



HELOÍSE RODRIGUES ALVES DE SÁ

**ANATOMIA DO XILEMA SECUNDÁRIO, CRESCIMENTO E
CONDUTIVIDADE HIDRÁULICA POTENCIAL DE CLONES
DE *Toona ciliata* M. Roem var. *australis* CULTIVADOS NO
CAMPO COM CONDIÇÕES AMBIENTAIS
CONTRASTANTES**

**LAVRAS-MG
2020**

HELOÍSE RODRIGUES ALVES DE SÁ

**ANATOMIA DO XILEMA SECUNDÁRIO, CRESCIMENTO E CONDUTIVIDADE
HIDRÁULICA POTENCIAL DE CLONES DE *Toona ciliata* M. Roem var. australis
CULTIVADOS NO CAMPO COM CONDIÇÕES AMBIENTAIS CONTRASTANTES**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ciência e Tecnologia da Madeira para obtenção do título de Mestre.

Prof. Ph.D. Sebastião Carlos da Silva Rosado
Orientador

Prof. Dr. Fábio Akira Mori
Prof. Dr. Thiago de Paula Protásio
Coorientadores

**LAVRAS-MG
2020**

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

Sá, Heloise Rodrigues Alves de.

Anatomia do xilema secundário, crescimento e condutividade
hidráulica potencial de clones de *Toona ciliata* M. Roem var.
australis cultivados no campo com condições ambientais
contrastantes / Heloise Rodrigues Alves de Sá. - 2020.

61 p. : il.

Orientador(a): Sebastião Carlos da Silva Rosado.

Coorientador(a): Fábio Akira Mori, Thiago de Paula Protásio.

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de
Lavras, 2020.

Bibliografia.

1. *Toona ciliata*. 2. Déficit hídrico. 3. Anatomia ecológica. I.
Rosado, Sebastião Carlos da Silva. II. Mori, Fábio Akira. III.
Protásio, Thiago de Paula. IV. Título.

HELOÍSE RODRIGUES ALVES DE SÁ

**ANATOMIA DO XILEMA SECUNDÁRIO, CRESCIMENTO E CONDUTIVIDADE
HIDRÁULICA POTENCIAL DE CLONES DE *Toona ciliata* M. Roem var. australis
CULTIVADOS NO CAMPO COM CONDIÇÕES AMBIENTAIS CONTRASTANTES**

**ANATOMY OF SECONDARY XYLEMA, GROWTH AND POTENTIAL
HYDRAULIC CONDUCTIVITY OF CLONES OF *Toona ciliata* M. Roem var. australis
CULTIVATED IN THE FIELD WITH CONTRAST ENVIRONMENTAL
CONDITIONS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ciência e Tecnologia da Madeira para obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 15 de outubro de 2020.
Dr. Paulo Fernando Trugilho UFLA
Dr. Thiago de Paula Protásio UFRA
Dra. Selma Lopes Goulart UFRA

Prof. Ph.D. Sebastião Carlos da Silva Rosado
Orientador

Prof. Dr. Fábio Akira Mori
Prof. Dr. Thiago de Paula Protásio
Coorientadores

**LAVRAS-MG
2020**

À Maria Raquel Rodrigues Alves,
meu exemplo de força, fé e perseverança.
Dedico

AGRADECIMENTOS

À Deus, por me permitir sonhar e realizar meus sonhos.

À minha mãe Raquel, por todas as palavras de incentivo e conforto, por vibrar com minhas conquistas e por todos os gestos de amor, carinho e apoio.

Ao meu pai Vicente e meu irmão Vinícius, pelos votos de sucesso e por incentivarem a conquista dos meus objetivos.

Ao Enoque, pela compreensão, por se fazer sempre presente, por me amar, respeitar e acreditar no meu potencial.

À Victória Maciel, meu maior presente de Lavras, por me acolher quando eu me sentia perdida e por compartilhar inúmeras conversas, risadas, danças, festas, choros e por acreditar em mim mesmo quando estive insegura.

Ao trio, Marina e Dianessa, pelos almoços, conversas, figurinhas de whatsapp, papos sérios e futilidades, pelas festas animadas e por todo suporte quando estive longe de Lavras, que com certeza muito auxiliaram para o desenvolvimento da dissertação.

À Ana Clara Caxito, por me acolher assim que cheguei à CTM e por muito me ajudar nos trabalhos práticos que conduziram essa pesquisa.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Sebastião Rosado, por compartilhar seus conhecimentos e por todas as informações recebidas.

Aos professores Dr. Fábio Akira e Dr. Thiago Protásio, por ajudarem na construção e no desenvolvimento desta pesquisa. Foram auxílios de extrema importância.

À Raisa, por atender as minhas solicitações e esclarecer minhas (inúmeras) dúvidas.

Aos técnicos Heber e Claret, por toda ajuda nos laboratórios.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciência e Tecnologia da Madeira e à Universidade Federal de Lavras, pela oportunidade e suporte.

Ao laboratório de Anatomia Vegetal (DBI) pela utilização dos equipamentos.

A Comissão de Aperfeiçoamento de Pessoal do Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudo - Código de financiamento 001. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e à Fundação de Amparo à Pesquisa de Minas Gerais (FAPEMIG) pelos recursos que possibilitaram o prosseguimento da pesquisa.

A todos que lutam pela democratização do ensino superior público e a todos que acreditam, assim como eu, no poder da educação.

MUITO OBRIGADA!

RESUMO

O déficit hídrico é um dos fatores limitantes ao crescimento e à produtividade florestal e, de acordo com previsões, poderá se intensificar nos próximos anos, como consequência das mudanças climáticas. Como organismos sésseis, as plantas não podem se deslocar para fugir de tensões ambientais e, como são continuamente expostas ao estresse, desenvolvem mecanismos de adaptação como resposta. Ajustes anatômicos no xilema secundário são uma das estratégias adotadas pelas plantas para a manutenção dos processos fisiológicos vitais. Diante disso, objetiva-se investigar o efeito das condições ambientais na variabilidade da área do lume, diâmetro hidráulico e frequência de vasos condutores, condutividade hidráulica potencial, crescimento e sobrevivência de clones de *Toona ciliata* (cedro australiano). Para tal, foram utilizadas madeiras de quatro clones (FE, XD, XE, MD) provenientes de dois testes multiclonais de *T. ciliata* localizados no município de Campo Belo e distrito de Cana Brava, ambos no estado de Minas Gerais. Para a caracterização anatômica do xilema secundário, foram confeccionadas lâminas histológicas permanentes. A partir do diâmetro e frequência dos vasos, foi avaliada a condutividade hidráulica potencial. Os dados de incremento médio anual foram obtidos pela largura dos anéis de crescimento dos indivíduos amostrados. As variáveis foram relacionadas aos índices de precipitação médio de cada localidade. Não houve influência das condições ambientais na anatomia qualitativa, sendo estas fixadas geneticamente. Em Cana Brava, local de menor precipitação média anual, a área do lume dos vasos é 60% inferior ao encontrado em Campo Belo, assim como o diâmetro hidráulico (23,67%) e a condutividade hidráulica potencial (29%), enquanto a frequência dos vasos é 42% superior. Tais ajustes anatômicos oferecem maior segurança no transporte hídrico, característicos de ambientes sob estresse hídrico. Os clones cultivados em Campo Belo apresentaram maior incremento médio anual (IMA) e maiores índices de sobrevivência, em consequência das condições ambientais favoráveis ao desenvolvimento das árvores. As variações pluviométricas ao longo dos anos formadores dos anéis anuais de crescimento provocaram mudanças na anatomia dos vasos condutores e na condutividade hidráulica dos genótipos, com respostas distintas para cada clone e local de plantio. O clone XD, entre todos os clones avaliados, caracteriza-se como de maior plasticidade fenotípica, por apresentar alterações anatômicas capazes de manter a condutividade hidráulica, crescimento e sobrevivência dos indivíduos, mesmo em condições limitantes. Em contrapartida, o clone MD é o mais susceptível aos riscos de mortalidade por falha hidráulica, pois, apesar de modificar sua estrutura anatômica, foi o clone que menos sobreviveu em Cana Brava. A plasticidade do xilema secundário às condições ambientais pode ter decorrido da memória de estresse adquirida pelos plantios parentais, sendo este um fator importante para o desempenho e sobrevivência de *Toona ciliata* diante do futuro cenário de mudanças climáticas.

Palavras-chave: Cedro australiano. Déficit hídrico. Anatomia ecológica. Disponibilidade hídrica. Adaptação de plantas.

ABSTRACT

The water deficit is one of the factors limiting growth and forest productivity and, according to forecasts; it may intensify in the coming years, as a result of climate change. As sessile organisms, plants cannot move to escape environmental tensions and, as they are continuously exposed to stress, they develop adaptation mechanisms in response. Anatomical adjustments in the secondary xylem are one of the strategies adopted by plants to maintain vital physiological processes. Therefore, the aim is to investigate the effect of environmental conditions on the variability of the lumen area, hydraulic diameter and frequency of conducting vessels, potential hydraulic conductivity, growth and survival of *Toona ciliata* (Red cedar) clones. For this purpose, were used wood from four clones (FE, XD, XE, MD) from two *T. ciliata* multiclonal tests located in the municipality of Campo Belo and district of Cana Brava, both in the state of Minas Gerais. For the anatomical characterization of the secondary xylem, permanent histological slides were made. From the diameter and frequency of the vessels, the potential hydraulic conductivity was evaluated. The average annual increment data was obtained by the width of the growth rings of the individuals sampled. The variables were related to the average precipitation rates for each location. There was no influence of environmental conditions on qualitative anatomy, which is genetically fixed. In Cana Brava, the place with the lowest annual average rainfall, the vessel lumen area is 60% less than that found in Campo Belo, as well as the hydraulic diameter (23,67%) and the potential hydraulic conductivity (29%), while the frequency of vessels is 42% higher. Such anatomical adjustments offer greater security in water transport, characteristic of environments under water stress. The clones cultivated in Campo Belo showed the highest mean annual increment (MAI) and the highest survival rates, as a result of the environmental conditions favorable to the development of the trees. The rainfall variations over the years that formed the annual growth rings caused changes in the anatomy of the conducting vessels and in the hydraulic conductivity of the genotypes, with different responses for each clone and planting site. The XD clone, among all the evaluated clones, is characterized as having greater phenotypic plasticity, as it presents anatomical changes capable of maintaining the hydraulic conductivity, growth and survival of individuals, even in limiting conditions. On the other hand, the MD clone is the most susceptible to the risk of mortality due to hydraulic failure, because, despite modifying its anatomical structure, it was the clone that least survived in Cana Brava. The plasticity of the xylem secondary to environmental conditions may have resulted from memory of stress acquired by parenting, which is an important factor for the performance and survival of *Toona ciliata* in the face of the future climate change scenario.

Keywords: Red cedar. Water deficit. Ecological anatomy. Water availability. Plant adaptation.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	9
2	OBJETIVOS	11
2.1	Objetivo geral	11
2.2	Objetivos específicos	11
3	REVISÃO DE LITERATURA	12
3.1	<i>Toona ciliata</i> M. Roem var. australis	12
3.2	Anatomia ecológica do lenho	13
3.3	Condutividade hidráulica do xilema secundário	15
3.4	Memórias epigenéticas em resposta ao estresse	18
4	MATERIAL E MÉTODOS	20
4.1	Material vegetal e amostragem	20
4.2	Caracterização dos locais de plantio e obtenção dos índices de precipitação médios	21
4.3	Obtenção do incremento médio anual	24
4.4	Procedimentos anatômicos	24
4.5	Condutividade hidráulica potencial	25
4.6	Análise dos dados	26
5	RESULTADOS E DISCUSSÃO	28
5.1	Anatomia comparada do xilema secundário de clones de <i>Toona Ciliata</i> M. Roem cultivados em distintas condições ambientais	28
5.1.1	Descrição qualitativa do xilema secundário	28
5.1.2	Varição quantitativa dos vasos condutores e condutividade hidráulica do lenho de clones de <i>T. ciliata</i>	30
5.1	Efeito de ambientes contrastantes sobre a condutividade hidráulica, incremento médio anual e sobrevivência de clones de <i>Toona ciliata</i> M. Roem	36
5.2	Varição radial da anatomia de vasos condutores do xilema secundário e da condutividade hidráulica potencial	42
6	CONCLUSÃO	52
	REFERÊNCIAS	53

1 INTRODUÇÃO

O relatório publicado pelo Painel Intergovernamental de Mudanças Climáticas (IPCC, 2014) projeta redução significativa nos recursos hídricos devido às mudanças climáticas previstas para o século 21, o que intensifica a competição por água em diversos biomas. Além disso, o aumento na temperatura, alteração nos padrões de precipitação e déficit de vapor de pressão decorrentes do aquecimento global, aumentam o estresse nas plantas e a possibilidade de ocorrência de secas mais severas nos próximos anos (TILMAN; LEHMAN, 2001; IPCC, 2014). Tais condições atuam de forma direta na sobrevivência de árvores, uma vez que restrições na disponibilidade hídrica torna o sistema vascular das plantas mais propenso a embolismos e falhas no transporte de água, com impacto direto na produtividade florestal (CHOAT et al., 2012; EILMANN et al., 2014).

Como organismos sésseis, as plantas não podem se deslocar para fugir de tensões ambientais e são continuamente expostas a condições estressantes. Para se manterem vivas, são gerados e transmitidos sinais que iniciam várias alterações fisiológicas e bioquímicas como resposta. De modo geral, tais respostas levam inicialmente à aclimação e, posteriormente, quando o estresse hídrico se torna mais severo, ocorrem danos funcionais e mortalidade de partes da planta (CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003). Durante a aclimação, o estresse resulta em diminuição da taxa de crescimento, devido à redução da assimilação de carbonos e inibição da expansão celular (OSORIO et al., 1998), levando as plantas a desenvolverem estratégias de adaptação.

As respostas de espécies arbóreas para a manutenção dos processos fisiológicos e vitais diante do déficit hídrico envolvem desde o controle na abertura e fechamento estomático, mudanças na arquitetura radicular, alterações nos conteúdos de reservas nutritivas e ajustes anatômicos do xilema secundário (FISHER et al., 2007; LÓPEZ et al., 2013; PLAVCOVÁ; HACKE, 2012; SCHREIBER; HACKE; HAMANN, 2015). Tais respostas podem decorrer, dentre outros fatores, de heranças transgeracionais de memória advindas de mecanismos epigenéticos, o qual a exposição prévia torna a planta mais resistente à exposição futura (BILICHAK; KOVALCHUK, 2016).

O estudo dos ajustes anatômicos desenvolvidos pelas plantas sob restrição hídrica configura-se como importante ferramenta para interpretações de tendências ecológicas e tem expandido o entendimento da variabilidade ambiental como modificador dos elementos que compõem o lenho, principalmente nos que estão relacionados à condutividade hidráulica, pois trata-se do tecido diretamente associado ao transporte de água (MELO JR et al., 2017).

Alterações na área do lume, diâmetro e frequência dos elementos de vasos são relatadas na literatura como características adaptativas relacionadas às variações de precipitação (BAAS; CARLQUIST, 1985; BOSIO; SOFFIATTI; BOEGER, 2010; LINDORF, 1994). No geral, em condições de baixa disponibilidade hídrica, as árvores apresentam um conjunto de características anatômicas que oferecem maior segurança no transporte hídrico, diminuindo os riscos de falhas hidráulicas ocasionadas por embolismos induzidos pela seca (HACKE et al., 2006).

Contudo, além das condições ambientais, as características anatômicas do xilema secundário sofrem influência de fatores genéticos (BAAS; WERKER; FAHN, 1983), o que torna desafiador determinar quais atributos estão relacionados à predisposição genética e quais são influenciados pelo ambiente (METCALFE; CHALK, 1983). A condução de plantios de clones replicados e concomitantemente cultivados em locais com diferentes condições pluviométricas são modelos potenciais para a distinção dos efeitos do genótipo e do ambiente no crescimento e nas características anatômicas das árvores (ZOBEL; JETT, 1995). Esses modelos configuram-se como importante mecanismo para obtenção de informações relacionadas a plasticidade fenotípica das plantas, sobretudo para espécies de interesse econômico.

Apesar do grande número de estudos sobre as variações de crescimento e das características anatômicas de plantas cultivadas em distintos ambientes, muitos deles se concentram em comparações interespecíficas e entre genótipos de *Eucalyptus* (CÂMARA et al., 2020; COSTA; STRECK, 2018; FRANCO et al., 2019; GIMENO et al., 2018; HU et al., 2019; MOGES, 2010; MOLEDO et al., 2016; VIVAS et al., 2019) e, portanto, há lacunas em informações acerca do comportamento intraespecífico de outras espécies. O cedro australiano (*Toona ciliata*) é espécie promissora para esse tipo de estudo, por apresentar grande potencial para plantios comerciais no Brasil, uma vez que possui rápido crescimento (12-30 m³/ha.ano) e pela qualidade do seu lenho, sendo alternativa para diversificação da base florestal brasileira (CASTRO-GAMBOA, 2000; TRIANOSKI; MATOS; IWAKIRI, 2014).

Assim, a avaliação do crescimento e dos ajustes anatômicos relacionados à condutividade hidráulica ao longo da formação do lenho de *Toona ciliata* permite a identificação de características típicas de ambientes com restrição hídrica, relacionando-os ao cenário climático atual. Além disso, podem-se obter informações dos possíveis impactos das mudanças climáticas na distribuição dessa espécie.

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

Investigar o efeito das condições ambientais na variabilidade de vasos condutores do xilema secundário, condutividade hidráulica potencial, crescimento e sobrevivência de clones de *Toona ciliata* (cedro australiano).

2.2 Objetivos específicos

Avaliar os níveis de variação em vasos condutores da madeira e na condutividade hidráulica potencial de clones de cedro australiano em situações de campo com baixa e adequada precipitação pluviométrica.

Identificar e quantificar os níveis dessas variações ao longo do tempo decorrido na formação dos anéis anuais de crescimento.

Avaliar possíveis marcas epigenéticas entre clones, em decorrência de variações anuais e espaciais nos níveis de precipitação pluviométrica de estresse hídrico.

Correlacionar as diferenças genéticas entre os clones, quanto aos seus potenciais de condutividade hidráulica, com os níveis de incremento médio anual e sobrevivência quando estes são cultivados em ambientes de qualidade contrastantes.

3 REVISÃO DE LITERATURA

3.1 *Toona ciliata* M. Roem var. *australis*

O cedro australiano (*Toona ciliata*) é uma espécie arbórea pertencente à família botânica Meliaceae. É árvore caducifólia, com ocorrência natural na África, Índia, sudeste da Ásia e Austrália. Seu tronco é ereto e cilíndrico, revestido por casca suberosa de cor marrom, podendo alcançar até 50 m de altura e 2 m de diâmetro (PINHEIRO; LANI; COUTO, 2006).

A *Toona ciliata* tem hábitat natural em regiões de climas subtropicais. Suporta leve sombreamento na fase juvenil (PINHEIRO; LANI; COUTO, 2006); se desenvolve bem em áreas com precipitação anual entre 800 e 4.000 mm, com tolerância de 2 a 6 meses de seca e bom crescimento em regiões de 500 a 1.500 m de altitude. As temperaturas ideais para seu desenvolvimento estão entre 20°C e 26°C, porém, sobrevive a temperaturas mínimas absolutas pouco abaixo de 0°C (LAMPRECHT, 1990).

É espécie promissora para plantios comerciais no Brasil e com grande potencial de crescimento em áreas reflorestadas, por apresentar excelente forma do fuste, rápido crescimento, resistência natural ao inseto broqueador do meristema apical (*Hypsipyla grandella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae)), que afeta os cedros nativos (*Cedrella fissilis* Vell (Meliaceae)) e pela qualidade de sua madeira que, segundo Gibbs (2005), se assemelha ao cedro e mogno brasileiro (*Swietenia macrophylla* King (Meliaceae)).

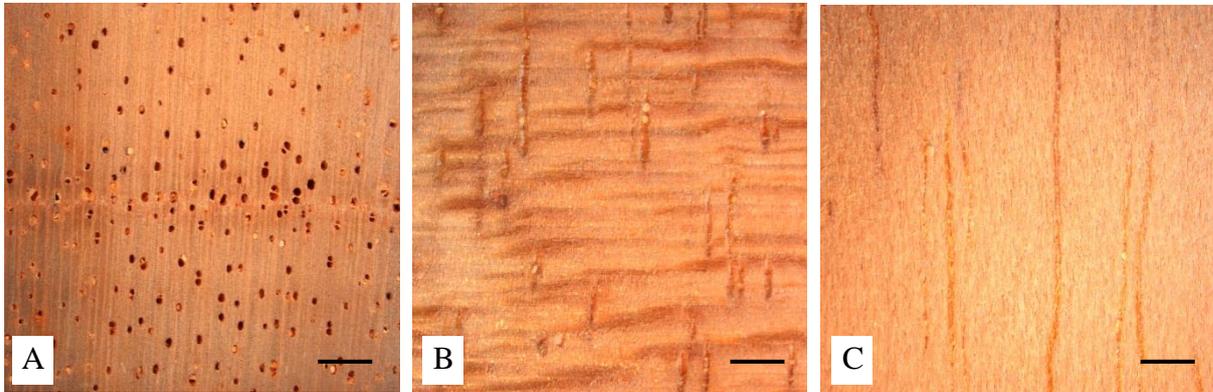
A madeira do cedro australiano possui alburno claro e cerne marrom-avermelhado, é brilhante, textura moderadamente grosseira, grã direita e reversa (FIGURA 1- B-C) e boa trabalhabilidade. A densidade básica média varia entre 0,306 g/cm³ e 0,420 g/cm³, sendo classificada como madeira leve (HIDAYAT; SIMPSON, 1994; ZEICH, 2008). É empregada na indústria de produção de lâminas e compensados decorativos (PAIVA et al., 2007), construções de barcos (GIBBS, 2005), indústria de móveis, produção de caixas de charutos, instrumentos musicais e outras finalidades especiais (LAMPRECHT, 1990).

Cruz et al. (2020) obteve resultados satisfatórios ao avaliar a qualidade da superfície da madeira usinada de diferentes clones de *Toona ciliata*, com aumento da qualidade no sentido medula-casca. Entre os sete clones estudados, cinco podem ser indicados para usos aos quais requeiram alta qualidade da superfície usinada, evidenciando a boa trabalhabilidade da espécie.

Em nível anatômico, a madeira de cedro australiano possui camadas de crescimento distintas devido à espessura da parede das fibras e do tipo de porosidade; vasos com porosidade em anéis semiporosos (FIGURA 1-A), em arranjos radiais com placas de perfuração simples;

parênquima axial paratraqueal escasso e em faixas marginais; fibras libriformes, curtas, com paredes variando de delgadas a espessas (ZEICH, 2008).

Figura 1 – Aspecto macroscópico da madeira de *Toona ciliata*. A – Plano transversal; B – Plano longitudinal radial; C – Plano longitudinal tangencial. 10x. Barras: 100 μ m.



Fonte: Cedido por Paulo Junio Duarte (2020).

Para caracterizar o comportamento da espécie quando cultivada em condições estressantes, Araújo (2018), Takarada (2019) e Rosado (2019) avaliaram a influência do conteúdo de carboidratos não estruturais (CNE) nas taxas de sobrevivência, crescimento e plasticidade fenotípica de clones de *Toona ciliata* implantadas em sítios com condições de disponibilidade hídrica contrastantes. Os CNE são de fundamental importância na manutenção do fluxo de água no lenho, sendo responsáveis pela reparação de embolismos nos vasos xilêmicos. No ambiente mais estressante, Rosado (2019) descreveu correlações inversas entre a plasticidade fenotípica e CNE, indicando a dependência da depleção desses carboidratos para a manutenção da vida das árvores. Para Araújo (2018), há evidências de que clones que armazenam menor conteúdo de CNE tenham melhor crescimento, sob condições adequadas de cultivo, e maior sobrevivência em ambientes mais limitantes.

A condução de plantios de cedro australiano no Brasil, sobretudo no estado de Minas Gerais, tem alcançado produtividade elevada, com incremento volumétrico médio, sem melhoramento genético, na ordem de 12 m³/ha/ano, enquanto que clones melhorados geneticamente podem alcançar até 30 m³/ha/ano (AGUIAR et al., 2018).

3.2 Anatomia ecológica do lenho

Inicialmente, o avanço do estudo da anatomia da madeira deveu-se, em grande parte, aos fatores econômicos associados às madeiras com importância ou potencial industrial, que

foram precursoras de significativo número de pesquisas feitas por instituições governamentais (BURGER; RICHTER, 1991). Contudo, diante das mudanças climáticas observadas a partir da revolução industrial, nova abordagem em anatomia da madeira foi desenvolvida a fim de fornecer informações sobre as tendências na estrutura anatômica relacionadas a essas condições.

A anatomia ecológica da madeira caracteriza-se como o ramo da botânica que complementa os estudos de filogenia e evolução, uma vez que relaciona os efeitos do clima e do sítio nas estruturas anatômicas das plantas. A partir do cruzamento de informações entre a taxonomia e a ecologia é possível entender de forma plausível os processos evolutivos e as tendências adaptativas dos vegetais, colonização e expansão dos biomas, além de prever sobre a distribuição da flora terrestre (BAAS, 1976; CUTTER, 1978).

Os padrões anatômicos na madeira resultam de fatores genéticos e variáveis ambientais, como precipitação, temperatura, disponibilidade de água e condições de fertilidade e acidez do solo, déficit de vapor de pressão, altitude, latitude, dentre outras (KLAASSEN, 1999), sendo essa uma das explicações para a diversidade na estrutura do xilema secundário encontrado em diferentes espécies.

Costa et al. (2020), avaliando o comportamento de três clones do gênero *Eucalyptus* cultivados em distintas condições de precipitação e temperatura, encontraram correlação positiva entre o índice de precipitação e a densidade básica da madeira (variável intimamente correlacionada às características de vasos condutores) e correlação negativa entre temperatura e densidade. Assim, em condições de maior precipitação, foram observados maiores valores de densidade, enquanto que índices mais elevados de temperatura refletem menores densidades.

Resultado distinto foi encontrado por Sette Jr et al. (2016) para *Eucalyptus grandis*, em que a densidade básica foi maior em ambientes de baixa precipitação, indicando que há estreitamento dos vasos condutores quando a disponibilidade de água no ambiente é menor. A divergência entre os resultados apresentados nos estudos pode ser atribuída ao efeito do genótipo, uma vez que a densidade básica é uma característica herdável.

Em condições de déficit hídrico, as plantas enfrentam, principalmente, as altas pressões negativas dentro dos vasos condutores, aumentando o risco de embolismos por cavitação, o que bloqueia o sistema de condução de água que ocorre no vegetal (BARAJAS-MORALES, 1985; CARLQUIST, 1966). Algumas espécies adotam estratégias para o aperfeiçoamento do transporte hidráulico, sendo as características quantitativas relacionadas ao diâmetro, agrupamento e frequência de elementos de vasos as mais citadas em diferentes estudos para diversos ambientes (ALVES; ANGYALOSSYALFONSO, 2002; BAAS; WERKER; FAHN,

1983; BARAJAS-MORALES 1985; CARLQUIST, 1977; LIMA; DE OLIVEIRA; RODRIGUES, 2009; MELO JR; CECCANTINI; BONA, 2011; MELO JR.; BOEGER, 2017; DA SILVA, 2018; SONSIN et al. 2012).

De maneira geral, há tendência dos elementos de vasos se tornarem mais estreitos, agrupados e com paredes mais espessas quanto menor a precipitação do local e mais largos e solitários em ambientes mais úmidos (CARLQUIST; HOEKMAN, 1985; ILBANEZ et al., 2017). Vasos de maior diâmetro são mais eficientes na condução hídrica, porém, se tornam mais vulneráveis que vasos com diâmetros menores, devido à menor pressão que ocorre no interior destes, que auxiliam na reversão de embolismos e a resistência mecânica à implosão, conferida pelas paredes mais espessas (BAAS; WERKER; FAHN, 1983; LINDORF, 1994; WILKINS; PAPASSOTIRIOU, 1989; ZIMMERMANN, 1983).

Além disso, associado ao estreitamento dos vasos, há o aumento da frequência de vasos (maior número de vasos por mm²) em condições de baixa disponibilidade de água (BARAJAS-MORALES, 1985; CARLQUIST; HOEKMAN, 1985; SONSIN et al., 2012), como uma estratégia para garantia da condutividade hidráulica, pois oferece caminhos alternativos para o fluxo hídrico em caso de embolismos, além de aumentar a área condutora de água (CARLQUIST, 1977; TYREE; ZIMMERMANN, 2002).

Nesse contexto, é evidenciado que a segurança na condutividade se mostra uma estratégia adaptativa de ambientes mais secos e a eficiência na condução como adaptação a ambientes úmidos (CARLQUIST, 1988; ZIMMERMANN, 1983).

3.3 Condutividade hidráulica do xilema secundário

A eficiência do transporte ascendente da água e solutos orgânicos das raízes até a copa dos vegetais está diretamente relacionada à sua arquitetura hidráulica, sendo importante determinador do tamanho da planta, da capacidade de armazenar água nos tecidos, distribuição geográfica e vulnerabilidade do caule para períodos de seca (DICKISON, 2000; STOKKE; MANWILLER, 1994; ZOBEL; SPRAGUE, 1998).

Sob déficit hídrico, as plantas podem apresentar falha na condutividade de água e, entre outros fatores, este processo é influenciado pela estrutura anatômica das células que constituem o xilema secundário e as raízes. Características anatômicas como elementos de vaso longos e de maior diâmetro são mais eficientes para o transporte de água, pois, de acordo com a equação do fluxo laminar de Hagen-Poiseuille (TYREE; ZIMMERMAN, 2002; ZIMMERMANN, 1983), a condutividade hidráulica do vaso aumenta a quarta potência do seu diâmetro

(EQUAÇÃO 1) e oferecem menor resistência ao fluxo hídrico. Contudo, o aumento do diâmetro do elemento de vaso implica na maior possibilidade de ocorrência de cavitação e embolia. A cavitação ocorre quando há quebra da coluna de água e, conseqüente formação de bolhas de ar dentro do vaso (TYREE; SPERRY, 1989), prejudicando a condutividade hidráulica e afetando o crescimento do vegetal. Vasos de diâmetro reduzidos e em maior quantidade se apresentam como estratégias para maior segurança na condutividade hidráulica (BAAS et al., 2004; CARLQUIST, 2001; SPERRY; HACKE; PITTERMANN, 2006; TYREE; ZIMMERMANN, 2002).

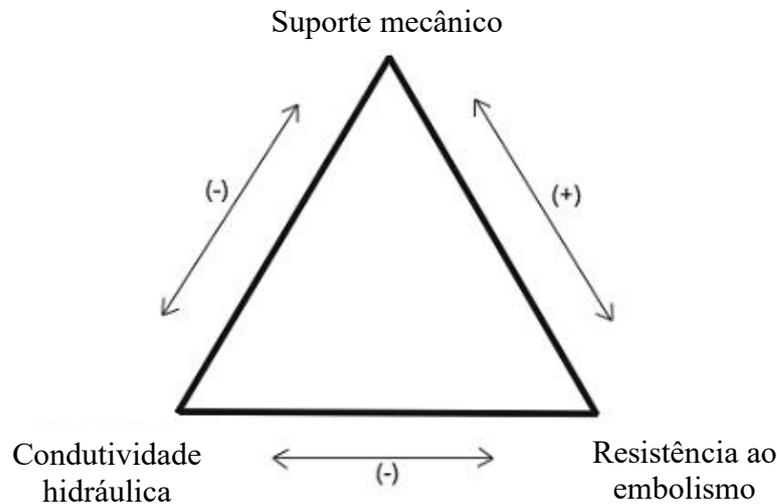
$$Kp = \left(\frac{\pi \rho_w}{128n} \right) \cdot FV \cdot Dh^4 \quad (1)$$

Em que, Kp é a condutividade hidráulica potencial (em $\text{kgm}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$), ρ_w é a densidade da água a 20°C (998.2 kg m^{-3}), n é a viscosidade da água a 20°C ($1.002 \cdot 10^{-9} \text{ MPa}$), FV é a frequência de vasos (vasos/ mm^2) e Dh é o diâmetro médio do vaso hidráulicamente ponderado (em m).

De acordo com Baas et al. (2004), a eficiência da condutividade hidráulica é inversamente relacionada à segurança no transporte, devido a vulnerabilidade do xilema aos embolismos e à cavitação. Quando em transporte, os elementos que compõem o sistema vascular das árvores estão sujeitos a pressões muito negativas, que podem ocasionar embolismos e implosão dos vasos condutores (BRODRIBB; HOLBROOK, 2005; TYREE; SPERRY, 1989; ZIMMERMANN, 1983), podendo acarretar cavitação e como consequência, perda ou diminuição na condução de água.

O *trade-off* (triângulo de equilíbrio) entre segurança e eficiência no transporte de água pelo xilema (FIGURA 2) representa o ajuste funcional sofrido pela madeira para manter a condutividade hidráulica, reduzindo a possibilidade de ocorrências de embolismos e cavitação, além de garantir o suporte mecânico do tecido (BAAS et al., 2004).

Figura 2 – Esquema de representação do fenômeno *trade-off* (triângulo de equilíbrio) entre segurança e eficiência na condutividade hidráulica. Os símbolos entre parênteses representam interação positiva (+) ou negativa (-).



Fonte: Adaptado de Baas et al. (2004) por Toledo (2010).

Investir em uma função pode prejudicar a outra, e vice-versa, pois a resistência ao embolismo e suporte mecânico estão correlacionados positivamente entre si e negativamente correlacionados com a eficiência da condutividade hidráulica. Maiores diâmetros de elementos de vasos correspondem a maior investimento da condutividade, porém, reduz a resistência ao embolismo; menores diâmetros refletem investimento em resistência ao embolismo, contudo, diminui a eficiência em condutividade (TOLEDO, 2010).

Zimmermann (1983) e Carlquist (1977) apontam dois índices para representar as relações representadas no *trade-off*: O de condutividade (equação de Hagen-Poiseuille) que representa a susceptibilidade e a eficiência durante o transporte hídrico (EQUAÇÃO 1), e o de vulnerabilidade que expressa a segurança desse transporte (EQUAÇÃO 2). Quanto menores os valores do índice de vulnerabilidade (IV), maior o grau de xeromorfismo da espécie, ou seja, maior adaptação para condições de deficiência hídrica (PINHEIRO, 1999).

$$IV = \left(\frac{D}{FV} \right) \quad (2)$$

Em que, *IV* é o índice de vulnerabilidade, *D* é o diâmetro do vaso (em m) e *FV* é a frequência de vasos (vasos/mm²).

É necessário que haja equilíbrio entre os investimentos durante a formação da madeira, a fim de garantir que os aspectos relacionados à condução, resistência e suporte mecânico possam atender às condições ambientais a qual a árvore está inserida.

3.4 Memórias epigenéticas em resposta ao estresse

As alterações provocadas pelo déficit hídrico no metabolismo e na morfologia das plantas podem ser determinadas geneticamente e apresentam variação inter e intraespecíficas, porém, espécies que não são dotadas de mecanismos adaptativos que confirmam resistência ou resiliência a esse tipo de estresse, podem morrer mesmo quando forem reidratadas após longos períodos de estiagem (KINOSHITA; SEKI, 2014). Mesmo que os mecanismos de respostas possam ser geneticamente pré-definidos, os organismos podem apresentar modificações de suas estratégias de adaptação (alterações anatômicas, por exemplo), com várias mudanças epigenéticas.

Segundo Richards (2006), a epigenética refere-se às mudanças reversíveis e herdáveis que ocorrem na expressão gênica do indivíduo, sem alteração na sequência de nucleotídeos do DNA. O estudo dos mecanismos epigenéticos incluem compreender como os padrões de expressão são transmitidos aos descendentes e como os fatores ambientais podem mudar a maneira como os genes são expressados. Além disso, os pesquisadores buscam entender como as mudanças de expressão dos genes ocorrem durante a diferenciação de um tipo de célula em escala temporal.

As experiências de vida sob forma de mecanismos epigenéticos das plantas podem ser passadas para a progênie de forma mais eficiente, sendo estas denominadas heranças transgeracionais de memória ao estresse, herdadas por divisões mitóticas, que atuam como facilitadoras da resposta rápida e protetora a um evento estressante recorrente (RAPP; WENDEL, 2005).

Heranças transgeracionais do estresse severo da seca em brotos e raízes de cevada (*Hordeum vulgare*) foram relatados por Nosalewicz et al. (2016). A progênie, cuja geração parental também foi submetida à seca, exibiu alterações morfológicas adaptativas ao estresse, como a redução da razão broto-raiz, quando comparada à progênie de plantas parentais cultivadas em condições ideais.

Kozłowski e Pallardy (2002) relatam que mudas de espécies lenhosas previamente expostas ao estresse hídrico geralmente sofrem menos inibição de crescimento após o

transplante, do que mudas não expostas anteriormente a esse estresse, evidenciando possível memória de estresse como adaptação a exposição futura.

Tombesi et al. (2018), estudando os efeitos de seca recorrentes em videira (*Vitis vinífera* L. (Vitaceae)), encontraram indícios de que estresse hídrico anteriormente sofrido pela espécie pode levar a estratégia de conservação em relação à perda de água, além de garantir a manutenção da transpiração foliar durante períodos de seca.

As mudanças epigenéticas que imprimem memória de estresse estão intimamente relacionadas com o aumento de variabilidade fenotípica dos vegetais e podem garantir genótipos mais resistentes ou resilientes aos períodos de déficit hídrico, resultando em relevante importância para a evolução.

4 MATERIAL E MÉTODOS

4.1 Material vegetal e amostragem

Para a execução deste estudo, foi utilizada a madeira da espécie *Toona ciliata* M. Roem (cedro australiano), proveniente de dois testes multiclonais estabelecidos em janeiro de 2010, pertencentes à empresa Bela Vista Florestal. Todos os clones implantados foram selecionados em teste de procedência/progênie estabelecido em 2007 no município de Campo Belo, MG.

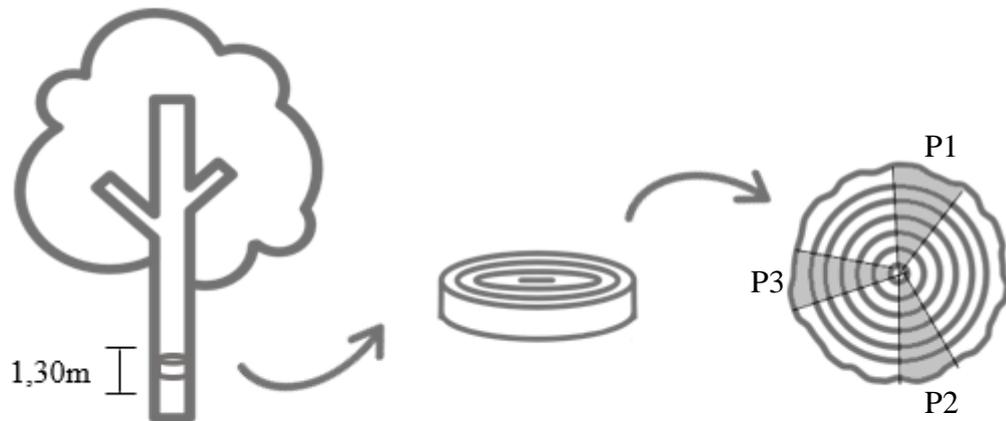
Os plantios clonais estão localizados nos municípios de Campo Belo e João Pinheiro (distrito de Cana Brava), ambos em Minas Gerais, Brasil, dispostos em espaçamento de 3m x 2m entre árvores. O material foi coletado entre os meses de abril e maio de 2017, no início da estação seca. Nas localidades, as estações do ano não são bem definidas, e os meses entre abril e agosto são os de menor incidência de chuvas. A coleta do material vegetal no fim da estação de crescimento (início do outono) se justifica, pois, permite identificar quais materiais apresentam características para suportar este período.

Para a amostragem, selecionou-se apenas os clones que apresentaram diâmetro superior a 7 cm e sem sinais de danos visíveis de escaldadura de tronco no diâmetro médio a 1,30m (DAP), uma vez que, DAP inferior a 7 cm inviabiliza a individualização de anéis de crescimento e, danos como escaldadura podem alterar a composição química das amostras.

Para a condução das análises foram utilizadas três árvores de quatro clones selecionados (FE, XD, XE e MD) que apresentaram maior DAP, totalizando assim 24 amostras, sendo quatro clones, três árvores por clone e dois locais de amostragem.

Discos de aproximadamente 40 mm de espessura, retirados do fuste de cada árvore à 1,30m de altura a partir do solo, foram utilizados para à análise anatômica. Para avaliação das variações interanuais, foram demarcados os quatro últimos anéis anuais de crescimento (4º-7º anéis), sendo estes representativos do alburno, em três posições distintas de cada disco (P1, P2 e P3), a fim de minimizar possíveis influências de lenhos de reação (FIGURA 3).

Figura 3 – Representação da amostragem para análises anatômicas.



Fonte: Da autora (2020).

4.2 Caracterização dos locais de plantio e obtenção dos índices de precipitação médios

O município de Campo Belo está localizado entre as coordenadas geográficas 20°52'42"S e 45°16'38"W, situado na mesorregião sul do estado de Minas Gerais com altitude de 918 m. O clima é classificado como temperado úmido com inverno seco e verão quente – Cwa, de acordo com a classificação de Köppen. Caracteriza-se por inverno com precipitação pluviométrica média inferior a 60 mm em pelo menos um dos meses dessa estação e com temperatura média do mês mais frio do ano compreendida entre -3°C e 18°C; verão com temperatura média do mês mais quente superior a 22°C.

O distrito de Cana Brava está localizado entre as coordenadas geográficas 17°23'48"S e 45°50'05"W, situado na mesorregião noroeste do estado de Minas Gerais com altitude de 760 m. O clima, de acordo com a classificação de Köppen, é tropical de savana com estação seca de inverno – Aw. Caracteriza-se por inverno seco, com temperatura média do mês mais frio do ano superior a 18°C e precipitação pluviométrica média inferior a 60 mm em pelo menos um dos meses desta estação.

Os dados pluviométricos mensais nos anos que compreendem a condução dos plantios foram obtidos pelo método do inverso da distância ponderada (IDW) (EQUAÇÃO 3), uma vez que não há estas informações para as localidades. O IDW interpola os parâmetros de estações meteorológicas vizinhas para estimar o valor da característica climática para o local não amostrado.

$$X_p = \frac{\sum_{i=1}^n \left(\frac{1}{d_i^2} \cdot X_i \right)}{\sum_{i=1}^n \left(\frac{1}{d_i^2} \right)} \quad (3)$$

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

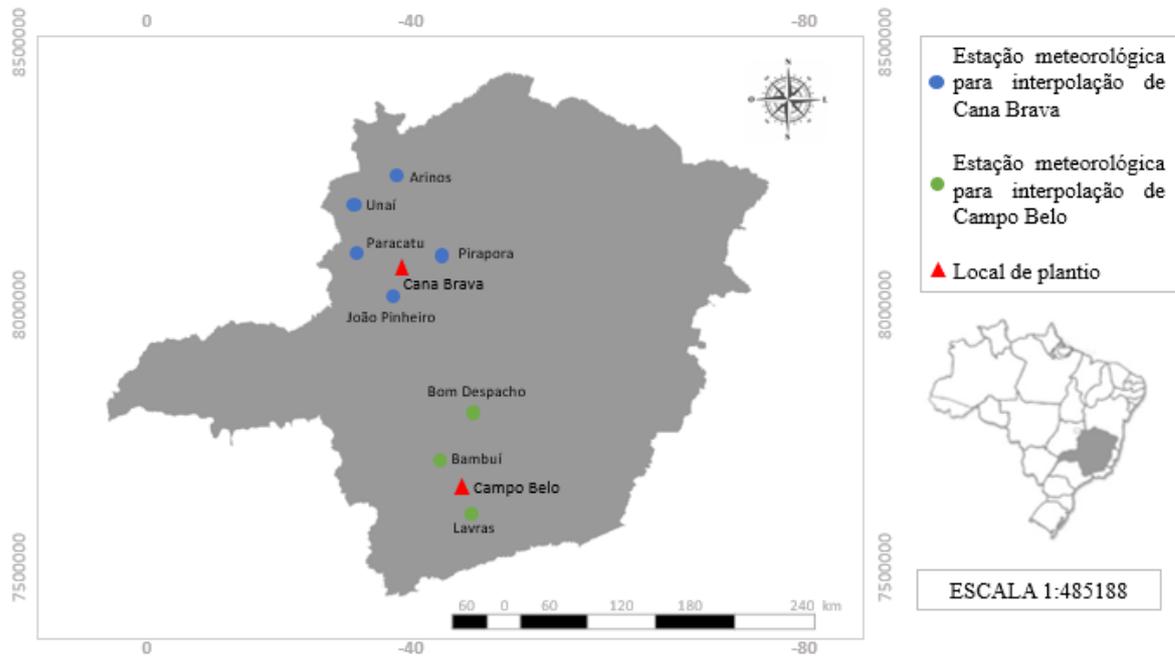
Os dados obtidos nas estações meteorológicas 83384, 83687, 83582, 83533 e 83483 foram utilizadas para interpolação da precipitação mensal do plantio experimental de Cana Brava e as estações 83481, 83479 e 83428 para o plantio experimental de Campo Belo (TABELA 1; FIGURA 4). As informações encontram-se disponíveis no banco de dados meteorológicos para ensino e pesquisa do Instituto Nacional de Meteorologia (BDMEP-INMET).

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

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

Fonte: Instituto Nacional de Meteorologia (2018) – Adaptado por Araújo (2018).

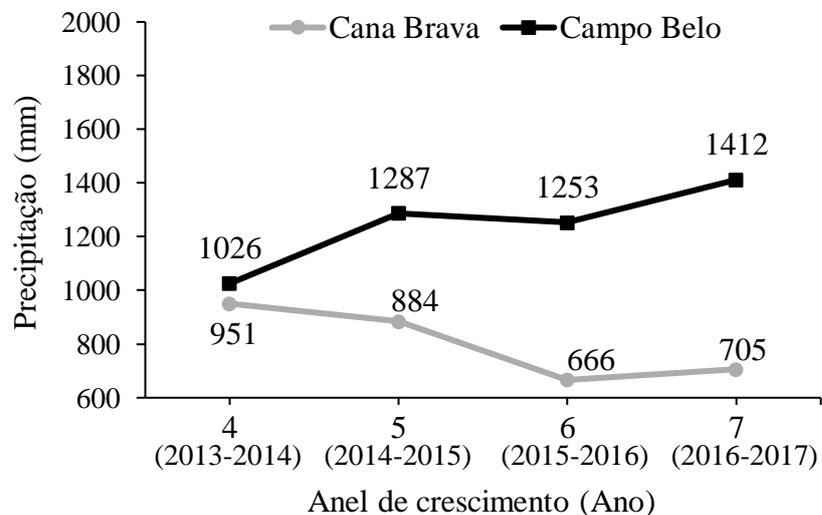
Figura 4 – Localização das estações meteorológicas amostradas para interpolação dos dados de pluviosidade média.



Fonte: Da autora (2020).

Como resultado da interpolação dos dados meteorológicos, para o município de Campo Belo e distrito de Cana Brava, foram encontrados índices distintos de precipitação total anual (FIGURA 5), para os anos correspondentes aos anéis de crescimento avaliados.

Figura 5 – Precipitação média total anual nos municípios de Campo Belo e distrito de Cana Brava para os anos correspondentes aos 4-7º anéis de crescimento.



Fonte: Da autora (2020).

4.3 Obtenção do incremento médio anual

O incremento médio anual para cada clone foi determinado pela largura dos anéis de crescimento em cada disco amostrado, em unidade de equilíbrio, como uma avaliação do crescimento radial em madeira. Para tal, oito posições radiais foram marcadas na secção transversal de cada disco previamente lixado e a largura dos anéis foi medida com auxílio do dispositivo LINTAB-TSAPTM (RINNTECH, 2017), com precisão de 0,01 mm.

A média aritmética das larguras de cada anel de crescimento, nas oito posições radiais dos discos, foi utilizada como representativa do crescimento radial em cada ano. O incremento radial foi convertido em incremento em área basal (IAB) (EQUAÇÃO 4), que é a área de secção transversal da produção anual de madeira.

$$IAB = \pi \bar{R}_i^2 - (\pi \bar{R}_{i-1}^2) \quad (4)$$

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

Os valores de IAB foram utilizados para o cálculo do incremento médio anual (IMA) de acordo com a Equação 5. O somatório de valores de IAB foi fracionado por 7 por se tratar de plantio aos 7 (sete) anos de idade.

$$IMA = \sum_{i=1}^7 IAB_i / 7 \quad (5)$$

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

4.4 Procedimentos anatômicos

Os discos destinados às análises anatômicas foram secos à temperatura ambiente ($\cong 25^\circ\text{C}$) após a coleta. O material foi lixado com lixas de gramatura 60, 120 e 180 em plaina manual para a identificação dos anéis anuais de crescimento. Para a confecção dos corpos de prova foram individualizados os quatro últimos anéis de cada disco, por se tratarem de amostras representativas do alburno, região de maior atividade fisiológica e transporte hídrico.

Foram obtidos 288 corpos de prova (4 clones x 2 ambientes x 3 árvores por clone x 12 amostras de anéis de crescimento por árvore). Os mesmos foram colocados em dessecadores com água para completa saturação e amolecimento do material.

Com auxílio do micrótomo de deslize, os cortes histológicos dos planos transversais foram obtidos. Após os cortes, as secções foram mantidas entre lâminas umedecidas com glicerina, até o momento de confecção das lâminas permanentes.

Para a confecção das 288 lâminas, as secções transversais foram inicialmente lavadas em solução de hipoclorito de sódio a 2,5% para sua clarificação. Após a completa clarificação, o material foi submetido em série alcoólica e coloração com safranina: álcool etílico 20%, coloração com safranina (permanecendo por até cinco minutos), álcool etílico 50 %, álcool etílico 70 %, álcool etílico 80%, álcool etílico 100%, álcool etílico /acetato de butila 3:1, 1:1 e 1:3 (v/v) e acetato de butila 100%. Para cada concentração de álcool, álcool/acetato e acetato as secções anatômicas permaneceram por cinco minutos. Após a conclusão da série alcoólica, os cortes histológicos foram padronizados quanto ao tamanho, e então foram montados entre lâminas e lamínulas, fixados com *Entellan*[®].

A mensuração das características anatômicas de área, diâmetro e frequência dos vasos (mm²) foi realizada com auxílio do software *Image J* (SCHNEIDER; RASBAND; ELICEIRI., 2012), em base amostral de 30 medições para cada característica. Adotou-se a terminologia recomendada por IAWA (1989) para caracterização anatômica, em que os caracteres anatômicos do lenho foram descritos com o auxílio de microscópio óptico *Nikon* modelo *Eclipse E100*, no laboratório de Anatomia Vegetal da Universidade Federal de Lavras.

4.5 Condutividade hidráulica potencial

Foi calculado o índice de vulnerabilidade do transporte hídrico proposta por Carlquist (1977), pela razão entre o diâmetro médio dos elementos de vaso e o número de vasos por mm² (EQUAÇÃO 2), para indicar se há maior investimento na segurança do xilema ou na eficiência do transporte de água.

A condutividade hidráulica potencial teórica (Kp , $\text{kgm}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$), foi calculada de acordo com a lei de Hagen-Poiseuille (POORTER et al., 2010), descrita na Equação 1.

Para a determinação do diâmetro do vaso hidráulicamente ponderado (Dh , m) inicialmente foram mensurados os diâmetros equivalentes dos vasos (De , mm), por árvore amostrada e anel anual de crescimento. Como os vasos em secção transversal não se apresentam

como círculos perfeitos, foi utilizado a área do lume dos vasos para o cálculo do diâmetro equivalente (SCHOLZ et al., 2013) (EQUAÇÃO 6).

$$De = \sqrt{\frac{4A}{\pi}} \quad (6)$$

Em que, De é o diâmetro equivalente dos vasos (mm), A é a área do lume dos vasos. A área do vaso foi mensurada em 30 vasos por anel amostrado.

A partir dos diâmetros equivalentes, o Dh foi determinado de acordo com a Equação 7.

$$Dh = \left(\frac{\sum De^4}{N} \right)^{0,25} \quad (7)$$

Em que, Dh é a diâmetro hidráulico médio ponderado, De é o diâmetro equivalente dos vasos (mm) e N é o número total de vasos mensurados por amostra.

A condutividade hidráulica potencial teórica (Kp) é maior que a condutividade real (Ks), pois o cálculo de Kp não considera a não linearidade dos vasos ao longo do caule, além da possível presença de vasos embolizados ou com ruptura. Com base no estudo de Poorter et al. (2010), foi assumido a condutividade teórica (Kp) sem levar em consideração as resistências do vaso, e que o Kp relaciona-se positivamente com a condutividade real (Ks).

A avaliação do real volume de água transportado em espécies perenes é pouco explorada pela literatura (CHAFFEY, 2002; SCHOLZ et al., 2013). Todavia, diversos estudos utilizam a área do lume e diâmetro médio dos vasos condutores para estimar a condutividade hidráulica nesses indivíduos, com base na lei de Hagen-Poiseuille (BRYUKHANOVA; FONTI, 2013; GEA-IZQUIERDO et al., 2012; LOVISOLO; SCHUBERT, 1998; RUNGWATTANA; HIETZ, 2018).

4.6 Análise dos dados

Análise descritiva dos dados foi realizada a fim de caracterizar a variação qualitativa do xilema secundário frente às diferenças edafoclimáticas dos locais de plantio.

Para testar o efeito das localidades nas características quantitativas dos vasos (área do lume, diâmetro hidráulico e frequência) e na condutividade hidráulica dos clones, foi realizada análise de variância univariada (ANOVA) em um delineamento inteiramente casualizado (DIC) disposto em esquema fatorial duplo 4 x 2 (4 clones e 2 locais) com 3 repetições, e comparação múltipla com significância testada por meio do teste Scott-Knott à 5% ($p \leq 0,05$), por meio do software estatístico R Studio (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2019). Os mesmos procedimentos foram utilizados para verificar a variação interanual ao longo dos anéis de crescimento dos clones.

A influência da precipitação anual nas alterações anatômicas foi calculada por meio da correlação de Pearson e a significância testada por meio do teste t ao nível de 5% de significância ($p \leq 0,05$).

5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Diferenças quantitativas e qualitativas dos vasos condutores do xilema secundário e da condutividade hidráulica potencial foram avaliadas, nos quatro últimos anéis de crescimento do alburno, para explicar as variações entre quatro clones de *Toona ciliata*, quando cultivados simultaneamente em condições ambientais contrastantes. Essas diferenças, também foram utilizadas para explicar as variações anuais nas taxas de incremento médio de área basal e sobrevivência dos referidos clones frente às pressões de fatores abióticos do meio, principalmente das decorrentes dos níveis de precipitação pluviométrica.

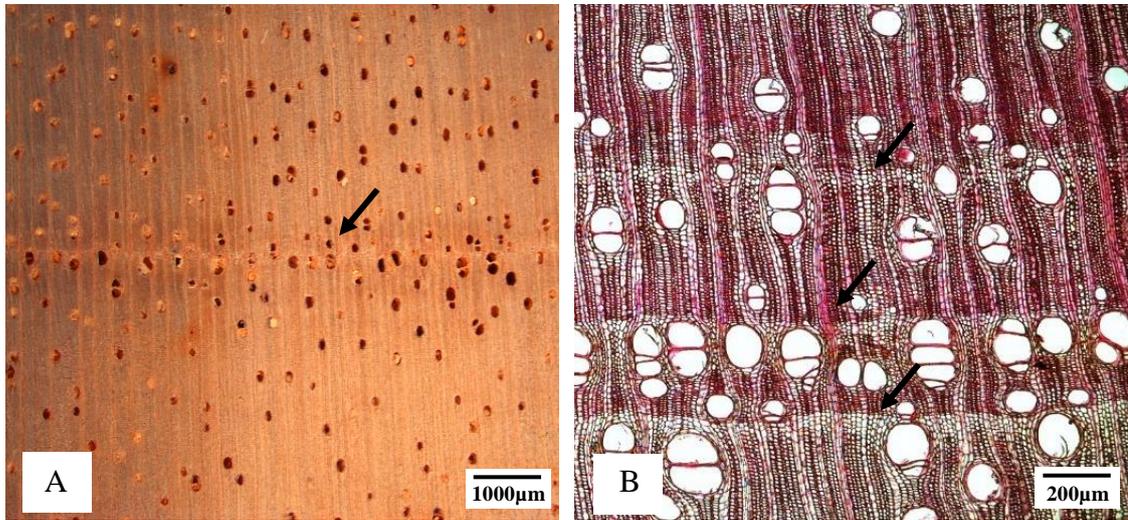
5.1 Anatomia comparada do xilema secundário de clones de *Toona Ciliata* M. Roem cultivados em distintas condições ambientais

5.1.1 Descrição qualitativa do xilema secundário

Independentemente dos clones de *Toona ciliata*, dos anéis anuais de crescimento do alburno e dos níveis de pressão de estresses abióticos no ambiente de cultivo, o estudo da anatomia do xilema secundário, realizado no plano transversal, apresentou variáveis qualitativas semelhantes às descritas para a espécie, conforme descrições feitas por Ziech (2008) e Nisgoski et al. (2011).

No geral, as camadas de crescimento são distintas e bem demarcadas pelas linhas de parênquima marginal e pela porosidade em anel semicircular (FIGURA 6). Os vasos apresentam-se solitários, múltiplos de 2 a 3, com contorno ovalado a circular. O parênquima axial é predominantemente em faixas marginais, apresentando também o tipo paratraqueal escasso.

Figura 6 – A. Macrofotografia do plano transversal de *Toona Ciliata*. B. Microfotografia do plano transversal de *Toona Ciliata*. As setas evidenciam o parênquima marginal e a porosidade em anel semi-circular.



Fonte: Cedido por Paulo Junio Duarte (2020).

A conservação das características qualitativas indica que as mesmas foram fixadas geneticamente pelo processo de evolução biológica da espécie e, por isso, não são influenciadas pelas condições de plantio, podendo ser utilizadas para identificação da espécie.

As principais alterações na anatomia se deram nas variáveis quantitativas dos vasos condutores, como a área do lume dos vasos, diâmetro médio e frequência.

5.1.2 Variação quantitativa dos vasos condutores e condutividade hidráulica do lenho de clones de *T. ciliata*

As características anatômicas quantitativas dos vasos condutores e da condutividade hidráulica variaram entre as localidades, devido às distintas condições ambientais dos plantios (TABELA 2; FIGURA 7).

Tabela 2 – Valores médios das características anatômicas qualitativas e da condutividade hidráulica potencial de árvores de *Toona ciliata* cultivadas em Campo Belo e em Cana Brava.

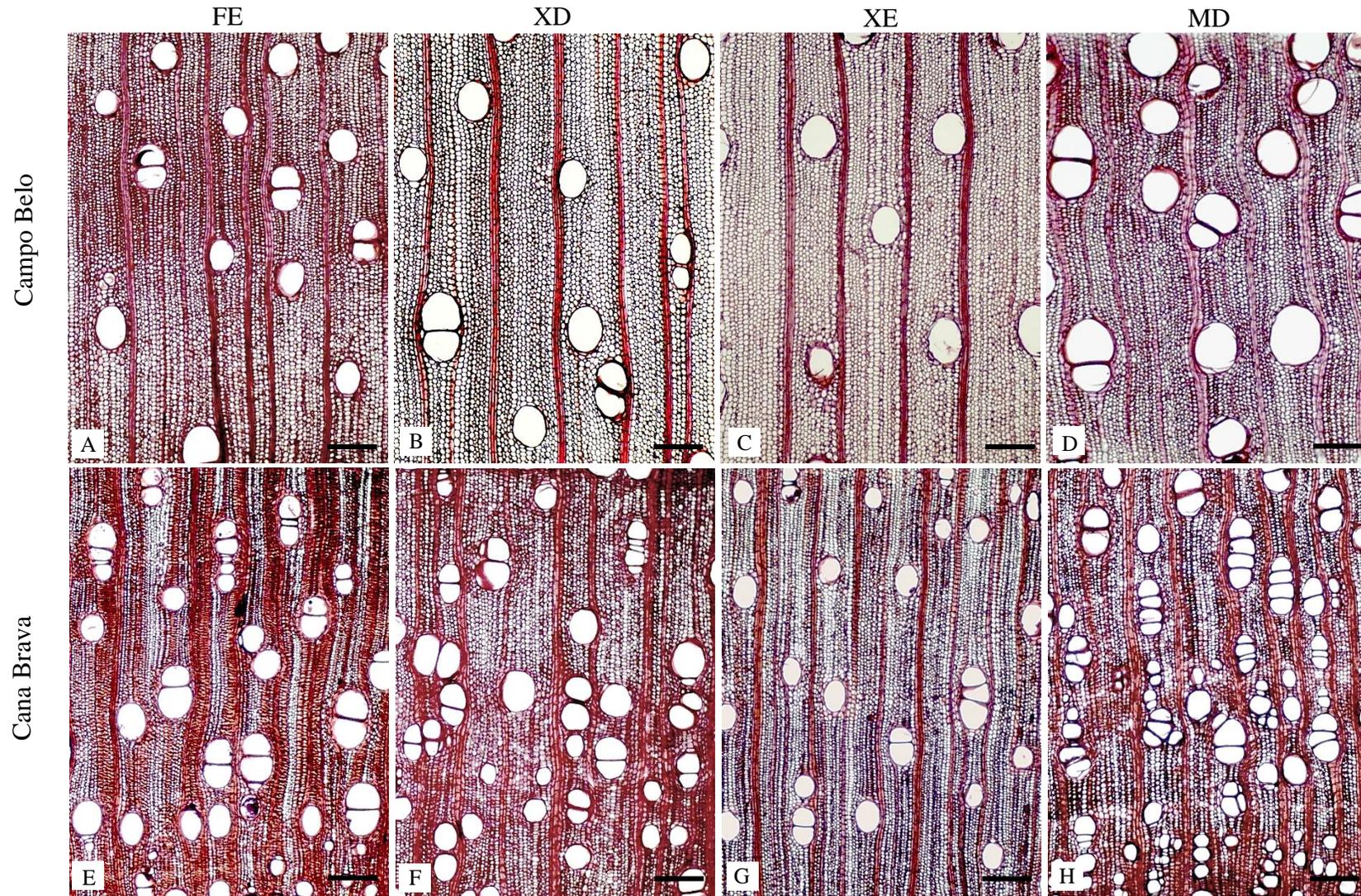
Local	Área do lume (μm^2)	Diâmetro hidráulico (mm)	Frequência dos vasos (N/mm^2)	Condutividade hidráulica ($\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{Mpa}^{-1}$)	Índice de vulnerabilidade (D/F)
Campo Belo	26174,93 _(5369,97)	5,27 _(0,56)	3,47 _(0,71)	68,94 _(32,26)	1,58 _(0,37)
Cana Brava	15772,90 _(3679,62)	4,01 _(0,44)	8,10 _(2,14)	51,76 _(21,38)	0,53 _(0,16)

Valores entre parênteses referem-se ao desvio padrão amostral.
Fonte: Da autora (2020).

Para as árvores de cedro australiano cultivadas no município de Campo Belo, local onde há maior volume de precipitação anual (FIGURA 5), foi observado valor médio superior de área do lume e diâmetro hidráulico (FIGURA 7), enquanto a frequência média de vasos foi inferior ao encontrado no distrito de Cana Brava. Essas características são indicativas de maior eficiência de transporte hidráulico. Contudo, em Campo Belo foram observados maiores valores para o índice de vulnerabilidade de Calquist, o que indica mais propensão de ocorrência de embolismos e cavitação nos elementos de vaso quando em condições de deficiência hídrica, prejudicando o fluxo ascendente de água pelo xilema.

Em Cana Brava, local onde as árvores foram submetidas a maior nível de estresse ambiental devido ao menor volume de precipitação (FIGURA 5), os vasos condutores são mais estreitos, caracterizando menor condutividade hidráulica potencial, porém, observa-se aumento na frequência dos poros (FIGURA 7), além de menores índices de vulnerabilidade de Calquist, o que, segundo Luchi, Silva e Moraes (2005), indicam que há maior segurança no transporte de água.

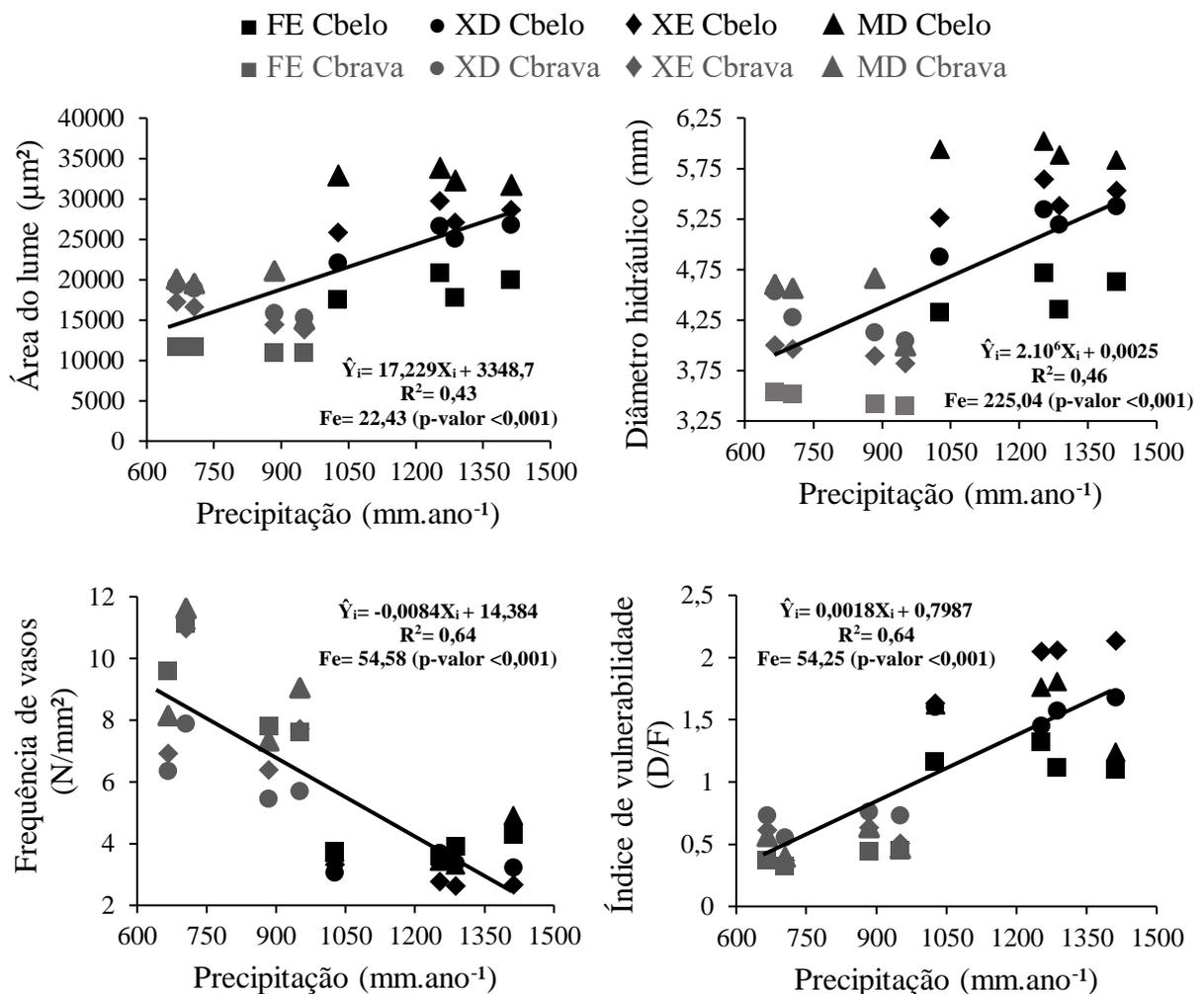
Figura 7 – Secções transversais do xilema secundário de clones de *T. ciliata* cultivadas em condições ambientais distintas. Clones cultivados em Campo Belo (A-D) e em Cana Brava (E-H). A e E clone FE, B e F clone XD, C e G clone XE e D e H clone MD. Barras: A-H= 100 µm.



Fonte: Da autora (2020).

A relação entre as variáveis anatômicas e o índice de precipitação médio das localidades evidencia a dissimilaridade de comportamento dos clones frente às condições ambientais distintas, conforme apresentado na Figura 8. Observa-se que para todas as variáveis houve influência significativa da precipitação nas alterações anatômicas do xilema secundário.

Figura 8 – Relações lineares entre as variáveis anatômicas dos vasos condutores do lenho e o índice de precipitação pluviométrico médio de clones de *Toona ciliata* cultivados em dois locais de plantio.

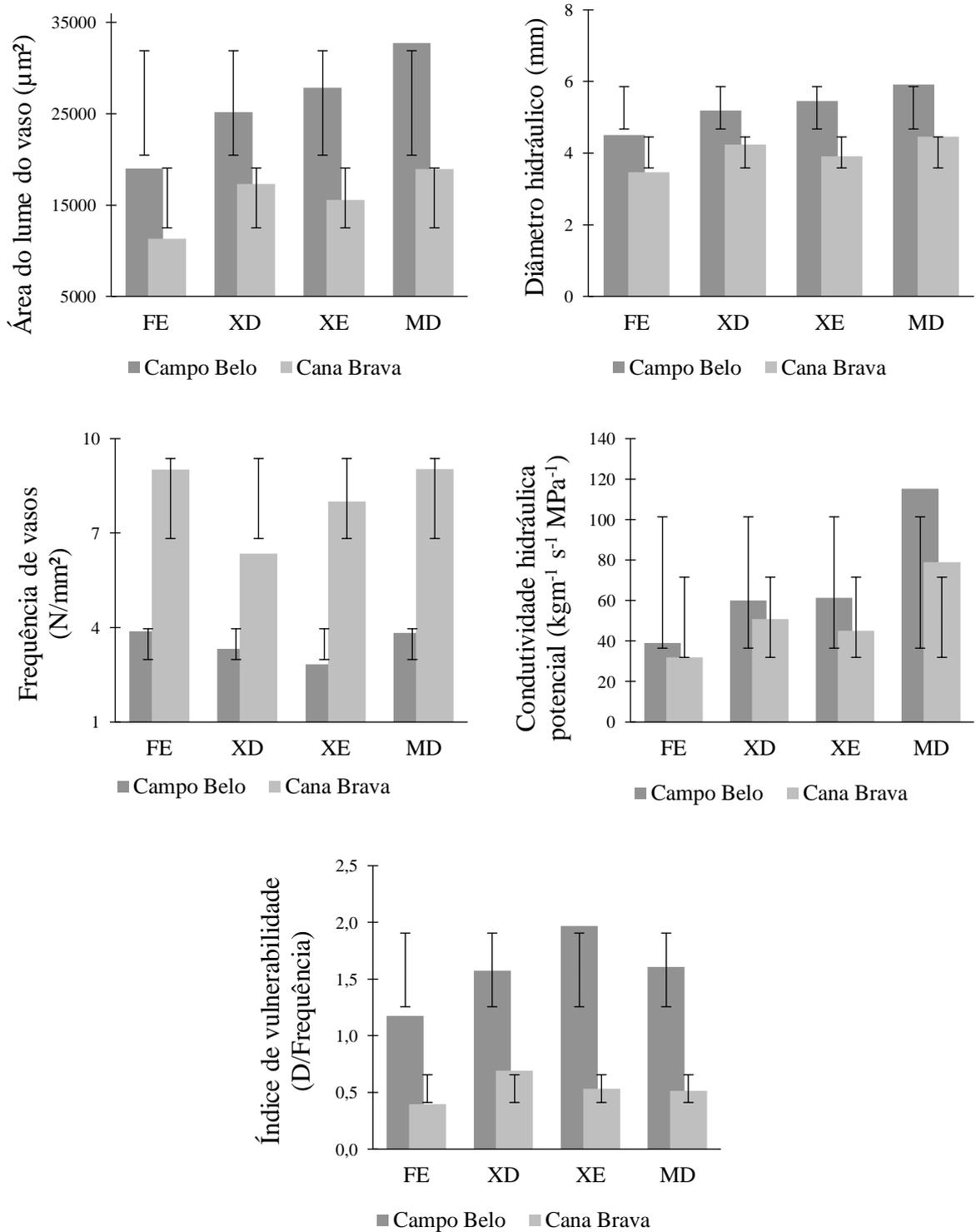


D – diâmetro médio dos elementos de vaso (mm); F – frequência média dos elementos de vaso.

Fonte: Da autora (2020).

A Figura 9 evidencia o efeito significativo do local de plantio na área do lume, diâmetro hidráulico, frequência dos vasos, condutividade hidráulica potencial e índice de vulnerabilidade de Calquist para cada clone avaliado.

Figura 9 – Variáveis anatômicas de vasos condutores e condutividade hidráulica potencial do lenho de clones de *Toona ciliata* cultivados em dois locais de plantio.



Barras representam desvio padrão amostral.

Fonte: Da autora (2020).

Em Campo Belo, no geral, a área observada do lume dos vasos e o diâmetro hidráulico foram 60% e 23,67%, respectivamente, maiores que os encontrados em Cana Brava (FIGURA 7; FIGURA 9), enquanto que a frequência foi 42% menor (FIGURA 9). Nessa localidade, os clones apresentaram maior condutividade hidráulica potencial. Vasos com maior diâmetro hidráulico garantem maior volume de água transportada, pois, de acordo com a equação de Hagen-Poiseuille, a capacidade dos vasos de conduzir aumenta com a quarta potência do seu diâmetro (POORTER et al., 2010).

Contudo, vasos largos são mais propensos a ocorrência de embolismos quando em condições de seca, o que pode provocar a falha hidráulica. Os maiores índices de vulnerabilidade observados nessa localidade corroboram essa afirmativa. Fundamentado nas características dos elementos de vaso, Calquist (1977) estabeleceu o índice de vulnerabilidade, calculado pela razão entre o diâmetro e a frequência dos vasos (EQUAÇÃO 2). Maiores valores de vulnerabilidade indicam maior propensão à cavitação e, conseqüentemente, à interrupção do fluxo de água (CALQUIST, 1977; DICKSON, 2000).

A falha hidráulica é ocasionada pelas altas pressões negativas dentro dos vasos, que aumentam o risco de embolismo por cavitação, bloqueando o sistema de condução dentro da planta (CARLQUIST, 1966; BARAJAS-MORALES, 1985). A ocorrência de vasos com menor diâmetro é uma estratégia adotada pelas plantas para minimizar possíveis falhas (SPERRY, HACKE; PITTERMANN, 2006).

Tal estratégia pode ser observada nos plantios cultivados em Cana Brava, uma vez que os vasos condutores se apresentam mais estreitos e com maior frequência (FIGURA 9), indicando que condições de baixa disponibilidade hídrica condicionam mudanças no padrão morfológico do lenho, sobretudo no diâmetro e na frequência dos poros.

O estreitamento dos vasos confere maior resistência mecânica à implosão (SPERRY, HACKE; PITTERMANN, 2006), porém, a condutividade hidráulica nesses indivíduos é comprometida, uma vez que vasos estreitos diminuem o volume de água transportado (TYREE; ZIMMERMANN, 2002). A condutividade hidráulica potencial em Cana Brava foi 29% menor que em Campo Belo. De acordo com Carlquist (1984, 2001), para minimizar as perdas em transporte, os vasos são mais frequentes e mais agrupados, o que garante a continuidade do fluxo hídrico em vias alternativas em casos de embolismo.

A alteração das características anatômicas quanto ao diâmetro e frequência dos vasos observadas nos clones cultivados em Cana Brava, podem decorrer de memória de estresse, ocasionada pelas condições de ocorrência natural de seus ancestrais nos locais de origem, sendo esta transmitida para a progênie (MOLINIER et al., 2006), por modificações bioquímicas, sem

alteração na sequência de genes (BRUCE et al., 2007), denominada memória transgeracional de estresse.

Quando em condições estressantes, os indivíduos podem recorrer a essa memória para modificar a morfologia de seus elementos anatômicos do xilema secundário, dentre outras mudanças morfológicas, bioquímicas e fisiológicas, a fim de garantir sua sobrevivência e seu crescimento (SCHREIBER, HACKE; HAMANN, 2015).

Observa-se, entre os locais de plantio, que o clone FE pouco alterou sua capacidade de conduzir água, mesmo cultivado em contrastantes níveis de estresse ambiental. Quando cultivado em Cana Brava, houve aumento na frequência de vasos no tecido xilemático, o que, de certa forma, compensou seu estreitamento e disponibilizou caminhos alternativos e mais seguros para o transporte de água (CRUIZIAT; COCHARD; AMÉGLIO, 2002; LOEPFLE et al., 2007; MEINZER et al., 2010; SCHOLZ et al., 2013).

O clone MD foi o que apresentou maiores valores para todas as variáveis analisadas, exceto índice de vulnerabilidade, em ambas as localidades. Contudo, foi o clone que sofreu maiores alterações na área do lume dos vasos e na condutividade hidráulica potencial quando cultivado em ambiente estressante, apresentando diminuição acentuada destas variáveis em Cana Brava. Dessa maneira, o clone MD, entre todos os clones avaliados, configura-se como o mais susceptível aos riscos de mortalidade por falha hidráulica.

Os clones XD e XE apresentaram comportamentos intermediários, com área do lume, diâmetro hidráulico e condutividade hidráulica semelhantes, tanto para os plantios de Campo Belo quanto os de Cana Brava. No entanto, houve efeito significativo do local de plantio para o índice de vulnerabilidade, sobretudo no clone XE, que, quando cultivado em Campo Belo, apresentou maior susceptibilidade à cavitação induzida pela seca entre todos os clones avaliados nessa localidade ($IV=1,97$). Para esse mesmo clone, o IV médio foi de 0,53 quando cultivado em Cana Brava, portanto, menos susceptível a falha hidráulica, indicando fortemente que as modificações no diâmetro e frequência de vasos são resultadas de adaptações ao ambiente.

Os comportamentos distintos observados para os clones avaliados, mesmo quando cultivados na mesma localidade, indicam que, apesar de possuírem o mesmo genótipo, cada clone responde ao estresse ambiental a sua maneira, evidenciando a variabilidade fenotípica e a ação da seleção natural nesses indivíduos (VALLADARES et al., 2006; KAWAMURA, 2010). A variabilidade anatômica observada nos diferentes clones pode ser considerada vantajosa, uma vez que a interação entre as diferenças ambientais e a variação fenotípica amplia a possibilidade de distribuição arbórea (CARDOSO; LOMÔNACO, 2003; SULTAN, 2003), sendo este um aspecto importante para as espécies de interesse econômico.

5.1 Efeito de ambientes contrastantes sobre a condutividade hidráulica, incremento médio anual e sobrevivência de clones de *Toona ciliata* M. Roem

Na Tabela 3 estão apresentadas às médias para condutividade hidráulica potencial, incremento médio anual e percentual de sobrevivência de quatro clones (FE, XD, XE e MD) de cedro australiano cultivados em condições ambientais distintas. Observou-se influência significativa do genótipo e do local de plantio sobre as variáveis analisadas ($p \leq 0,05$).

Tabela 3 – Condutividade hidráulica, incremento médio anual e taxa de sobrevivência de clones de *Toona ciliata* cultivados em Campo Belo e Cana Brava.

Clone \ Local	Condutividade hidráulica ($\text{kgm}^{-1}\text{s}^{-1}\text{Mpa}^{-1}$)		IMA ($\text{cm}^2.\text{ano}^{-1}$)		Sobrevivência (%)	
	Campo	Cana	Campo	Cana	Campo	Cana
	Belo	Brava	Belo	Brava	Belo	Brava
FE	39,12 Ac	32,03 Ac	53,51 Ab	6,23 Bb	96	82
XD	60,09 Ab	50,95 Bb	75,71 Aa	8,25 Ba	100	72
XE	61,43 Ab	45,04 Bb	64,33 Aa	6,08 Bb	90	70
MD	115,12 Aa	79,00 Ba	41,65 Ab	5,65 Bb	100	55

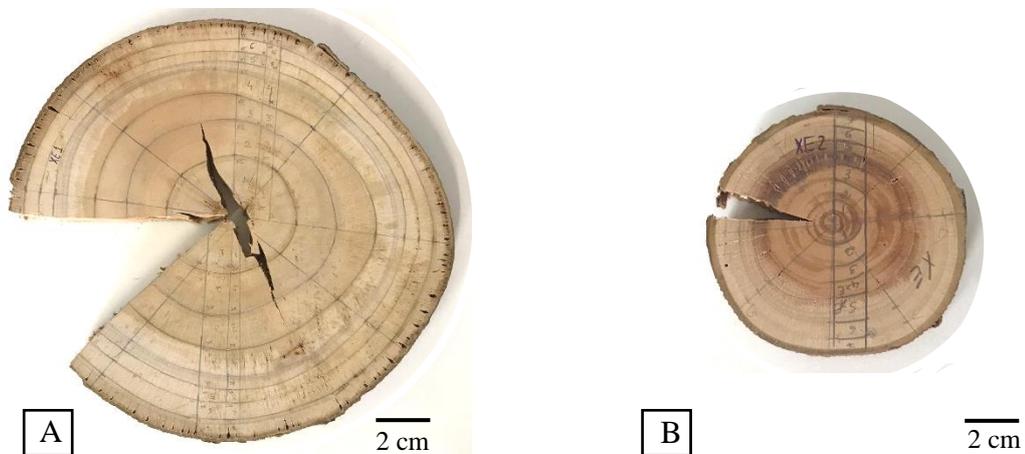
IMA – incremento médio anual em área basal

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

Fonte: Da autora (2020).

Os efeitos do ambiente foram evidenciados no diâmetro dos discos das árvores amostradas. Visualmente observa-se maior diâmetro no indivíduo cultivado no município de Campo Belo ($\cong 28,5$ cm) (FIGURA 10-A), enquanto que, em Cana Brava, local onde há maior nível de estresse ambiental, o diâmetro do disco é inferior ($\cong 9,5$ cm) (FIGURA 10-B), o que corrobora com os distintos resultados encontrados para incremento médio anual entre as localidades.

Figura 10 – A. Disco amostrado de indivíduo cultivado em Campo Belo – clone XE. B. Disco amostrado de indivíduo cultivado em Cana Brava – clone XE.



Fonte: Da autora (2020).

De acordo com a Tabela 3, os clones cultivados em Campo Belo apresentaram maior incremento médio anual (IMA) e maiores índices de sobrevivência, em consequência das condições ambientais mais favoráveis ao desenvolvimento da espécie. As características dos vasos em árvores crescidas em plantios com maior disponibilidade hídrica indicam maior eficiência em transporte de água, observada na superioridade da condutividade hidráulica nesse local, permitindo maior condutância estomática, aumento no potencial de assimilação de fotoassimilados para sustento do crescimento do caule, resultando em maior incremento médio anual (TYREE; ZIMMERMANN, 2002).

Quando correlacionados, a condutividade hidráulica apresentou relação inversa com o IMA e relação de média intensidade com o índice de sobrevivência em Campo Belo (TABELA 4).

Tabela 4 – Coeficiente de correlação de Pearson entre a condutividade hidráulica potencial e o incremento médio anual (IMA) e índice de sobrevivência de clones de *Toona ciliata* instalados no município de Campo Belo e distrito de Cana Brava.

	Local	Condutividade hidráulica potencial
IMA	Campo Belo	-0,75*
	Cana Brava	-0,04 ^{ns}
Sobrevivência	Campo Belo	0,37*
	Cana Brava	-0,79*

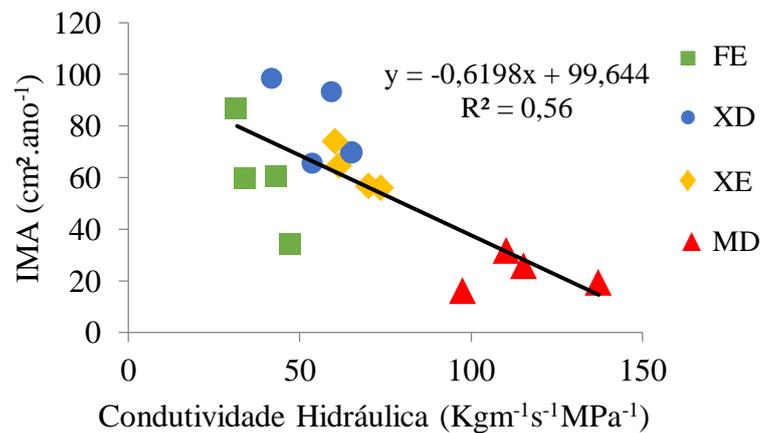
*Significativo ($p \leq 0,05$ pelo teste t); ^{ns} não significativo ($p \geq 0,05$ pelo teste t).

Fonte: Da autora (2020).

A correlação observada entre condutividade hidráulica e IMA em Campo Belo estão em desacordo com o relatado na literatura (DA SILVA, 2018; DAVIS; COCHARD, 1994; POOTER et al., 2010; TYREE, TOLEDO, 2010), que atribuem maiores crescimentos em diâmetro e altura em indivíduos com maior condutividade hidráulica. A relação inversa aqui observada pode ser atribuída a outros fatores limitantes de crescimento que vão além da capacidade de transporte de água, sejam eles ambientais, fisiológicos ou de interferência biótica. Ademais, é possível que o efeito do genótipo também possa ter sido responsável pela restrição de crescimento (FIGURA 11), fato também observado pelas diferentes taxas de sobrevivência apresentadas para cada clone.

Segundo Binkley et al. (2017), as diferenças observadas nas taxas de crescimento entre clones cultivados no mesmo ambiente são decorrentes das aquisições distintas de recursos e na eficiência do uso destes recursos para produzir madeira. A altura da árvore (RYAN; PHILLIPS; BOND, 2006), anatomia foliar, investimentos contrastantes em comprimento e biomassa de raízes (PINHEIRO et al., 2016), competição entre indivíduos e a heterogeneidade espacial dentro de parcelas (LE MAIRE et al., 2019) foram relatados como influenciadores do crescimento distinto entre genótipos.

Figura 11 – Distribuição gráfica da correlação entre IMA e condutividade hidráulica potencial para clones de *Toona ciliata* cultivados em Campo Belo.



Fonte: Da autora (2020).

Os genótipos avaliados têm origem em diferentes localidades da Austrália e foram implantadas em testes de progênes no Brasil (ROSADO, 2015), portanto, uma diferença na dinâmica do incremento em madeira era esperada quando plantados em um único local. A mesma data de plantio, densidade amostral e práticas de manejo na área de estudo permitem

avaliar as consequências da escolha do genótipo sobre a dinâmica do acúmulo de biomassa e assim, selecionar o de melhor desenvolvimento para cada condição ambiental.

A correlação de média intensidade entre condutividade e sobrevivência observados na Tabela 4, pode ser atribuída a pouca variação das taxas de sobrevivência entre os clones, indicando que as variações de condutividade hidráulica potencial não foram suficientes o bastante para gerar alterações na sobrevivência dos indivíduos.

Em Cana Brava, a correlação entre condutividade hidráulica e IMA é baixa e não significativa, no entanto, observa-se significativa correlação negativa entre índice de sobrevivência e condutividade hidráulica (TABELA 4). Os resultados indicam que quanto maior o potencial de condutividade, menor será a taxa de sobrevivência nessa localidade. O estresse ambiental sofrido pelos clones cultivados em Cana Brava pode ter condicionado o baixo incremento e índice de sobrevivência observado, pois, mesmo que a integridade física dos vasos condutores estivesse preservada, a baixa disponibilidade hídrica no solo, ocasionada pela menor quantidade de chuvas, pode ter impossibilitado o transporte axial de solutos. Além disso, outros fatores podem ter desempenhado papel mais limitante ao crescimento das árvores, como a dificuldade para assimilação de carbono pelos tecidos clorofilados, baixo nível de nutrientes no solo, quantidade restrita de reservas nutritivas nos tecidos, baixa absorção e eficiência de luz (CHAVES; MAROCO; PEREIRA, 2003; FLEXAS et al., 2002; LE MAIRE et al., 2019; SILVA, 1998; WRIGHT et al., 2004).

Os clones XD e XE apresentaram valores intermediários de condutividade hidráulica e de sobrevivência em Cana Brava. Comportamento semelhante foi observado nos plantios localizados em Campo Belo, com incremento médio anual superior ($75,71$ e $64,33 \text{ cm}^2 \cdot \text{ano}^{-1}$, respectivamente) aos clones FE e MD. O maior IMA, associado a valores intermediários de condutividade potencial nessa localidade, podem ser indicativos de integridade física dos vasos condutores, com menor ocorrência de falhas hidráulicas, sobretudo no clone XD, em que não houve mortalidade de árvores.

O baixo índice de sobrevivência apresentado pelo clone MD (55%) em Cana Brava pode ser indicativo de menor resistência deste clone à períodos de seca. Mesmo com o maior potencial de condutividade hídrica pelo xilema, o transporte pode ter sido comprometido por possível embolia de vasos, facilitado pelo maior adensamento entre os poros (FIGURA 7-H), uma vez que, quando embolizado, a pressão que ocorre dentro do vaso se excede e o ar é dissipado entre os vasos vizinhos, ocasionando falha hidráulica e afetando o crescimento (CARLQUIST; HOEKMAN, 1985). Além do mais, Santiago et al. (2004) e McDowell et al. (2008), relatam a privação de carbono como outro mecanismo fisiológico que provoca

mortalidade de plantas em decorrências de secas, o que também pode ter ocorrido ao clone MD. Para os autores, indivíduos cultivados em condições xéricas, enfrentam limitações na absorção de gás carbônico pela fotossíntese, esgotando suas reservas de carbono e, conseqüentemente, impedindo a manutenção de seus metabolismos.

Em contrapartida, o clone FE apresentou o menor valor de condutividade quando comparado aos outros clones avaliados em Cana Brava, porém, obteve a maior taxa de sobrevivência (82%). A linearidade dos valores apresentados para esse clone é sinalizadora de segurança do transporte hídrico pelo xilema, além de possível partição energética mais adequada para a manutenção das atividades vitais do vegetal. Contudo, apesar de apresentar elevado índice de sobrevivência, o IMA foi inferior em ambas as localidades (TABELA 3). Assim, é possível que tenha ocorrido maior investimento energético para a manutenção da sobrevivência em detrimento ao incremento em área basal, especialmente na localidade de Cana Brava.

As distintas mudanças anatômicas observadas nos diferentes clones indicam que, mesmo pertencentes à mesma espécie, o clone XD, dentre todos os clones avaliados, é o de maior plasticidade fenotípica, pois, em ambas as localidades foi o que apresentou maior incremento em área basal (TABELA 3), sugerindo que as mudanças anatômicas ocasionadas pela baixa disponibilidade hídrica foram capazes de manter a condutividade hidráulica, e assim garantir o crescimento dos indivíduos.

Esses resultados indicam um equilíbrio entre os investimentos energéticos das árvores, o que garantiu crescimento e sobrevivência mesmo em condições não adequadas para tal. Indivíduos mais plásticos têm maior chance de sobreviver às diferentes condições do ambiente, devido a sua capacidade de adaptação morfológica, física e bioquímica (VALLADARES et al., 2005), o que pode ser observado pela elevada taxa de sobrevivência do clone XD quando cultivado em condição estressante. Essa maior plasticidade pode ter sido adquirida pelos parentais nos locais de origem, quando estes experimentaram períodos de seca (KACHROO; ROBIN, 2013; TRICKER, 2015), repassando para a progênie a capacidade de resistir esse tipo de estresse de forma mais eficiente.

Para efeito de comparação, o clone XE apresentou valor de condutividade hidráulica potencial estatisticamente igual ao clone XD em Cana Brava, porém, o IMA e o índice de sobrevivência foram menores (TABELA 3), o que certifica a superioridade do clone XD cultivado em ambiente xérico.

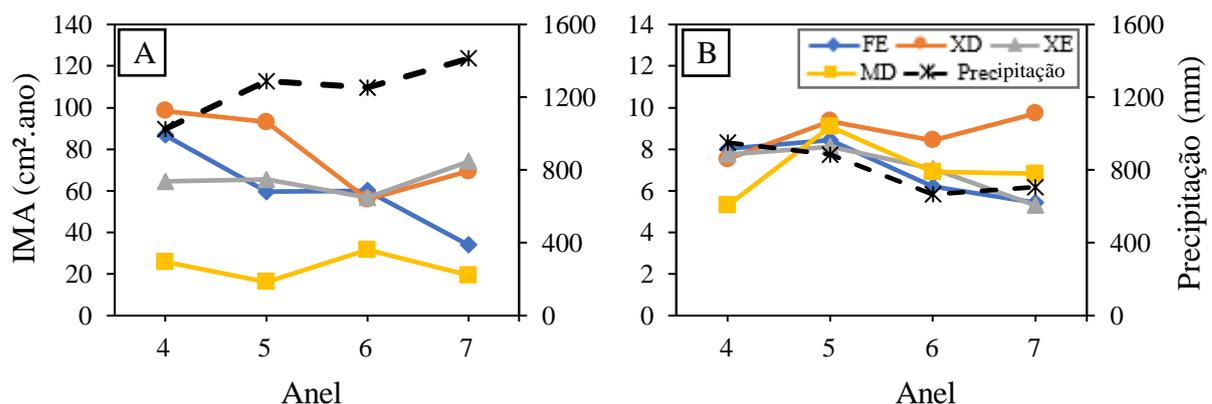
O estudo de Rosado (2019) corrobora os resultados encontrados para o clone XD. O autor avaliou a plasticidade fenotípica de dez clones de cedro australiano (FD, FE, HF, MD,

MI, XD, XE, XF, XG, XI) cultivados em Campo Belo e Cana Brava, correlacionando-a aos níveis de CNE ao longo da formação do lenho. Entre os clones avaliados, o clone XD se destacou como o de melhor desempenho e plasticidade fenotípica para ambas as condições ambientais, caracterizando-o como o de maior resiliência.

As variações em precipitação influenciam fortemente o crescimento de florestas plantadas. No estudo entre ambientes, tais variações são os fatores mais analisados (CÂMARA et al., 2020; COSTA et al., 2020; DA SILVA, 2018). Contudo, devem-se considerar outras variáveis edafoclimáticas que influenciam a disponibilidade de água para as árvores, uma vez que o volume anual em precipitação não indica precisamente a quantidade de água disponível ao sistema radicular da planta (ARCOVA; CICCIO; ROCHA., 2003).

Para os clones de cedro australiano estudados, os maiores incrementos são observados para os plantios de Campo Belo, local de maior precipitação média anual. Porém, o IMA foi variável entre os clones e não foi possível observar padrão de comportamento dos genótipos frente as variações pluviométricas (FIGURA 12-A). Em Cana Brava, resultados semelhantes foram encontrados. Mesmo quando houve redução de 30% na precipitação entre os anos que correspondem ao 4º e 6º anel de crescimento, não foi observado mudanças significativas no IMA dos clones avaliados (FIGURA 12-B).

Figura 12 - Variação do incremento médio anual de quatro clones de *Toona ciliata* cultivados em Campo Belo (A) e Cana Brava (B) e precipitação pluviométrica média ocorrida nos anos de formação dos anéis de crescimento.



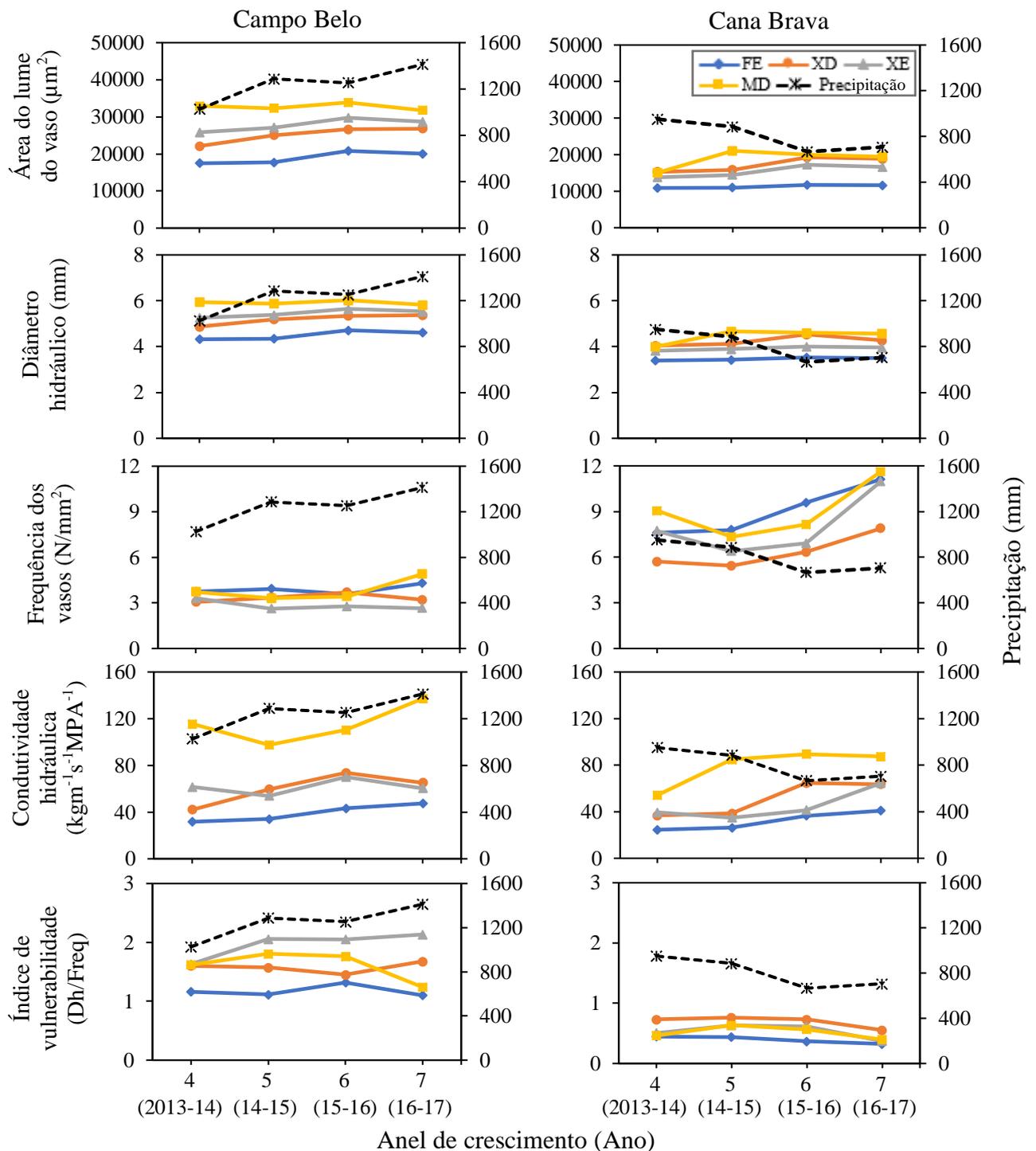
Fonte: Da autora (2020).

A falta do padrão de comportamento observado em ambas às localidades pode estar associada a outros fatores edafoclimáticos, além da precipitação. Tratos silviculturais, espaçamento de plantio, profundidade e textura do solo, relevo, altitude, desenvolvimento de doenças, bem como a própria individualidade das árvores podem afetar diretamente o crescimento de genótipos (ELLI et al., 2019).

5.2 Variação radial da anatomia de vasos condutores do xilema secundário e da condutividade hidráulica potencial

A variação radial, em função dos anéis de crescimento, das características anatômicas dos vasos condutores e da condutividade hidráulica estão apresentadas na Figura 13.

Figura 13 – Variação dos caracteres anatômicos e da condutividade hidráulica ao longo dos anos de formação dos anéis de crescimento de quatro clones de *T. ciliata* cultivados em Campo Belo e Cana Brava.



Fonte: Da autora (2020)

A variação radial da área do lume, diâmetro hidráulico e condutividade hidráulica potencial apresentou tendência de crescimento no sentido do 4º ao 7º anel nos clones FE e XD e se manteve constante nos clones XE e MD em Campo Belo. Nessa localidade, não houve variação interanual da frequência dos vasos e no índice de vulnerabilidade nos clones avaliados (FIGURA 13; TABELA 5).

Em Cana Brava, apenas o clone MD apresentou aumento quantitativo para todas as variáveis anatômicas nos últimos anéis de crescimento. Os clones FE e XE aumentaram a frequência dos vasos a partir do 6º anel, mantendo constantes os valores para as outras variáveis. Não foi observada alteração significativa da anatomia do xilema secundário ao longo da atividade cambial no clone XD. Todos os clones apresentaram tendência de crescimento do potencial de condução nos últimos anéis de crescimento, porém, sem implicação significativa na variação do índice de vulnerabilidade (FIGURA 13; TABELA 5), o que indica que a condução manteve o mesmo nível de segurança ao longo da formação dos anéis.

A influência das variações pluviométricas sobre a anatomia e condutividade hidráulica dos clones foi mais evidenciada no cultivo de Cana Brava. A redução de 218 mm (24,6%) de precipitação entre os anos de 2015 e 2016 (anéis 5 e 6) alteraram, de forma significativa, a frequência de vasos para todos os clones avaliados, exceto clone XD. Com a redução do volume de chuvas houve aumento no número de vasos, o que indica ser um mecanismo de adaptação frente à baixa disponibilidade hídrica (FIGURA 13; FIGURA 14; FIGURA 15; FIGURA 16; FIGURA 17).

A fim de disponibilizar caminhos alternativos e mais seguros para a condução hídrica, as plantas aumentam a frequência dos vasos, como estratégia que permita o transporte eficiente da limitada quantidade de seiva, ou ainda, minimizar a vulnerabilidade dos vasos à cavitação (LOEPFLE et al, 2007; MEINZER et al., 2010).

Resultados semelhantes para o aumento da frequência dos vasos com o declínio da pluviosidade foi encontrado por Leal et al. (2004) em *Eucalyptus globulus* (Myrtaceae) aos sete anos de idade, por Moya Roque e Tomazello Filho (2009) para o cultivo de gmelina (*Gmelina arborea* -Lamiaceae) em condições de déficit hídrico e por Câmara et al. (2020) em clones de *Eucalyptus* adaptados à seca. Os autores atribuem aos resultados encontrados a adequação necessária à planta, como garantia de fluxo eficiente e seguro.

Tabela 5 – Valores médios interanuais dos caracteres anatômicos e da condutividade hidráulica potencial de clones de *Toona ciliata* cultivadas em Campo Belo e em Cana Brava.

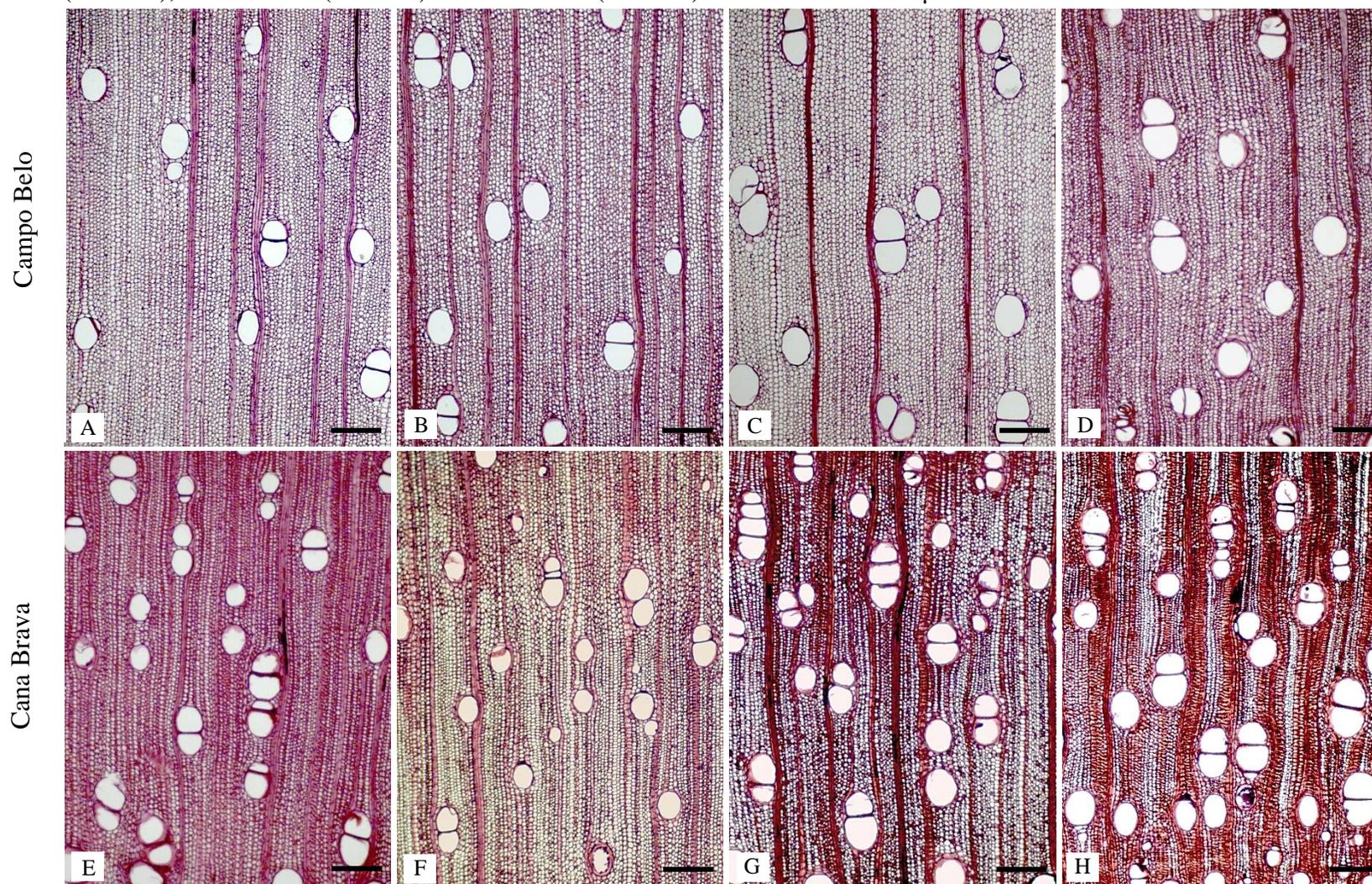
Variável	Local	Anel	Clones			
			FE	XD	XE	MD
Área do lume dos vasos (μm^2)	Campo Belo	4	17473,88 ^(557,81) a	22115,66 ^(1199,6) a	25835,07 ^(421,40) a	31750,13 ^(2226,6) a
		5	17702,48 ^(454,65) a	25050,13 ^(1429,3) b	27082,42 ^(1823,5) a	32321,55 ^(3261,4) a
		6	20014,07 ^(581,85) b	26635,73 ^(2179,3) b	28660,73 ^(3068,8) a	32926,08 ^(1348,8) a
		7	20805,62 ^(1151,5) b	26798,31 ^(672,64) b	29744,63 ^(3361,9) a	33881,32 ^(374,01) a
	Cana Brava	4	10891,75 ^(328,15) a	15294,61 ^(2483,0) a	13801,62 ^(999,18) a	15085,33 ^(1637,8) a
		5	11023,71 ^(583,26) a	15862,94 ^(640,58) a	14437,94 ^(1370,7) a	19471,10 ^(839,23) b
		6	11626,17 ^(754,22) a	18875,26 ^(1261,3) a	16644,96 ^(4335,9) a	20038,84 ^(515,43) b
		7	11728,60 ^(873,03) a	19284,64 ^(3252,9) a	17237,74 ^(3966,4) a	21061,24 ^(267,92) b
Diâmetro hidráulico (mm)	Campo Belo	4	4,32 ^(0,07) a	4,87 ^(0,14) a	5,26 ^(0,05) a	5,83 ^(0,20) a
		5	4,35 ^(0,06) a	5,18 ^(0,15) b	5,38 ^(0,19) a	5,88 ^(0,30) a
		6	4,62 ^(0,07) b	5,34 ^(0,22) b	5,53 ^(0,30) a	5,94 ^(0,12) a
		7	4,71 ^(0,13) b	5,37 ^(0,07) b	5,64 ^(0,34) a	6,02 ^(0,04) a
	Cana Brava	4	3,39 ^(0,04) a	4,04 ^(0,33) a	3,82 ^(0,12) a	3,99 ^(0,20) a
		5	3,42 ^(0,09) a	4,12 ^(0,08) a	3,89 ^(0,22) a	4,56 ^(0,05) b
		6	3,51 ^(0,10) a	4,27 ^(0,13) a	3,96 ^(0,34) a	4,60 ^(0,06) b
		7	3,53 ^(0,13) a	4,53 ^(0,22) a	4,00 ^(0,29) a	4,66 ^(0,03) b
Frequência dos vasos (N/mm ²)	Campo Belo	4	3,58 ^(0,25) a	3,06 ^(0,27) a	2,62 ^(0,68) a	3,31 ^(0,61) a
		5	3,73 ^(0,38) a	3,21 ^(0,51) a	2,66 ^(0,14) a	3,43 ^(0,50) a
		6	3,92 ^(0,09) a	3,36 ^(0,21) a	2,77 ^(0,32) a	3,72 ^(0,20) a
		7	4,29 ^(0,72) a	3,69 ^(0,15) a	3,31 ^(0,46) a	4,89 ^(1,25) a
	Cana Brava	4	7,61 ^(0,46) a	5,44 ^(0,98) a	6,39 ^(1,44) a	7,34 ^(2,28) a
		5	7,79 ^(0,60) a	5,70 ^(0,58) a	6,91 ^(1,33) a	8,15 ^(0,14) a
		6	9,58 ^(0,76) b	6,34 ^(1,00) a	7,72 ^(1,77) a	9,04 ^(0,13) a
		7	11,11 ^(2,04) b	7,89 ^(1,26) a	10,97 ^(1,91) b	11,62 ^(1,15) b
Condutividade hidráulica potencial ($\text{Kgm}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$)	Campo Belo	4	31,73 ^(1,33) a	42,01 ^(1,16) a	53,77 ^(10,1) a	97,54 ^(33,8) a
		5	34,12 ^(2,17) ab	59,41 ^(10,3) b	60,35 ^(7,10) a	110,31 ^(23,6) a
		6	43,20 ^(2,71) bc	65,24 ^(7,96) b	61,52 ^(19,5) a	115,43 ^(7,99) a
		7	47,42 ^(6,75) c	73,68 ^(2,85) b	70,08 ^(6,38) a	137,22 ^(31,1) a
	Cana Brava	4	24,56 ^(1,53) a	36,88 ^(5,98) a	34,85 ^(2,38) a	54,23 ^(3,16) a
		5	26,19 ^(4,06) a	38,5 ^(7,08) a	39,45 ^(0,51) a	84,84 ^(1,86) b
		6	36,53 ^(6,35) b	63,68 ^(3,32) b	41,36 ^(3,16) a	87,54 ^(3,16) b
		7	40,86 ^(5,69) b	64,74 ^(3,57) b	64,48 ^(7,45) b	89,38 ^(0,46) b
Índice de vulnerabilidade (Dh/F)	Campo Belo	4	1,10 ^(0,09) a	1,45 ^(0,18) a	1,63 ^(0,34) a	1,24 ^(0,20) a
		5	1,12 ^(0,11) a	1,57 ^(0,27) a	2,05 ^(0,15) a	1,62 ^(0,33) a
		6	1,16 ^(0,04) a	1,60 ^(0,14) a	2,06 ^(0,22) a	1,76 ^(0,13) a
		7	1,32 ^(0,21) a	1,68 ^(0,09) a	2,13 ^(0,46) a	1,81 ^(0,29) a
	Cana Brava	4	0,32 ^(0,03) a	0,55 ^(0,17) a	0,37 ^(0,11) a	0,39 ^(0,14) a
		5	0,37 ^(0,03) a	0,73 ^(0,06) a	0,51 ^(0,17) a	0,46 ^(0,02) a
		6	0,44 ^(0,02) a	0,73 ^(0,14) a	0,61 ^(0,21) a	0,56 ^(0,02) a
		7	0,45 ^(0,07) a	0,76 ^(0,11) a	0,63 ^(0,09) a	0,64 ^(0,04) a

Médias seguidas pela mesma letra entre anéis de um mesmo clone não diferem estatisticamente entre si pelo teste Scott-Knott, a 5% de significância. Dh= diâmetro hidráulico; F= frequência de vasos.

Valores entre parênteses referem-se ao desvio padrão amostral.

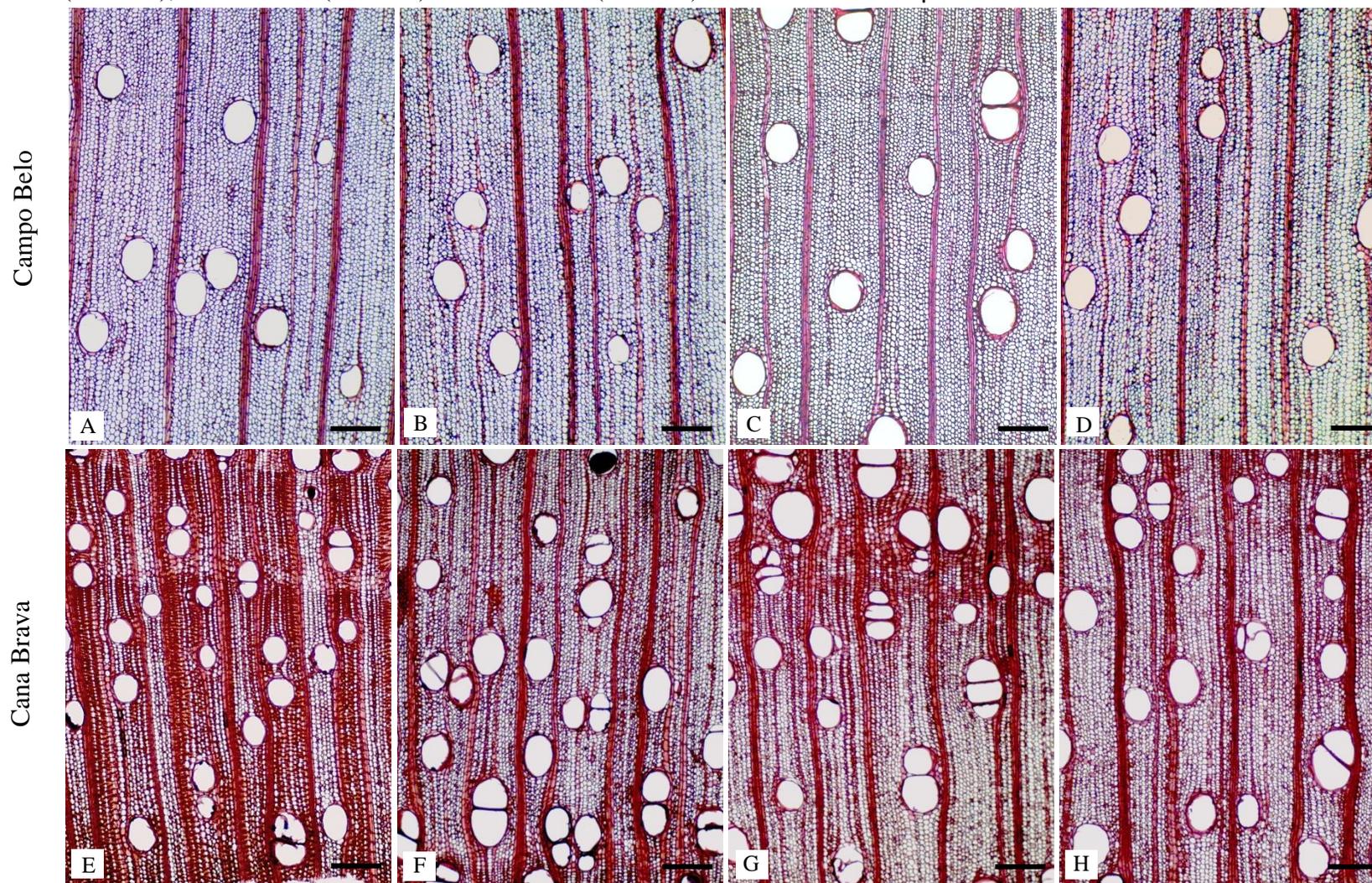
Fonte: Da autora (2020).

Figura 14 – Secções transversais do xilema secundário correspondentes aos anéis anuais de crescimento do Clone FE (*Toona ciliata*) cultivado em condições ambientais contrastantes. Cultivo em Campo Belo (A-D) e em Cana Brava (E-H). A e E anel 4 (2013/14), B e F anel 5 (2014/15), C e G anel 6 (2015/16) e D e H anel 7 (2016/17). Barras: A-H = 100 μ m.



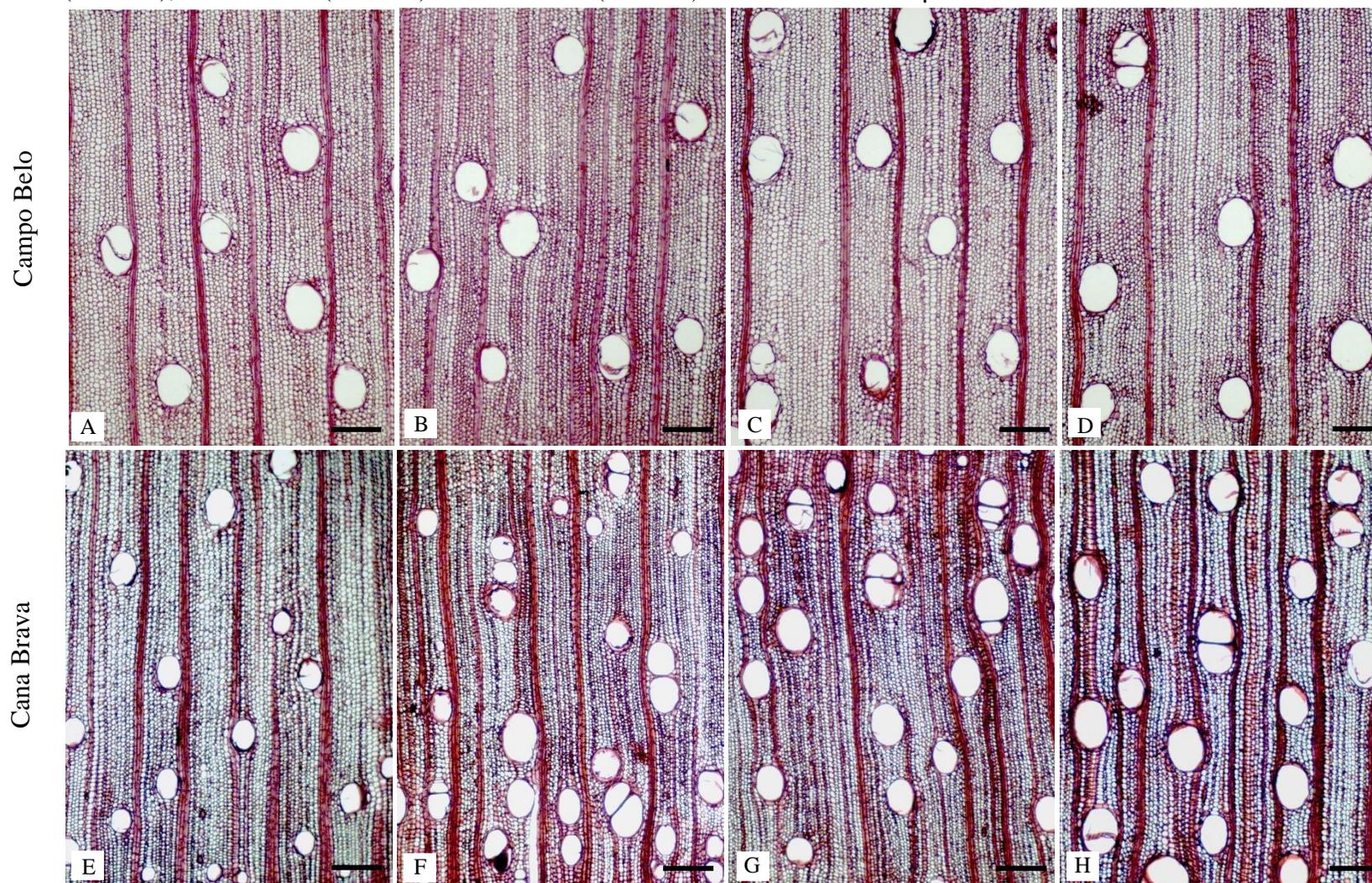
Fonte: Da autora (2020).

Figura 15 – Secções transversais do xilema secundário correspondentes aos anéis anuais de crescimento do Clone XD (*Toona ciliata*) cultivado em condições ambientais contrastantes. Cultivo em Campo Belo (A-D) e em Cana Brava (E-H). A e E anel 4 (2013/14), B e F anel 5 (2014/15), C e G anel 6 (2015/16) e D e H anel 7 (2016/17). Barras: A-H = 100 μ m.



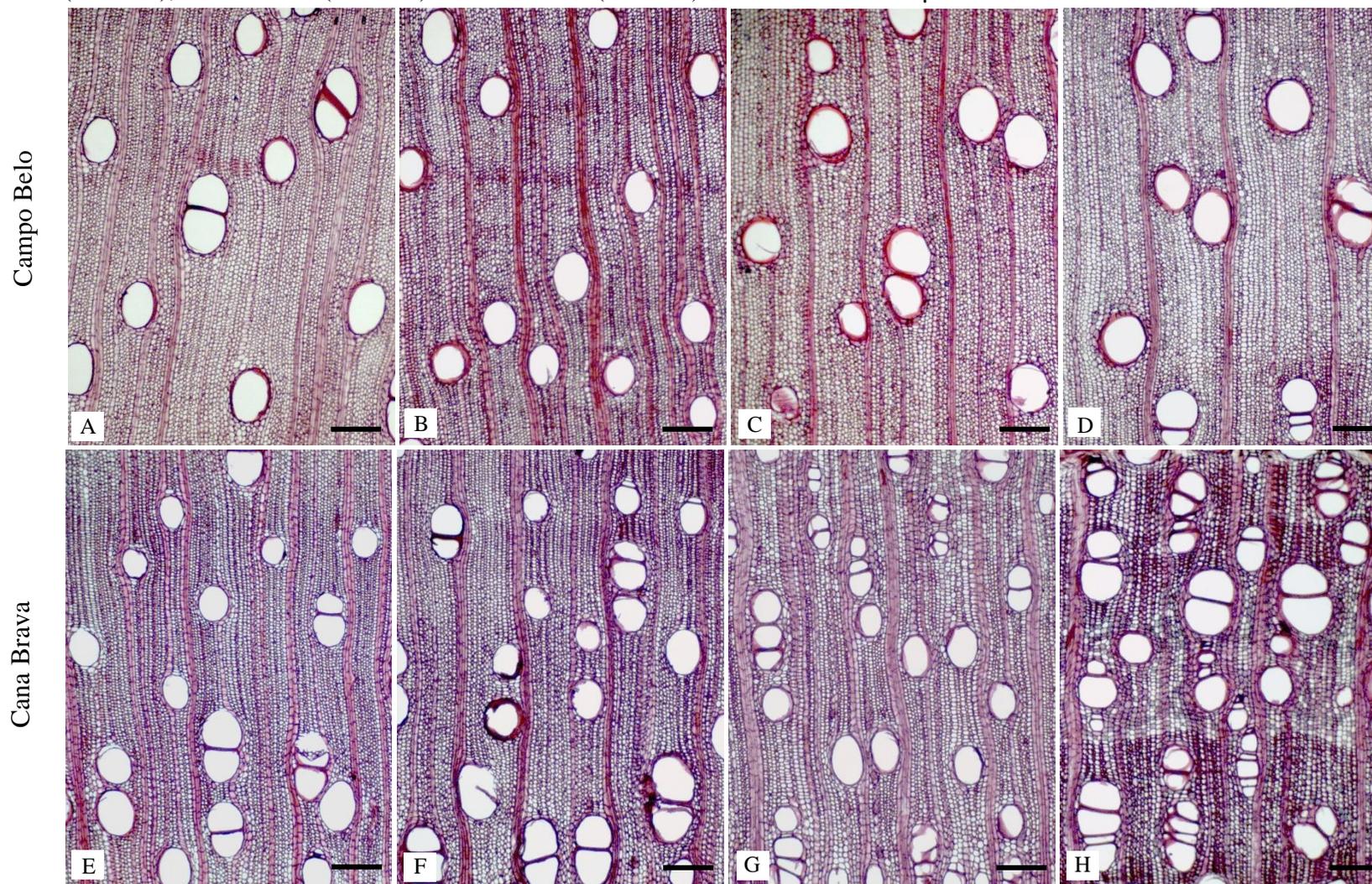
Fonte: Da autora (2020).

Figura 16 – Secções transversais do xilema secundário correspondentes aos anéis anuais de crescimento do Clone XE (*Toona ciliata*) cultivado em condições ambientais contrastantes. Cultivo em Campo Belo (A-D) e em Cana Brava (E-H). A e E anel 4 (2013/14), B e F anel 5 (2014/15), C e G anel 6 (2015/16) e D e H anel 7 (2016/17). Barras: A-H = 100 μ m.



Fonte: Da autora (2020).

Figura 17 – Secções transversais do xilema secundário correspondentes aos anéis anuais de crescimento do Clone MD (*Toona ciliata*) cultivado em condições ambientais contrastantes. Cultivo em Campo Belo (A-D) e em Cana Brava (E-H). A e E anel 4 (2013/14), B e F anel 5 (2014/15), C e G anel 6 (2015/16) e D e H anel 7 (2016/17). Barras: A-H = 100 μ m.



Fonte: Da autora (2020).

O aumento da condutividade hidráulica potencial observada nos últimos anéis de crescimento nos clones cultivados em Cana Brava era esperado. Levando em consideração a equação de Hagen-Poiseuille (TYREE; ZIMMERMAN, 2002; ZIMMERMANN, 1983), mesmo que o diâmetro hidráulico dos vasos pouco tenha se alterado, o aumento no número de vasos (frequência) provocou o aumento na condutividade, uma vez que há maiores acessos para o fluxo ascendente de água. Contudo, por se tratar de uma estimativa do potencial de condução, os valores encontrados podem se distinguir da realidade enfrentada pelas árvores, visto que não foram consideradas possíveis falhas de condução no interior dos vasos. É necessário o estudo minucioso da real situação dos vasos xilemáticos frente a alterações de precipitação, para assim detectar possíveis embolias, preenchimento de vasos ou outras condições que prejudiquem o transporte axial de solutos.

O clone XD se destacou por apresentar estabilidade fenotípica quando cultivado em local de maior estresse ambiental (Cana Brava). A estabilidade é caracterizada como a capacidade do genótipo em exibir desenvolvimento constante, em função das variações ambientais (RAMALHO et al., 2012) e expressa maior ou menor habilidade de genótipos se adaptarem às flutuações climáticas dentro de um local, ao longo dos anos. Mesmo sem alterar a anatomia dos vasos durante os anos de formação dos anéis de crescimento (TABELA 5), o clone XD foi o que apresentou maior IMA e elevado índice de sobrevivência no local estressante (TABELA 3), evidenciando sua capacidade adaptativa quando cultivado sob recursos limitados.

Além da estabilidade fenotípica, outra provável explicação para a superioridade do desenvolvimento do clone XD em Cana Brava está relacionada à disponibilidade de carboidratos não estruturais (CNE), como o amido, sacarose e açúcares redutores, em suas estruturas de reserva. Os CNE são fundamentalmente importantes na osmorregulação e na manutenção do fluxo de seiva no xilema (SECCHI; ZWIENIECKI, 2011). A condução pelo xilema é mantida, principalmente em condições de baixa disponibilidade hídrica, quando o amido armazenado em células de parênquima é despolimerizado em açúcares simples responsáveis pela reparação de embolismos em vasos condutores (NARDINI; LO GULLO; SALLEO, 2011). O estudo de Rosado (2019) observou maior despolimerização do amido em açúcares (sacarose) para o clone XD em Cana Brava, quando o mesmo foi comparado aos clones FE, XE e MD. Esse maior conteúdo de sacarose no xilema secundário pode ter sido responsável pela reversão de possíveis embolias no interior dos vasos, garantindo a condutividade hidráulica, o crescimento e a sobrevivência do clone no local.

Assim, a estabilidade anatômica observada para o clone ao longo dos anos em Cana Brava é justificada, uma vez que a reversão de embolismo evitou a falha hidráulica, não foram necessárias ou ainda não demandadas, as alterações no diâmetro ou frequência dos vasos no xilema.

Diferente do comportamento observado para o clone XD, o clone MD foi o que mais modificou a estrutura dos vasos no xilema secundário em vista das mudanças pluviométricas (FIGURA 13; TABELA 5) em Cana Brava. Contudo, o IMA e o índice de sobrevivência foi o menor quando comparado aos demais clones avaliados (TABELA 4), caracterizando comportamento plástico não adaptativo. A probabilidade de ocorrência de resposta plástica não adaptativa aumenta consideravelmente quando o ambiente no qual o indivíduo está inserido é drasticamente diferente daquele no qual seus ancestrais evoluíram (BILICHAK; KOVALCHUK, 2016). Dessa forma, os genes necessários para a adaptação não foram repassados a progênie. Sem a carga genética ancestral de adaptação a condições estressantes, também denominada herança transgeracional de estresse, mais difícil será para o genótipo lidar com a nova condição que enfrenta, limitando o crescimento e a taxa de sobrevivência, como o observado no clone MD.

Os resultados distintos entre os clones evidenciam a influência do genótipo, a plasticidade fenotípica individual, a herdabilidade de memória de estresse e a complexidade da resposta das árvores frente à estresses ambientais, sobretudo em espécies exóticas de rápido crescimento cultivadas em condições diferentes do ambiente nativo. Além disso, as variações anatômicas quantificadas por anéis de crescimento são extremamente sensíveis ao ambiente, de difícil determinação de um fator comum, podendo ser influenciadas por fatores bióticos e abióticos que condicionam diferentes respostas.

As variações pluviométricas ocorridas em Campo Belo não foram suficientes para alterar, de forma significativa, a frequência dos vasos no xilema dos clones avaliados. No entanto, com o acréscimo de 25% na pluviosidade entre os anos de 2014 e 2015, observou-se aumento da área do lume, diâmetro hidráulico dos vasos e condutividade hidráulica potencial nos clones FE e XD (TABELA 5; FIGURA 14; FIGURA 15). As alterações na estrutura dos vasos podem ser uma resposta plástica à maior disponibilidade hídrica, cujas mudanças beneficiaram a eficiência do transporte (ILBANEZ et al., 2017) ou podem estar associadas à proximidade dos anéis de crescimento a região do câmbio (tecido responsável pela divisão celular e crescimento radial).

É possível ainda que as árvores cultivadas em Campo Belo tenham melhor acesso a água disponível no solo e tenham desenvolvido sistema radicular mais profundo, facilitada pelas

condições climáticas e de manejo mais adequadas (PUHE et al., 2003). A melhor utilização dos recursos hídricos explicaria o maior crescimento e sobrevivência dos clones na localidade, sem que fosse necessário alterar, de forma expressiva, os caracteres anatômicos do xilema secundário.

Os resultados distintos entre os ambientes mostram que as características do xilema exibem plasticidade fenotípica espacial e temporal em relação à variabilidade pluviométrica. Sendo assim, é recomendável que os estudos que analisam alterações anatômicas em função das condições ambientais incluam variáveis escalas de tempo e levem em consideração fatores edafoclimáticos modificadores da estrutura anatômica, como altitude, luminosidade, condição nutricional do solo, espaçamento do plantio e tratos silviculturais.

6 CONCLUSÃO

Os clones cultivados em Campo Belo apresentam características de maior eficiência no transporte de água, representados por vasos de maior área de lume e diâmetro e maiores índices de condutividade hidráulica potencial. Contudo, há maior propensão à embolismos e cavitação nos elementos de vaso nos indivíduos dessa localidade, o que pode provocar a falha hidráulica ao enfrentarem déficit hídrico.

Em Cana Brava, a formação de vasos estreitos e com maior frequência confere maior segurança no transporte de água. A condutividade hidráulica potencial é menor nessa localidade, bem como o incremento médio anual e o índice de sobrevivência dos clones.

O comportamento dos genótipos variou em resposta às diferenças pluviométricas entre os locais. Em destaque, o clone XD, que apresentou maior plasticidade fenotípica, uma vez que as mudanças anatômicas foram capazes de manter a condutividade hidráulica potencial, crescimento e sobrevivência dos indivíduos em ambiente limitante. O clone MD caracterizou-se como o mais susceptível aos riscos de mortalidade por falha hidráulica e apresentou menor índice de sobrevivência.

A plasticidade do xilema secundário às condições ambientais apresentada pelos genótipos pode ter decorrido da memória de estresse adquirida pelos plantios parentais que, ao passar para a progênie, permitiram o desenvolvimento de ajustes morfológicos capazes de superar condições limitantes de crescimento. Tal plasticidade é fator importante para o desempenho e sobrevivência de *Toona ciliata* diante do futuro cenário de mudanças climáticas.

REFERÊNCIAS

- AGUIAR, A. V. et al. Genética a favor do cedro australiano. **Revista Campo & Negócios, Florestas**, Uberlândia, p. 40-41, 2018. Disponível em: <<https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/bitstream/doc/1103045/1/2018AnandaCNGenetica.pdf>>. Acesso em 14/01/2019.
- ALVES, E. S.; ANGYALOSSY-ALFONSO, V. Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species: 2. Axial parenchyma, rays e fibres. **IAWA Journal**, Leiden, v. 23, n.4, p. 391-418, 2002.
- ARAÚJO, A. C. C. **Seleção de genótipos de *Toona ciliata* fundamentada nas variações radiais do conteúdo de carboidratos não estruturais na madeira**. 2018. 51p. Tese (Doutorado em Ciência e Tecnologia da Madeira) – Universidade Federal de Lavras, 2018.
- ARCOVA, F. C. S; CICCIO, V.; 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**, Viçosa, MG, v. 27, n. 2, p. 257-262, 2003.
- BAAS, P. et al. Evolution of xylem physiology. *In*: HEMSLEY, A. R.; POOLE, I. The evolution of plant physiology. **Academic Press**, London, p. 273-295, 2004.
- BAAS, P. Some functional and adaptative aspects of vessel member morphology. **Leiden Botanical Series**, v.3, p.157-181, 1976.
- BAAS, P.; CARLQUIST, S. A comparison of the ecological wood anatomy of the floras of Southern California and Israel. **IAWA Bulletin**, v.6, 349–353, 1985.
- BAAS, P.; SCHWEINGRUBER, F. Ecological trends in the wood anatomy of trees, shrubs and climbers from Europe. – **IAWA Bulletin**, new series 8, p. 245–274, 1987.
- BAAS, P.; WERKER, E.; FAHN, A. Some ecological trends in vessel characters. **IAWA Bulletin**, v. 4, p. 141-159, 1983.
- BARAJAS-MORALES, J. Wood structural differences between trees of two Tropical Forests in Mexico. **IAWA Journal**, Leiden, v. 6, p. 355–364, 1985.
- BILICHAK, A.; KOVALCHUK, I. Transgenerational response to stress in plants and its application for breeding. **Journal of Experimental Botany**, v. 67, n. 7, p. 2081-2092, 2016.
- 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.
- BOSIO, F.; SOFFIATTI, P.; BOEGER, M. R. T. Ecological wood anatomy of *Miconia sellowiana* (Melastomataceae) in three vegetation types of Paraná state, Brazil. **IAWA Journal**, v. 31, p. 179–190, 2010.
- BRODRIBB, T. J.; HOLBROOK, N. M. Water stress deforms tracheids peripheral to the leaf vein of a tropical conifer. **Plant Physiology**, v. 137, p. 1139-1146, 2005.

BRUCE, T.J. et al. Stressful “memories” of plants: Evidence and possible mechanisms. **Plant Science**, v. 173, p. 603–608, 2007.

BRYUKHANOVA, M.; FONTI, P. Xylem plasticity allows rapid hydraulic adjustment to annual climatic variability. **Trees**, v. 27, n. 3, p. 485-496, 2013.

BURGER, L. M.; RICHTER, H. G. **Anatomia da madeira**. São Paulo: Nobel, 145p. 1991.

CÂMARA, A. P. et al. Changes in hydraulic architecture across a water availability gradient for two contrasting commercial Eucalyptus clones. **Forest Ecology and Management**, v. 474, 2020.

CARDOSO, G.L; LOMÔNACO, C. Variações fenotípicas e potencial plástico de *Eugenia calycina* Cambess. (Myrtaceae) em uma área de transição cerrado-vereda. **Revista Brasileira de Botânica**, v.26, p. 131-140, 2003.

CARLQUIST, S. **Comparative wood anatomy**: Systematic ecological and evolutionary aspects of Dicotyledon Wood. 1. ed. Berlim, Springer Verlag, 436 p. 1988.

_____. **Comparative wood anatomy**: Systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood. 2. ed. Berlim: Springer Verlag, 448 p. 2001.

_____. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. **American Journal of Botany**, v. 64, p. 887-896, 1977.

_____. Wood anatomy of Compositae: a summary, with comments on factors controlling wood evolution. **Aliso**, Claremont, v. 6, p.25– 44, 1966.

CARLQUIST, S.; HOEKMAN, D.A. Ecological wood anatomy of the woody: Southern Californian flora. **IAWA Bulletin**, v. 6, p. 319–347, 1985.

CASTRO-GAMBOA, I. **Estudo fitoquímico da raiz de *Toona ciliata* e do cavalo do enxerto de *Toona ciliata*/*Cedrela odorata*: uma contribuição à quimiosistemática e à ecologia na interação Hypsipyla-Meliaceae**. 2000. 212p Tese (Doutorado em Química) - Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 2000.

CHAFFEY, N. J. **Wood Formation in Trees**: Cell and Molecular Biology Techniques. London and New York: Taylor and Francis. 1 ed. 385p. 2002.

CHAVES, M. M.; MAROCO, J. P.; PEREIRA, J. S. Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant. **Functional Plant Biology**, Victoria, v.30, p.239-264, 2003.

CHOAT, B et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. **Nature**, London, v. 491, p.752-755, 2012.

COSTA, D. B.; STRECK, N. A. Duração da fase de mudas em eucalipto simulada em cenários de aumento de temperatura. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 28, p. 1263 (8), 2018.

COSTA, 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.

CRUIZIAT, P.; COCHARD, H.; AMÉGLIO, T. Hydraulic architecture of trees: Main concepts and results. **Annals of Forest Science**, v. 59, n. 7, p. 723-752, 2002.

CRUZ et al. Análise da superfície usinada da madeira de clones de *Toona ciliata* M. Roemer var. australis. **Ciência Florestal** (Online), v. 30, p. 809-818, 2020.

CUTTER, E.G. **Anatomia Vegetal**. São Paulo: Editora Roca, 304p, 1978.

DA SILVA, J. R. **Anatomia, densidade e condutividade hidráulica potencial do xilema secundário de árvores de três procedências de *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl. (Rutaceae) em plantios homogêneos**. 2018. 77p. Tese (Doutorado em Botânica) – Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho”, 2018.

DICKISON, W.C. **Integrative plant anatomy**. San Diego: Harcourt/Academic Press, 533p, 2000.

EILMANN, B. et al. Wood structural differences between northern and southern beech provenances growing at a moderate site. **Tree Physiology**, v. 34, p.882–893, 2014.

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.

FISHER, J.B. et al. Wood vessel diameter is related to elevation and genotype in the Hawaiian tree *Metrosideros polymorpha* (Myrtaceae). **American Journal of Botany**, v. 94, p.709–715, 2007.

FLEXAS, J. et al. Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions. **Functional Plant Biology**, v. 29, p. 461-471, 2002.

FRANCO, M. P. et al. Prediction of Eucalyptus grandis chemical compounds in a climate change context using hyperspectral imaging. *Pesquisa Florestal Brasileira*, 39, n.spéc., Résumé : p. 707. IUFRO World Congress 2019 "Forest Research and Cooperation for Sustainable Development", **Anais...** Curitiba, Brasil, 29 September 2019/5 October 2019.

GEA-IZQUIERDO, G. et al. Xylem hydraulic adjustment and growth response of *Quercus canariensis* Willd. to climatic variability. **Tree Physiology**, v. 32, n. 4, p. 401–413, 2012.

GIBBS, N. **Guia essencial da madeira: um manual ilustrado de 100 madeiras decorativas e suas aplicacoes**. Lisboa: LISMA, 256 p, 2005.

GIMENO, T. E. et al. Elevated CO² did not affect the hydrological balance of a mature native Eucalyptus woodland. **Global Change Biology**, v. 24, p. 3010-3024, 2018.

GLORIA, B. A.; GUERREIRO, S. M. **Anatomia vegetal**. Viçosa, MG: UFV, 473p.2003.

HACKE, U. G. et al. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. **Tree Physiology**, v. 26, p. 689-701, 2006.

HIDAYAT, S.; SIMPSON, W. T. Use of green moisture content and basic specific gravity to group tropical woods for kiln drying. **Research Note FPL-RN-0263**. Madison, WI: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory, 39 p. 1994

HU, Y. et al. Hydrologic balance, net primary productivity and water use efficiency of the introduced exotic *Eucalyptus grandis* × *Eucalyptus urophylla* plantation in south-western China. **Journal of Plant Ecology**, v. 12, p. 982-992, 2019.

IAWA BULLETIN. List of microscopic features for hardwood identification. **IAWA Bulletin**, Utrecht, v. 10, p.221-359, 1989.

IBANEZ, T. et al. Community variation in wood density along a bioclimatic gradient on a hyper-diverse tropical island. **Journal of Vegetation Science**, v. 28, p. 19-33, 2017.

INSTITUTO NACIONAL DE METEOROLOGIA. **Banco de dados meteorológicos para ensino e pesquisa**. Disponível em: <http://www.inmet.gov.br/projetos/rede/pesquisa/mapas_mensal_sem.php>. Acesso em: 10 de abril de 2018.

INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMA CHANGE (IPCC). **Climate change 2014: Synthesis report**. Geneva. 151p. 2014.

KACHROO, A.; ROBIN, G.P. Systemic signaling during plant defense. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 16, p. 527–533. 2013.

KAWAMURA, K. A conceptual framework for the study of modular responses to local environmental heterogeneity within the plant crown and a review of related concepts. **Ecological Research**, v. 25, p.733-744, 2010.

KINOSHITA, T.; SEKI, M. Epigenetic memory for stress response and adaptation in plants. **Plant and Cell Physiology**, v. 55, p. 1859-1863, 2014.

KLAASSEN, R. **Wood anatomy of the Sapindaceae**. IAWA Journal, Leiden, Supplement, v. 2, 214p, 1999.

KOZLOWSKI, T. T.; PALLARDY, S. G. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. **Botanical Review**, v. 68, p. 270-334, 2002.

LAMPRECHT, H. **Silvicultura nos trópicos: ecossistemas florestais e respectivas espécies arbóreas -possibilidades e métodos de aproveitamento sustentado**. Rossdorf: TZ - Ges, 343 p. 1990.

LE MAIRE, G. et al. Light absorption, light use efficiency and productivity of 16 contrasted genotypes of several *Eucalyptus* species along a 6-year rotation in Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 449. 2019.

- LEAL, S. et al. Tree-ring structure and climatic effects in young *Eucalyptus globulus* Labill. grown at two Portuguese sites: Preliminary results. **Dendrochronologia**, v. 21, n. 3, p. 139-146, 2004.
- LIMA, R.S.; DE OLIVEIRA, P.L.; RODRIGUES, L.R. Anatomia do lenho de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Leguminosae-Mimosoideae) ocorrente em dois ambientes. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 32, p. 361–374, 2009
- LINDORF, H. Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest. **IAWA Journal**, v. 15, p. 361–376, 1994.
- LOEPFLE, L. et al. The relevance of xylem network structure for plant hydraulic efficiency and safety. **Journal of Theoretical Biology**, v. 247, n. 4, p. 788-803, 2007.
- LÓPEZ, R. et al. Vulnerability to cavitation, hydraulic efficiency, growth and survival in an insular pine (*Pinus canariensis*). **Annals of Botany**, v. 111, p.1167–1179, 2013.
- 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, p. 693–700, 1998.
- LUCHI, A.E.; SILVA, L.C.P.; MORAES, M. Anatomia comparada do lenho de *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. em áreas de cerrado e de plantação de *Pinuselliottii* Engelm. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 28, p. 809–820, 2005.
- 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. 4, p. 719-739, 2008.
- MEINZER, F. et al. The blind men and the elephant: The impact of context and scale in evaluating conflicts between plant hydraulic safety and efficiency. **Oecologia**, v. 164, p. 287-296, 2010.
- MELO JR, J.C F. et al. Anatomia funcional da madeira e condutividade hidráulica de espécies lenhosas de restinga. In: **Patrimônio Natural, Cultura e Biodiversidade da Restinga do Parque Estadual Acaraí**, v.1, Univille, 2017.
- MELO JR, J.C.F.; CECCANTINI, G.; BONA, C. Anatomia ecológica do lenho de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae) distribuída em diferentes condições edáficas do cerrado sul-brasileiro. **Iheringia, Série Botânica**, Porto Alegre, v. 66, n. 2, p.189-200, 2011.
- MELO JR., J.C.F.; BOEGER, M.R.T. Functional Traits of Dominant Plant Species of the Brazilian Sandy Coastal Plain. **International Journal of Current Research**. v. 9, n. 1, p. 45585- 45593, 2017.
- METCALFE, C.; CHALK, L. **Anatomy of the Dicotyledond**. II. Wood structure and conclusion of the general introduction. Oxford: Clarendon Press, 2ed. 1983.
- MOGES, Y. Eucalyptus trees and the Environment: a new perspective in times of climate change. Eucalyptus species Management, History, status and Trends in Ethiopia, proceedings of the conference, **Anais...** Addis Ababa, Ethiopia, p. 104-113, 2010.

- MOLEDO, J. C. et al. Impactos ambientais relativos à silvicultura de eucalipto: Uma análise comparativa do desenvolvimento e aplicação no plano de manejo florestal. **Geociências**, v. 35, p. 212-230, 2016.
- MOLINIER, J. et al. Transgeneration memory of stress in plants. **Nature**, v. 442, p. 1046–1049, 2006.
- MOYA ROQUE, R.; TOMAZELLO FILHO, M. Variação radial da estrutura anatômica do lenho de árvores de *Gmelina arborea* em diferentes condições de clima e de manejo na Costa Rica. **Scientia Forestalis/Forest Sciences**, v.83, p. 273-285, 2009.
- NARDINI, A., GULLO, M. A. L., SALLEO, S. Refilling embolized xylem conduits: Is it a matter of phloem unloading? **Plant Science**, v. 180, n. 4, p. 604-611, 2011.
- NISGOSKI, S. et al. Anatomia da madeira de *Toona ciliata* características das fibras para produção de papel. **Floresta**, v. 41, p. 717-728, 2011.
- NOSALEWICZ, A. et al. Transgenerational effects of temporal drought stress on spring barley morphology and functioning. **Environmental and Experimental Botany**, v. 131, p. 120-127, 2016.
- OSORIO, J. et al. Water deficits are more important in delaying growth than in changing patterns of carbon allocation in *Eucalyptus globulus*. **Tree Phylosophy**, Victoria, v.18, p. 363-373, 1998.
- PAIVA, Y. G. et al. Zoneamento agroecológico de pequena escala para *Toona ciliata*, *Eucalyptus grandis* e *Eucalyptus urophylla* na bacia hidrográfica do rio Itapemirim, ES, utilizando dados SRTM. In: SIMPOSIO BRASILEIRO DE SENSORIAMENTO REMOTO, 2007. **Anais...** Florianópolis: INPE, p. 1785 – 1792, 2017.
- PINHEIRO, A. L. **Considerações sobre taxonomia, filogenia, ecologia, genética, melhoramento florestal e a fertilização mineral e seus reflexos na anatomia e qualidade da madeira**. Viçosa, Minas Gerais: SIF, 1999.
- PINHEIRO, A. L.; LANI, J. L.; COUTO, L. **Cedro-australiano: cultivo e utilização** (*Toona ciliata* M. Roem. Var. australis (F. Muell) Bahadur. Viçosa, MG: UFV. 42p. 2006.
- PINHEIRO, R. C. et al. A fast exploration of very deep soil layers by *Eucalyptus* seedlings and clones in Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 366, p. 143-152, 2016.
- PLAVCOVÁ, L.; HACKE, U.G. Phenotypic and developmental plasticity of xylem in hybrid poplar saplings subjected to experimental drought, nitrogen fertilization, and shading. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, p. 695–709, 2012.
- POORTER, L. et al. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. **New Phytologist**, v. 185, p. 481–492, 2010.

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

R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R**: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2019. URL: <https://www.R-project.org/>.

RAMALHO, M. A. P. et al. **Aplicações da Genética Quantitativa no Melhoramento de Plantas Autógamas**. Editora UFLA, Lavras- MG, 522p, 2012.

RAPP, R.A; WENDEL, J.F. Epigenetics and plant evolution. **New Phytologist**, v. 168, p. 81–91, 2005.

RICHARDS, E. J. Opinion – inherited epigenetic variation – revisiting soft inheritance. **Nature Reviews Genetics**, v. 7, p. 395–401, 2006.

RINNTECH - Technology for Tree and Wood Analysis TSAP-WinTM. Retrieved, 2017.

ROSADO, L. R. **Parâmetros genéticos em teste de Procedências e Progenies de *Toona ciliata* M. Roemer Var. australis**. 2015. 68 p. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2015.

ROSADO, L. R. **Phenotypic plasticity and nonstructural carbohydrates in annual growth rings of the Australian red cedar clones in contrasting environments**. 2019. 63 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) –Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2019.

RUNGWATTANA, K.; HIETZ, P. Radial variation of wood functional traits reflect size-related adaptations of tree mechanics and hydraulics. **Functional Ecology**, v. 32, n. 2, p. 260–272, 2018.

RYAN, M. G.; PHILLIPS, N.; BOND, B. J. The hydraulic limitation hypothesis revisited. **Plant, Cell and Environment**, v. 29, p. 367-381, 2006.

SANTIAGO, L.S. et al. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. **Oecologia**, v. 140, p. 543–550, 2004.

SCHNEIDER, C.A., RASBAND, W.S., ELICEIRI, K.W. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. **Nature Methods**, v. 9, p. 671-675, 2012.

SCHOLZ, A. et al. How to quantify conduits in wood? **Frontiers in Plant Science**, v. 4, p. 1–11, 2013.

SCHREIBER, S.G.; HACKE, U.G.; HAMANN, A. Variation of xylem vessel diameters across a climate gradient: Insight from a reciprocal transplant experiment with a widespread boreal tree. **Functional Ecology**, v. 29, p. 1392–1401, 2015.

SECCHI, F., ZWIENIECKI, M. A. Sensing embolism in xylem vessels: the role of sucrose as a trigger for refilling. **Plant, Cell & Environment**, v. 34, n. 3, p. 514-524, 2011.

SETTE JR, C. R. et al. Relationship between climate variables, trunk growth rate and wood density of *Eucalyptus grandis* W. Mill ex Maiden trees. **Revista Árvore**, v. 40, p. 337-346, 2016.

SILVA, M. R. **Caracterização morfológica, fisiológica e nutricional de mudas de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden submetidas a diferentes níveis de estresse hídrico durante a fase de rustificação.** 1998. 105f. Dissertação (Mestrado e Silvicultura) - Universidade do Federal do Paraná, Curitiba, 1998.

SONSIN, J.O. et al. A comparison of the wood anatomy of 11 species from two cerrado habitats (cerrado *s.s.* and adjacent gallery forest). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 170, p. 257–276, 2012.

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

STOKKE, D.D.; MANWILLER, F.G. Proportions of wood elements in stem, branch, and root wood of black oak (*Quercus velutina*). **IAWA Journal**, Leiden, v.15, n.3, p. 301-310, 1994.

SULTAN, S. E. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. **Evolution and Development**, v. 5, p. 25–33, 2003.

TAKARADA, L. M. **Variações entre procedências de *Toona ciliata* M. Roemer var. australis quanto a taxa de crescimento e armazenamento de carboidratos não estruturais na madeira.** 2019. 83 p. Tese (Doutorado em Ciência e Tecnologia da Madeira) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2019.

TILMAN, D.; LEHMAN, C. Human-caused environmental change: Impacts on plant diversity and evolution. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 98, n. 10, p. 5433-5440, 2001.

TOLEDO, M. M. **Anatomia da madeira, incremento radial, fenologia e relações hídricas em ecótipos de *Plathymenia rticulata* Benth. (Leguminosae, Mimosoideae).** 2010. 81p. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Universidade Federal de Minas Gerais, 2010.

TOMBESI, S. et al. Effect of water stress “memory” on plant behavior during subsequent drought stress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 150, p. 106–114, 2018.

TRIANOSKI, R.; MATOS, J. L. M.; IWAKIRI, S. Propriedades físicas, químicas e mecânicas da madeira de cedro australiano cultivado em Corupá, SC. **Pesquisa Florestal Brasileira**, Colombo, v. 34, n. 80, p. 435-441, 2014.

TRICKER, P. J. Transgenerational inheritance or resetting of stress-induced epigenetic modifications: Two sides of the same coin. **Frontiers in Plant Science**, v. 6: 699, 2015.

TYREE, M. T.; DAVIS, S. D.; COCHARD, H. Biophysical perspectives of xylem evolution: Is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? **IAWA Journal**, v. 15, n. 4, p. 335-360, 1994.

TYREE, M. T.; SPERRY, J. S. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. **Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology**, v. 40, p. 19-38, 1989.

TYREE, M.; ZIMMERMANN, M. **Xylem structure and the ascent of sap**. New York: Springer-Verlag. 284 p. 2002.

VALLADARES, F. et al. Shade tolerance, photoinhibition sensitivity and phenotypic plasticity of *Ilex aquifolium* in continental-Mediterranean sites. **Tree Physiology**, v. 25, n. 8, p. 1041-1052, 2005.

VIVAS, M. et al. Maternal environment regulates morphological and physiological traits in *Eucalyptus grandis*. **Forest Ecology and Management**, v. 432, p. 631-636, 2019.

WILKINS, A.P.; PAPASSOTIRIOU, S. Wood anatomical variation of *Acacia melanocalyx* in relation to latitude. **IAWA Bulletin**, v. 10, p. 201-207, 1989.

WRIGHT, I.J. et al. Leaf trait relationships in Australian plant species. **Functional Plant Biology**, v. 31, p. 551-558, 2004.

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

ZIMMERMANN, M. H. **Xylem structure and the ascent of sap**. Berlin: Springer-Verlag. 146 p. 1983.

ZOBEL, B.J.; JETT, J.B. **Genetics of wood production**. Berlin: Springer. 369p. 1995.

ZOBEL, B.J.; SPRAGUE, J. R. **Juvenile wood in forest trees**. Berlin: Springer Verlag; 311 p. 1998.