliar) foi determinado individualmente nas árvores amostradas (Figura 1, seta verde). As áreas de alburno de cada árvore foi determinada por meio de somatório das áreas do alburno dos discos nas seis posições amostradas no tronco. As áreas foliares foram obtidas por método destrutivo, durante a coleta das árvores. Para isso, todas as folhas dos terços inferior, médio e superior da copa foram arrancadas e pesadas. Amostras foliares representativas de cada uma das 7 árvores foram utilizadas para digitalização e medição de áreas foliares em *software* de análise de imagens. A área foliar total (m²) foi calculada como a soma das áreas foliares dos terços inferior, médio e superior da

2.3 Análises dos dados

Os dados dos percentuais de cerne e alburno foram representados em escalas proporcionas a imagem real e analisados de forma descritiva, sendo as variáveis: "sítio", "condição de água (W e WE)" e "posição ao longo do fuste". Por condição de água (W e WE), as médias de percentual de alburno e relação C/A (cerne/alburno) dos sítios foram correlacionadas com DAP, altura e volume de madeira, utilizando a correlação de Pearson (α =5%, n=28) no software R (R CORE TEAM, 2014). Os dados anatômicos do alburno, de densidade e valor Huber foram processados com a

linguagem de programação R (R CORE TEAM, 2014) com análise de variância (ANOVA), realizada para cada variável individualmente. Para verificar diferenças significativas entre o sítio úmido (20) e seco (30) nas condições de água (W e WE), foi realizado o teste F (p≤0,05).

3. RESULTADOS

Os sítios secos (4 e 30) apresentaram menor crescimento do diâmetro, altura da árvore e percentual de alburno com menor variação de alburno ao longo do fuste (de acordo com o coeficiente de variação), resposta contrária aos sítios úmidos (Figura 1) para ambos clones.

E. urophylla apresentou média de incremento de crescimento de 60,7 m³.ha⁻¹.ano⁻¹ e 56,7 m³.ha⁻¹.ano⁻¹, respectivamente para os sítios úmidos em W e WE. Em sítios secos, o crescimento das árvores de *E. urophylla* foi de 39,8 m³.ha⁻¹.ano⁻¹ e 32,6 m³.ha⁻¹.ano⁻¹ nas condições W e WE. O incremento de crescimento de *E. grandis* x *E. camaldulensis*, nos sítios úmidos foi de 42,9 e 38,8 m³.ha⁻¹.ano⁻¹, respectivamente para W e WE. Em sítios secos, houve menor crescimento, de 24,1 e 21,6 ha⁻¹.ano⁻¹.

A exclusão de chuva, independente dos sítios úmidos ou secos, proporcionou menores coeficientes de variações do percentual de alburno, exceto para *E. grandis* x *E. camaldulensis* no sítio 7.

Figura 2 – Discos da posição DAP (diâmetro na altura do peito), polidos para distinção de cerne e alburno em madeira de *E. urophylla* e *E. grandis* x *E. camaldulensis* nos quatro locais: úmidos (20 e 7, cor azul) e secos (4 e 30, cor vermelha) e duas condições de água: W= 100% de água, considerada a precipitação local e WE= exclusão de 33% da chuva.

	Eucalyptus	urophylla		E. grandis x E. camaldulensis						
W - 100	% de água	WE - exclusion	ão de 33% da chuva		W - 10	0% de água	WE - excl	usão de 33% da chuva		
Sítio 20	IMA= 60,25 m³ha ano ⁻¹ DAP= 16,85 cm Altura= 26,11 m CV Alburno= 28,4%	O	IMA= 54,29 m ³ ha ano ⁻¹ DAP= 16,48 cm Altura= 24,53 m CV Alburno= 26,7%	Sítio 20		IMA= 40,58 m ³ ha ano ⁻¹ DAP= 14,97 cm Altura= 23,68 m CV Alburno = 22,2%		IMA= 33,79 m ³ .ha.ano ⁻¹ DAP= 14,30 cm Altura= 21,93 m CV Alburno = 21,2%		
Sitio 7	IMA= 61,16 m³ ha ano DAP= 16,63 cm Altura= 26,77 m CV Alburno= 31,1%		IMA= 59,12 m ³ ha ano ⁻¹ DAP= 16,41 cm Altura= 26,53 m CV Alburno= 30,2%	Sítio 7		IMA= 45,31 m ³ ha ano ⁻¹ DAP= 15,73 cm Altura= 24,44 m CV Alburno = 23,0%		IMA= 43,94 m ³ .ha.ano ⁻¹ DAP= 15,19 cm Altura= 24,20 m CV Alburno = 26,5%		
Sitio 4	IMA= 43,28 m³ha ano ⁻¹ DAP= 14,96 cm Altura= 24,25 m CV Alburno= 24,4%		IMA= 37,29 m ³ ha ano ⁻¹ DAP= 13,78 cm Altura= 23,57 m CV Alburno= 24,6%	Sítio 4		IMA= 28,79 m ³ ha ano ⁻¹ DAP= 13,57 cm Altura= 20,51 m CV Alburno = 18,3%		IMA= 25,35 m ³ .ha.ano ⁻¹ DAP= 13,17 cm Altura= 19,23 m CV Alburno = 20,8%		
Sítio 30	IMA= 36,38 m³ ha ano DAP= 14,70 cm Altura= 21,61 m CV Alburno= 22,8%		IMA= 27,91 m ³ ha ano ⁻¹ DAP= 13,21 cm Altura= 20,14 m CV Alburno= 17,9%	Sítio 30		IMA= 19,39 m ³ ha ano ⁻¹ DAP= 12,00 cm Altura= 18,35 m CV Alburno = 21,4%		IMA= 17,84 m ³ .ha.ano ⁻¹ DAP= 11,71 cm Altura= 17,72 m CV Alburno = 14,9%		

Os discos pertencem ao diâmetro médio das sete classes por condição e sítio e foram representados em escala proporcional ao real. Os dados dendrométricos de IMA, DAP e altura apresentados correspondem a parcela experimental. CV (%) = coeficiente de variação do alburno das árvores.

Os dois clones respondem de forma diferente para a formação de cerne e alburno nas condições W e WE (Figura 3), sendo as proporções dos lenhos mais heterogêneas em WE. Os sítios secos – 4 e 30 promoveram maior produção de alburno, cerca de 9% a mais em comparação aos úmidos, 20 e 7.

Figura 3 – Boxplot (média, valores mínimo e máximo, quartis superior e inferior) da proporção de cerne e alburno na madeira de dois clones de *Eucalyptus*, em quatro regiões no Brasil e porcentagem de cerne e alburno por posição ao longo do fuste. W=100% de água; WE= exclusão de 33% da chuva. C/A= relação cerne/alburno em porcentagem; * Médias dos 4 sítios de crescimento.



E. urophylla apresentou maiores amplitudes nas proporções de alburno, cujas diferenças entre WE e W para os sítios 20, 7, 4 e 30 foram de 2%, 6%, 5% e 11%, respectivamente. No sítio seco – 30, as árvores na condição WE formaram em média 75% de alburno e no sítio úmido – 20, 67%. *E. grandis* x *E. camaldulensis* formou em média 84% de alburno nas árvores de condição WE em sítio seco – 30, superior 6%

à condição W. Nos demais sítios 20, 7 e 4, os maiores percentuais de alburno foram de 76%, 76% e 84%, respectivamente, para a condição W. O sítio úmido -20 apresentou variação de 0,5% entre as condições W e WE.

A ocorrência axial de cerne foi distinta para os clones, atingindo altura de 75% da árvore em *E. urophylla* e 50% em *E. grandis* x *E. camaldulensis* (Figura 2). Ambos clones produziram, em média, cerne até a altura de 50% da árvore, independente da condição de água (W ou WE).

As proporções de cerne e alburno (%) de *E. urophylla* ocorrem distintamente para os sítios (Tabela 1). Pequenas proporções médias de cerne são verificadas na posição 75% nos sítios 7, 4 e 30, na condição W, nas árvores de maior classe diamétrica. As proporções de alburno ocorrem de forma crescente da base ao topo da árvore, decorrente das camadas recém formadas.

Posição ao		Sitio 20											
longo do	W–100%	de água	WE= exclusã	io de 33% da									
fusto (%)	V=100703	uc ugua	chu	Jva									
10316 (70)	Cerne (%)	Alburno (%)	Cerne (%)	Alburno (%)									
0	50,7* (42,8-54,9)**	49,3 (45,1-57,2)	49,0 (45,1-53,9)	51,0 (46,0-54,9)									
DAP	47,1 (40,9-52,0)	52,9 (47,9-59,0)	45,1 (41,4-52,7)	54,9 (47,3-58,5)									
25	38,6 (34,9-42,7)	61,4 (57,5-64,1)	36,0 (33,4-41,6)	66,0 (58,4-66,6)									
50	20,9 (17,8-23,8)	79,1 (76,2-82,2)	18,7 (17,4-20,5)	81,3 (79,5-82,6)									
75	0	100	0	100									
100	0	100	0	100									
		Sítio 7											
0	51,3 (45,7-55,7)	48,7 (44,3-54,2)	49,9 (34,5-57,4)	50,1 (42,5-65,5)									
DAP	52,5 (48,9-55,7)	47,5 (44,3-51,1)	48,6 (37,5-56,5)	51,4 (43,5-62,5)									
25	45,4 (43,4-51,0)	54,6 (49,0-56,6)	36,7 (18,0-50,5)	63,3 (49,5-82,0)									
50	25,6 (20,9-35,2)	74,4 (64,8-79,1)	16,2 (0-31,4)	83,8 (68,6-100)									
75	5,5 (0-22,7)	94,5 (77,3-100)	0	100									
100	0	100	0	100									
		Sítio 4											
0	41,9 (34,6-51,3)	58,1 (48,6-65,4)	45,8 (31,3-60,3)	54,2 (39,6-68,6)									
DAP	41,5 (31,5-52,1)	58,5 (47,9-68,5)	38,5 (29,1-49,0)	61,5 (51,0-70,9)									
25	36,2 (20,5-44,9)	63,8 (55,1-79,5)	24,3 (0-39,7)	75,7 (60,3-100)									
50	20,5 (10,8-35,0)	79,5 (65,0-89,2)	9,3 (0-20,5)	90,7 (79,5-100)									
75	2,8 (0-19,7)	97,2 (80,3-100)	0	100									
100	0	100	0	100									
		Sítio 30											
0	42,6 (37,1-51,2)	57,4 (48,8-66,8)	31,9 (18,4-42,2)	68,1 (57,8-81,5)									
DAP	41,9 (34,0-54,3)	58,1 (45,7-66,0)	29,3 (12,8-40,0)	70,7 (60,0-87,2)									
25	37,5 (29,8-48,7)	62,5 (51,3-70,2)	26,5 (6,0-37,8)	73,5 (62,2-94,0)									
50	29,7 (17,1-34,3)	70,3 (65,7-82,9)	18,2 (0-28,1)	81,8 (71,9-100)									
75	21,6 (0-35,5)	78,4 (64,5-100)	7,6 (0-18,3)	93,4 (81,7-100)									
100	0	100	0	100									

Tabela 1 – Proporções de cerne e alburno (%) da madeira de *E. urophylla* em quatro sítios e duas condições de água.

* Média de 7 árvores; **Dados de variação do menor ao maior percentual das 7 árvores, nas classes diamétricas.

E. grandis x *E. camaldulensis* apresentou comportamento padronizado da proporção de cerne e alburno ao longo do fuste (Tabela 2), para as condições de água. Contudo, há maior porcentagem de alburno nas árvores de *E. grandis* x *E. camaldulensis* que em *E. urophylla*. O sítio 4 produziu somente alburno a partir do DAP para as duas condições de água, nas duas árvores de menor diâmetro.

Posição	Sítio 20										
ao longo	W=100%	de água	WE= exclusão de	e 33% da chuva							
do fuste (%)	Cerne (%)	Alburno (%)	Cerne (%)	Alburno (%)							
0	43,6* (32,5-51,0)**	56,4 (49,0-67,5)	44,0 (36,8-48,0)	56,0 (52,0-63,2)							
DAP	37,9 (28,1-43,1)	62,1 (56,9-71,9)	36,0 (27,4-39,6)	64,0 (60,4-73,6)							
25	21,7 (14,0-27,3)	78,3 (72,7-86,0)	22,2 (14,2-27,6)	77,8 (72,4-85,8)							
50	5,5 (0-10,9)	94,5 (89,1-100)	9,7 (6,9-15,5)	90,3 (84,5-93,1)							
75	0	100	0	100							
100	0	100	0	100							
		Sítio 7									
0	44,5 (23,7-55,9)	55,5 (44,12-76,3)	49,6 (41,4-56,0)	50,4 (44,0-58,6)							
DAP	33,3 (0-47,4)	66,7 (52,6-100)	42,2 (32,8-50,6)	57,8 (49,4-67,2)							
25	23,5 (0-33,6)	76,5 (66,4-100)	32,8 (20,9-40,2)	67,2 (59,8-79,1)							
50	10,8 (0-15,9)	89,2 (84,1-100)	15,0 (0-30,4)	85,0 (69,6-100)							
75	0	100	0	100							
100	0	100	0	100							
		Sítio 4									
0	38,7 (26,8-44,3)	61,3 (55,6-73,1)	35,7 (9,0-51,8)	64,3 (48,2-91,0)							
DAP	21,2 (0-35,0)	78,8 (65,0-100)	26,8 (0-43,3)	73,2 (56,7-100)							
25	17,5 (0-28,5)	82,5 (71,5-100)	20,1 (0-32,1)	79,9 (67,9-100)							
50	8,0 (0-15,7)	92,0 (84,3-100)	10,1 (0-15,7)	89,9 (84,3-100)							
75	0	100	0	100							
100	0	100	0	100							
		Sítio 30									
0	42,1 (23,7-55,3)	57,9 (44,7-76,3)	31,2 (19,7-38,5)	68,8 (61,5-80,3)							
DAP	33,7 (17,6-45,8)	66,3 (54,2-82,4)	23,3 (14,3-32,4)	76,7 (67,6-85,7)							
25	21,6 (13,9-30,0)	78,4 (70,0-86,1)	15,4 (0-27,9)	84,6 (72,1-100)							
50	8,2 (1,4-16,9)	91,8 (83,1-98,6)	6,6 (0-12,9)	93,4 (87,1-100)							
75	1,8 (0-13,0)	98,2 (84,0-100)	0	100							
100	0	100	0	100							

Tabela 2 – Proporções de cerne e alburno (%) da madeira de *E. grandis* x *E. camaldulensis* em quatro sítios e duas condições de água.

* Média de 7 árvores; **Dados de variação do menor ao maior percentual

Variáveis de crescimento possuem correlações com a formação da madeira, a citar a porcentagem de alburno e a relação C/A (Figura 4). De modo geral, a tendência de correlação foi a mesma para os clones, com aumento e variação da intensidade para a condição WE, de ambos clones.

Figura 4 – Coeficientes de correlação de Pearson da percentagem de alburno e relação C/A em função do diâmetro médio à altura do peito (DAP), da altura comercial das árvores e do volume de madeira para os dois clones de *Eucalyptus* em quatro sítios e duas condições de água. W=100% de água; WE= exclusão de 33% da chuva. C/A= relação cerne/alburno.



O x sobre o valor numérico indica a não significância a 5% de probabilidade.

A área do alburno é caracterizada quanto os elementos de vaso e densidade da madeira, para *E. urophylla* e *E. grandis* x *E. camaldulensis*, nas condições W e WE (Figura 5). Neste tipo de lenho, houve alteração na espessura de parede de vaso e densidade aparente da madeira em *E. urophylla*. A maior densidade aparente do alburno foi verificada no sítio úmido, em W e WE. Já a espessura de parede de vaso diminuiu na condição W no sítio úmido.

Figura 5 – Traços fenotípicos do alburno de dois clones de *Eucalyptus*, em sítio úmido (20 – Mogi Guaçu) e seco (30 – Bocaiúva), com condição W=100% de água e WE= exclusão de 33% da chuva.



As letras representam diferenças significativas entre os sítios (5% pelo teste F) e as barras representam o erro padrão.

A exclusão de chuvas no sítio seco promoveu alteração nos vasos do alburno de *E. grandis* x *E. camaldulensis*, com menores diâmetros, área de lume, espessura da parede e índice de composição de vaso. A condutividade hidráulica potencial e a densidade da madeira no alburno foi menor no sítio úmido.

O valor Huber foi menor no sítio seco com variação significativa de 45%, apenas para *E. grandis* x *E. camaldulensis* em WE (Figura 6). De modo geral, nas condições W e WE, o *E. grandis* x *E. camaldulensis* formou mais área de alburno e menor área foliar, independente de seco ou úmido.

Figura 6 – Valor de Huber (área de alburno: área foliar) para dois clones de *Eucalyptus*, em sítio úmido (20 – Mogi Guaçu) e seco (30 – Bocaiúva), com condição W=100% de água e WE= exclusão de 33% da chuva.



As letras representam diferenças significativas entre os sítios (5% pelo teste F) e as barras representam o erro padrão.

4. DISCUSSÃO

A menor disponibilidade de água dos sítios secos somada a exclusão de 33% de chuvas promoveram aumento na proporção de alburno na madeira de ambos clones. Isso ocorre porque o alburno das árvores corresponde a porção funcional no tronco (HACKE, 2015; LEHNEBACH et al., 2016) onde a água é passivamente puxada através de uma rede de vasos interligados, das raízes às folhas, por isso as plantas tendem a investir em área de alburno para que maior quantidade de água seja transportada e atenda às demandas de transpiração, manutenção dos tecidos funcionais, translocação de nutrientes e hormônios e suporte aos processos bioquímicos (FAROOQ et al., 2009; LANDSBERG; WARING, 2016). As diminuições médias nos índices de água dos sítios de cultivo de *E. urophylla*, aos 6 anos que corresponderam ao dobro da porcentagem de alburno (ALMEIDA et al., 2020),

corroboram com a afirmativa que o estímulos relacionados a diminuição do fornecimento de água, ativam a maior produção de alburno por necessidade fisiológica das árvores.

O crescimento das árvores e a proporção de alburno foram influenciados pela quantidade de água dos sítios, ou seja, os sítios secos (4 e 30) penalizaram significativamente o crescimento de ambos clones, com redução de 61% e 56% no incremento de *E. urophylla* e *E. grandis* x *E. camaldulensis*, respetivamente. No clone de *E. urophylla*, o impacto da limitação de água no crescimento é maximizado pela redução da relação cerne/alburno característica do clone. O aumento da área condutiva diminui a pressão negativa exercida pelos órgãos foliares e aliado com a limitação hídrica do solo, resulta em maior perda no incremento. Assim, o ambiente é determinante, embora secundário as características genéticas em relação ao uso da água em árvores inteiras (TFWALA et al., 2019).

As correlações observadas entre as variáveis de crescimento e a proporção de alburno e relação C/A têm sido avaliadas para *Eucalyptus* (ALMEIDA et al., 2020; BRITO et al., 2019), embora a variável dependente seja a porcentagem de cerne. Apesar disso, as relações foram semelhantes, o que demonstra que as dimensões da árvore determinam a proporção de lenhos dentro do caule.

O clima é um fator dominante que controla as características fenotípicas dos vasos no alburno dos eucaliptos (PFAUTSCH et al., 2016a), por isso diferenças vasculares de diâmetro, área de lume, espessura de parede, índice de composição, condutividade hidráulica potencial e densidade aparente da madeira foram alterados em clima seco ao úmido. Apesar dessa afirmação e do melhoramento genético das espécies, elas carregam traços de seus climas de origem e a interação com o clima de crescimento resulta em comportamentos genéricos. Por exemplo, o *E. urophylla* é uma espécie de clima temperado úmido com inverno seco e verão quente (Cwa, classificação de Koppen, BINKLEY et al., 2017) e intrinsicamente desenvolvem redes hidráulicas com maiores diâmetros dos vasos, resultado verificado neste trabalho, em comparação aos dados absolutos de *E. grandis* x *E. camaldulensis.* O que demonstra que nem sempre existem evidências de plasticidade fenotípica nas características vasculares, mesmo de espécies coexistentes em sítio mais seco e mais úmidos (PFAUTSCH et al., 2018).

A altura da árvore influencia as dimensões e frequência de vasos (KOTOWSKA et al., 2015; PFAUTSCH et al., 2016a). As menores dimensões de vaso (diâmetro e

área do lume) do alburno de *E. grandis* x *E. camaldulensis* em sítio seco e WE podem ser resposta do comprimento do caminho de fluxo de água na planta, uma vez que as plantas nesta condição apresentaram menores alturas (Figura 2), a redução do crescimento pode ser atribuídos a falta de água no solo afim manutenção do fluxo de água até as folhas (LUNDQVIST et al., 2017) . A finalidade das menores dimensões de vasos é garantir a eficiência hidráulica, a segurança e a maximização da condutividade (VAN DER SANDE et al., 2019), desta forma, há um afunilamento no sentido axial destes elementos, das raízes para o caule. Outra forma de controle do fluxo de água em árvores mais baixas é aumentar a área condutiva (LUNDQVIST et al., 2017), por isso em *E. grandis* x *E. camaldulensis* a proporção total de alburno foi aumentando a partir dos 50% de altura da árvore, em todos sítios.

Em alguns casos, o ambiente pouco influencia a formação de cerne e alburno nas árvores de *Eucalyptus* jovens, fato justificado pelo gradiente estreito de precipitação entre os sítios de cultivo (FREITAS et al., 2019), contudo, essa resposta é importante para o setor produtivo pois o menor efeito de sítio de crescimento sobre as características tecnológicas de sua madeira promovem matéria-prima mais homogênea.

Uma característica difundida das angiospermas perenes é a capacidade de tolerar alta tensão nos vasos quando a disponibilidade de água é baixa (MAHERALI et al., 2006), conforme demonstrado no sítio seco. O aumento da tensão da água nos vasos das árvores pode ser o efeito de duas causas (PFAUTSCH et al., 2016a, 2018): (i) disponibilidade limitada de água no solo e (ii) transporte da água em altura, com efeitos na espessura de parede de vaso, observado nos dois clones.

A disponibilidade de água abundante no sítio úmido anulou a alta variação entre as condições hídricas de crescimento, ou seja, o conjunto de condições do ambiente foi mais influente na formação dos lenhos que a exclusão de chuvas de 33% para o clone *E. grandis* x *E. camaldulensis.* Isso está relacionado com o maior valor Huber no sítio úmido (Figura 6), pois o crescimento e manutenção da área foliar foi sustentado por maiores elementos de vaso no alburno. Os maiores diâmetros de vaso são resultados de disponibilidade de água no solo e produtividade de biomassa sem necessidade de mecanismos reguladoras de fluxo de água (PFAUTSCH et al., 2016a, 2018).

A manutenção da atividade de condução de água do alburno foi realizada com aumento da área fisiologicamente ativa, enquanto a biomassa foliar diminuiu em *E*. grandis x *E. camaldulensis*, sítio seco – WE. Essa relação resulta em diminuição do crescimento das árvores (BARTELINK, 1997).

A associação entre alto valor Huber e baixa biomassa foliar é característica frequente de regiões secas, relatado em *Eucalyptus urophylla*, em diferentes regiões do Brasil (ALMEIDA et al., 2020). Entretanto, o baixo valor Huber para a condição WE do clone *E. grandis* x *E. camaldulensis* é referente ao menor crescimento do tronco (altura e diâmetro) aliado a menor alburno, que preserva a área foliar por meio de ajuste hidráulico, com menor diâmetro, área de lume do vasos, maior espessura de parede e maior condutividade hidráulica potencial, e resulta em um *trade off* entre segurança e eficiência.

Os resultados indicam que a mudança para sítios secos ou úmidos impacta substancialmente o crescimento e a quantidade de alburno nas árvores, com efeito maior no *E. urophylla*. Dentre as propriedades no alburno, a densidade é diferente em sítio seco ou úmido, o que demonstra os mecanismos específicos de ajustes dos clones. Desta forma, o equilíbrio entre o transporte da água e o crescimento das árvores dos diferentes clones ainda exprime a variação em tolerância ou sensibilidade aos extremos de eventos climáticos e pode desencadear em outras alterações complexas e desconhecidas.

5. CONCLUSÕES

A diversidade genética dos clones foi expressa no crescimento da árvore e no teor de alburno da madeira, modificados em sítios úmidos e secos, o que demonstra diferentes níveis de rusticidade dos clones.

A densidade do alburno de *E. grandis* x *E. camaldulensis* foi maior em sítio seco, enquanto em *E. urophylla*, em sítio úmido. O *E. urophylla* teve maiores alterações entre ambientes úmido e seco, se mostrando mais sensível a modificações nas características hidráulicas e em incremento. O *E. grandis* x *E. camaldulensis* apresenta alterações no sítio seco com exclusão de chuva, com impacto na estrutura e na densidade dos elementos de vasos e menor valor Huber.

A área condutiva dos clones *E. urophylla* e *E. grandis* x *E. camaldulensis* é potencializada a partir dos 50% da altura da árvore. O conhecimento comportamental do eucalipto em condições extremas de disponibilidade de elementos essenciais como a água é importante na melhoria dos materiais genéticos já existentes e na produção de novas combinações afim de acompanhar as mudanças no clima em locais distintos.

6. REFERÊNCIAS

ALMEIDA, M. N. F. et al. Heartwood variation of *Eucalyptus urophylla* is influenced by climatic conditions. **Forest Ecology and Management**, v. 458, p. 1–10, 2020.

ASPINWALL, M. J. et al. Range size and growth temperature influence *Eucalyptus* species responses to an experimental heatwave. **Global Change Biology**, v. 25, n. 5, p. 1665–1684, 2019.

BARTELINK, H. H. Allometric relationships for biomass and leaf area of beech (*Fagus sylvatica* L). **Annals of Forest Science**, v. 54, n. 31, p. 39–50, 1997.

BEAUCHAMP, K. et al. The regulation of sapwood area, water transport and heartwood formation in *Sitka spruce*. **Plant Ecology and Diversity**, v. 6, n. 1, p. 45–56, 2013.

BINKLEY, D. et al. The interactions of climate, spacing and genetics on clonal Eucalyptus plantations across Brazil and Uruguay. **Forest Ecology and Management**, v. 405, p. 271–283, 2017.

BOND, B. J.; MEINZER, F. C.; BROOKS, J. R. How trees influence the hydrological cycle in Forest Ecosystems. **Hydroecology and Ecohydrology: Past, Present and Future**, p. 7–35, 2008.

BOURNE, A. E. et al. Species climate range influences hydraulic and stomatal traits in *Eucalyptus* species. **Annals of Botany**, v. 120, n. 1, p. 123–133, 2017.

BRITO, A. S. et al. Effect of planting spacing in production and permeability of heartwood and sapwood of *Eucalyptus* wood. **Floresta e Ambiente**, v. 26, n. 1, p. 1–9, 2019.

CARTER, J. L.; WHITE, D. A. Plasticity in the Huber value contributes to homeostasis in leaf water relations of a mallee Eucalypt with variation to groundwater depth. **Tree Physiology**, v. 29, n. 11, p. 1407–1418, 2009.

FAROOQ, M. et al. Plant drought stress : effects , mechanisms and management. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 29, n. 1, p. 185–212, 2009.

FREITAS, T. P. et al. Environmental effect on growth and characteristics of Eucalyptus wood. **Floresta e Ambiente**, v. 26, n. 4, p. 1–9, 2019.

HACKE, U. Functional and ecological Xylem anatomy. **Functional and Ecological Xylem Anatomy**, v. 4, p. 1–281, 2015.

HILLIS, W. . Heartwood and tree exudates. Berlim: Springer-Verlag, 1987.

KOTOWSKA, M. M. et al. Patterns in hydraulic architecture from roots to branches in six tropical tree species from cacao agroforestry and their relation to wood density and stem growth. **Frontiers in Plant Science**, v. 6, n. 191, p. 1–16, 2015.

LANDSBERG, J.; WARING, R. Water relations in tree physiology : where to from here ? **Tree Physiology**, v. 00, p. 1–15, 2016.

LEHNEBACH, R. et al. Heartwood/sapwood profile and the tradeoff between trunk and crown increment in a natural forest : the case study of a tropical tree (*Dicorynia guianensis* Amsh., Fabaceae). **Trees**, v. 31, n. 1, p. 199–214, 2016.

LOURENÇO, A.; GOMINHO, J.; PEREIRA, H. Pulping and delignification of sapwood and heartwood from *Eucalyptus globulus*. **Journal of Pulp and Paper Science**, v. 36, n. 3–4, p. 85–90, 2010.

LOVISOLO, C.; SCHUBERT, A. Effects of water stress on vessel size and xylem hydraulic conductivity in *Vitis vinifera* L. **Journal of Experimental Botany**, v. 49, n. 321, p. 693–700, 1998.

LUKMANDARU, G. Chemical characteristics of *Eucalyptus pellita* with heart rot. **Wood Research**, v. 63, n. 2, p. 193–202, 2018.

LUNDQVIST, S. O. et al. Comparison of wood, fibre and vessel properties of drought-tolerant eucalypts in South Africa. **Southern Forests**, v. 79, n. 3, p. 215–225, 2017.

MAHERALI, H. et al. Functional coordination between leaf gas exchange and vulnerability to xylem cavitation in temperate forest trees. **Plant Cell and Environment**, v. 29, p. 571–583, 2006.

PFAUTSCH, S. et al. Vessel diameter and related hydraulic traits of 31 *Eucalyptus* species arrayed along a gradient of water availability. **Ecology**, v. 97, n. 6, p. 1626, 2016.

PFAUTSCH, S. et al. Traits and trade-offs in whole-tree hydraulic architecture along the vertical axis of *Eucalyptus grandis*. **Annals of Botany**, v. 121, p. 129–141, 2018.

R CORE TEAM A LANGUAGE AND ENVIRONMENT FOR STATISTICAL COMPUTING. **R core team -**. Vienna, Austria. 2014.

RAWAL, D. S. et al. Environmental effects on growth phenology of co-occurring *Eucalyptus* species. **International Journal of Biometeorology**, v. 58, n. 4, p. 427–442, 2014.

SHINOZAKI, K. . et al. A quantitative analysis of plant form – the pipe model theory I. basic analyses. **Japanese Journal of Ecology**, v. 14, n. 3, p. 97–105, 1964.

TFWALA, C. M. et al. Whole tree water use: Effects of tree morphology and environmental factors. **Ecological Indicators**, v. 102, p. 366–373, 2019.

THOMAS, D. S.; MONTAGU, K. D.; CONROY, J. P. Temperature effects on wood anatomy, wood density, photosynthesis and biomass partitioning of *Eucalyptus grandis* seedlings. **Tree Physiology**, v. 27, n. 2, p. 251–260, 2007.

VAN DER SANDE, M. T. et al. The hydraulic ef fi ciency – safety trade-off differs between lianas and trees. **Ecology**, v. 100, n. 5, p. e02666, 2019.

ZANNE, A. E. et al. Angiosperm wood structure: global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. **American Journal of Botany**, v. 97, n. 2, p. 207–215, 2010.

2. CONCLUSÕES GERAIS

Diferentes respostas de *Eucalyptus* em relação aos eventos climáticos extremos, indicam que nem sempre há conformidade de comportamento, com expressiva adaptação fenotípica. As complexas relações das condições locais avaliadas alteraram os traços da madeira com maior intensidade, a exclusão de chuvas de 33% teve efeito secundário. A condição hídrica não afetou os traços avaliados em sítios menos chuvosos para ambos materiais genéticos.

O *E. grandis* x *E. camaldulensis* foi mais responsivo com mudanças na arquitetura hidráulica de dez dos treze traços avaliados. A densidade não foi alterada com a exclusão de chuvas. O xilema do *E. urophylla* foi capaz de adaptar-se à condição de exclusão de chuva de 33% sem apresentar danos significativos no crescimento da árvore, apesar da influência de sítio menos chuvoso.

A exclusão de chuvas potencializa as inter-relações entre o clima e a arquitetura hidráulica em *E. grandis* x *E. camaldulensis*. Apesar das amplitudes geoclimáticas dos sítios no Brasil, foi identificado um padrão geral em que a resistência à implosão e a espessura de parede de vaso apresentam forte relação entre clima-madeira. Em estimativas da espessura de parede de vaso, a temperatura melhor explicou o comportamento em condição de exclusão de chuvas para *E. urophylla* e *E. grandis* x *E. camaldulensis*.

A exclusão de chuva em ambiente seco promoveu maior produção de alburno com impacto nos traços anatômicos de diâmetros, área de lume, espessura da parede e índice de composição de vaso e menor valor Huber, madeira de *E. grandis* x *E. camaldulensis*. A área condutiva dos clones *E. urophylla* e *E. grandis* x *E. camaldulensis* é potencializada a partir dos 50% da altura da árvore. A densidade do alburno de *E. grandis* x *E. camaldulensis* foi maior em ambiente seco, enquanto em *E. urophylla*, em ambiente úmido.

Trabalhos como este, ressaltam a importância de estudos com multiespécies e prognosticam os comportamentos clonais em situações de mudanças climáticas, mesmo que forma manipulada. Contudo, o conjunto de condições locais sobressaem às mudanças de precipitação de até 33% no volume de chuva, demonstrando a importância de estudos como este que abrangem diversos locais.