

Anatomia, densidade e condutividade hidráulica potencial do xilema secundário de árvores de três procedências de *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl. (Rutaceae) em plantios homogêneos

JANE RODRIGUES DA SILVA

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, Campus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Doutor no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Área de concentração Morfologia e Diversidade Vegetal.

Botucatu - SP
2018



unesp

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Botucatu



Pós-graduação
Botânica
Unesp - Botucatu

UNESP - UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"Júlio de Mesquita Filho"
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS

Anatomia, densidade e condutividade hidráulica potencial do xilema secundário de árvores de três procedências de *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl. (Rutaceae) em plantios homogêneos

JANE RODRIGUES DA SILVA

PROF^a. DR^a. CARMEN REGINA MARCATI
ORIENTADORA

DR. EDUARDO LUIZ LONGUI
COORIENTADOR

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, Campus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Doutor no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Área de concentração Morfologia e Diversidade Vegetal.

Botucatu - SP
2018

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSANGELA APARECIDA LOBO-CRB 8/7500

Silva, Jane Rodrigues da.

Anatomia, densidade e condutividade hidráulica potencial do xilema secundário de árvores de três procedências de *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl. (Rutaceae) em plantios homogêneos / Jane Rodrigues da Silva. - Botucatu, 2018

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu
Orientador: Carmen Regina Marcati
Coorientador: Eduardo Luiz Longui
Capes: 20302037

1. Anatomia vegetal. 2. Xilema. 3. Ensaios de procedência.
4. Predisposição Genética para Doença. 5. Polifenismo.

Palavras-chave: anatomia vegetal ; plasticidade fenotípica;
predisposição genética; testes de procedência; xilema secundário.

Aos meus pais, Cleuraci Rodrigues da Silva e Domingos Barbosa da Silva (in memoriam). Foram eles quem me ensinaram que o conhecimento é a nossa maior riqueza.

Agradecimentos

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo suporte financeiro (Auxílio à Pesquisa - Proc. 15/14954-1, Coordenadora Profa. Dra. Carmen Regina Marcati).

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica) do Instituto de Biociências de Botucatu, Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho” (UNESP). À Faculdade de Ciências Agrônomicas de Botucatu (FCA) pela infraestrutura que tornou possível o desenvolvimento deste trabalho.

À Profa. Dra. Carmen Regina Marcati pela oportunidade, orientação, apoio e pelos ensinamentos científicos. *Carmen, agradeço imensamente pela paciência em esperar o meu retorno após a minha licença média. Saiba que este “voto de confiança” foi muito importante para eu continuar meu trabalho. Muito obrigada de coração!*

Ao Dr. Eduardo Luiz Longui pela ajuda no delineamento do projeto de doutorado e nas coletas. Aos responsáveis pelas Unidades Experimentais do Instituto Florestal onde realizei as coletas: Antonio Carlos Scatena Zanatto (Unidade de Luís Antônio) e José Arimatéia (Unidade de Pederneiras). Agradeço também aos funcionários de cada Unidade pela atenção, receptividade e apoio durante as coletas.

Ao Dr. Augusto Ribas pela ajuda nas análises estatísticas, interpretação nos resultados.

À Profa. Dra. Sílvia Rodrigues Machado pela ajuda nas análises e ensinamentos em microscopia eletrônica. Aos servidores do Centro de Microscopia Eletrônica de Botucatu, do Instituto de Química, Unesp de Araraquara e do Laboratório de Microscopia Eletrônica da Esalq pela ajuda durante a realização das análises em microscopia eletrônica.

À Liliane Catarina Pereira pelos ensinamentos compartilhados no laboratório e pela companhia durante os intervalos do “lanche”.

Aos membros da Banca de Qualificação, Profas. Dra. Carmen, Fernandes Boaro, Dra. Camila Kissmann e Dra. Silvia Rodrigues Machado pelas contribuições durante a minha qualificação.

Aos meus colegas de laboratório Fabio Bosio, Ana Tereza Durão, José Matheus Santos, Larissa C. Dória, Natalia T. O. de Lara, Paula C. B. Vergílio, Marcela Blagitz, Thais Oya, Mariana e Lívia Hirota pela companhia, trocas de ideias, aprendizados e momentos de descontração com muito café.

À todos os meus amigos que durante este quarto anos me apoiaram e compartilharam minhas alegrias e tristezas. *Obrigada, vocês são muito importantes para mim!*

À família Mendes Kulczynski por todo apoio e ajuda durante os momentos mais difíceis destes quatro anos. Ao meu namorado Leonardo Kulczynski pelo companheirismo, compreensão e paciência (muita paciência!).

À minha mãe, Cleuraci Rodrigues e meus irmãos, Gilson Rodrigues e Janir Rodrigues pelo incentivo aos meus estudos, “puxões de orelha” e pelo apoio inquestionável nas minhas decisões.

Muito obrigada,

Jane Rodrigues da Silva

Sumário

RESUMO	08
ABSTRACT	10
Introdução Geral	12
Revisão de Literatura	16
1. Anatomia ecológica do xilema secundário	16
2. Variação intraespecífica do xilema secundário entre procedências	19
3. Espécie de estudo.....	22
Referências	24
Capítulo 1. Efeitos da procedência e da variabilidade ambiental nas características do xilema secundário e no crescimento de árvores de <i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl. (Rutaceae)	34
Resumo	34
Introdução	35
Material e Métodos	37
Resultados	46
Discussão	59
Conclusão	67
Referências	67
Considerações finais	77

1 **da Silva, J.R.** Anatomia, densidade e condutividade hidráulica potencial do xilema
2 secundário de árvores de três procedências de *Balfourodendron riedelianum* (Engl.)
3 Engl. (Rutaceae) em plantios homogêneos. 2018. TESE DE DOUTORADO –
4 INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL
5 PAULISTA, CÂMPUS DE BOTUCATU.

6 **RESUMO** – Estudos intraespecíficos com procedências replicadas em diferentes locais
7 permitem distinguir o efeito do genótipo e do ambiente no crescimento e na estrutura
8 anatômica das plantas. Diante das previsões de intensificação dos períodos seca e o
9 aumento da temperatura em todo o mundo, entender como a predisposição genética e o
10 ambiente influenciam o crescimento das plantas e as características do xilema
11 secundário é importante para estabelecer futuros padrões na distribuição de espécies
12 arbóreas. Assim, neste trabalho, avaliamos o efeito da procedência e das condições
13 ambientais na variabilidade intraespecífica do crescimento das árvores e da estrutura
14 anatômica do xilema secundário de *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl.
15 (Rutaceae). Comparamos o crescimento (estimado por meio da altura e do diâmetro do
16 caule), a densidade da madeira, a condutividade hidráulica potencial e as características
17 anatômicas do xilema secundário de árvores adultas de três procedências de *B.*
18 *riedelianum* crescidas em dois plantios homogêneos como testes de procedências.
19 Seleccionamos 72 árvores de 30 anos de idade de *B. riedelianum* crescidas em um
20 plantio homogêneo localizado na Estação Experimental de Luís Antônio e outro na
21 Estação Experimental de Pederneiras, ambos no estado de São Paulo. O solo do plantio
22 de Luís Antônio é argiloso e neste local há maior precipitação anual do que no plantio
23 de Pederneiras, onde o solo é arenoso. As procedências vêm de sementes coletadas em
24 populações naturais localizadas no município de Alvorada do Sul, estado do Paraná, e
25 Bauru e Gália, estado de São Paulo. Em Alvorada do Sul e Gália, as sementes foram
26 coletadas em área de Floresta Estacional Semidecídua, e em Bauru foram coletadas em
27 área de ecótono entre Cerrado e Floresta Estacional Semidecídua. Nas regiões de
28 Alvorada do Sul e Gália há maior precipitação anual do que na região de Bauru. Para o
29 estudo anatômico do xilema secundário, processamos o material de acordo com as
30 técnicas usuais em anatomia do xilema secundário. Para cada indivíduo amostrado
31 calculamos a condutividade hidráulica potencial e mensuramos a densidade da madeira
32 e 21 características anatômicas do xilema secundário. Para testar o efeito da
33 procedência, dos fatores ambientais, da interação entre procedência e o ambiente e a

34 altura das árvores nas características do xilema secundário realizamos análise de
35 variância multivariada permutacional (PERMANOVA). Para verificar as diferenças no
36 crescimento das árvores e nas características do xilema secundário entre as procedências
37 e entre os plantios realizamos uma análise de variância (ANOVA) de dois fatores.
38 Identificamos que as variações nas características do xilema secundário de *B.*
39 *riedelianum* são determinadas pela procedência, com efeito das condições ambientais
40 dos plantios, e pela interação das procedências com as condições ambientais dos
41 plantios. Encontramos vasos mais estreitos e com paredes celulares finas, mais
42 agrupados e em maior densidade, com pontoações intervasculares menores e aberturas
43 estreitas, raios mais baixos e numerosos e menor condutividade hidráulica potencial,
44 características que indicam maior segurança no transporte de água nas árvores oriundas
45 de Bauru, local com maior restrição hídrica, quando comparamos aos indivíduos
46 oriundos de Gália, local com maior disponibilidade hídrica. Entretanto, para a
47 procedência de Alvorada do Sul, apesar de ser local com condições ambientais mésicas,
48 as árvores apresentaram xilema secundário com características que indicam maior
49 segurança no transporte de água. Estes resultados demonstram que as procedências de
50 Bauru e Gália mantiveram algumas características anatômicas do xilema secundário
51 relacionadas ao seu local de origem, independente de seu local de crescimento. As
52 condições ambientais dos plantios tiveram efeito no crescimento das plantas e nas
53 características do xilema secundário. Encontramos árvores mais altas e com caules mais
54 largos e o xilema secundário com características de maior eficiência no transporte de
55 água, com maior condutividade hidráulica potencial, vasos mais largos, elementos de
56 vaso longos, pontoações intervasculares maiores e com abertura largas e raios menos
57 numerosos no plantio de Luís Antônio, local com maior disponibilidade de água. Isto
58 indica que o crescimento das árvores e as características do xilema secundário de *B.*
59 *riedelianum* também apresentam plasticidade às novas condições ambientais de
60 crescimento.

61 **Palavras-chave:** genótipo, mudanças climáticas, plasticidade fenotípica, predisposição
62 genética, teste de procedência.

63 **da Silva, J.R.** Anatomy, density and potential hydraulic conductivity of the secondary
64 xylem of trees from three provenances of *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl.
65 (Rutaceae) in homogeneous plantations. 2018. TESE DE DOUTORADO –
66 INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL
67 PAULISTA, CÂMPUS DE BOTUCATU.

68 **ABSTRACT** - Intraspecific studies with provenances replicated at different sites allow
69 to distinguish the effect of genotype and environment on the growth and anatomical
70 structure of plants. Considering predictions of drought intensification and increased
71 temperature in wordwilde, understanding how genetic predisposition and environment
72 influence plant growth and secondary xylem features is important to establishing future
73 patterns in the distribution of tree species. Thus, in this work, we evaluated the effect of
74 the provenance and environmental conditions on the intraspecific variability of tree
75 growth and the anatomical structure of the secondary xylem of *Balfourodendron*
76 *riedelianum* (Engl.) Engl. (Rutaceae). We compared growth (estimated from stem
77 height and diameter), wood density, potential hydraulic conductivity, and anatomical
78 features of the secondary xylem of adult trees of three provenances of *B. riedelianum*
79 from two homogeneous plantations as provenances tests. We selected 72 trees of 30
80 years old of *B. riedelianum* grown in a homogeneous plantation located in the
81 Experimental Station of *Luís Antônio* and another in the Experimental Station of
82 *Pederneiras*, in the state of São Paulo. The plantations of *Luís Antônio* have clay soil
83 and highest annual precipitation than the plantations of *Pederneiras*, where the soil is
84 sandy. The provenances came from seeds collected in natural populations located in the
85 city of *Alvorada do Sul*, state of Paraná, and from *Bauru* and *Gália*, state of São Paulo.
86 In *Alvorada do Sul* and *Gália*, the seeds were collected in a Semideciduous Seasonal
87 Forest, and in *Bauru* were collected in an ecotone between Cerrado and Semideciduous
88 Seasonal Forest. In the regions of *Alvorada do Sul* and *Gália* there is higher annual
89 precipitation than in the region of Bauru. For the anatomical study of the secondary
90 xylem, we process the material according to the usual techniques in wood anatomy. For
91 each individual sample we calculated the potential hydraulic conductivity and measured
92 the wood density and 21 anatomical features of the secondary xylem. To test the effect
93 of provenance, environmental factors, interaction between provenance and
94 environmental, and tree height in the secondary xylem features, we performed
95 permutational multivariate analyses of variance (PERMANOVA). To verify the
96 differences between the growth and traits of the secondary xylem between the

97 provenances and the environmental conditions, we performed a two-way ANOVA. We
98 identified that the variations in the features of the secondary xylem of *B. riedelianum*
99 are determined by the provenance, with effect of the environmental conditions of the
100 plantations, and by the interaction of the provenances with the environmental
101 conditions. We found narrower vessels with thinner cell walls, more grouped vessels
102 and higher density, with smaller intervessel pits and narrow aperture, lower and
103 numerous rays and lower potential hydraulic conductivity, features that indicate safety
104 of water transport in the trees from *Bauru*, site with lower water availability, when
105 compared to individuals from *Gália*, site with higher water availability. However, for
106 provenance of *Alvorada do Sul*, despite being local with mesic environments, trees have
107 secondary xylem with features that indicate safety of water transport. These results
108 demonstrate that the provenances of *Bauru* and *Gália* maintained some anatomical
109 features of the secondary xylem related to their site of origin, independent of their
110 growth site. The environmental conditions of the plantations had an effect on the plants
111 growth and secondary xylem features. We found taller trees with larger stems and
112 secondary xylem with characteristics of higher efficiency in water transport, with higher
113 potential hydraulic conductivity, larger vessels, longer vessel elements, larger
114 intervessel pits with larger aperture and less number of rays in the *Luís Antônio*
115 plantations, site with higher water availability. This indicates that the growth and
116 secondary xylem features of *B. riedelianum* also present plasticity to the new
117 environmental conditions of growth.

118 **Key-words:** genotype, climatic changes, phenotypic plasticity, genetic predisposition,
119 provenance test.

1 **Introdução Geral**

2 Há décadas se estuda o efeito da variabilidade ambiental na estrutura anatômica
3 do xilema secundário (ver Carlquist & Hoekman, 1985; Barajas-Morales, 1987; Alves
4 & Angyalossy-Alfonso, 2000; 2002; Wheeler, Baas & Rodgers, 2007; Sonsin et al.,
5 2012; Dória et al., 2016; Blagitz, 2017). Estes estudos permitiram estabelecer
6 tendências ecológicas e tem ampliado o entendimento da variabilidade ambiental como
7 modificador da estrutura anatômica do xilema secundário. Entretanto, além das
8 condições ambientais, as características anatômicas do xilema secundário são
9 influenciadas por fatores genéticos (Baas et al., 1983; Metcalfe & Chalk, 1983). A
10 variabilidade ambiental combinada com a seleção natural pode resultar em ecótipos
11 múltiplos e geneticamente distintos dentro de espécies com ampla distribuição
12 geográfica (Hufford & Mazer, 2003). Portanto, variações nas características anatômicas
13 do xilema secundário observadas entre populações de uma mesma espécie podem ser
14 resultantes da diferenciação de ecótipos ou devido à plasticidade fenotípica (Choat,
15 Sack & Holbrook, 2007), tornando um desafio determinar quais características
16 anatômicas são determinadas pelo genótipo e/ou induzidas pelo ambiente (Metcalfe &
17 Chalk, 1983).

18 O método clássico utilizado para determinar se as variações observadas em
19 diferentes populações são ocasionadas pela predisposição genética ou pelos efeitos da
20 variabilidade ambiental são os experimentos de jardim comum (Matyas, 1996; Hufford
21 & Mazer, 2003; López et al., 2013; Schreiber, Hacke & Hamann, 2015). Os
22 experimentos de jardim comum com espécies arbóreas são identificados como testes de
23 procedências na literatura da área florestal (Zobel & Jett, 1995). Os testes de
24 procedência são realizados com indivíduos de diferentes populações de uma
25 determinada espécie crescidos em ambiente comum, que podem ou não ser replicados
26 em diferentes locais com variação na precipitação e tipo de solo (Matyas, 1996). Estes
27 testes permitem desacoplar os efeitos do genótipo e do ambiente no crescimento e nas
28 características anatômicas e morfológicas das plantas e, portanto, representam
29 importantes ferramentas para testar hipóteses relacionadas a adaptações das árvores às
30 mudanças climáticas (Matyas, 1996).

31 As alterações previstas nos padrões de precipitação, com a intensificação dos
32 períodos de seca, aumento da temperatura e déficit de pressão de vapor para as
33 próximas décadas (IPCC, 2014) terão consequências diretas na disponibilidade de água
34 para as plantas. Restrições na disponibilidade hídrica torna o sistema vascular das

35 plantas mais propensas a embolismos e falhas no transporte de água, com impacto direto
36 na diminuição da produtividade e no aumento da mortalidade induzida pela seca em
37 diversas formações florestais (Choat et al., 2012; Eilmann et al., 2014). As respostas de
38 espécies arbóreas às variações na disponibilidade hídrica envolvem desde o controle na
39 abertura e fechamento estomático, mudanças na arquitetura radicular e ajustes
40 anatômicos do xilema secundário (Fisher et al., 2007; Plavcová & Hacke, 2012; López
41 et al., 2013; Schreiber, Hacke & Hamann, 2015). A formação de um sistema vascular
42 capaz de transportar água suficiente para manter a taxa transpiratória foliar,
43 minimizando os riscos de perda de condutividade hidráulica, é uma medida-chave da
44 "adequação" das espécies diante das futuras mudanças climáticas (Pfausch et al., 2016).

45 Diferenças na precipitação (Leal et al., 2003; Plavcová & Hacke, 2012; López et
46 al., 2013; Eilmann et al., 2014; Schreiber, Hacke & Hamann, 2015), temperatura
47 (Schreiber, Hacke & Hamann, 2015), tipo de solo (Hacke et al., 2000) e altitude (Fisher
48 et al., 2007) são fatores seletivos para a variabilidade anatômica do xilema secundário,
49 pois interferem na disponibilidade de água para as plantas. Geralmente, em condições
50 de menor disponibilidade de água, as plantas possuem um conjunto de características
51 anatômicas que conferem maior resistência no transporte de água, diminuindo os riscos
52 de falhas hidráulicas causadas por embolismos induzidos pela seca (Hacke et al., 2006).
53 Por exemplo, vasos estreitos, em maior densidade e mais agrupados (Baas & Carlquist,
54 1985; Barajas-Morales, 1985; Carlquist & Hoekman, 1985; Lindorf, 1994; Bosio,
55 Soffiatti & Boeger, 2010) são características que aumentam a possibilidade de caminhos
56 para o fluxo de água em torno de vasos embolisados (Tyree, Davis & Cochard, 1994),
57 proporcionando maior segurança no transporte de água (Tyree & Zimmermann, 2002).
58 Contudo, o estreitamento dos vasos diminui acentuadamente o potencial no transporte
59 de água do xilema secundário (Sperry, Hacke & Pittermann, 2006), pois de acordo com
60 a equação de Hagen–Poiseuille, a condutividade no lúmen dos vasos aumenta a quarta
61 potência do seu diâmetro (Zimmermann, 1983; Tyree & Zimmermann, 2002). Além
62 disso, vasos com paredes mais espessas imersos em uma matriz densa de fibras também
63 podem aumentar a segurança no transporte de água, minimizando os riscos de implosão
64 da parede dos vasos devido a alta tensão negativa no fluxo hídrico (Hacke & Sperry,
65 2001). A maior interação entre as células parenquimáticas (parênquima axial e raios) e
66 os vasos pode funcionar como mecanismo acessório para maior segurança no transporte
67 de água, aumentando a capacidade de armazenamento de água no caule (Borchert &
68 Pockman, 2005) e a recarga de água nos vasos embolisados (Salleo et al., 2004).

69 Variações nas características anatômicas do xilema secundário também pode ter
70 efeito na densidade da madeira (Hacke et al., 2001). Em Angiospermas, a densidade da
71 madeira é um parâmetro dependente da área ocupada pelas diferentes células do xilema
72 secundário (vasos, fibras e parênquimas), da espessura da parede das fibras e espessura
73 da parede, densidade e diâmetro dos vasos (Hacke & Sperry, 2001; Hacke et al., 2001;
74 Chave et al., 2009). Maior densidade da madeira está relacionada à maior área ocupada
75 por fibras de paredes espessas e numerosos vasos estreitos também com paredes
76 espessas (Fritts, 1976). Vasos numerosos e estreitos são mais seguros, porém diminuem
77 o potencial de transporte de água do xilema secundário (Sperry et al., 2006) e fibras de
78 paredes espessas aumentam a capacidade de suporte nas plantas (Hacke et al., 2001).
79 Assim, a densidade da madeira pode ser associada negativamente à capacidade de
80 transporte de água e positivamente à capacidade de suporte mecânico do xilema
81 secundário (Chave et al., 2009; Poorter et al., 2010). Além disso, a densidade da
82 madeira pode ser relacionada negativamente ao crescimento das plantas, pois a
83 formação de fibras e vasos com paredes espessadas requerem maior quantidade de
84 fotoassimilados, diminuindo o crescimento em volume das árvores (Poorter et al.,
85 2010). Portanto, a densidade da madeira é um parâmetro que pode ser utilizado em
86 estudos do xilema secundário para inferir a capacidade de transporte de água, suporte
87 mecânico e o crescimento das plantas.

88 No entanto, apesar do amplo conhecimento sobre as variações nas características
89 do xilema secundário em diferentes ambientes, muito do nosso conhecimento atual
90 sobre a variabilidade e interação das características do xilema secundário são
91 provenientes de comparações interespecíficas (Lens et al., 2004; Choat, Sack &
92 Holbrook, 2007; Pfautsch et al., 2016). Estudos intraespecíficos com procedências
93 replicadas em diferentes ambientes ampliam o conhecimento sobre a influencia da
94 predisposição genética e dos fatores ambientais na anatomia do xilema secundário de
95 espécies arbóreas (Schreiber, Hacke & Hamann, 2015). Este conhecimento pode ser
96 utilizado para prever os possíveis impactos das mudanças climáticas na distribuição de
97 espécies arbóreas (Anderegg, 2015). No estado de São Paulo, há diversos plantios de
98 espécies nativas em Estações Experimentais do Instituto Florestal (Gurgel-Garrido et
99 al., 1997) que permitem o desenvolvimento destes estudos. Estes plantios foram
100 instalados em 1978, com a finalidade de conservação *ex situ* de 24 espécies nativas que
101 tiveram redução em suas populações originais devido à intensa extração de madeira para
102 uso comercial (Gurgel-Garrido et al., 1997). Dentre estas espécies está *Balfourodendron*

103 *riedelianum* (Engl.) Engl. (Rutaceae), conhecido popularmente como pau-marfim, que é
104 característica de Floresta Estacional Semidecídua (Lorenzi, 1992; Spichiger, Calenge &
105 Bise, 2004). Assim, com o apoio desse instituto, realizamos este trabalho com o
106 objetivo de investigar o efeito do local de origem das procedências e das condições
107 ambientais na variabilidade intraespecífica do crescimento das árvores, densidade da
108 madeira, condutividade hidráulica potencial e estrutura anatômica do xilema secundário
109 de *B. riedelianum*.

1 **Revisão de literatura**

2 **1. Anatomia ecológica do xilema secundário**

3 O xilema secundário é um tecido complexo e com múltiplas funções, composto
4 pelos elementos traqueais (vasos e traqueídes), células parenquimáticas (parênquima
5 axial e raios) e fibras. Os elementos traqueais são células responsáveis pelo transporte
6 longitudinal de água, nutrientes e hormônios (Baas et al., 2004). As fibras
7 desempenham função de sustentação dos órgãos aéreos e resistência mecânica do caule
8 (Baas et al., 2004). As células parenquimáticas desempenham função no
9 armazenamento de água, minerais e carboidratos não estruturais (Metcalf & Chalk,
10 1983; Baas et al., 2004), no transporte radial de água (James et al., 2003) e na
11 comunicação entre xilema e floema secundários (Carlquist, 2001). Além disso, as
12 células parenquimáticas estão envolvidas nas respostas a ferimentos (Spicer &
13 Holbrook, 2007), resistência a invasão de patógenos (Baas et al., 2004), biomecânica do
14 caule (Mattheck, 1995), formação do cerne (Spicer & Holbrook, 2007) e em processos
15 de recarga de embolismos (Salleo et al., 2004).

16 A relação entre a estrutura do xilema secundário e os fatores climáticos foi
17 reconhecida, inicialmente, em estudos realizados por Webber (1936), Carlquist (1977),
18 den Outer e van Veenendaal (1976), van den Oever, Baas e Zandee (1981), Baas, Werker
19 e Fahn (1983), Baas e Carlquist (1985), Barajas-Morales (1985), Carlquist e Hoekman
20 (1985) e Lindorf (1994). Posteriormente, a variabilidade das características do xilema
21 secundário e a relação com os fatores climáticos e ambientais foram confirmados em
22 diversos estudos comparativos intraespecíficos de anatomia ecológica de espécies
23 ocorrendo simultaneamente em diversos tipos vegetacionais (ver Marcati, Angyalossy-
24 Alfonso & Banetati, 2001; Luchi, 2004; 2011; Luchi, Silva & Moraes, 2005; Choat,
25 Sack & Holbrook, 2007; Lima, de Oliveira & Rodrigues, 2009; Bosio, Soffiatti &
26 Boeger, 2010; Sonsin et al., 2012; Scholz et al., 2014; Dória et al., 2016; Blagitz, 2017).
27 A partir dos resultados destes estudos foram estabelecidas tendências ecológicas para o
28 xilema secundário e que são amplamente utilizadas como indicadores ecológicos em
29 correlações anatômicas do xilema secundário e o habitat das plantas.

30 As principais tendências anatômicas do xilema secundário em espécies de
31 ambientes méxicos estão relacionadas às características que conferem maior eficiência
32 no transporte de água. Nestes ambientes, plantas apresentam xilema secundário com
33 características anatômicas que são indicadores de mesomorfia, tais como vasos largos

34 (Barajas-Morales, 1985; Carlquist & Hoekman, 1985; Choat, Sack & Holbrook, 2007;
35 Sonsin et al., 2012; Dória et al., 2016; Blagitz, 2017), poucos vasos por mm² (Carlquist
36 & Hoekman 1985), menor índice de agrupamento de vasos (Carlquist & Hoekman
37 1985) e pontoações intervasculares maiores (Marcati, Angyalossy-Alfonso & Benetati,
38 2001; Luchi, 2004; Luchi, Silva & Moraes, 2005; Sonsin et al., 2012). Como a
39 condutividade hidráulica potencial de um vaso aumenta a quarta potência do seu
40 diâmetro (Equação do fluxo laminar de Hagen-Poiseuille; Zimmermann, 1983; Tyree &
41 Zimmermann, 2002), vasos largos tem potencial de conduzir maior volume de água por
42 unidade de tempo, além de oferecer baixa resistência ao fluxo hídrico (Tyree, Davis &
43 Cochard, 1994; Hacke et al., 2006). Porém, vasos largos são menos seguros no
44 transporte de água devido à menor possibilidade de caminhos disponíveis para o fluxo
45 hídrico em casos de embolismos induzida pela seca, com impacto negativo na
46 condutividade hidráulica (Tyree, Davis & Cochard, 1994; Tyree & Zimmermann 2002).
47 Maior diâmetro das pontoações intervasculares pode aumentar a superfície de contato
48 entre a membrana da pontoação de vasos adjacentes (Wheeler et al., 2005), porém,
49 diminuem a resistência mecânica das paredes celulares (Carlquist, 2012).

50 Por outro lado, plantas em ambientes com maior restrição hídrica apresentam
51 estratégias anatômicas que conferem maior segurança no transporte de água (Baas et al.,
52 2004). Para garantir o transporte de água dentro de maiores tensões (potenciais hídricos
53 mais negativos) e diminuir a probabilidade de embolismos é comum, nestas plantas,
54 xilema secundário com vasos mais estreitos (Baas & Carlquist, 1985; Barajas-Morales,
55 1985; Lindorf, 1994; Luchi, 2004; Choat, Sack & Holbrook, 2007; Lima, de Oliveira &
56 Rodrigues, 2009; Bosio, Soffiatti & Boeger, 2010; Sonsin et al., 2012; Scholz et al.,
57 2014; Blagitz, 2017), com parede celulares mais espessas (Baas & Carlquist, 1985;
58 Barajas-Morales, 1985; Scholz et al., 2014), maior número de vasos por mm² (den Outer
59 & van Veenendaal, 1976; Barajas-Morales, 1985; Carlquist & Hoekman, 1985; Sonsin et
60 al., 2012), maior índice de agrupamento dos vasos (Carlquist & Hoekman, 1985;
61 Lindorf, 1994; Bosio, Soffiatti & Boeger, 2010; Scholz et al., 2014; Blagitz, 2017) e
62 menor diâmetro das pontoações intervasculares (Lindorf, 1994; Marcati, Angyalossy-
63 Alfonso & Benetati, 2001; Luchi, 2004; Luchi, Silva & Moraes, 2005; Sonsin et al.,
64 2012). O estreitamento do diâmetro dos vasos, associado ou não ao espessamento das
65 paredes celulares, pode conferir maior segurança ao transporte de água, pois aumenta a
66 resistência mecânica das paredes dos vasos à implosão (Hacke & Sperry 2001; Scholz et
67 al., 2014). Maior número de vasos por mm² aumenta a possibilidade de caminhos para o

68 fluxo hídrico em caso de embolismos (Carlquist, 1977; Tyree & Zimmermann, 2002),
69 ao mesmo tempo aumenta a área condutora de água (Tyree, Davis & Cochard, 1994).
70 Vasos em agrupamentos maiores proporciona maior conectividade dos vasos,
71 oferecendo vias alternativas para o fluxo de água em casos de embolismos, mantendo a
72 coluna de água funcional, sem redução substancial no transporte de água (Carlquist,
73 1977; Tyree, Davis & Cochard, 1994). Além disso, em ambientes mais secos,
74 pontoações intervasculares menores podem diminuir as chances de ocorrência de
75 possíveis danos na estrutura da membrana da pontoação durante sua ontogenia
76 (Plavcová et al., 2013), bem como em reduzir a probabilidade de ocorrência de poros
77 largos (Wheeler et al., 2005), fatores que tornam a membrana da pontoação mais
78 propensa à cavitação induzida pela seca.

79 Correlações entre os fatores climáticos e as características dos tecidos
80 parenquimáticos (raios e parênquima axial) têm sido menos exploradas na literatura.
81 Numa abordagem global, Morris et al. (2016) identificaram que a fração de parênquima
82 axial no xilema secundário aumenta em locais mais secos e que poderia estar
83 relacionado ao predomínio de famílias botânicas com parênquima aliforme, confluyente e
84 em faixas (Alves & Angyalossy-Alfonso, 2002; Wheeler, Baas & Rodgers, 2007). Além
85 disso, espécies com maior fração de parênquima axial tendem a ter vasos mais largos,
86 sugerindo que vasos mais largos requerem maior suporte de células parenquimáticas
87 (Morris et al., 2018). Especula-se que maior proporção de parênquima axial arranjado
88 ao redor dos vasos em plantas de ambientes secos poderia conferir alta capacitância
89 hidráulica (Borchert & Pockman, 2005), atuando em mecanismos de recarga de água em
90 vasos embolisados (Nardini, Salleo & Jansen, 2011). Em menor escala, Bissing (1982)
91 observou variação intraespecífica do parênquima axial em 39 espécies em experimentos
92 de transplante recíproco. O autor observou maior proporção de parênquima axial em
93 plantas procedentes de condições xéricas transplantadas para condições úmidas,
94 enquanto que plantas procedentes de condições úmidas produziram menor proporção de
95 parênquima em condições mais secas, demonstrando certo grau de plasticidade das
96 células parenquimáticas em relação à disponibilidade de água.

97 Em relação aos raios, de modo geral, tem sido encontrado raios mais largos (den
98 Outer & van Veenendaal, 1976; Luchi, Silva & Moraes, 2005; Bosio, Soffiatti & Boeger,
99 2010; Blagitz, 2017), mais altos (den Outer & van Veenendaal, 1976; Blagitz, 2017) e
100 em maior número por mm linear (den Outer & van Veenendaal, 1976; Lens et al., 2004;
101 Luchi, Silva & Moraes, 2005; Sonsin et al., 2012; Dória et al., 2016) em ambientes com

102 maior restrição de água. Tais características podem aumentar a probabilidade de contato
103 das células do raio com os elementos axiais, parênquima axial ou vasos (Spicer, 2014;
104 Carlquist, 2015). Maior área de contato via pontuações radio-vasculares ou
105 plasmodesmos entre os raios e os elementos axiais do xilema poderia ter implicações na
106 segurança e/ou eficiência do transporte de água (Spicer, 2014). Por exemplo, raios altos
107 e vasos largos no xilema secundário de *Moquiniastrum polymorphum* (Less.) G. Sancho
108 parecem contribuir para maior segurança no transporte de água em ambientes com
109 sazonalidade hídrica (Blagitz, 2017). Assim, raios largos em climas sazonais poderiam
110 também aumentar a eficiência no transporte radial de fotoassimilados do floema para o
111 xilema, dada a maior necessidade de metabólitos para o câmbio no início da estação de
112 crescimento (Alves & Angyalossy-Alfonso, 2002).

113 Além das características das células parenquimáticas, comparações
114 intraespecíficas têm demonstrado que fibras com paredes espessas são mais comuns em
115 plantas de ambientes mais secos do que em ambientes úmidos (Alves & Angyalossy-
116 Alfonso, 2002; Luchi, 2004; Luchi, Silva & Moraes, 2005; Bosio, Soffiatti & Boeger,
117 2010; Sonsin et al., 2012). Xilema secundário composto por uma matriz de fibras com
118 paredes espessas em ambientes secos pode conferir maior suporte mecânico aos vasos e,
119 deste modo, diminuir os riscos de implosão em caso de maiores tensões durante o
120 transporte de água no xilema secundário (Hacke & Sperry, 2001; Baas et al., 2004;
121 Jacobsen et al., 2007). Além disso, uma rede densa de fibras poderia compensar áreas
122 mais frágeis do xilema secundário composto por vasos largos ou mais adensados
123 (Hacke & Sperry, 2001).

124 2. Variação intraespecífica do xilema secundário entre procedências

125 O termo procedência denota o local de origem de uma determinada espécie
126 (Zobel & Jett, 1995). Segundo os autores, o termo procedência não deve ser utilizado
127 como sinônimo de fonte de sementes, termo que remete ao local onde as sementes de
128 uma determinada espécie foram coletadas, sendo independente da população de origem
129 procedência. Teste de procedências é a expressão utilizada na área florestal para os
130 experimentos de jardim comum com populações de espécies arbóreas originárias de
131 diferentes localizações geográficas (Matyas, 1996) e que são cultivadas em plantios
132 homogêneos.

133 O interesse em estudar a influencia da procedência no crescimento e na forma
134 das árvores crescidas num mesmo ambiente teve início há mais de duzentos anos devido

135 ao acentuado declínio no suprimento de madeira de carvalho e pinus de boa qualidade
136 para o uso na construção naval (Langlet, 1971; Matyas, 1996). O primeiro teste de
137 procedências foi instalado no ano de 1745, pelo inspetor geral da marinha francesa e
138 proeminente botânico e agrônomo, Henri Louis Duhamel du Monceau. O teste de
139 procedências foi realizado com pinheiro-da-Escócia proveniente de sementes originárias
140 de províncias bálticas, de regiões da Rússia, Escócia e de várias outras regiões da
141 Europa central. Entretanto, não há registros na literatura se as plantas deste trabalho
142 pioneiro sobreviveram (Langlet, 1971).

143 Além do uso comercial das árvores cultivadas como teste de procedências, a
144 composição de plantios com diferentes procedências também são realizados com
145 propósitos de conservação *ex situ* de espécies florestais de importância econômica e
146 para a formação de bancos de germoplasma, que podem ser utilizados em programas de
147 reflorestamento (Kageyama, 1987). Nas últimas décadas, testes de procedências têm
148 sido utilizados para investigar potenciais respostas de características do xilema
149 secundário e de crescimento das árvores às mudanças climáticas (ver Schreiber et al.,
150 2011; Corcuera et al., 2011; Wortemann et al., 2011; Eilmann et al., 2013; 2014; López
151 et al., 2013; Schreiber, Hacke & Hamann, 2015). Os resultados destes estudos têm
152 permitido a identificação de procedências com alta produtividade e tolerantes à seca,
153 que poderão ser utilizadas em programas de migração assistida de espécies arbóreas de
154 regiões temperadas de importância econômica (Eilmann et al., 2013; 2014; Schreiber,
155 Hacke & Hamann, 2015).

156 Estudos sobre a variabilidade da estrutura anatômica do xilema secundário em
157 diferentes procedências têm sido restritos às características dos vasos, em especial ao
158 diâmetro dos vasos. O diâmetro dos vasos de *Populus tremuloides* Michx. (Schreiber et
159 al., 2011) e *Fagus sylvatica* (Eilmann et al., 2014) foi altamente conservado em árvores
160 de diferentes procedências de ambas as espécies, sugerindo que o diâmetro dos vasos é
161 altamente controlado pelo genótipo. Entretanto, como os estudos de Schreiber et al.
162 (2011) e Eilmann et al., (2014) foram realizados com árvores diferentes procedências
163 crescidas em apenas um local, autores não puderam identificar a influencia do ambiente
164 no diâmetro dos vasos. Assim, para decompor os efeitos do ambiente e da variação
165 genética no diâmetro dos vasos, Schreiber, Hacke & Hamann (2015) compararam seis
166 procedências de *Populus tremuloides* crescidas em quatro locais. Os autores observaram
167 que a variação no diâmetro dos vasos é influenciada pelos fatores ambientais e pela

168 interação do genótipo com o ambiente, sugerindo também alto grau de plasticidade para
169 esta característica.

170 Os efeitos do genótipo e do ambiente no diâmetro dos vasos também foi
171 estudado por Fisher et al. (2007) em árvores de diferentes populações de *Metrosideros*
172 *polymorpha* Gaud. Primeiramente, os autores compararam o diâmetro dos vasos em
173 árvores de três populações naturais em diferentes altitudes: altitude alta, média e baixa;
174 2.469, 1.280 e 107 m, respectivamente. O diâmetro dos vasos foi menor em árvores da
175 população de alta altitude quando comparado às árvores em altitudes média e baixa.
176 Posteriormente, os autores compararam o diâmetro dos vasos das árvores das
177 populações em três altitudes (alta, média e baixa) com o diâmetro dos vasos de plantas
178 jovens oriundas de sementes germinadas destas populações cultivadas em experimento
179 de jardim comum instalado em altitude média (1190 m). As plantas jovens de alta
180 altitude crescidas em experimento de jardim comum tiveram vasos mais largos quando
181 comparado à sua população parental. Entretanto, o diâmetro dos vasos das plantas
182 jovens de alta altitude crescidas em experimento de jardim comum foi menor quando
183 comparado às plantas jovens das populações de média e baixa altitude. Isto demonstrou
184 que o diâmetro dos vasos nesta espécie tem alta predisposição genética, que distingue
185 árvores de alta altitude daquelas de média e baixa altitude, e respondem às condições
186 ambientais de crescimento, onde árvores procedentes de alta altitude em experimento de
187 jardim comum formaram vasos com diâmetro levemente maiores do que sua população
188 parental. A explicação funcional dada pelos autores foi que árvores com vasos mais
189 estreitos em alta altitude podem ter sido selecionadas durante os eventos de
190 congelamento. Nestas condições, vasos mais largos são mais propensos a falhas
191 hidráulicas devido à embolismos causados pelo congelamento. Estes resultados
192 demonstraram que a variação no diâmetro dos vasos nas populações estudadas foi
193 causada pela combinação da adaptação local, evidenciada pela diferença entre as
194 populações, e pela plasticidade às novas condições de crescimento (Alberto et al., 2013;
195 López et al., 2013).

196 Além do diâmetro dos vasos, outras características anatômicas do xilema
197 secundário podem variar entre procedências. Diferença no diâmetro total das fibras,
198 altura e largura dos raios foram observados em procedências de *Gallesia integrifolia*
199 (Spreng.) Harms por Longui et al. (2011), tais diferenças foram atribuídas ao local de
200 origem das procedências e interpretadas como características com alta predisposição
201 genética nesta espécie. Em trabalho similar, Caum (2013) observou variação no

202 diâmetro total e no diâmetro do lúmen das fibras, na área transversal ocupada por
203 parênquima e no índice de agrupamento dos vasos entre procedências de *Cordia*
204 *trichotoma* (Vell.) Arráb. ex Steud. Além disso, a autora observou interferência do
205 genótipo nas características qualitativas do xilema secundário, com a presença de vasos
206 geniculados nos indivíduos da procedência de local com maior restrição hídrica.

207 Ao comparar seis populações de *Pinus pinaster* Aiton em dois plantios,
208 Corcuera et al. (2011) forneceram evidências da variabilidade fenotípica entre
209 populações na resistência ao embolismo induzido pela seca e na condutividade
210 hidráulica. Populações de locais mésicos tiveram resistência ao embolismo similares às
211 populações de locais secos quando crescidas em plantios com condições descritas como
212 xéricas. Por outro lado, em plantio com condições mésicas, as populações de ambiente
213 mésico tiveram menor resistência a embolismos e maior condutividade hidráulica,
214 enquanto que as populações de locais secos tiveram pouca plasticidade nestes traços,
215 com valores similares ao registrado no plantio xérico. Os autores enfatizaram que além
216 das diferenças observadas nos traços do xilema secundário entre procedências, estas
217 procedências podem diferir na amplitude de variação de uma determinada característica.

218 3. Espécie de estudo

219 *Balfourodendron riedelianum* (Engler) Engler (Rutaceae) é espécie arbórea,
220 secundária tardia, de grande porte, com caule de até 32 m de altura e 80 cm de diâmetro
221 à altura do peito. Popularmente conhecida como pau-marfim ou marfim, está presente
222 principalmente, em Floresta Estacional Semidecídua, mas também ocorre na Floresta
223 Ombrófila Mista (Carvalho, 2003). Apresenta ocorrência natural no estado de Mato
224 Grosso do Sul e nos estados do sudeste e sul do Brasil, desde o sul de Minas Gerais ao
225 Rio Grande do Sul, e em áreas do Paraguai oriental e nordeste da Argentina (Pirani,
226 1998; Carvalho, 2003). Ocorre em áreas com precipitação média anual de 1.000 mm a
227 2.200 mm, temperatura média anual de 16,2°C a 22,3°C e solos de fertilidade química
228 alta, profundos, bem drenados, e com textura que varia de franca a argilosa (Carvalho,
229 2003). Perde suas folhas na estação seca, entre os meses de maio a agosto, ou seja, é
230 espécie decídua. A brotação e a floração ocorrem no mesmo período, com início no
231 final da estação seca e se estende até o mês de outubro (Maria, 2002).

232 Os indivíduos desta espécie apresentam caule principal ereto, com casca externa
233 de textura fina e de coloração cinza a parda-acizentada (Fig. 1A). Suas folhas são
234 compostas trifolioladas com disposição oposta, folíolos oblongos a elípticos, com ápice

235 acuminado e base arredondada, margem inteira a levemente revoluta (Fig. 1B),
 236 apresentando pontos translúcidos no limbo foliar (Pirani, 1998). As inflorescências são
 237 terminais, ramificadas e de coloração branco-amareladas (Fig. 1B), com fruto do tipo
 238 sâmara (Pirani, 1998). O xilema secundário é denso, com cerne de coloração amarelada
 239 (Fig. 1C), odor ausente e baixa resistência ao apodrecimento e ataque de organismos
 240 xilófagos (Richter & Dallwitz, 2000). O xilema secundário possui grande valor
 241 econômico, é empregado na fabricação de móveis de luxo, molduras, guarnições
 242 internas, portas, artefatos domésticos, laminados e na construção civil (Lorenzi, 1992).
 243 Além disso, a espécie é utilizada em projetos paisagísticos de parques e praças e em
 244 reflorestamentos para recuperação ambiental (Lorenzi, 1992).

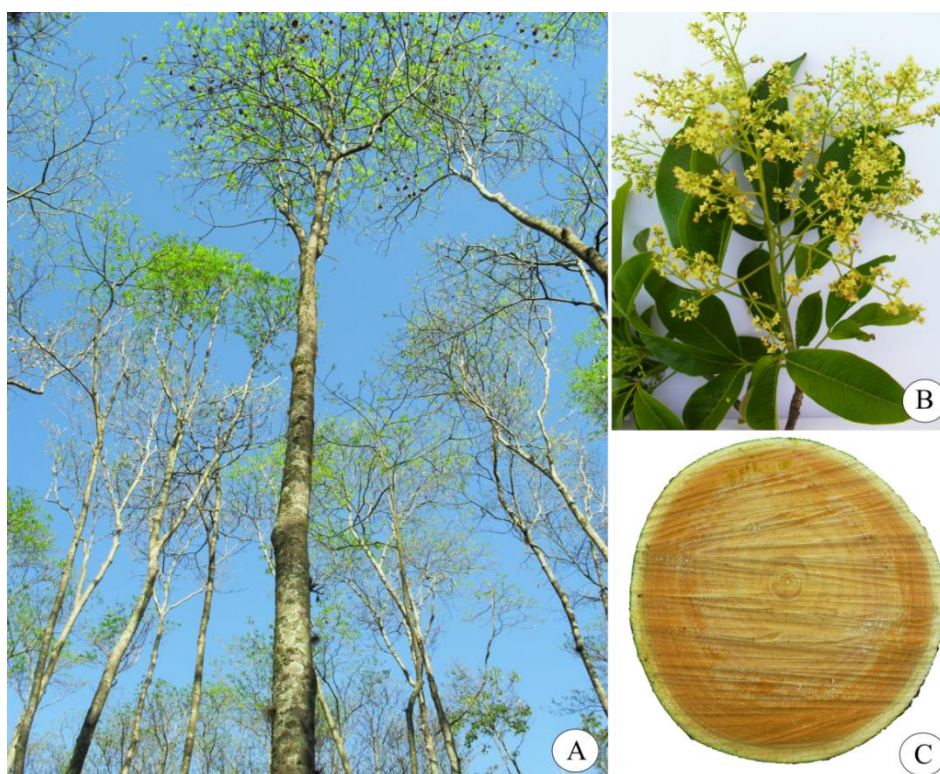


Fig. 1. *Balfourodendron riedelianum*. A. Aspecto geral de indivíduos cultivados em plantio homogêneo. B. Ramo com folhas trifolioladas com ápice acuminado e base arredondada e flores de coloração amarelada, reunidas em inflorescência terminal e ramificada. C. Disco recém coletado à altura do peito (1,30m), evidenciando a coloração amarelada do cerne.

245 As árvores de *B. riedelianum* utilizadas neste estudo foram coletadas em plantios
 246 homogêneos instalados em Unidades Experimentais do Instituto Florestal de São Paulo
 247 (Fig. 2). Os plantios da espécie fazem parte do Programa de Melhoramento Genético
 248 Florestal do Instituto Florestal de São Paulo, denominado “essências nativas”. O
 249 Programa de Melhoramento Genético teve a finalidade de definir prioridades para o

250 melhoramento genético, estabelecer áreas para a implantação de pomares de sementes,
 251 bancos clonais, testes de procedências e outras atividades inerentes ao melhoramento de
 252 espécies florestais de interesse econômico (Gurgel-Garrido et al., 1997). Para o
 253 Programa de Melhoramento Genético Florestal de espécies nativas, denominado
 254 “essências nativas”, foram selecionadas 24 espécies consideradas prioritárias devido à
 255 redução populacional em ambiente nativo e conseqüentemente, o estreitamento da base
 256 genética destas espécies (Gurgel-Garrido et al., 1997). Além dos objetivos já
 257 apresentados, os testes de procedências com espécies nativas têm sido utilizados para a
 258 avaliação da procedência na qualidade da madeira (Lima et al., 2014; Longui et al.
 259 2017) e na estrutura anatômica do xilema secundário (Longui et al., 2010; Caum, 2013).

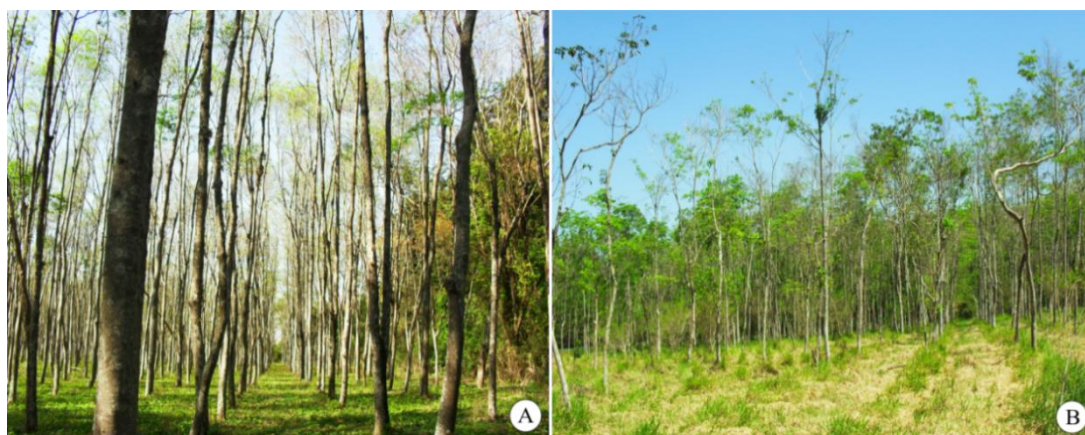


Fig. 2. Plantios homogêneos de *Balfourodendron riedelianum*. A. Estação Experimental de Luís Antônio e B. Estação Experimental de Pederneiras.

260 Referências

- 261 Alberto, F.J., Aitken, S.N., Alía, R. González-Martínez, S.C., Hänninen H., Kremer, A.
 262 et al. (2013) Potential for evolutionary responses to climate change - evidence
 263 from tree populations. *Global Change Biology* **19**, 1645–1661. doi:
 264 <http://10.0.4.87/gcb.12181>
- 265 Alves, E.S. & Angyalossy-Alfonso, V. (2000) Ecological trends in the wood anatomy of
 266 some Brazilian species. 1. Growth rings and vessels. *IAWA journal* **21**, 3–30. doi:
 267 [10.1078/0367-2530-0058](https://doi.org/10.1078/0367-2530-0058)
- 268 Alves, E.S. & Angyalossy-Alfonso, V. (2002) Ecological trends in the wood anatomy of
 269 some Brazilian species. 2. Axial parenchyma, rays and fibres. *IAWA Journal* **23**,
 270 391–418. doi: [10.1163/22941932-90000311](https://doi.org/10.1163/22941932-90000311)
- 271 Anderegg, W.R.L. (2015) Spatial and temporal variation in plant hydraulic traits and
 272 their relevance for climate change impacts on vegetation. *New Phytologist* **205**,
 273 1008–1014. doi: [10.1111/nph.12907](https://doi.org/10.1111/nph.12907)

- 274 Baas, P. & Carlquist, S. (1985) A comparison of the ecological wood anatomy of the
275 floras of Southern California and Israel. *IAWA Bulletin* **6**, 349–353. doi:
276 10.1163/22941932-90000961
- 277 Baas, P., Ewers, F.W., Davis, S.D., & Wheeler, E. (2004) Evolution of xylem
278 physiology. In A. R. Hemley & I. Poole (Eds.). *The evolution of plant physiology*.
279 Elsevier Academic Press., Amsterdam.
- 280 Baas, P., Werker, E. & Fahn, A. (1983) Some ecological trends in vessel characters.
281 *IAWA Bulletin* n.s. **4**, 141–159. doi: 10.1163/22941932-90000407
- 282 Barajas-Morales, J. (1985) Wood structural differences between trees of two Tropical
283 Forests in Mexico. *IAWA Journal* **6**, 355–364. doi: 10.1163/22941932-90000962
- 284 Barajas-Morales, J. (1987) Wood specific gravity in species from tropical Forests in
285 Mexico. *IAWA Bulletin* **8**, 143–148. doi: 10.1163/22941932-90001041
- 286 Bissing, D.R. (1982) Variation in qualitative anatomical features of the xylem of
287 selected dicotyledonous woods in relation to water availability. *Bulletin of the*
288 *Torrey Botanical Club* **5**, 371–384. doi: 10.2307/2995983
- 289 Blagitz, M. (2017) Anatomia caulinar de *Zanthoxylum rhoifolium* Lam. (Rutaceae) e
290 *Moquiniastrum polymorphum* (Less.) G. Sancho (Asteraceae) que ocorrem em
291 Cerrado e Mata Atlântica. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita
292 Filho.”
- 293 Borchert, R. & Pockman, W.T. (2005) Water storage capacitance and xylem tension in
294 isolated branches of temperate and tropical trees. *Tree Physiology* **25**, 457–466.
295 doi: 10.1093/treephys/25.4.457
- 296 Bosio, F., Soffiatti, P., & Boeger, M. R. T. (2010) Ecological wood anatomy of *Miconia*
297 *sellowiana* (Melastomataceae) in three vegetation types of Paraná state, Brazil.
298 *IAWA Journal* **31**, 179–190. doi: 10.1163/22941932-90000015
- 299 Carlquist, S. (1977) Ecological factors in wood evolution: a floristic approach.
300 *American Journal of Botany* **64**, 887–895.
- 301 Carlquist, S. (2001) *Comparative wood anatomy: systematic, ecological, and*
302 *evolutionary aspects of dicotyledon wood*. Springer-Verlag.
- 303 Carlquist, S. (2012) How wood evolves: a new synthesis. *Botany* **90**, 901–940. doi:
304 10.1139/b2012-048
- 305 Carlquist, S. (2015) Living cells in wood. 1. Absence , scarcity and histology of axial
306 parenchyma as keys to function. *Botanical Journal of the Linnean Society* **177**,
307 291–321. doi: 10.1111/boj.12247

- 308 Carlquist, S. & Hoekman D.A. (1985) Ecological wood anatomy of the woody-Southern
309 Californian flora. *IAWA Bulletin* 6, 319–347. doi: 10.1163/22941932-90000960
- 310 Carvalho, P. (2003) *Espécies arbóreas brasileiras*. Colombo: Embrapa Floresta.
- 311 Caum, C. 2013. Anatomia comparada da madeira de *Cordia trichotoma* (Vell.) Arráb.
312 ex Steud. (Boraginaceae) provenientes de sementes de duas procedências e
313 análises de anéis de crescimento. Universidade Estadual Paulista “Júlio de
314 Mesquita Filho.”
- 315 Chave, J., Coomes, D., Jansen, S. Lewis, S.L., Swenson, N.G. & Zanne, A.E. (2009)
316 Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12, 351–366.
317 doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x
- 318 Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T.J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R. et al. (2012)
319 Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491, 752–5.
320 doi: 10.1038/nature11688
- 321 Choat, B., Sack, L. & Holbrook, N.M. (2007) Diversity of hydraulic traits in nine
322 *Cordia* species growing in tropical forests with contrasting precipitation. *New*
323 *Phytologist* 175, 686–698. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02137.x
- 324 Corcuera, L., Cochard, H., Gil-Pelegrin, E. & Notivol, E. (2011) Phenotypic plasticity in
325 mesic populations of *Pinus pinaster* improves resistance to xylem embolism (P₅₀)
326 under severe drought. *Trees - Structure and Function* 25, 1033–1042. doi:
327 10.1007/s00468-011-0578-2
- 328 Dória, L.C., Podadera, D.S., Batalha, M.A., Lima, R.S. & Marcati, C.R. (2016) Do
329 woody plants of the Caatinga show a higher degree of xeromorphism than in the
330 Cerrado? *Flora* 224, 244–251. doi: 10.1016/j.flora.2016.09.002
- 331 Eilmann, B., Sterck, F., Wegner, L., de Vries, S.M.G., Von Arx, G., Mohren, G.M.J.,
332 den Ouden, J. & Sass-Klaassen, U. (2014) Wood structural differences between
333 northern and southern beech provenances growing at a moderate site. *Tree*
334 *Physiology* 34, 882–893. doi: 10.1093/treephys/tpu069
- 335 Eilmann, B., de Vries, S.M.G., den Ouden, J., Mohren, G.M.J. & Sauren, P. (2013)
336 Origin matters! Difference in drought tolerance and productivity of coastal
337 Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) provenances. *Forest Ecology and*
338 *Management* 302, 133–143. doi: 10.1016/j.foreco.2013.03.031
- 339 Fisher, J.B., Goldstein, G., Jones T.J. & Cordell, S. (2007) Wood vessel diameter is
340 related to elevation and genotype in the Hawaiian tree *Metrosideros polymorpha*
341 (Myrtaceae). *American Journal of Botany* 94:709–715. doi: 10.3732/ajb.94.5.709

- 342 Fritts, H.C. (1976) *Tree rings and climate*. Acad. Press, New York.
- 343 Gurgel-Garrido, L.M.A., Siqueira, A.C.M.F., Cruz, S.F., Romanelli, R.C., Etori, L.C.,
344 Crestana, C.S.M. et al. (1997) Programa de melhoramento genético florestal. *IF*
345 *Série de Registros* **18**, 1–53.
- 346 Hacke, U.G. & Sperry J.S. (2001) Functional and ecological xylem anatomy.
347 *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **4**, 97–115. doi:
348 10.1078/1433-8319-00017
- 349 Hacke, U.G., Sperry, J.S., Ewers, B.E., Ellsworth, D.S., Schäfer, K.V.R. & Oren, R.
350 (2000) Influence of soil porosity on water use in *Pinus taeda*. *Oecologia* **124**,
351 495–505. doi: 10.1007/PL00008875
- 352 Hacke, U.G., Sperry, J.S., Pockman, W.T., Davis, S.D. & McCulloh, K.A. (2001)
353 Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion
354 by negative pressure. *Oecologia* **126**, 457–461. doi: 10.1007/s004420100628
- 355 Hacke, U.G., Sperry, J.S., Wheeler, J.K. & Castro L (2006) Scaling of angiosperm
356 xylem structure with safety and efficiency. *Tree physiology* **26**, 689–701. doi:
357 10.1093/treephys/26.6.689
- 358 Hufford, K.M. & Mazer, S.J. (2003) Plant ecotypes: genetic differentiation in the age of
359 ecological restoration. *Trends in Ecology and Evolution* **18**, 147–155. doi:
360 10.1016/S0169-5347(03)00002-8
- 361 IPCC (2014) Climate Change: Impacts, adaptation, and vulnerability. Part A: Global
362 and sectoral aspects. Contribution of working group II to the fifth assessment
363 report of the intergovernmental panel on climate change, In Field, C.B., V.R.
364 Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee,
365 K.L. et al. (Eds.), Cambridge, p. 1132.
- 366 Jacobsen, A.L., Pratt, R.B., Ewers F.W. & Davis, S.D (2007) Cavitation resistance
367 among 26 chaparral species of southern California. *Ecological Monographs* **77**,
368 99–115. doi: 10.1890/05-1879
- 369 James, S.A., Meinzer, F.C., Goldstein, G., Woodruff, D., Jones, T., Restom, T. et al.
370 (2003) Axial and radial water transport and internal water storage in tropical
371 forest canopy trees. *Oecologia* **134**, 37–45. doi: 10.1007/s00442-002-1080-8
- 372 Kageyama, P.Y. (1987) Conservação in situ de recursos genéticos de plantas. *IPEF*,
373 *Piracicaba* 35:7–37.
- 374 Langlet, O. (1971) Two hundred years genecology. *Taxon* **20**, 653–722. doi:
375 10.2307/1218596

- 376 Leal, S., Wimmer, R., Pereira H. & Grabner, M. (2003) Clonal and site variation of
377 vessels in 7-year-old *Eucalyptus globulus*. *IAWA Journal* **24**, 185–195. doi:
378 10.1163/22941932-90000331
- 379 Lens, F., Luteyn, J.L., Smets, E. & Jansen, S. (2004) Ecological trends in the wood
380 anatomy of Vaccinioideae (Ericaceae s.l.). *Flora* **199**, 309–319. doi: 0.1078/0367-
381 2530-0058
- 382 Lima, R.S., de Oliveira, P.L. & Rodrigues, L.R. (2009) Anatomia do lenho de
383 *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Leguminosae-Mimosoideae)
384 ocorrente em dois ambientes. *Revista Brasileira de Botânica* **32**, 361–374. doi:
385 10.1590/S0100-84042009000200015
- 386 Lima, I.L., Longui, E.L., Freitas, M.L.M., Zanatto, A.C.S., Zanata, M., Florsheim,
387 S.M>B. & Bortoletto Jr., G. (2014) Physical-mechanical and anatomical
388 characterization in 26-year-old *Eucalyptus resinifera* Wood. *Floresta e Ambiente*
389 **21**, 91-98. doi: 10.4322/floram.2014.006
- 390 Lindorf, H. (1994) Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical
391 forest. *IAWA Journal* **15**, 361–376. doi: 10.1163/22941932-90001370
- 392 Longui, E.L., de Lima, I.L., Andrade, I.M., Freitas, M.L., Florsheim, S.M.B., Zanatto,
393 A.C.S. & da Silva, F.G. (2011) Seed provenance influences the wood structure of
394 *Gallesia integrifolia*. *IAWA Journal* **32**, 361–374. doi: 10.1163/22941932-
395 90000064
- 396 Longui, E.L., Pires, G.P.T., Ballarin, A.W. & Machado, A.R. (2017) Shear strength
397 parallel to grain with distinct ray orientation on four Brazilian wood species.
398 *European Journal of Wood and Wood Products* **75**, 663–665. doi:
399 10.1007/s00107-016-1129-8
- 400 López, R., de Heredia, U. L., Collada, C., Cano, F.J., Emerson, B.C., Cochard, H. & Gil,
401 L. (2013) Vulnerability to cavitation, hydraulic efficiency, growth and survival in
402 an insular pine (*Pinus canariensis*). *Annals of Botany* **111**, 1167–1179. doi:
403 10.1093/aob/mct084
- 404 Lorenzi, H. (1992) *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas*
405 *arbóreas nativas do Brasil*. Nova Odessa: Plantarum.
- 406 Luchi, A.E. (2004) Anatomia do lenho de *Croton urucurana* Baill. (Euphorbiaceae) de
407 solos com diferentes níveis de umidade. *Revista Brasileira de Botânica* **27**, 271–
408 280. doi: 10.1590/S0100-84042004000200007

- 409 Luchi, A.E. (2011) Quantitative features of *Cedrela odorata* L. wood (Meliaceae).
410 *Revista Brasileira de Botânica* **34**, 403–410. doi: 10.1590/S0100-
411 84042011000300013
- 412 Luchi, A.E., Silva, L.C.P. & Moraes, M. (2005) Anatomia comparada do lenho de
413 *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. em áreas de cerrado e de plantação de *Pinus*
414 *elliottii* Engelm. *Revista Brasileira de Botânica* **28**, 809–820. doi: 10.1590/S0100-
415 84042005000400015
- 416 Marcati, C.R., Angyalossy-Alfonso, V. & Benetati, L.(2001) Anatomia comparada do
417 lenho de *Copaifera langsdorfii* Dedf. (Leguminosae-Caesalpinioideae) de floresta
418 e cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* **24**, 311–320. doi: 10.1590/S0100-
419 84042001000300010
- 420 Maria, V.R.P. (2002) Estudo da periodicidade do crescimento, fenologia e relação com
421 a atividade cambial de espécies arbóreas tropicais de florestas estacionais
422 semidecíduais. Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade
423 de São Paulo.
- 424 Mattheck, C. (1995) Biomechanical optimum in woody stems. In B.L. Gartner, (ed).
425 *Plant stems: physiology and functional morphology*. Academic Press, New York.
- 426 Matyas, C. (1996) Climatic adaptation of trees: rediscovering provenance tests.
427 *Euphytica* **92**, 45–54.
- 428 Metcalfe, C. & Chalk, L. (1983) *Anatomy of the Dicotyledond. II. Wood structure and*
429 *conclusion of the general introduction*. 2a. Clarendon Press, Oxford.
- 430 Morris, H., Gillingham, M.A.F, Plavcová, L., Gleason, S.M., Olson, M.E., Coomes,
431 D.A et al. (2018) Vessel diameter is related to amount and spatial arrangement of
432 axial parenchyma in woody angiosperms. *Plant, Cell & Environment* **41**, 245–
433 260. doi: 10.1111/pce.13091
- 434 Morris, H., Plavcová, L., Cvecko, P., Fichtler, E., Gillingham, M., Martínez-Cabrera, H.
435 et al. (2016) A global analysis of parenchyma tissue fractions in secondary xylem
436 of seed plants. *New Phytologist* **209**, 1553–1565. doi: 10.1111/nph.13737
- 437 Nardini, A., Salleo, S.& Jansen, S. (2011) More than just a vulnerable pipeline: xylem
438 physiology in the light of ion-mediated regulation of plant water transport.
439 *Journal of Experimental Botany* **62**, 4701–4718. doi: 10.1093/jxb/err208
- 440 van den Oever, L., Baas, P. & Zandee, M. (1981) Comparative wood anatomy of
441 *Symplocos* and latitude and altitude of provenance. *IAWA Bulletin* **2**, 3–24.

- 442 den Outer, R.W. & van Veenendaal, W.L.H. (1976) Variation in wood anatomy of
443 species with a distribution covering both rain forest and savanna areas of the Ivory
444 Coast, west-Africa. In P. Baas, Bolton, A.J. & Catling, D. M. (eds). *Wood*
445 *structure in biological and technological research*. Leiden Bot. Leiden University
446 Press, Leiden. Pages 182–195
- 447 Pfautsch, S., Harbusch, M., Wesolowski, A., Smith, R., Macfarlane, C., Tjoelker, M.G.
448 et al. (2016) Climate determines vascular traits in the ecologically diverse genus
449 *Eucalyptus*. *Ecology Letters* **19**, 240–248. doi: 10.1111/ele.12559
- 450 Pirani, J.R. (1998) A revision of *Helietta* and *Balfourodendron* (Rutaceae-Pteleinae).
451 *Brittonia* **50**, 348–380.
- 452 Plavcová, L. & Hacke, U.G. (2012) Phenotypic and developmental plasticity of xylem
453 in hybrid poplar saplings subjected to experimental drought, nitrogen fertilization,
454 and shading. *Journal of Experimental Botany* **63**, 695–709. doi:
455 10.1093/jxb/err313
- 456 Plavcová, L., Jansen, S., Klepsch, M. & Hacke U. G. (2013) Nobody's perfect: can
457 irregularities in pit structure influence vulnerability to cavitation? *Frontiers in*
458 *plant science* **4**, 453. doi: 10.3389/fpls.2013.00453
- 459 Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J.C., Peña-Claros, M. et al.
460 (2010) The importance of wood traits and hydraulic conductance for the
461 performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New*
462 *Phytologist* **185**, 481–492. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x
- 463 Richter, H. & Dallwitz, M. (2000) *Commercial timbers: descriptions, illustrations,*
464 *identification, and information retrieval*. <http://delta-intkey.com>.
- 465 Salleo, S., Lo Gullo, M. A. Trifiló, P. & Nardini, A. (2004) New evidence for a role of
466 vessel-associated cells and phloem in the rapid xylem refilling of cavitated stems
467 of *Laurus nobilis* L. *Plant, Cell and Environment* **27**, 1065–1076. doi:
468 10.1111/j.1365-3040.2004.01211.x
- 469 Scholz, A., Stein, A. Choat, B. & Jansen, S. (2014) How drought and deciduousness
470 shape xylem plasticity in three Costa Rican woody plant species. *IAWA Journal*
471 **35**, 337–355. doi: 10.1163/22941932-00000070
- 472 Schreiber, S.G., Hacke, U.G. & Hamann, A. (2015) Variation of xylem vessel diameters
473 across a climate gradient: Insight from a reciprocal transplant experiment with a
474 widespread boreal tree. *Functional Ecology* **29**, 1392–1401. doi: 10.1111/1365-
475 2435.12455

- 476 Schreiber, S.G., Hacke, U.G., Hamann, A. & Thomas, B. R. (2011) Genetic variation of
477 hydraulic and wood anatomical traits in hybrid poplar and trembling aspen. *New*
478 *Phytologist* **190**, 150–160. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03594.x
- 479 Sonsin, J.O., Gasson, P.E., Barros, C.F. & Marcati, C.R. (2012) A comparison of the
480 wood anatomy of 11 species from two cerrado habitats (cerrado *s.s.* and adjacent
481 gallery forest). *Botanical Journal of the Linnean Society* **170**, 257–276. doi:
482 10.1111/j.1095-8339.2012.01282.x
- 483 Sperry, J. S., Hacke, U.G. & Pittermann, J. (2006) Size and function in conifer tracheids
484 and angiosperm vessels. *American Journal of Botany* **93**, 1490–1500. doi:
485 10.3732/ajb.93.10.1490
- 486 Spicer, R. (2014) Symplasmic networks in secondary vascular tissues: Parenchyma
487 distribution and activity supporting long-distance transport. *Journal of*
488 *Experimental Botany* **65**, 1829–1848. doi: 10.1093/jxb/ert459
- 489 Spicer, R. & Holbrook, N.M. (2007) Parenchyma cell respiration and survival in
490 secondary xylem: Does metabolic activity decline with cell age? *Plant, Cell and*
491 *Environment* **30**, 934–943. doi: 10.1111/j.1365-3040.2007.01677.x
- 492 Spichiger, R., Calenge, C. & Bise B. (2004) Geographical zonation in the Neotropics of
493 tree species characteristic of the Paraguay-Paraná Basin. *Journal of Biogeography*
494 **31**, 1489–1501. doi: 10.1111/j.1365-2699.2004.01071.x
- 495 Tyree, M.T., Davis, S.D. & Cochard, H. (1994) Biophysical perspectives of xylem
496 evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to
497 dysfunction? *IAWA Journal* **15**, 335–360. doi: 10.1163/22941932-90001369
- 498 Tyree, M. & Zimmermann, M. (2002) *Xylem structure and the ascent of sap*. New
499 York, NY, USA: Springer-Verlag.
- 500 Webber, I.E. (1936) The woods of sclerophyllous and desert shrubs of California.
501 *American Journal of Botany* **23**, 181–188.
- 502 Wheeler, E.A., Baas, P. & Rodgers, S. (2007). Variations in dicot wood anatomy: a
503 global analysis based on the insidewood database. *IAWA Journal* **28**, 229–258.
504 doi: 10.1163/22941932-90001638
- 505 Wheeler, J.K., Sperry, J.S. Hacke, U.G. & Hoang, N. (2005) Inter-vessel pitting and
506 cavitation in woody Rosaceae and other vessel led plants: a basis for a safety
507 versus efficiency trade-off in xylem transport. *Plant, Cell and Environment* **28**,
508 800–812. doi: 10.1111/j.1365-3040.2005.01330.x

- 509 Wortemann, R., Herbette, S., Barigah, T.S., Fumanal, B., Alia, R., Ducousso, A.,
510 Gomory, D. et al. (2011) Genotypic variability and phenotypic plasticity of
511 cavitation resistance in *Fagus sylvatica* L. across Europe. *Tree Physiology* **31**,
512 1175–1182. doi: 10.1093/treephys/
513 Zimmermann, M. (1983) *Xylem structure and the ascent of sap*. Springer-Verlag.,
514 Berlin, Germany, New York, USA.
515 Zobel, B.J. & Jett, J.B. (1995) *Genetics of wood production*. Springer, Berlin.

Conforme estabelecido pelo Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica) instrução normativa Nº 01/2014 os resultados obtidos estão apresentados em Capítulo, na forma de artigo da revista selecionada para publicação.

Capítulo 1. Efeitos da procedência e da variabilidade ambiental nas características do xilema secundário e no crescimento de árvores de *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl. (Rutaceae)

Artigo organizado e redigido conforme normas da revista *Functional Ecology*

1 **Efeitos da procedência e da variabilidade ambiental nas características do**
2 **xilema secundário e no crescimento de árvores de *Balfourodendron riedelianum***
3 **(Engl.) Engl. (Rutaceae)**

4 Jane Rodrigues da Silva, Eduardo Luís Longui e Carmen Regina Marcati

5 **Resumo:**

6 1. A habilidade de espécies arbóreas em ajustar as características do xilema secundário
7 em diferentes ambientes é essencial para maximizar o seu crescimento e sobrevivência.
8 A variabilidade ambiental e competição interespecífica são fatores seletivos que
9 induzem a plasticidade fenotípica e a adaptação local.

10 2. Avaliamos a influencia do local de origem e os efeitos das condições ambientais nas
11 características do xilema secundário e no crescimento de árvores adultas de
12 *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl. (Rutaceae). Utilizamos amostras de xilema
13 secundário de três procedências dessa espécie replicadas em dois plantios. Os plantios
14 foram estabelecidos ao mesmo tempo e em forma de teste de procedências. Testamos o
15 efeito da procedência e do ambiente por meio de análise de permutação e comparamos
16 as características de crescimento e do xilema secundário entre as procedências e entre os
17 plantios por meio de análise de variância.

18 3. As árvores descendentes do local seco apresentaram características que indicam
19 maior segurança no transporte de água no xilema secundário: vasos estreitos, agrupados
20 e em maior densidade, pontoações intervasculares menores e com aberturas estreitas,
21 raios baixos e numerosos e menor condutividade hidráulica potencial. As árvores
22 descendentes de locais mésicos apresentaram características que indicam maior
23 eficiência no transporte de água: vasos largos, menos agrupados e em menor densidade,
24 pontoações intervasculares maiores e com aberturas largas, raios altos e pouco
25 numerosos e maior condutividade hidráulica potencial. Estes resultados refletem a
26 adaptação em longo prazo do xilema secundário ao local de origem das procedências.

27 4. Observamos efeito das diferentes condições ambientais dos plantios no crescimento
28 das árvores, nas características dos vasos (diâmetro, comprimento dos elementos de
29 vaso e tamanho das pontoações intervasculares) e no número de raios. Em local com
30 maior disponibilidade de água, as árvores apresentaram maior crescimento em altura e
31 diâmetro do caule e xilema secundário com características que indicam maior eficiência
32 no transporte de água.

33 5. A variação intraespecífica observada em árvores de *B. riedelianum* reflete a
34 adaptação do local de origem das procedências e as respostas plásticas às novas
35 condições ambientais de crescimento.

36 **Palavras-chave:** disponibilidade hídrica, mudanças climáticas, plasticidade fenotípica,
37 predisposição genética, teste de procedências.

38 **Introdução**

39 A habilidade de espécies arbóreas com ampla distribuição geográfica em habitar
40 locais com diferentes condições ambientais e climáticas está associada à alta
41 plasticidade fenotípica e algum grau de adaptação local na estrutura anatômica do
42 xilema secundário (López et al., 2013). A disponibilidade de água no ambiente e a
43 competição interespecífica são fatores que influenciam a forma e a função do sistema
44 vascular das plantas (Reich et al., 2003). Em condições de maior disponibilidade de
45 água, as plantas apresentam xilema secundário eficiente no transporte de água,
46 maximizando as trocas gasosas e o crescimento das plantas (Baas et al., 2004). Por
47 outro lado, em locais com maior restrição hídrica, a sobrevivência das plantas depende
48 da habilidade de suportar altas tensões no xilema secundário (Hacke & Sperry, 2001;
49 Sperry, 2003). Nestas condições, as plantas apresentam estrutura anatômica tal que
50 confere maior resistência hidráulica para serem capazes de lidar com recorrentes déficits
51 hídricos, sem sofrer significativos riscos de cavitação induzidos pela seca ou riscos de
52 morte por falhas hidráulicas (Hacke & Sperry, 2001).

53 Uma das questões fundamentais em estudos intraespecíficos do xilema
54 secundário é determinar se as variações observadas nos traços hidráulicos em espécies
55 arbóreas resultam da seleção de diferentes ecótipos devido a heterogeneidade climática
56 e ambiental em sua faixa de distribuição natural ou à plasticidade fenotípica (Baas,
57 Werker & Fahn, 1983; Metcalfe & Chalk, 1983; Anderegg, 2015). Uma maneira de
58 separar a influencia do genótipo dos efeitos do ambiente de crescimento das plantas é
59 por meio de experimento de jardim comum replicado em diferentes ambientes (Matyas,
60 1996). Estudos realizados com esta abordagem por Fisher et al. (2007), Corcuera et al.
61 (2011), López et al. (2013) e Schreiber, Hacke & Hamann (2015) mostraram que o local
62 de origem das plantas é um fator importante de seleção para a variabilidade no diâmetro
63 dos vasos e traqueídes. Em geral, populações de locais propensos à seca são mais
64 resistentes ao embolismo e tem menor condutividade hidráulica potencial (Corcuera et

65 al., 2011; Eilmann et al., 2014). Além disso, o local de origem também tem efeito no
66 crescimento das plantas. Plantas oriundas de locais propensos à seca apresentam caule
67 com menor crescimento em altura e diâmetro (O'Brien, Mazanec & Krauss, 2007).
68 Entretanto, as novas condições ambientais de crescimento também influenciam os
69 traços hidráulicos (Wottermann et al., 2011). Em algumas populações, o ambiente
70 permite a expressão do genótipo, intensificando os ajustes nos traços hidráulicos às
71 novas condições de crescimento (Schreiber, Hacke & Hamann, 2015) e outras vezes, o
72 ambiente pode tamponar os efeitos do local de origem das plantas (Corcuera et al.,
73 2011), demonstrando a complexa relação entre o genótipo e o ambiente na determinação
74 das características do xilema secundário.

75 Além disso, o xilema secundário é um tecido formado por diversos tipos
76 celulares (vasos, fibras e parênquimas) que desempenham simultaneamente múltiplas
77 funções (Baas et al., 2004). Variações anatômicas do xilema secundário estão
78 relacionadas às mudanças integradas entre os diferentes tipos celulares para ajustar às
79 condições ambientais (Chave et al., 2009). Por exemplo, em ambientes secos, para
80 minimizar as falhas hidráulicas e evitar o colapso dos vasos devido as maiores tensões
81 no fluxo hídrico, formam-se vasos mais estreitos, numerosos, com paredes celulares
82 espessas que estão, geralmente, imersos em uma densa matriz de fibras (Hacke et al.,
83 2001). Entretanto, maior porcentagem de área ocupada por células estreitas e com
84 paredes espessas no xilema secundário aumenta a resistência mecânica do caule com
85 efeito na densidade da madeira, ao mesmo tempo em que diminui a capacidade de
86 condução de água e de armazenamento, reduzindo o crescimento das plantas (Poorter et
87 al., 2010; Hacke & Sperry, 2001). Por outro, em ambientes com maior disponibilidade
88 de água formam-se vasos largos e com paredes finas que diminuem a estabilidade
89 mecânica do caule, potencializando o transporte de água e a capacidade de crescimento
90 das plantas (Sperry, Hacke & Pitterman, 2006). Porém, a maior parte do que
91 conhecemos acerca da variabilidade e *trade-offs* entre as características do xilema
92 secundário está baseada em comparações interespecíficas (Maherali, Pockman &
93 Jackson, 2004; Jacobsen et al., 2007; Poorter et al., 2010) e pode não ser observado em
94 nível intraespecífico (Martínez-Vilalta et al., 2009; Schuldt et al., 2016).

95 Diante do cenário de mudanças na sazonalidade da precipitação e no aumento na
96 temperatura devido ao aquecimento climático (Magrin et al., 2014), conhecer quais
97 fatores determinam a variação intraespecífica do xilema secundário será importante para
98 prever os impactos que as mudanças climáticas terão na distribuição e sobrevivência

99 de espécies arbóreas com ampla distribuição geográfica. Aqui, investigamos o efeito do
100 local de origem das procedências e das condições ambientais nas características do
101 xilema secundário e no crescimento das árvores (estimado por meio da altura e diâmetro
102 do caule) de *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl. (Rutaceae). Além disso,
103 avaliamos se os *trade-offs* entre as características anatômicas do xilema secundário e o
104 crescimento das plantas já observados em estudos interespecíficos poderiam também
105 ocorrer em nível intraespecífico. Para tal, comparamos a altura e o diâmetro do caule, a
106 densidade da madeira, a condutividade hidráulica potencial e a estrutura anatômica do
107 xilema secundário de árvores maduras de três procedências de *B. riedelianum* replicadas
108 em dois plantios homogêneos.

109 **Material e Métodos**

110 ESPÉCIE DE ESTUDO

111 *Balfourodendron riedelianum* é espécie de árvore, decídua, de crescimento lento
112 e de grande porte, com caule de até 32 m de altura e 80 cm de diâmetro à altura do peito
113 (Pirani, 1998). Espécie característica de Floresta Estacional Semidecídua, distribuída na
114 região Centro Oeste (Mato Grosso do Sul), Sudeste (São Paulo e Minas Gerais) e Sul
115 (Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul) do Brasil, no nordeste da Argentina e leste
116 do Paraguai (Pirani, 1998; Carvalho, 2003; Oliveira-Filho et al., 2006). Ocorre
117 naturalmente em áreas com precipitação média anual de 1.000 mm a 2.200 mm,
118 temperatura média anual de 16,2°C a 22,3°C e cresce em solo de fertilidade química
119 alta, profundos, bem drenados, e com textura que varia de franca a argilosa (Carvalho,
120 2003). Apresenta cerne de coloração amarelada utilizado comercialmente na construção
121 civil e na fabricação de móveis (Lorenzi, 1992).

122 CARACTERIZAÇÃO DOS PLANTIOS

123 As áreas de coleta de árvores de *B. riedelianum* foram dois plantios homogêneos
124 na Estação Experimental de Luís Antônio (Fig. 2A) e na Estação Experimental de
125 Pederneiras (Fig. 2B), áreas administradas pelo Instituto Florestal de São Paulo.

126 A Estação Experimental de Luís Antônio está localizada no município de Luís
127 Antônio, estado de São Paulo (21°40'S e 47°49'W). A altitude média é de 550 m, com
128 relevo plano e declividade em torno de 5%. A região possui inverno seco e verão quente
129 e chuvoso, com precipitação média anual de 1.340 mm, com temperatura mínima de
130 16°C, temperatura média de 23,5°C e temperatura máxima de 30°C (Fig. 1). A estação

131 seca ocorre de maio a setembro (precipitação ≤ 50 mm) e o período chuvoso de
 132 novembro a março. Na região predomina solo do tipo latossolo vermelho escuro, de
 133 textura argilosa (Araújo et al., 2014).

134 A Estação Experimental de Pederneiras está localizada no município de
 135 Pederneiras, estado de São Paulo (22°21' S e 48°46' W). A altitude média do local é de
 136 500 m e com relevo levemente ondulado. A região possui estação seca no inverno e
 137 verão quente e chuvoso, com precipitação média anual de 1.260 mm, com temperatura
 138 mínima de 17°C, temperatura média de 22,6°C e com temperatura máxima podendo
 139 alcançar 34°C (Fig. 1). O solo da área é do tipo latossolo amarelo com fase arenosa
 140 (Kubota et al., 2015).

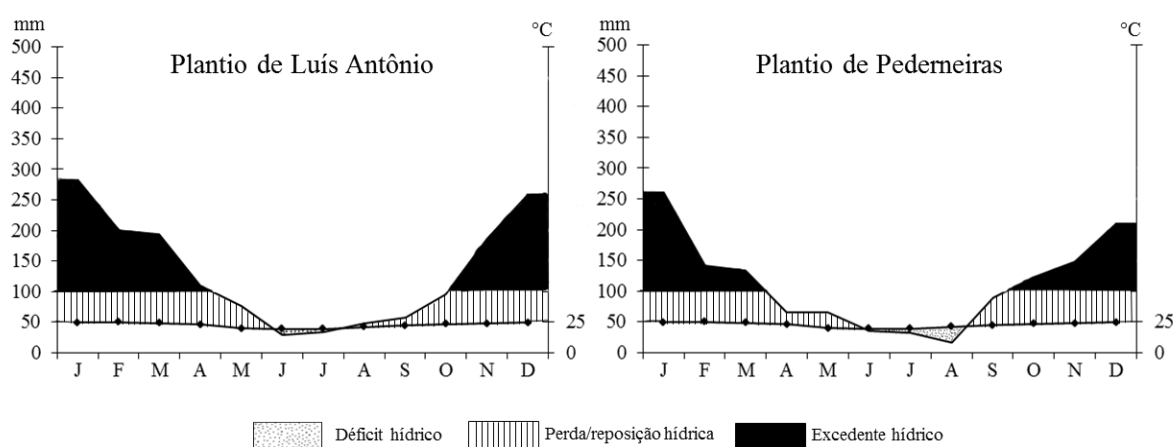


Fig. 1. Diagrama climático de acordo com Walter (1986) da região das áreas de coleta. Médias obtidas entre os períodos de janeiro/2005 até setembro/2015 do INMET - Instituto Nacional de Meteorologia (www.inmet.gov.br) para o plantio de Luís Antônio; IPMet - Centro de Meteorologia de Bauru, UNESP, Bauru para o plantio de Pederneiras.

141 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL DOS PLANTIOS

142 Os plantios homogêneos de árvores de *B. riedelianum* foram instalados no ano
 143 de 1985 nas Estações Experimentais de Luís Antônio e Pederneiras como testes de
 144 procedências e progênies. O delineamento experimental utilizado nestes plantios foi o
 145 de blocos casualizados com seis replicações por procedência de sementes. Os blocos
 146 foram divididos em três subparcelas, e em cada subparcela foram plantadas cinco
 147 árvores por linha de cada progênie das procedências selecionadas. O plantio foi
 148 circundado por duas linhas de bordadura. O espaçamento utilizado foi de 3 x 3 m entre
 149 árvores. As procedências são provenientes de sementes coletadas em três populações
 150 naturais de *B. riedelianum* nos municípios de Bauru e Gália, no estado de São Paulo e
 151 Alvorada do Sul, no estado do Paraná (Gurgel-Garrido et al., 1997)

152 CARACTERIZAÇÃO DOS LOCAIS DE ORIGEM DAS PROCEDÊNCIAS

153 Para a instalação dos plantios homogêneos em foram de testes de procedências
 154 de *B. riedelianum*, foram coletadas sementes de polinização aberta de pelo menos 19
 155 árvores matrizes em populações naturais nos municípios de Alvorada do Sul (AS),
 156 Bauru (BA) e Gália (GA) no ano de 1984. Em Alvorada do Sul, as coletas foram
 157 realizadas em Floresta Estacional Semidecídua, em propriedades particulares no
 158 município (22°46'49"S e 51°13'52"W). Em Bauru, as sementes foram coletadas em
 159 ecótono entre Floresta Estacional Semidecídua e Cerrado, na Estação Ecológica de
 160 Bauru (22°18'53"S e 49°03'38"W). Em Gália, as coletas de sementes foram realizadas
 161 em Floresta Estacional Semidecídua, na Estação Ecológica de Caetetus (22°17'29"S e
 162 49°33'10"W). Os dados de precipitação média, temperatura média, altitude e solo dos
 163 locais de coleta das sementes de *B. riedelianum* são apresentados na figura 2 e tabela 1.

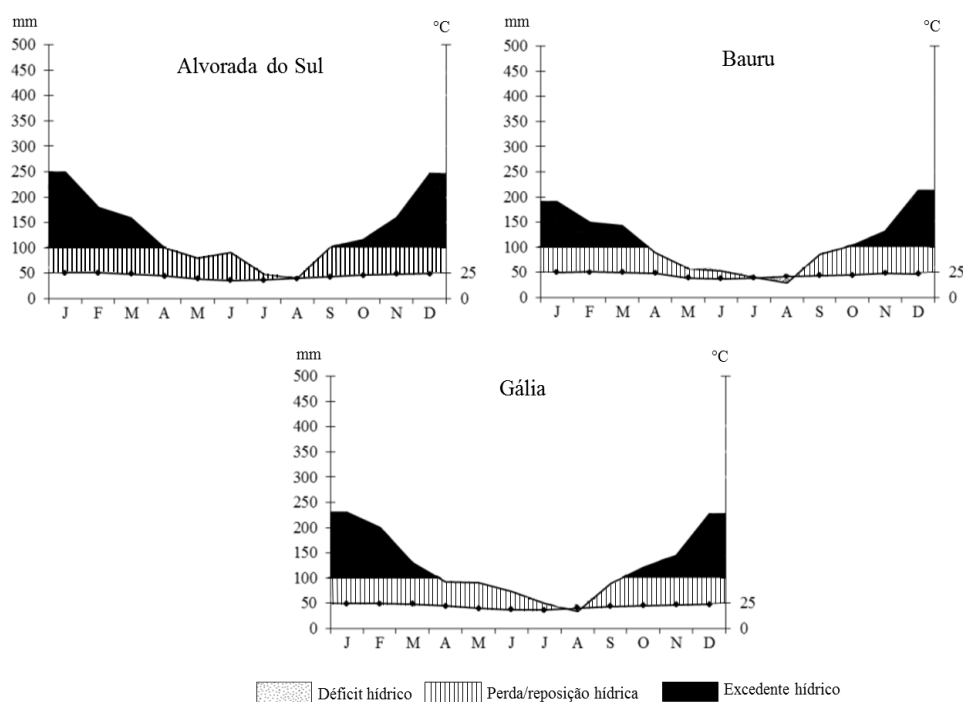


Fig. 2. Diagrama climático de acordo com Walter (1986) dos locais de origem das procedências de *Balfourodendron riedelianum*. Médias obtidas entre os períodos de janeiro/1975 até dezembro/1985 do Sistema de Informação Hidrológicas /Agência Nacional de Águas (ANA).

Tabela 1. Dados climáticos, edáficos e altitude dos locais de origem das procedências de *Balfourodendron riedelianum*.

	Alvorada do Sul/PR	Bauru/SP	Gália/SP
	Floresta Estacional Semidecídua	Ecótono entre Floresta Estacional Semidecídua e Cerrado	Floresta Estacional Semidecídua
Precipitação média anual*	1.368 mm	1.296 mm	1.395 mm
Temperatura média anual*	22.1 °C	22.5 °C	22.0 °C
Altitude	320 m	530 m	650 m
Tipo e característica do solo**	Nitossolo vermelho, textura argilosa a muito argilosa, profundo, alta retenção hídrica, bem drenado, moderadamente ácidos, média a elevada fertilidade natural.	Argissolos Vermelhos, textura média a grosseira próximo da arenosa, profundo, baixa retenção hídrica, baixa fertilidade natural.	Latossolo vermelho- amarelo distrófico; textura média (15% - 25% de argila); profundo; baixa fertilidade natural, baixa capacidade de retenção de água

* Dados obtidos do Sistema de Informação Hidrológicas /Agência Nacional de Águas (ANA) (<http://hidroweb.ana.gov.br>). Dados de precipitação média anual e temperatura média dos anos de janeiro/1975 a dezembro/1985.

** Dados obtidos de Bhering et al. (2007) para o município de Alvorada do Sul/PR, do Plano de Manejo da Estação Ecológica de Bauru para o município de Bauru/SP e de ESALQ-USP (2006) para o município de Gália.

164 COLETA E PROCEDIMENTOS ANATÔMICOS DO XILEMA SECUNDÁRIO

165 Utilizamos 72 árvores de 30 anos de idade de *B. riedelianum* provenientes de
 166 desbaste realizado nos plantios de Luís Antônio e de Pederneiras. O desbaste das
 167 árvores é um procedimento padrão da equipe de melhoramento genético do Instituto
 168 Florestal para diminuir a competição entre as árvores nos plantios e favorecer o
 169 crescimento das melhores progênes de cada procedência. De cada plantio, utilizamos
 170 36 árvores, sendo 12 árvores por procedência (BA, GA e AS). De cada árvore,
 171 mensuramos a altura e o diâmetro à altura do peito (DAP) e retiramos um disco do caule
 172 principal, à 1,30 m do solo. De cada disco coletado, retiramos três amostras da região
 173 mais madura do xilema secundário, com aproximadamente 5 cm³, que foram utilizadas
 174 para a microscopia de luz, microscopia eletrônica de varredura e para densidade da
 175 madeira.

176 Fixamos as amostras de xilema secundário para microtomia e dissociação celular
177 em FAA₅₀ (10% formaldeído, 5% ácido acético, 50% etanol) por 48h, e armazenamos
178 em etanol 50% (Johansen, 1940). Para confecção das lâminas histológicas, reduzimos
179 os corpos de prova a 3 cm³ e retiramos os cortes histológicos, com espessura de
180 aproximadamente 14 µm, em micrótomo de deslizamento nos três planos convencionais
181 de estudo da anatomia do xilema secundário (transversal, longitudinal tangencial e
182 longitudinal radial). Clarificamos os cortes histológicos em hipoclorito de sódio 50% e
183 em seguida lavamos em água destilada. Utilizamos dupla coloração com os corantes
184 azul de astra aquoso 1% (Roeser, 1972) e safranina aquosa 1% (Bukatsch, 1972). Após
185 a coloração, desidratamos os cortes através de série gradual de concentração de álcoois
186 (30% a 100%) (Johansen, 1940), realizamos a fixação do corante com acetato de butila
187 e montamos as lâminas permanentes em resina sintética Entelan[®].

188 Para a preparação do material dissociado do xilema secundário seguimos o
189 método de Franklin (1945) modificado por Kraus e Arduin (1997). Para cada amostra,
190 previamente separada para uso neste método, retiramos pequenos fragmentos de xilema
191 secundário e os colocamos em frascos contendo solução de ácido acético glacial e
192 peróxido de hidrogênio (1:1). Os frascos vedados foram levados à estufa com
193 temperatura de 60°C por 24 horas ou até a completa dissociação das células. Em
194 seguida, lavamos o material em água corrente, desidratamos até álcool 50%, coramos
195 com safranina etanólica e montamos lâminas semipermanentes com glicerina 50%
196 (diluída em água destilada na proporção 1:1).

197 OBTENÇÃO DOS DADOS EM MICROSCOPIA DE LUZ

198 Descrevemos as características anatômicas do xilema secundário segundo as
199 instruções do IAWA Committee (1989) para camadas de crescimento, vasos, fibras,
200 parênquima axial e radial, elementos secretores e inclusões minerais. Mensuramos as
201 seguintes variáveis quantitativas do xilema secundário: diâmetro das pontoações
202 intervasculares e radio-vasculares, diâmetro da abertura das pontoações intervasculares
203 e radio-vasculares, densidade dos vasos (número de vasos/mm²), espessura da parede
204 dos vasos, comprimento dos elementos de vaso, largura e altura dos raios, número de
205 raios por mm linear, comprimento, diâmetro total e diâmetro do lúmen das fibras. Com
206 o diâmetro total (Dt) e do lúmen das fibras (d), calculamos a espessura da parede das
207 fibras (EPF) pela fórmula $EPF = (Dt - d)/2$. A espessura da parede dos vasos foi
208 mensurada em 50 vasos e para as demais variáveis foram feitas 30 medições para cada

209 indivíduo amostrado. Estimamos a porcentagem de área ocupada por vasos, fibras e
 210 parênquima (raios + parênquima axial). Para tal, utilizamos uma área predefinida de 1
 211 mm² e mensuramos a área ocupada pelas fibras e vasos. Para determinar a área ocupada
 212 pelo parênquima, subtraímos da soma da área total ocupada pelas fibras e vasos. Para
 213 esta variável, utilizamos 15 áreas de 1 mm² para cada indivíduo amostrado.

214 Calculamos o índice de agrupamento de vasos como a relação entre o número
 215 total de vasos e o número total de agrupamento de vasos (Carlquist, 1984; 2001; Scholz
 216 et al., 2013). Como sugerido, selecionamos 25 grupos de vasos e contamos o número
 217 total de vasos nestes grupos e posteriormente, dividimos o número total de grupos de
 218 vasos por 25. Tanto os vasos solitários como os vasos agrupados foram contados como
 219 grupos de vasos.

220 Como os vasos vistos em secção transversal não são círculos perfeitos,
 221 utilizamos a área do lúmen dos vasos para calcular o diâmetro equivalente dos vasos
 222 (*De*) (Scholz et al., 2013) utilizando a seguinte fórmula:

$$De = \sqrt{4A} \cdot \pi$$

223 , onde *A* é a área do lúmen dos vasos. A área dos vasos foi mensurada em 50 vasos por
 224 indivíduo amostrado.

225 O diâmetro equivalente dos vasos foi utilizado para determinar a condutividade
 226 hidráulica potencial. Utilizamos a equação de Hagen-Poiseuille para calcular a
 227 condutividade hidráulica potencial para cada indivíduo amostrado (Poorter et al., 2010).
 228 Inicialmente calculamos o diâmetro dos vasos hidraulicamente ponderado (*Dh*):

$$Dh = (\sum d^4 / N)^{0.25}$$

229 , onde *d* é o diâmetro equivalente dos vasos (em mm) e *N* o número de vasos
 230 mensurados. A partir das medidas do diâmetro dos vasos hidraulicamente ponderado
 231 (*Dh*) e da densidade de vasos (*DV*), calculamos a condutividade hidráulica potencial
 232 (*Kp*) de acordo com a lei de Hagen-Poiseuille pela seguinte formula:

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

233 ; *Kp* é a condutividade hidráulica potencial (em kgm⁻¹MPa⁻¹s⁻¹), ρ_w é a densidade da
 234 água a 20°C (998.2 kgm⁻³), *n* é a viscosidade da água a 20°C (1.002.10⁻⁹ MPa), *DV* é a
 235 densidade de vasos (vasos/mm²) e *Dh* é o diâmetro do vaso hidraulicamente ponderado
 236 (em mm).

237 Realizamos as mensurações em imagens obtidas com câmera AxioCAM MRC
 238 acoplada ao microscópio de luz. As mensurações lineares e a área das diferentes células

239 do xilema secundário foram realizadas no software *ImageJ* versão 1.6.0
240 (<https://imagej.nih.gov/ij/download.html>).

241 MICROSCOPIA ELETRÔNICA DE VARREDURA (MEV)

242 Realizamos dois tipos análise em microscopia eletrônica de varredura (MEV)
243 para visualizar as pontoações intervasculares de *B. riedelianum*. A primeira análise foi
244 feita em MEV convencional e utilizamos as imagens para mensurar a área das
245 pontoações intervasculares e a área da abertura das pontoações intervasculares. Como
246 em MEV convencional não foi possível visualizar com nitidez a membrana da
247 pontoação (Fig. 3A) para a caracterização de sua estrutura, realizamos uma segunda
248 análise em MEV de alta resolução (FEG-MEV; Fig. 3B). Além disso, utilizamos as
249 imagens FEG-MEV para verificar possíveis variações na porosidade da membrana da
250 pontoação entre as procedências e os plantios de *B. riedelianum*. Utilizamos 3 a 5
251 amostras por indivíduo, sendo três indivíduos de cada procedência, no total de 18
252 indivíduos amostrados. Para ambas as análises em MEV, as amostras de xilema
253 secundário com aproximadamente 2 mm de comprimento previamente fixadas em
254 FAA₅₀ foram desidratadas em série gradual de concentração de álcoois (50% a 100%)
255 por 1-2 hora em cada solução, secas em temperatura ambiente, separadas no plano
256 longitudinal tangencial e coladas em *stubs*. Para visualização em microscópio eletrônico
257 de varredura convencional, as amostras de xilema secundário foram pulverizadas com
258 ouro utilizando um *sputter coater* (Baltec SCD 050) por 3 minutos. As amostras foram
259 observadas ao microscópio eletrônico de varredura JEOL JSM-IT300LV (Tóquio, Japão)
260 a voltagem de 15 kV. Mensuramos a área da pontoação e a área da abertura das
261 pontoações intervasculares de 50 pontoações por indivíduo em diferentes vasos (Scholz
262 et al. 2013) com auxílio do software *ImageJ* versão 1.6.0
263 (<https://imagej.nih.gov/ij/download.html>).

264 Para as análises de microscopia eletrônica de varredura de alta resolução (FEG
265 MEV) as amostras de xilema secundário foram pulverizadas com ouro utilizando um
266 *sputter coater* (Baltec SCD 050) por 20 segundos. Uma pasta de carbono condutora de
267 elétrons (*Graphite Conductive Adhesive* 154) foi utilizada para aumentar a
268 condutividade da amostra. A estrutura da membrana da pontoação foi observada ao
269 microscópio eletrônico de varredura de alta resolução JEOL JSM-7500F (Tóquio, Japão)
270 a voltagem de 2 kV.

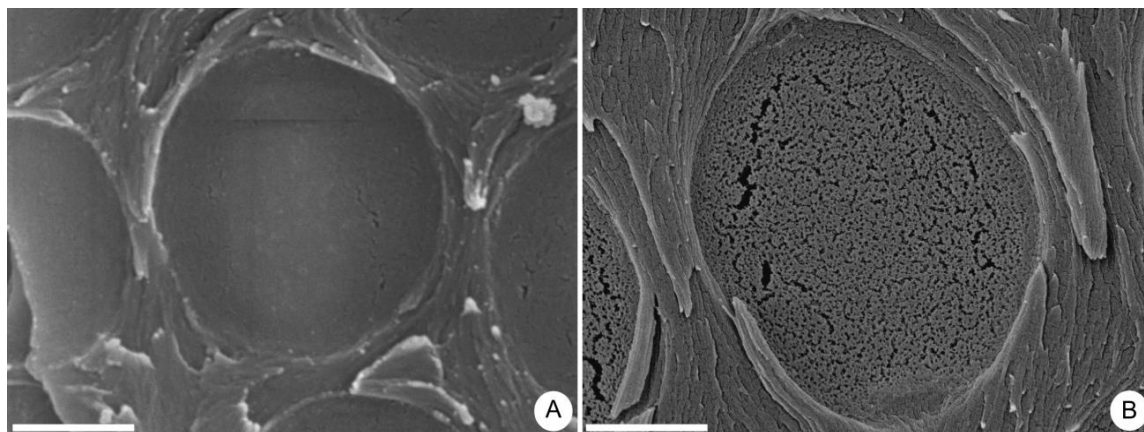


Fig. 3. Microscopia eletrônica de varredura das pontoações intervasculares de *Balfourodendron riedelianum*. A. Imagem da pontoação em microscopia eletrônica de varredura convencional (MEV-convencional) com a membrana da pontoação e as bordas da pontoação embaçadas e sem homogeneidade na distribuição da luz, com alguns locais da imagem mais claros e outros mais escuros, devido possivelmente à sobrecarga de elétrons. B. Imagem da pontoação em microscopia eletrônica de varredura de alta resolução (FEG-MEV) com a membrana da pontoação e as bordas da pontoação nítidas e com homogeneidade na distribuição da luz. Barras: A = 2 μm ; B = 1 μm .

271 DENSIDADE DA MADEIRA

272 Para calcular a densidade da madeira, mensuramos o volume fresco das amostras
 273 de xilema secundário, previamente separadas, pelo método de deslocamento da coluna
 274 d'água (Williamson & Wiemann, 2010). As amostras foram imersas em béquer com
 275 água em uma balança digital e consideramos o volume da amostra igual ao peso de água
 276 deslocada ($1\text{g} = 1\text{ cm}^3$). Para obter a massa seca, secamos as amostras em estufa a
 277 105°C por 72 horas, ou até estabilizar o peso. Utilizamos a seguinte fórmula para
 278 avaliação da densidade da madeira:

$$D = \frac{M_s}{V_d}$$

279 , onde D= densidade ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$), M_s = massa seca e V_d = volume deslocado.

280 ANÁLISE DOS DADOS

281 Realizamos análise de componentes principais com os dados anatômicos
 282 quantitativos do xilema secundário, da densidade da madeira e da condutividade
 283 hidráulica potencial normalizados para visualizar a distribuição dos indivíduos dentro
 284 das procedências (AS, BA e GA) e dos plantios (LA e PE), evidenciando os eixos
 285 ortogonais que explicavam a maior parte da variação dos dados.

286 Para testar o efeito da procedência e das condições ambientais dos plantios nas
287 características do xilema secundário de *B. riedelianum* realizamos uma Análise de
288 Variância Multivariada Permutacional usando matrizes de distâncias (PERMANOVA).
289 Para a análise de variância consideramos as 20 variáveis quantitativas anatômicas do
290 xilema secundário mensuradas (área do lúmen dos vasos, diâmetro equivalente dos
291 vasos, espessura da parede dos vasos, índice de agrupamento de vasos, densidade dos
292 vasos, comprimento dos elementos de vaso, diâmetro e a abertura das pontoações
293 intervasculares e radio-vasculares, comprimento das fibras, diâmetro total e do lúmen
294 das fibras, espessura da parede das fibras, largura e altura dos raios, número de raios por
295 mm linear, porcentagem de área ocupada por vasos, fibras e parênquima), a densidade
296 da madeira e a condutividade hidráulica potencial (ver Tab. S1) como variáveis
297 dependentes. As procedências, os plantios e a altura das árvores como variáveis
298 independentes. Os dados quantitativos do xilema secundário foram normalizados e a
299 Análise de Variância Multivariada foi realizada com a função *adonis*, baseado na
300 distância euclidiana com 5000 permutações (Anderson, 2001).

301 Para avaliar a contribuição relativa da procedência e das condições ambientais
302 dos plantios nas características quantitativas do xilema secundário, aplicamos uma
303 abordagem de partição de variância baseada em análise de redundância canônica
304 (RDA). A variação total explicada pela RDA é particionada entre a contribuição
305 exclusivamente da procedência, plantio, e pela variação conjunta da procedência e do
306 plantio (Borcard, Legendre & Drapeau, 1992). O resíduo é a fração não explicada por
307 nenhum dos preditores considerados, procedência e plantio.

308 Para verificar se existiam diferenças entre a altura e diâmetro à altura do peito do
309 caule, densidade da madeira, condutividade hidráulica potencial e as características
310 anatômicas quantitativas do xilema secundário (Tabela S1) entre as procedências (AS,
311 BA e GA) e entre os plantios (LA e PE), e a interação da procedência \times plantio,
312 realizamos uma análise de variância (ANOVA) de dois fatores. Para esta análise
313 utilizamos os dados mensurados nos 72 indivíduos amostrados (12
314 indivíduos/procedência, 36 indivíduos/plantio). Utilizamos teste *pos hoc* por meio de
315 teste Tukey para explorar as diferenças nas variáveis do xilema secundário entre as
316 procedências. Utilizamos o fator de correção Bonferroni com $p \leq 0,002$ para evitar
317 múltiplas comparações. Para verificar se existiam diferenças entre a área das pontoações
318 intervasculares e a abertura das pontoações intervasculares entre as procedências,
319 plantios e a interação de ambos, utilizamos dados mensurados de 18 indivíduos (3

320 indivíduos/procedência, 9 indivíduos/plantio). Utilizamos teste Tukey explorar as
321 diferenças nestas características entre as procedências e consideramos o valor de $p \leq$
322 0,05.

323 Realizamos todas as análises estatísticas no programa R (R Development Core
324 Team 2017) e utilizamos os pacotes adicionais *vegan* (Oksanen et al., 2017), *multcomp*
325 (Torsten, Frank & Westfall, 2016) e *varpart* (Therneau, Atkinson & Ripley, 2015).

326 **Resultados**

327 DESCRIÇÃO QUALITATIVA DO XILEMA SECUNDÁRIO

328 De forma geral, as características qualitativas do xilema secundário de
329 *Balfourodendron riedelianum* não variaram entre as procedências e entre os plantios.

330 As camadas de crescimento nos indivíduos de *B. riedelianum* são delimitadas
331 por faixas de parênquima marginal (Fig. 4). As faixas de parênquima marginal são
332 compostas por uma porção com células de parênquima com paredes radiais espessadas e
333 outra porção com células de parênquima sem espessamento nas paredes radiais (Fig.
334 5A). Os vasos alinhados com as células de parênquima marginal de paredes radiais
335 espessadas são estreitos (Fig. 5A). Os vasos alinhados com as células de parênquima
336 marginal de paredes radiais sem espessamento são largos (Fig. 5A). As faixas de
337 parênquima marginal possuem de 2 a 12 células de largura. As faixas mais largas, com
338 3 a 12 células de largura, foram encontradas nos indivíduos das procedências de
339 Alvorada do Sul (AS) e Bauru (BA) e as faixas mais estreitas, com 2 a 5 células de
340 largura, foram encontradas nos indivíduos de Gália (GA). Canais intercelulares de
341 origem traumática (Figs. 5B-D) e máculas (Figs. 5C-D) foram observados em alguns
342 indivíduos das três procedências.

343 O xilema secundário de *B. riedelianum* possui porosidade difusa (Fig. 4). Os
344 vasos são solitários, múltiplos de 2 a 4 e têm contorno ovalado a circular em secção
345 transversal (Fig. 4). Os elementos de vaso podem ou não ter apêndices e estes, quando
346 presentes, se encontram em uma ou em ambas as extremidades (Fig. 5E). As placas de
347 perfuração são simples (Fig. 5E). As pontoações intervasculares são alternas e com
348 formato circular (Fig. 5F) e as pontoações radio-vasculares são semelhantes às
349 pontoações intervasculares em forma e tamanho (Fig. 5G). As fibras possuem
350 pontoações diminutas indistintas nas paredes tangenciais e radiais (Fig. 5I). O
351 parênquima axial é predominantemente em faixas marginais, sendo também

352 paratraqueal escasso (Fig. 4). É composto por séries axiais de 2 a 4 células (Fig. 5H).
353 Cristais prismáticos estão presentes nas células subdivididas do parênquima axial e nas
354 células do raio. Os raios possuem de 1 a 3 células de largura, são heterocelulares. Os
355 raios unisseriados são formados por células quadradas com uma camada marginal de
356 células eretas (Fig. 5I) e os raios multisseriados apresentam o corpo formado por células
357 procumbentes e uma ou duas camadas marginais de células quadradas e/ou eretas (Figs.
358 5D-I).
359

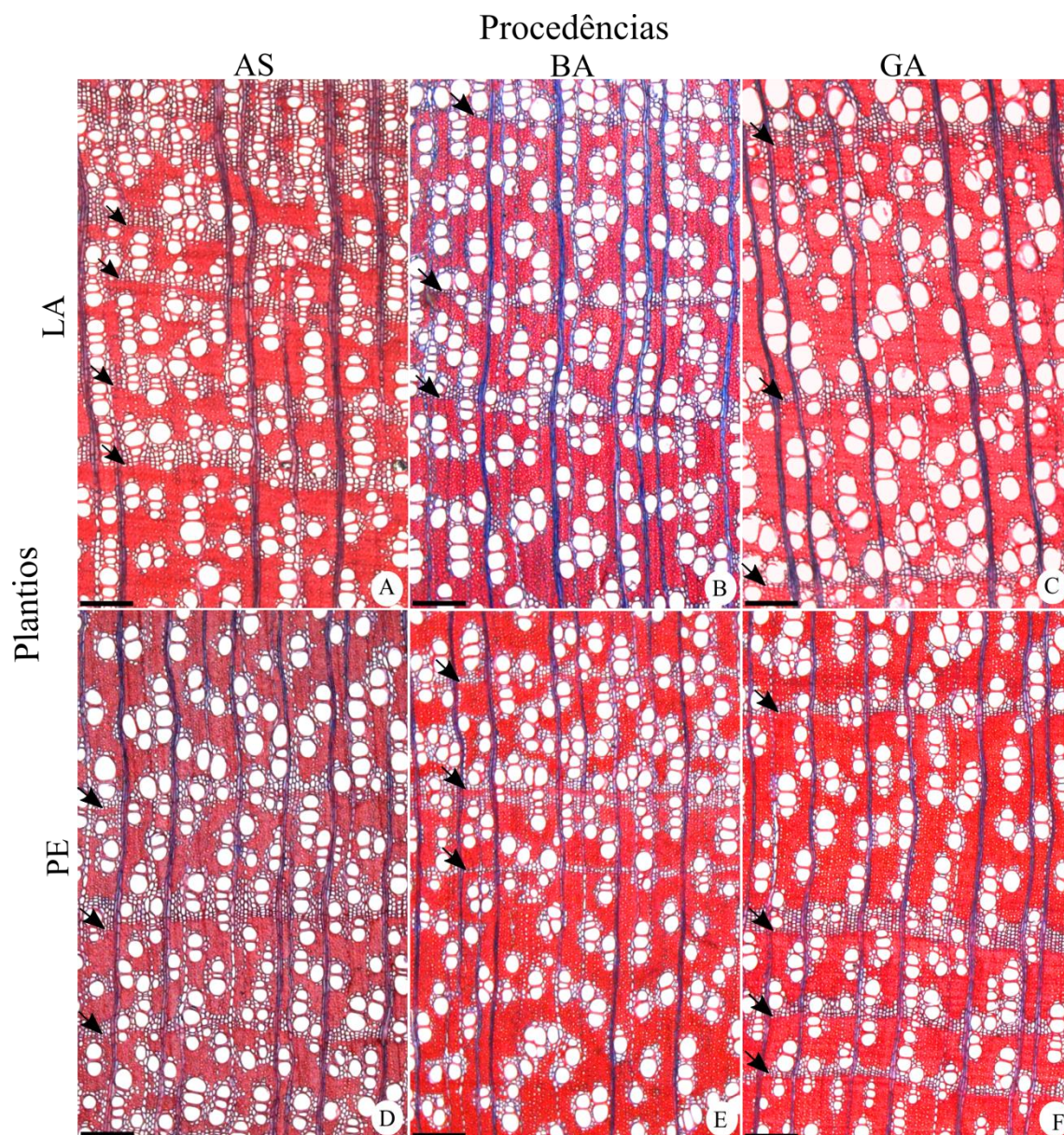


Fig. 4. Secções transversais do xilema secundário das diferentes procedências de *Balfourodendron riedelianum* crescidas em dois plantios. Árvores crescidas no plantio de Luís Antônio (A-C) e no plantio de Pederneiras (D-E). A e D procedências de Alvorada do Sul (AS), B e E procedências de Bauru (BA) e C e F procedências de Gália (GA). As setas indicam os limites das camadas de crescimento demarcadas por faixas de parênquima marginal. Barras: A-F = 100 μ m.

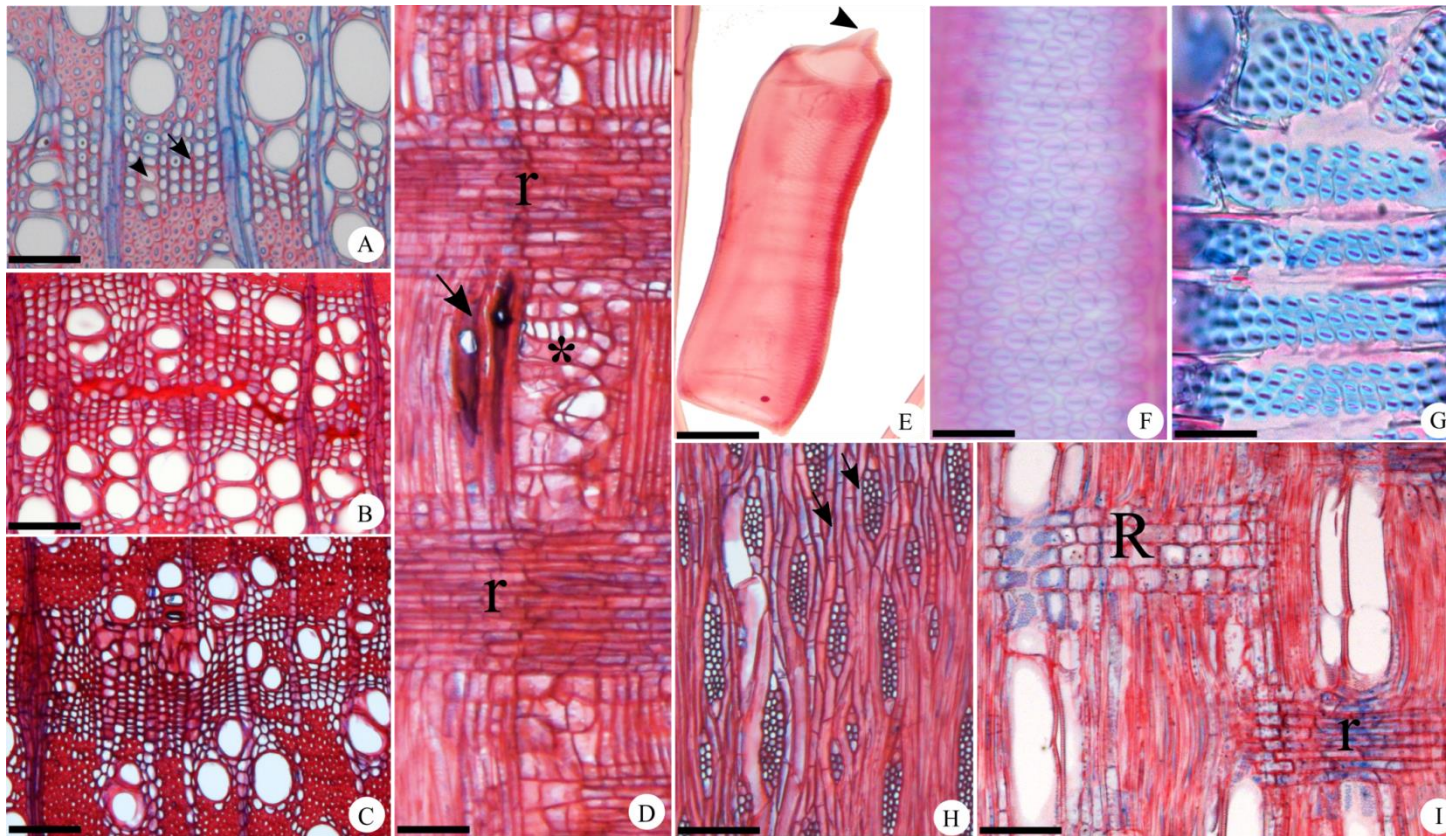


Fig. 5. Xilema secundário de *Balfourodendron riedelianum*. A. Parênquima marginal com paredes radiais espessadas (seta) e vasos estreitos (cabeça de seta) em secção transversal. B. Canais intercelulares de origem traumática em secção transversal. C. Máculas em secção transversal. D. Canais intercelulares de origem traumática (seta) e máculas (asterisco) em secção longitudinal radial. E. Elemento de vaso com apêndice em uma extremidade (cabeça de seta) e placa de perfuração simples no material dissociado. F. Pontoações intervasculares alternas e circulares em secção longitudinal tangencial. G. Pontoações radio-vasculares semelhantes às intervasculares em secção longitudinal radial. H. Série com duas e quatro células do parênquima axial (setas). I. Raio (R) unisseriado, formado por células quadradas e uma camada marginal de células eretas e raio multisseriado (r), composto por células procumbentes e uma camada marginal de células quadradas em secção longitudinal radial. Barras: G = 100 μm ; A, B, C, D e H = 50 μm ; E e F = 10 μm .

tangencial. G. Pontoações radio-vasculares semelhantes às intervasculares em secção longitudinal radial. H. Série com duas e quatro células do parênquima axial (setas). I. Raio (R) unisseriado, formado por células quadradas e uma camada marginal de células eretas e raio multisseriado (r), composto por células procumbentes e uma camada marginal de células quadradas em secção longitudinal radial. Barras: G = 100 μm ; A, B, C, D e H = 50 μm ; E e F = 10 μm .

360 A membrana da pontoação intervascular vista em microscopia eletrônica de
 361 varredura de alta resolução (FEG-MEV) tem textura homogênea e com aspecto
 362 levemente granuloso. A aparente porosidade da membrana da pontoação variou entre as
 363 procedências e entre os plantios. Os indivíduos da procedência de BA (Fig. 6C) e GA
 364 (Fig. 6E) crescidos no plantio de LA e os indivíduos da procedência de AS (Fig. 6B) e
 365 GA (Fig. 6F) crescidos no plantio de PE tiveram membranas com aparência frágil,
 366 evidenciando numerosos poros. A membrana da pontoação nos indivíduos da
 367 procedência de AS crescidos no plantio de LA (Fig. 6A) e nos indivíduos da
 368 procedência de BA (Fig. 6D) crescidos no plantio de PE tiveram aspecto compacto, com
 369 aparência de uma malha densa e com poucos poros visíveis.

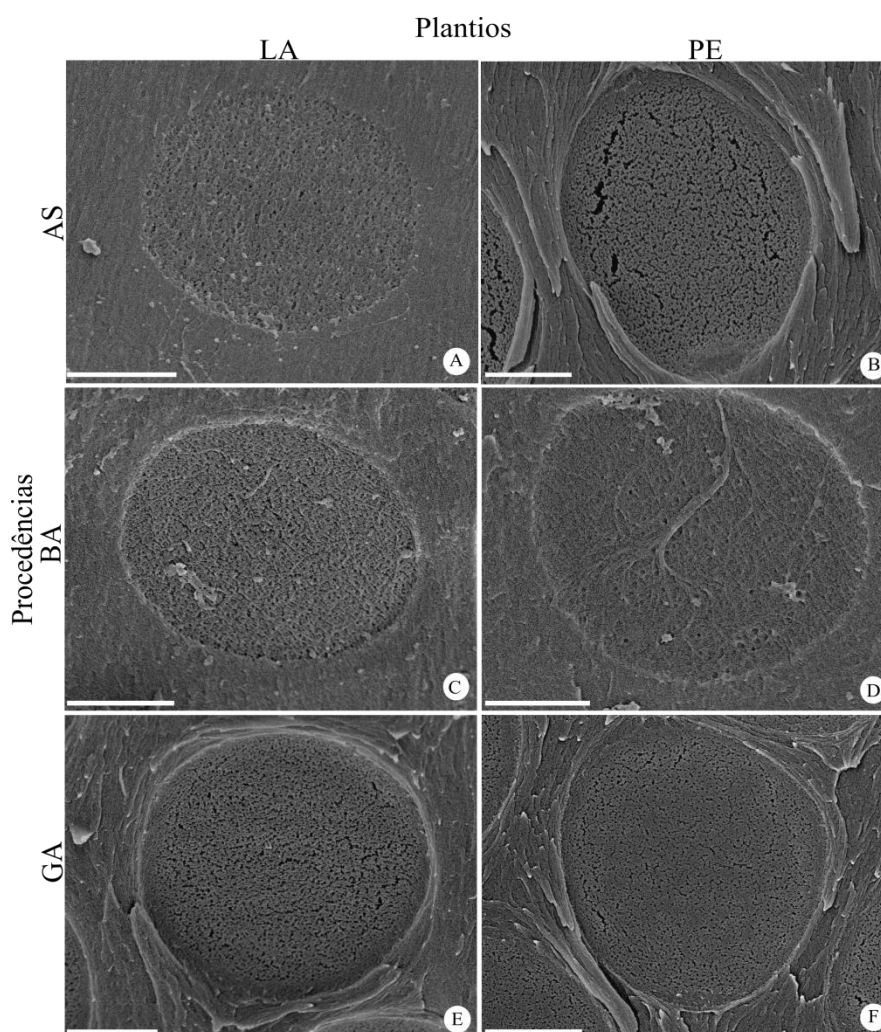


Fig. 6. Imagens das pontoações intervasculares do xilema secundário de *Balfourodendron riedelianum* em microscopia eletrônica de varredura de alta resolução (FEG-MEV). Árvores crescidas no plantio de Luís Antônio (A,C e E) e de Pederneiras (B, D e F). A e B procedências de Alvorada do Sul (AS), C e D procedências de Bauru (BA) e E e F procedências de Gália (GA). Notar membrana da pontoação com aspecto compacto e com poucos poros visíveis (A, D) e membrana da pontoação com aspecto frágil e com numerosos poros (B, E e F). Barras: = 1 μ m.

370 DADOS QUANTITATIVOS DO XILEMA SECUNDÁRIO

371 A Análise de Variância Multivariada Permutacional sugeriu efeito da
 372 procedência, das condições ambientais dos plantios e a interação da procedência com as
 373 condições ambientais dos plantios nas características quantitativas do xilema secundário
 374 de *B. riedelianum* (Tabela 2). A altura das plantas não foi significativa para determinar
 375 as características do xilema secundário.

Tabela 2. Resultado da Análise de Variância Multivariada Permutacional testando o efeito da procedência, das condições ambientais dos plantios e da altura das plantas nas características quantitativas do xilema secundário de *Balfourodendron riedelianum*.

Parâmetros	gl	SQ	MQ	Modelo F	R ²	P (>F)
Procedência	2	0.002	0.001	18.52	0.295	< 0.001
Plantio	1	0.001	0.001	14.07	0.112	< 0.001
Plantio x Procedência	2	< 0.001	< 0.001	3.72	0.059	0.002
Altura das árvores	1	<0.0001	<0.0001	1.61	0.012	0.145
Resíduo	65	0.004	0		0.519	
Total	71	0.009			1	

SQ, soma dos quadrados; MQ: média dos quadrados e P (>F) são valores de *p*.

376 A análise de partição da variância atribuiu 48% da variação total explicada pelo
 377 efeito da procedência nas características anatômicas quantitativas do xilema secundário
 378 e 22% da variação para o efeito das condições ambientais dos plantios. A interação
 379 entre a procedência e o plantio explicou 1% da variação nas características anatômicas
 380 (Fig. 7).

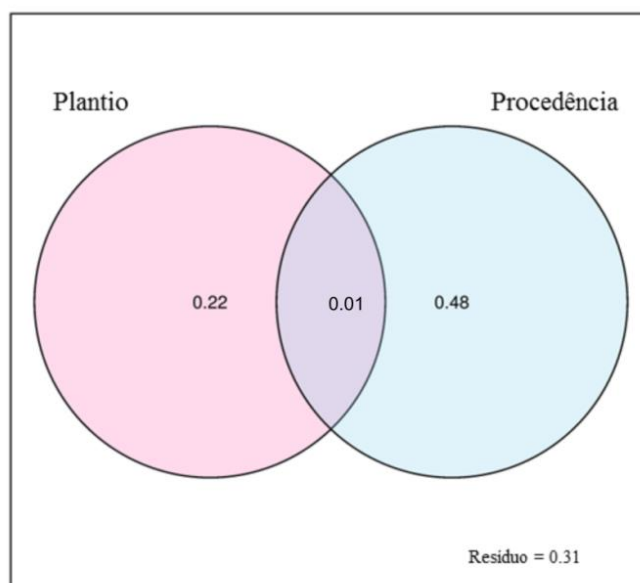


Fig. 7. Contribuição do efeito da procedência, das condições ambientais dos plantios e interação entre a procedência e o plantio nas características quantitativas do xilema secundário de *Balfourodendron riedelianum*.

381 Em relação às características de crescimento (Tabela S1), os indivíduos tiveram
 382 variação na altura e no diâmetro do caule à altura do peito entre os plantios.
 383 Independente da procedência, no plantio de LA os indivíduos foram mais altos e com
 384 maior diâmetro à altura do peito do caule quando comparados aos indivíduos crescidos
 385 no plantio de PE (Tabela 3; Fig. 8).

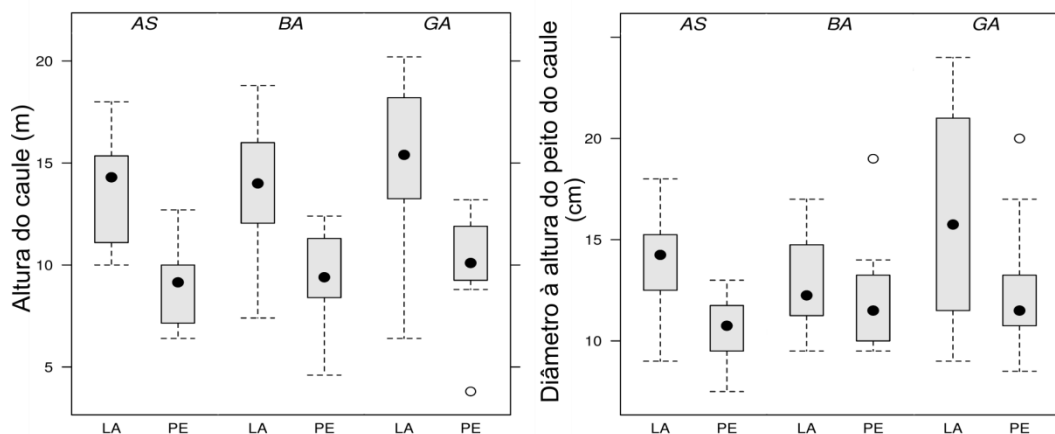
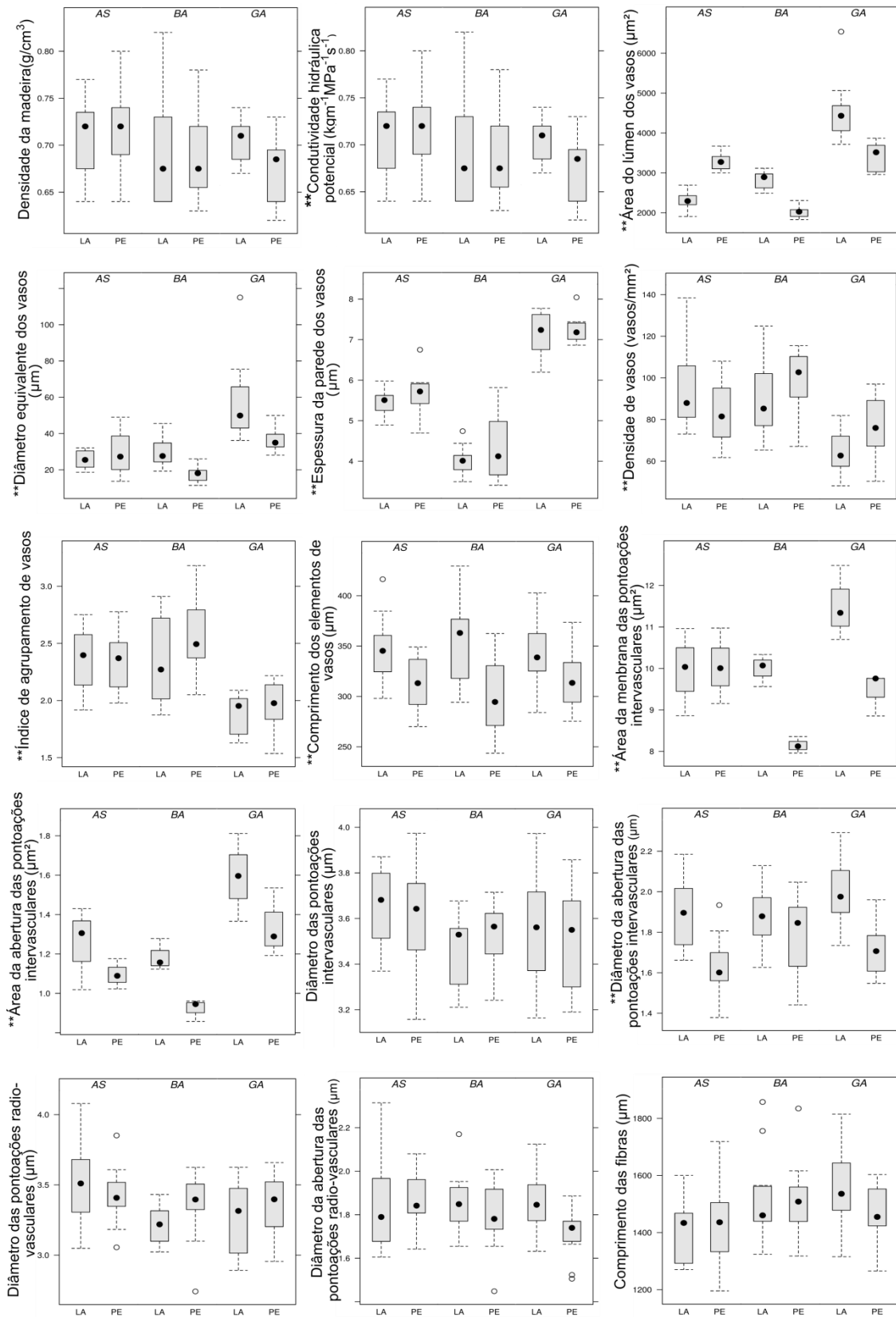


Fig. 8. Altura do caule e diâmetro à altura do peito de árvores maduras de três procedências (AS, BA e GA) de *Balfourodendron riedelianum* crescidas em dois plantios (LA e PE). AS = Alvorada do Sul; BA = Bauru; GA = Gália; LA = Luís Antônio; PE = Pederneiras. (•) dentro das caixas indicam os valores médios.

386 Das características do xilema secundário (Tabela S1), a condutividade hidráulica
 387 potencial e nove características anatômicas quantitativas (área do lúmen dos vasos,
 388 diâmetro equivalente dos vasos, espessura da parede dos vasos, densidade de vasos,
 389 índice de agrupamento dos vasos, área das pontoações intervasculares, área da abertura
 390 das pontoações intervasculares, altura e número de raios/mm) diferiram entre as
 391 procedências (Tabela 3; Fig. 9). A condutividade hidráulica potencial foi maior nos
 392 indivíduos de GA e menor nos indivíduos de AS e BA. A área do lúmen dos vasos foi
 393 maior nos indivíduos de GA, intermediária nos indivíduos de AS e menor nos
 394 indivíduos de BA. Os vasos tiveram maior diâmetro equivalente nos indivíduos de GA,
 395 diâmetro equivalente intermediário nos indivíduos de AS e menor diâmetro equivalente
 396 nos indivíduos de BA. A parede dos vasos foi mais espessa nos indivíduos de GA,
 397 espessura intermediária nos indivíduos de AS e menos espessa nos indivíduos de BA. A
 398 densidade dos vasos foi maior nos indivíduos de AS e BA e menor nos indivíduos de
 399 GA. O índice de agrupamento de vasos foi maior nos indivíduos de AS e BA e menor
 400 nos indivíduos de GA. A área das pontoações intervasculares foi maior nos indivíduos
 401 de GA e AS e menor nos indivíduos de BA. A área da abertura das pontoações

402 intervasculares foi maior em GA e menor nos indivíduos de AS e BA. O número de
403 raios/mm foi maior nos indivíduos de AS e BA e menor nos indivíduos de GA. A altura
404 dos raios foi menor nos indivíduos de AS e BA e maior nos indivíduos de GA.

405 Ao comparar as características do xilema secundário entre os plantios (Tabela
406 S1), houve diferença significativa na condutividade hidráulica potencial e em cinco
407 características anatômicas quantitativas (área do lúmen dos vasos, diâmetro equivalente
408 dos vasos, comprimento dos elementos de vasos, área das pontoações intervasculares,
409 área da abertura das pontoações intervasculares, diâmetro da abertura das pontoações
410 intervasculares e número de raios/mm) (Tabela 3; Fig. 9). Os indivíduos das
411 procedências de BA e GA crescidos no plantio de LA tiveram maior condutividade
412 hidráulica potencial do que os indivíduos crescidos no plantio de PE. A condutividade
413 hidráulica potencial nos indivíduos da procedência de AS crescidos no plantio de LA
414 foram menores do que os indivíduos crescidos em PE. Os indivíduos das procedências
415 de BA e GA crescidos no plantio de LA tiveram vasos com maior área do lúmen, vasos
416 com maior diâmetro equivalente e pontoações intervasculares com maior área quando
417 comparados aos indivíduos crescidos no plantio de PE. Os indivíduos da procedência
418 AS crescidos no plantio de LA tiveram vasos com menor área do lúmen, vasos com
419 menor diâmetro equivalente e pontoações intervasculares com menor área quando
420 comparados aos indivíduos crescidos no plantio de PE. Todos os indivíduos crescidos
421 no plantio de LA tiveram elementos de vasos mais longos, diâmetro e abertura das
422 pontoações intervasculares maiores e menor número de raios/mm do que os indivíduos
423 crescidos no plantio de PE. Das características do xilema secundário analisadas houve
424 interação entre a procedência e as condições ambientais dos plantios na condutividade
425 hidráulica potencial e área das pontoações intervasculares (Tabela 3; Fig. 9).



Continua na próxima página...

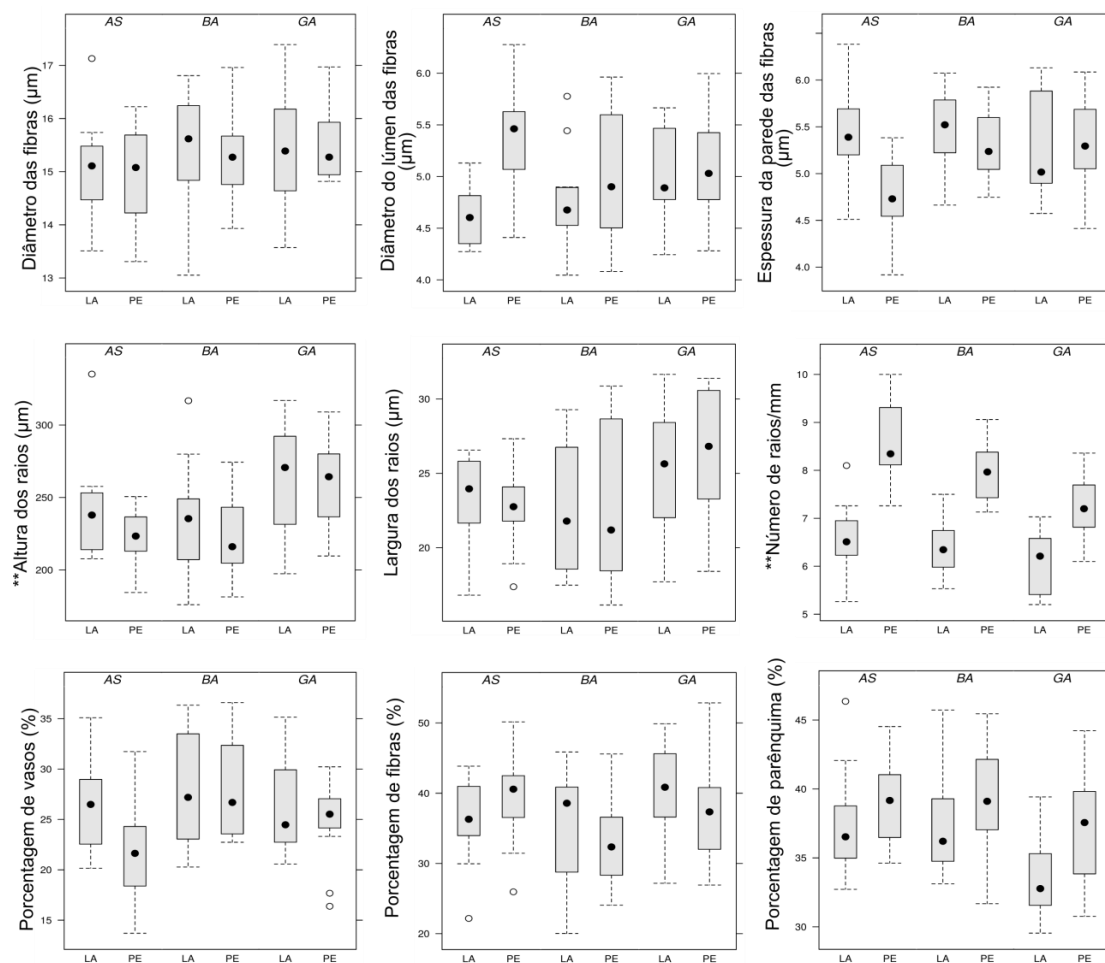


Fig. 9. Características do xilema secundário de árvores maduras de três procedências (AS, BA e GA) de *Balfourodendron riedelianum* crescidas em dois plantios (LA e PE). AS = Alvorada do Sul; BA = Bauru; GA = Gália; LA = Luís Antônio; PE = Pederneiras. (•) dentro das caixas indicam os valores médios. ** características que foram estatisticamente diferentes.

426 A Análise de Componentes Principais evidenciou a separação das três
 427 procedências de *B. riedelianum* nos plantios (Fig. 10). O primeiro eixo explicou 52% da
 428 variação e indicou a separação dos indivíduos das procedências de Gália e Bauru,
 429 enquanto que os indivíduos da procedência de Alvorada do Sul e Bauru em ambos os
 430 plantios apareceram sobrepostos.

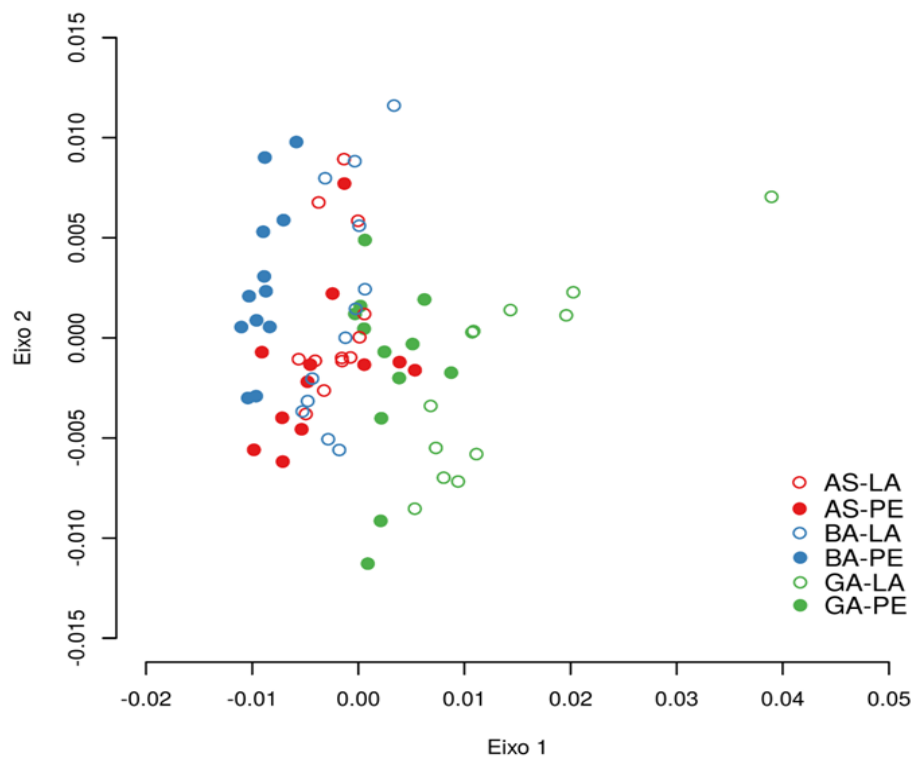


Fig. 10. Análise de componentes principais das características do xilema secundário de árvores maduras de *Balfourodendron riedelianum* de três procedências (AS, BA e GA) crescidas em dois plantios (LA e PE). AS = Alvorada do Sul; BA = Bauru; GA = Gália; LA = Luís Antônio PE = Pederneiras.

Tabela 3. Comparação das características de crescimento (altura e diâmetro à altura do peito do caule), densidade da madeira, condutividade hidráulica potencial e características anatômicas do xilema secundário de árvores maduras de *Balfourodendron riedelianum* de três procedências (AS, BA e GA) crescidas nos plantios de Luís Antônio e de Pederneiras por meio de ANOVA de dois fatores. Em cada linha, as letras diferentes representam diferenças entre as procedências pelo teste Tukey. Aplicamos a correção de Bonferroni e consideramos o valor de $p \leq 0.002(**)$ significativo. Características (†) com valores de $p \leq 0,05$ considerados significativos. AS = Alvorada do Sul; BA = Bauru; GA = Gália.

	Procedências			ANOVA (p-valor)		
	AS	BA	GA	Procedências	Plantios	Procedência x Plantio
Características de crescimento						
Altura do caule	a	a	a	0,29180	3,77E+05*	0,98616
Diâmetro à altura do peito do caule	a	a	a	0,0637	0,0009*	0,24182
Densidade da madeira	a	a	a	0,139732	0,453847	0,279694
Condutividade hidráulica potencial	a	a	b	9,06E-10*	0,00052*	0,000898*
Características anatômicas do xilema secundário						
Área do lúmen dos vasos	b	a	c	2,02E-22*	9,97E-16*	0,230222
Diâmetro equivalente dos vasos	b	a	c	3,93E-25*	5,16E-19*	0,81965
Espessura da parede dos vasos	b	a	c	1,30E-15*	0,07752	0,64840
Densidade de vasos	b	b	a	2,07E-06*	0,41893	0,031037
Índice de agrupamento dos vasos	b	b	a	7,58E-09*	0,14893	0,427874
Comprimento dos elementos de vasos	a	a	a	0,986052	1,74E-05*	0,39909

Área das pontoações intervasculares†	ab	a	b	0,01752**	0,00322**	0,04973**
Área da abertura das pontoações intervasculares†	a	a	b	0,00168**	0,00915**	0,79937
Diâmetro das pontoações intervasculares	a	a	a	0,058017	0,986056	0,567579
Diâmetro da abertura das pontoações intervasculares	a	a	a	0,160176	3,13E-07*	0,108572
Diâmetro das pontoações radio-vasculares	b	a	ab	0,019096	0,415658	0,237833
Diâmetro da abertura das pontoações radio-vasculares	a	a	a	0,421756	0,099214	0,143287
Comprimento das fibras	a	a	a	0,033882	0,594005	0,301321
Diâmetro das fibras	a	a	a	0,244296	0,727006	0,805571
Diâmetro do lúmen das fibras	a	a	a	0,226893	0,02837	0,03580
Espessura da parede das fibras	a	a	a	0,120049	0,015392	0,0249
Altura dos raios	a	a	b	0,000615*	0,131003	0,779064
Largura dos raios	ab	a	b	0,021527	0,791207	0,653172
Número de raios/mm	b	b	a	8,82E-05*	2,22E-14*	0,10506
Área transversal ocupada por vasos	a	b	ab	0,028229	0,101901	0,200832
Área transversal ocupada por fibras	ab	a	b	0,028913	0,684401	0,272353
Área transversal ocupada por parênquima	b	b	a	0,008935	0,004236	0,495754

431 **Discussão**

432 Na tentativa de determinar se há variação nas características do xilema
433 secundário em árvores de diferentes procedências de *Balfourodendron riedelianum*,
434 avaliamos o crescimento (estimados a partir da altura e diâmetro à altura do peito no
435 caule), a anatomia do xilema secundário, a densidade da madeira e a condutividade
436 hidráulica potencial de árvores adultas de três procedências desta espécie crescidas em
437 dois plantios homogêneos. Encontramos variação no crescimento das árvores, nas
438 características anatômicas do xilema secundário e na condutividade hidráulica potencial
439 entre as procedências e entre os plantios. A análise de permutação indicou que as
440 variações encontradas nos traços do xilema secundário são explicadas pela procedência,
441 pelas condições ambientais dos plantios e pela interação da procedência com as
442 condições ambientais dos plantios. Entretanto, a procedência teve maior efeito na
443 determinação das características do xilema secundário de *B. riedelianum* do que as
444 condições ambientais dos plantios e a interação procedência x plantio. Aqui, discutimos
445 como o local de origem das procedências e as condições ambientais dos plantios
446 influenciaram o crescimento das árvores e as características anatômicas do xilema
447 secundário de *B. riedelianum* e como os traços anatômicos do xilema secundário estão
448 associados e suas implicações no desempenho e sobrevivência destas plantas.

449 **CARACTERÍSTICAS CONSERVADAS NO XILEMA SECUNDÁRIO**

450 As características anatômicas qualitativas do xilema secundário de *B.*
451 *riedelianum* concordam, em termos gerais, com as descrições realizadas por Richter &
452 Dallwitz (2000) e Mainieri & Chimelo (1989) para a espécie. Ao comparar o número de
453 células nas faixas marginais de parênquima axial nos indivíduos das três procedências,
454 encontramos um maior número de células em relação ao que foi relatado anteriormente
455 na literatura (Richter & Dallwitz, 2000; Mainieri & Chimelo, 1989). Segundo os
456 autores, o xilema secundário de *B. riedelianum* é demarcado por parênquima marginal,
457 com 2 até 6 células de largura, diferente disto, nos indivíduos avaliados encontramos
458 parênquima marginal mais largo, com até 12 células de largura. O tipo de marcador de
459 crescimento do xilema secundário tem sido amplamente utilizado como característica
460 para identificação de madeiras (Mainieri & Chimelo, 1989), e para *B. riedelianum*, a
461 presença de camada marginal de parênquima é uma importante característica de
462 diagnose, no entanto, a largura do parênquima marginal não deve ser levada em conta
463 para a identificação, pois foi variável entre as procedências da espécie.

464 Com relação às características anatômicas quantitativas de *B. riedelianum*, as
465 dimensões das fibras, largura dos raios, diâmetro das pontoações inter- e radio-
466 vasculares e a abertura das pontoações radio-vasculares permaneceram inalteradas,
467 independentemente das diferentes procedências e plantios. Além disso, os valores destas
468 características não exibiram grande amplitude em relação aos valores encontrados por
469 Richter & Dallwitz (2000) e Mainieri & Chimelo (1989), indicando que estas
470 características são fixadas geneticamente, e que podem ser utilizadas em conjunto com
471 as características anatômicas qualitativas para identificação desta espécie.

472 INFLUENCIA DO LOCAL DE ORIGEM DAS PROCEDÊNCIAS NO XILEMA 473 SECUNDÁRIO

474 Encontramos variação no diâmetro equivalente dos vasos, na espessura da
475 parede dos vasos, na densidade dos vasos, no índice de agrupamento dos vasos, na área
476 das pontoações intervasculares, na área da abertura das pontoações intervasculares, na
477 altura e no número de raios/mm e na condutividade hidráulica potencial entre as
478 procedências de *B. riedelianum*, independente dos plantios.

479 Os indivíduos cuja origem é o ecótono entre Floresta Estacional Semidecídua e
480 Cerrado, em Bauru, onde há menor precipitação anual em comparação aos outros dois
481 locais de origem das procedências e os solos são arenosos, profundos e com baixa
482 capacidade de retenção de água, apresentaram características anatômicas do xilema
483 secundário indicativas de maior segurança no transporte de água e com menor
484 condutividade hidráulica potencial. O xilema secundário dos indivíduos desta
485 procedência tem vasos estreitos, mais agrupados e em maior densidade e as pontoações
486 intervasculares são menores com aberturas estreitas. Vasos estreitos e pontoações
487 intervasculares menores com aberturas estreitas são considerados mais seguros para
488 transporte de água dentro de maiores tensões negativas em ambientes secos. Nestas
489 condições, a maior proximidade das paredes celulares dos vasos confere maior
490 resistência mecânica à implosão dos vasos (Sperry, Hacke & Pittermann, 2006). Porém,
491 como a condutividade hidráulica potencial é calculada a partir do diâmetro dos vasos, e
492 de acordo com a equação de Hagen-Poiseuille, a capacidade dos vasos em conduzir
493 água aumenta à quarta potência do seu diâmetro, vasos estreitos no xilema secundário
494 destes indivíduos diminuí acentuadamente sua capacidade de transporte de água
495 (Zimmermann, 1983; Tyree & Zimmermann, 2002). Maior densidade de vasos e índice
496 de agrupamento de vasos também confere maior segurança no transporte de água. Vasos

497 mais densos aumenta a possibilidade de caminhos para a continuidade do fluxo hídrico
498 em torno de vasos embolisados (Tyree & Zimmermann, 2002). O maior agrupamento
499 de vasos garante maior conectividade entre os vasos, aumentando a disponibilidade de
500 vias alternativas para o fluxo hídrico em casos de embolismos (Carlquist, 1984;
501 Carlquist, 2001). Portanto, em conjunto, as características dos vasos nos indivíduos
502 desta procedência garantem maior segurança no transporte de água e podem ser
503 relacionadas às condições de menor disponibilidade de água encontrada no local de
504 origem das populações parentais. Estas características podem ser tanto resultado de uma
505 “memória”, ocasionada pelas condições ambientais do local de origem das árvores
506 parentais que foram traduzidas em modificações bioquímicas e genéticas, não
507 necessariamente fixadas geneticamente (Bruce et al., 2007) e que poderiam ter sido
508 transmitido para as progênes (Molinier et al., 2006), ou devido à formação de ecótipos
509 dentro da espécie por meio da diferenciação genética (Linhart & Grant, 1996; Hufford
510 & Mazer, 2003; Choat, Sack & Holbrook, 2007).

511 Por outro lado, nos indivíduos cuja origem é a Floresta Estacional Semidecídua,
512 em Gália, onde há relativamente maior precipitação anual em comparação aos outros
513 dois locais de origem e os solos são profundos, com maior concentração de argila e com
514 baixa capacidade de retenção de água, encontramos características anatômicas do
515 xilema secundário indicativas de maior eficiência no transporte de água. Nestes
516 indivíduos, encontramos vasos largos com paredes espessas, menos agrupados e em
517 menor densidade e as pontuações intervasculares são maiores com aberturas largas. De
518 acordo com a equação de Hagen-Poiseuille, vasos largos tem potencial em transportar
519 maior volume de água (Tyree & Zimmermann, 2002). Adicionalmente, pontuações
520 intervasculares maiores com aberturas largas também podem facilitar o transporte de
521 água entre vasos adjacentes (Hacke & Sperry, 2001), aumentando o transporte de água
522 no xilema secundário. Porém, vasos largos com pontuações maiores e com aberturas
523 largas são mais propensos à cavitação induzida pela seca. Possíveis falhas hidráulicas
524 ocasionadas pela cavitação induzida pela seca podem ser minimizadas pela ocorrência
525 de vasos menos agrupados no xilema secundário destes indivíduos. Menor índice de
526 agrupamento de vasos diminui a conectividade entre os vasos, diminuindo, assim, a
527 probabilidade de dispersão de bolhas de ar através das pontuações intervasculares de
528 vasos adjacentes (Loepfe et al., 2007; Scholz et al., 2014). Portanto, as características
529 anatômicas do xilema secundário dos indivíduos da procedência de Gália poderiam ser
530 relacionadas às condições de maior disponibilidade de água encontrada no local de

531 origem das populações parentais. Semelhante ao observado para os indivíduos da
532 procedência de Bauru, estas características podem ser resultantes tanto da “memória”
533 das condições ambientais do local de origem (Bruce et al., 2007) que poderiam ter sido
534 transmitida para as progênies (Molinier et al., 2006) ou devido a diferenciação genética
535 dentro da espécie (Linhart & Grant, 1996; Hufford & Mazer, 2003).

536 Diferente das procedências de Bauru e Gália, nos indivíduos cuja origem é
537 Alvorada da Sul não encontramos relação entre as características dos vasos e as
538 condições ambientais do seu local de origem. Assim como Gália, a vegetação de
539 Alvorada do Sul é Floresta Estacional Semidecídua. A região experimenta maior
540 precipitação média anual quando comparada a região de Gália e Bauru, com solos
541 argilosos, profundos, com alta fertilidade e capacidade de retenção de água, condições
542 que indicam maior disponibilidade de água para as plantas. Como o local de origem das
543 procedências pode influenciar as características anatômicas do xilema secundário, para
544 os indivíduos da procedência de Alvorada do Sul era esperado xilema secundário com
545 características que indicasse maior eficiência no transporte de água, similares aos
546 observados nos indivíduos de Gália. No entanto, nos indivíduos da procedência de
547 Alvorada do Sul encontramos menor condutividade hidráulica potencial, vasos menores,
548 mais densos e mais agrupados, com pontoações intervasculares menores e aberturas
549 estreitas quando comparados aos indivíduos da procedência de Gália. Entretanto, a
550 condutividade hidráulica potencial, a densidade dos vasos, o índice de agrupamento de
551 vasos, a área das pontoações intervasculares e sua abertura foram similares aos
552 observados nos indivíduos da procedência de Bauru, local com menor disponibilidade
553 de água. O diâmetro e a espessura da parede dos vasos foram intermediários nos
554 indivíduos da procedência de Alvorado do Sul quando comparados aos indivíduos da
555 procedência de Bauru e Gália. A similaridade das características dos vasos encontradas
556 nos indivíduos da procedência de Alvorada do Sul com aquelas observadas nos
557 indivíduos da procedência de Bauru podem ser interpretadas como características para a
558 maior segurança no transporte de água. A formação de vasos que confere maior
559 segurança no transporte de água nos indivíduos da procedência de Alvorada do Sul
560 poderia ser resultante de possíveis estresses ambientais experimentados pelas plantas
561 desta procedência nas novas condições de crescimento nos plantios. Populações são
562 frequentemente adaptadas ao seu local de origem (Hereford, 2009) e a translocação de
563 plantas para novas condições ambientais de crescimento com características climáticas e

564 ambientais diferentes pode induzir mudanças nos traços hidráulicos para garantir a
565 sobrevivência e o crescimento das plantas (Schreiber, Hacke & Hamann, 2015).

566 A altura e o número de raios/mm foram características do xilema secundário de
567 *B. riedelianum* que também variaram entre as procedências. Maior número de raios/mm
568 no xilema dos indivíduos da procedência de Alvorada do Sul e Bauru ou raios mais
569 altos nos indivíduos da procedência de Gália podem proporcionar similar superfície de
570 contato entre as células dos raios e os vasos. Os raios funcionam no transporte radial de
571 água entre o floema e xilema secundários (Carlquist, 2001), contribuem para o
572 armazenamento de água nos caules (Borchert & Pockman, 2005) e estão envolvidos em
573 mecanismos de recarga de água de vasos embolisados (Salleo et al., 2004; Morris et al.,
574 2016). O transporte radial de água e a liberação de carboidratos dentro de vasos
575 embolisados ocorrem por meio das pontoações radio-vasculares e/ou via plasmodesmos
576 entre as células dos raios com os vasos (Spicer, 2014). Assim, os raios poderiam
577 contribuir da mesma maneira para o armazenamento de água, transporte radial e em
578 mecanismos de recarga dos vasos embolisados nos indivíduos das diferentes
579 procedências de *B. riedelianum*.

580 EFEITO DO AMBIENTE NO XILEMA SECUNDÁRIO E NO CRESCIMENTO DAS 581 ÁRVORES

582 As características do xilema secundário e o crescimento das árvores *B.*
583 *riedelianum* variaram devido as diferentes características ambientais dos plantios.
584 Diferença na textura do solo e na precipitação média anual entre os plantios pode ter
585 sido os fatores ambientais que influenciaram a disponibilidade de água para as árvores.
586 A textura do solo influencia a capacidade de retenção e a disponibilidade de água para a
587 absorção pelas raízes das plantas (Bristow, Campbell & Calissendorff, 1984). Solos
588 com partículas menores, como os solos argilosos, tem maior capacidade de reter água
589 por mais tempo nos pequenos canais formados entre suas partículas em comparação aos
590 solos com partículas maiores, como os solos arenosos (Taiz & Zeiger, 2013). Ao
591 comparar a textura do solo entre os plantios, o solo argiloso no plantio de Luís Antônio
592 tem maior potencial em reter água do que o solo arenoso no plantio de Pederneiras.
593 Juntos, solo com maior capacidade de retenção de água e maior precipitação média
594 anual no plantio de Luís Antônio indica maior disponibilidade hídrica para as árvores de
595 *B. riedelianum* crescidas neste local, com efeito no crescimento das árvores e nas

596 características do xilema secundário em direção a maior eficiência no transporte de
597 água.

598 Encontramos plasticidade no comprimento dos elementos de vasos e no
599 diâmetro dos vasos. O comprimento dos elementos de vasos é determinado pelo
600 tamanho das iniciais fusiformes do câmbio vascular (Carlquist, 2001) e o diâmetro dos
601 vasos é dependente da expansão celular. A variação na disponibilidade hídrica para o
602 câmbio vascular tem efeito no alongamento das iniciais fusiformes (Lim & Soh, 1997) e
603 na expansão celular (Abe et al., 2003). Portanto, de modo geral, a maior disponibilidade
604 hídrica encontrada no plantio de Luís Antônio favoreceu a formação de elementos de
605 vasos mais longos e vasos mais largos, enquanto que a menor disponibilidade hídrica no
606 plantio de Pederneiras pode ter sido um fator limitante para o alongamento das iniciais
607 fusiformes e a expansão celular, resultando na formação de elementos de vaso mais
608 curtos e vasos mais estreitos.

609 A diferença na disponibilidade hídrica entre os plantios tiveram efeitos similares
610 nas características do xilema secundário e no crescimento das árvores cuja origem é o
611 ecótono entre Floresta Estacional Semidecídua e Cerrado (procedência de Bauru) e
612 Floresta Estacional Semidecídua (procedência de Gália). Caules mais altos e mais largos
613 e xilema secundário como vasos largos, elementos de vasos longos, pontoações
614 intervasculares maiores com aberturas largas foram características das árvores de ambas
615 as procedências crescidas no plantio com maior disponibilidade hídrica. Vasos largos
616 tem maior potencial em transportar água por unidade de tempo, além de oferecer baixa
617 resistência no fluxo hídrico (Tyree, Davis & Cochard, 1994; Hacke et al., 2006). Além
618 disso, pontoações maiores e com aberturas largas tem maior potencial na condução de
619 água (Sperry & Hacke, 2004). O aumento no comprimento dos elementos de vasos
620 aumenta potencialmente a área de pontoações intervasculares e a distância entre as
621 paredes terminais, diminuindo a resistência ao fluxo hídrico (Sperry et al., 2006). Em
622 conjunto, as características dos vasos presentes nas árvores crescidas em plantio com
623 maior disponibilidade hídrica indicam maior eficiência no transporte de água. Maior
624 eficiência no transporte de água pode aumentar o potencial da assimilação de carbono
625 (Poorter et al., 2010), resultando em maior crescimento em altura e diâmetro do caule
626 das árvores. Árvores altas e com caules largos são vantajosos em ambientes mais
627 úmidos, pois pode beneficiar as plantas na competição pela luz e na absorção de
628 carbono, mas a um custo no aumento no investimento em carbono para a construção e
629 manutenção do suporte mecânico dos caules (Tyree, Davis & Cochard, 1994).

630 Por outro lado, caules mais baixos e mais estreitos e xilema com vasos estreitos,
631 elementos de vasos curtos, pontoações intervasculares menores com aberturas estreitas e
632 raios mais numerosos foram características das árvores oriundas do ecótono entre
633 Floresta Estacional Semidecídua e Cerrado (procedência de Bauru) e Floresta Estacional
634 Semidecídua (procedência de Gália) crescidas no plantio com menor disponibilidade
635 hídrica. Vasos estreitos com pontoações intervasculares menores são menos vulneráveis
636 á cavitação induzida pelo estresse hídrico (Hacke & Sperry, 2001) e mais resistentes à
637 implosão, devido as maiores proximidade de suas paredes celulares (Hacke et al., 2001;
638 Sperry et al., 2006). O encurtamento dos elementos de vasos pode ser uma estratégia
639 adicional para evitar a implosão dos vasos em condições de menor disponibilidade
640 hídrica (Sperry et al., 2005; Barajas-Morales, 1985). Raios numerosos conferem maior
641 capacidade de armazenamento de água no caule (Carlquist, 2001), além de contribuir
642 para a recarga de vasos embolisados (Salleo et al., 2004). As características do xilema
643 presentes nas árvores crescidas em plantio com menor disponibilidade hídrica indicam
644 maior segurança no transporte de água e maior capacidade de armazenamento de água
645 no caule. Xilema mais seguro tem menor capacidade de transporte de água para a copa,
646 limitando a absorção de gás carbônico (Santiago et al., 2004), o que pode resultar em
647 crescimento mais lento e árvores com menor estatura em local com menor
648 disponibilidade de água.

649 *TRADE-OFFS* DOS TRAÇOS DO XILEMA SECUNDÁRIO E DO CRESCIMENTO 650 DAS ÁRVORES

651 No xilema secundário é comumente encontrado *trade-off* entre o diâmetro e a
652 espessura da parede dos vasos. Vasos estreitos frequentemente têm paredes espessas em
653 plantas de ambiente com maior restrição hídrica. Vasos estreitos e com paredes espessas
654 são potencialmente mais seguros para evitar possíveis danos mecânicos às paredes dos
655 vasos, como a ocorrência de microfraturas e a implosão de suas paredes (Hacke &
656 Sperry, 2001; Hacke et al., 2001). Microfraturas na parede dos vasos pode desencadear
657 a nucleação heterogênea de partículas de gases presentes entre as paredes celulares ou
658 espaços intercelulares, dando início ao processo de embolismo (Tyree & Zimmerman,
659 2002; Lens et al., 2013). Porém, no xilema secundário de indivíduos de *B. riedelianum*
660 observamos vasos largos com paredes celulares espessas. A relação observada entre o
661 diâmetro dos vasos e a espessura da parede pode estar relacionada ao tamanho das

662 pontoações intervasculares. Vasos largos com paredes espessas tiveram pontoações
663 intervasculares maiores e com aberturas mais largas. Pontoações intervasculares
664 maiores e com aberturas largas são potencialmente mais eficientes na condução de água,
665 porém, diminuem o reforço mecânicos das paredes celulares dos vasos (Hacke et al.,
666 2001; Sperry & Hacke, 2004; Carlquist, 2012). Assim são requeridas paredes celulares
667 mais espessas para compensar potenciais enfraquecimento da parede celular (Hacke et
668 al., 2001; Carlquist, 2012) que tornam os vasos mais propensos as implosão (Sperry &
669 Hacke, 2004). Além disso, pontoações intervasculares com aberturas largas poderia
670 diminuir o suporte para a membrana da pontoação durante o seu estiramento (Jansen,
671 Choat & Pletsers, 2009). Portanto, vasos com paredes mais espessas podem conferir
672 maior resistência mecânica para a sustentação de pontoações intervasculares maiores e
673 com aberturas mais largas em *B. riedelianum*, evidenciando um *trade-off* entre
674 eficiência no transporte de água e suporte mecânico das paredes dos vasos (Hacke &
675 Sperry, 2001).

676 O crescimento das plantas está relacionado positivamente à capacidade de
677 transporte de água no xilema secundário e negativamente aos custos de construção
678 volumétrica do caule, parâmetro determinado por meio da densidade da madeira
679 (Poorter et al., 2010). Observamos relação positiva entre o crescimento das plantas,
680 diâmetro dos vasos e a condutividade hidráulica potencial em árvores de *B. riedelianum*.
681 Árvores crescidas no local com maior disponibilidade de água foram mais altas, com
682 caules de maior diâmetro, vasos largos e com maior condutividade hidráulica potencial.
683 Vasos largos são mais eficientes no transporte de água. Maior suprimento de água para
684 a copa das árvores permite maior condutância estomática, aumentando a taxa de
685 assimilação de fotoassimilados disponíveis para sustentar o crescimento do caule
686 (Poorter et al., 2010). Entretanto, não observamos a relação entre a densidade da
687 madeira e o crescimento nas árvores de *B. riedelianum*. A densidade da madeira foi uma
688 característica que se manteve conservada entre as procedências e permaneceu inalterada
689 pelas novas condições ambientais de crescimento, confirmando sua alta herdabilidade
690 (Zobel & Van Buijtenem, 1989, Cornelius, 1994; Barnett & Jeronimidis, 2003). A
691 densidade da madeira em Angiospermas é determinada, principalmente, pelas
692 características das fibras (Hacke et al., 2001; Jacobsen et al., 2007; Poorter et al., 2010)
693 e, em menor escala, pelas características dos vasos (Chave et al., 2009). As
694 características quantitativas das fibras (comprimento, diâmetro total, diâmetro do lúmen
695 e espessura das paredes) e a área transversal ocupada por estas células no xilema

696 secundário foram características que não variaram nos indivíduos de *B. riedelianum*.
697 Em relação as características dos vasos, as variações observadas no diâmetro, na
698 espessura da parede, na densidade e no índice de agrupamento não produziram efeitos
699 significativos na densidade da madeira, porém, foram importantes para alterar a
700 capacidade de transporte de água e o crescimento das árvores.

701 **Conclusão**

702 As variações nas características dos vasos, das pontoações intervasculares e dos
703 raios no xilema secundário de árvores adultas de *B. riedelianum* resultam do efeito do
704 local de origem das procedências e do ambiente. As condições ambientais do local de
705 origem das procedências podem ter atuado na seleção de características para a eficiência
706 ou segurança no transporte de água. A plasticidade do xilema secundário de *B.*
707 *riedelianum* às condições ambientais é um fator importante para o desempenho e
708 sobrevivência da espécie diante do futuro cenário de mudanças climáticas.

709 **Referências**

- 710 Abe, H., Nakai, T., Utsumi, Y. & Kagawa, A. (2003) Temporal water deficit and wood
711 formation in *Cryptomeria japonica*. *Tree Physiology* **23**, 859–863. doi:
712 10.1093/treephys/23.12.859
- 713 Alberto, F.J., Aitken, S.N., Alía, R. González-Martínez, S.C., Hänninen H., Kremer, A.
714 et al. (2013) Potential for evolutionary responses to climate change - evidence
715 from tree populations. *Global Change Biology* **19**, 1645–1661. doi:
716 <http://10.0.4.87/gcb.12181>
- 717 Anderegg, W.R.L. (2015) Spatial and temporal variation in plant hydraulic traits and
718 their relevance for climate change impacts on vegetation. *New Phytologist* **205**,
719 1008–1014. doi: 10.1111/nph.12907
- 720 Araújo, D., Sebbenn, A.M., Zanatto, A.C.S., Zanata, M., Morais, E., Moraes, M.L.T. &
721 Menezes, M.L. (2014) Variação genética para caracteres silviculturais em
722 progênes de polinização aberta de *Astronium graveolens* Jacq. (Anacardiaceae).
723 *Cerne*, **20**, 61–68. doi: 10.1590/S0104-77602014000100008
- 724 Anderson, M.G. (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of
725 variance. *Austral Ecology*, **26**, 32–46.
- 726 Baas, P., Werker, E. & Fahn, A. (1983) Some ecological trends in vessel characters.
727 IAWA Bulletin n.s. 4, 141–159. doi: 10.1163/22941932-90000407

- 728 Baas, P., Ewers, F.W., Davis, S.D., & Wheeler, E. (2004) Evolution of xylem
729 physiology. In A. R. Hemley & I. Poole (Eds.). *The evolution of plant physiology*.
730 Elsevier Academic Press., Amsterdam.
- 731 Barajas-Morales, J. (1985) Wood structural differences between trees of two Tropical
732 Forests in Mexico. *IAWA Journal* 6, 355–364. doi: 10.1163/22941932-90000962
- 733 Barnett, J.R. & Jeronimidis, G. (2003) *Wood quality and its biological basis*. Blackwell
734 Publishing Ltd.
- 735 Bhering, S.B., Santos, H.G., Manzatto, C.V., Bognola, I., Carvalho, A.P., Potter, O.,
736 Aglio, M.L.D. et al. (2007) *Mapa do solo do estado do Paraná*. Embrapa Solos.
- 737 Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P. (1992) Partialling out the spatial component of
738 ecological variation. *Ecology*, **73**, 1045–1055. doi: 10.2307/1940179
- 739 Borchert, R. & Pockman, W.T. (2005) Water storage capacitance and xylem tension in
740 isolated branches of temperate and tropical trees. *Tree Physiology* **25**, 457–466.
741 doi: 10.1093/treephys/25.4.457
- 742 Bristow, K.L., Campbell, G. S. & Calissendorff, C. (1984) The effects of texture on the
743 resistance to water movement within the rhizosphere. *Soil Science Society of*
744 *American Journal*, **48**, 266–270. doi: 10.2136/sssaj1984.03615995004800020007x
- 745 Bruce, T.J., Matthes, M.C., Napier, J.A. & Pickett, A.J. (2007) Stressful “memories”
746 of plants: Evidence and possible mechanisms. *Plant Science*, **173**, 603–608. doi:
747 10.1016/j.plantsci.2007.09.002
- 748 Bukatsch, F. (1972) Bemerkungen zur doppelfärbung astrablau-safranin. *Mikrokosmos*,
749 **61**, 33–36.
- 750 Carlquist, S. (1984) Vessel grouping in Dicotyledon wood: Significance and
751 relationship to imperforate trachery elements. *Aliso*, **10**, 505–525.
- 752 Carlquist, S. (2001) *Comparative wood anatomy: systematic, ecological, and*
753 *evolutionary aspects of dicotyledon wood*. Springer-Verlag.
- 754 Carlquist, S. (2012) How wood evolves: a new synthesis. *Botany* **90**, 901–940. doi:
755 10.1139/b2012-048
- 756 Carvalho, P. (2003) *Espécies arbóreas brasileiras*. Colombo: Embrapa Floresta.
- 757 Chave, J., Coomes, D., Jansen, S. Lewis, S.L., Swenson, N.G. & Zanne, A.E. (2009)
758 Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* **12**, 351–366.
759 doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x

- 760 Choat, B., Sack, L. & Holbrook, N.M. (2007) Diversity of hydraulic traits in nine
761 *Cordia* species growing in tropical forests with contrasting precipitation. *New*
762 *Phytologist* **175**, 686–698. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02137.x
- 763 Corcuera, L., Cochard, H., Gil-Pelegrin, E. & Notivol, E. (2011) Phenotypic plasticity in
764 mesic populations of *Pinus pinaster* improves resistance to xylem embolism (P₅₀)
765 under severe drought. *Trees - Structure and Function* **25**, 1033–1042. doi:
766 10.1007/s00468-011-0578-2
- 767 Cornelius, J (1994) Heritabilities and additive genetic coefficients of variation in forest
768 trees. *Canadian Journal of Forest Research*, **24**, 372–379. doi: 10.1139/x94-050
- 769 Eilmann, B., Sterck, F., Wegner, L., de Vries, S.M.G., Von Arx, G., Mohren, G.M.J.,
770 den Ouden, J. & Sass-Klaassen, U. (2014) Wood structural differences between
771 northern and southern beech provenances growing at a moderate site. *Tree*
772 *Physiology* **34**, 882–893. doi: 10.1093/treephys/tpu069
- 773 ESALQ - USP - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” – Universidade de
774 São Paulo. (2006) *Parcelas permanentes em 40 ha de florestas do Estado de São*
775 *Paulo: uma experiência multidisciplinar*. Piracicaba.
- 776 Fisher, J.B., Goldstein, G., Jones T.J. & Cordell, S. (2007) Wood vessel diameter is
777 related to elevation and genotype in the Hawaiian tree *Metrosideros polymorpha*
778 (Myrtaceae). *American Journal of Botany* **94**:709–715. doi: 10.3732/ajb.94.5.709
- 779 Franklin, G. (1945) Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resins
780 composites, and a new macerating method for wood. *Nature*, **155**, 51 – 55.
- 781 Gurgel-Garrido, L.M.A., Siqueira, A.C.M.F., Cruz, S.F., Romanelli, R.C., Etori, L.C.,
782 Crestana, C.S.M. et al. (1997) Programa de melhoramento genético florestal. *IF*
783 *Série de Registros* **18**, 1–53.
- 784 Hacke, U.G. & Sperry J.S. (2001) Functional and ecological xylem anatomy.
785 *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **4**, 97–115. doi:
786 10.1078/1433-8319-00017
- 787 Hacke, U.G., Sperry, J. S., Pockman, W.T., Davis, S.D. & McCulloh, K.A. (2001)
788 Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion
789 by negative pressure. *Oecologia* **126**, 457–461. doi: 10.1007/s004420100628
- 790 Hacke, U.G., Sperry, J.S., Wheeler, J.K. & Castro, L (2006) Scaling of angiosperm
791 xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology* **26**, 689–701. doi:
792 10.1093/treephys/26.6.689

- 793 Hereford, J. (2009) A quantitative survey of local adaptation and fitness trade-offs. *The*
794 *American Naturalist*, **173**, 579–588. doi: 10.1086/597611
- 795 Hufford, K.M. & Mazer, S.J. (2003) Plant ecotypes: genetic differentiation in the age of
796 ecological restoration. *Trends in Ecology and Evolution* **18**, 147–155. doi:
797 10.1016/S0169-5347(03)00002-8
- 798 IAWA Committee (1989) List of microscopic features for hardwood identification.
799 *IAWA Bulletin*, **10**, 220–332.
- 800 Jacobsen, A.L., Pratt, R.B., Ewers F.W. & Davis, S.D. (2007) Cavitation resistance
801 among 26 chaparral species of southern California. *Ecological Monographs* **77**,
802 99–115. doi: 10.1890/05-1879
- 803 Johansen, D.A. (1940) *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Company, New York.
804 528p.
- 805 Jansen, S., Choat, B. & Pletsers, A. (2009) Morphological variation of intervessel pit
806 membranes and implications to xylem function in angiosperms. *American Journal*
807 *of Botany*, **96**, 409–419. doi: 10.3732/ajb.0800248
- 808 Kraus, J.E. & Arduin, M. (1997) *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*.
809 EDUR, Seropédica, Rio de Janeiro. 198 p.
- 810 Kubota, T.Y., Moraes, M., Silva, E.C.B., Pupin, S., Aguiar, A., Moraes, M. L. et al.
811 (2015) Variabilidade genética para caracteres silviculturais em progênies de
812 polinização aberta de *Balfourodendron riedelianum* (Engler). *Scientia Forestalis*,
813 **43**, 407–415.
- 814 Lens, F., Tixier, A., Cochard, H., Sperry, J.S., Jansen, S. & Herbette, S. (2013)
815 Embolism resistance as a key mechanism to understand adaptive plant strategies.
816 *Current Opinion in Plant Biology*, **16**, 287–292. doi: 10.1016/j.pbi.2013.02.005
- 817 Lim D.O. & Soh, W.Y. (1997) Cambial development and tracheid length of dwarf pines
818 (*Pinus densiflora* and *P. thunbergii*). *IAWA Journal* **18**, 301–310. doi:
819 10.1163/22941932-90001495
- 820 Linhart, Y.B. & Grant, M.C. (1996) Evolutionary significance of local genetic
821 differentiation in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*,
822 **27**, 237–277. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.27.1.237
- 823 Loepfe, L.; Martinez-Vilalta, J.; Piñol, J. & Mencuccini, M. (2007) The relevance of
824 xylem network structure for plant hydraulic efficiency and safety. *Journal of*
825 *Theoretical Biology*, v. **247**, 788–803. doi: 10.1016/j.jtbi.2007.03.036

- 826 López, R., de Heredia, U. L., Collada, C., Cano, F.J., Emerson, B.C., Cochard, H. & Gil,
827 L. (2013) Vulnerability to cavitation, hydraulic efficiency, growth and survival in
828 an insular pine (*Pinus canariensis*). *Annals of Botany* 111, 1167–1179. doi:
829 10.1093/aob/mct084
- 830 Lorenzi, H. (1992). *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas*
831 *arbóreas nativas do Brasil*. Nova Odessa: Plantarum.
- 832 Magrin, G., Marengo J., Boulanger, J., Buckeridge, M., Castellanos, E., Poveda, G.,
833 Scarano, F. R. & Vicuña, S. (2014) Central and South America. Pages 1499–1566
834 In Barros, V.R., C. B. Field, D. J. Dokken, M. D. Mastrandrea, K. J. Mach, T. E.
835 Chatterjee, K. L. et al. (eds). *Climate Change 2014: impacts, adaptation, and*
836 *vulnerability. Part B: Regional aspects. contribution of working group II to the*
837 *fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*.
838 Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY,
839 USA.
- 840 Maherali, H., Pockman, W. & Jackson, R. (2004) Adaptive variation in the vulnerability
841 of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, **85**, 2184–2199. doi: 10.1890/02-
842 0538
- 843 Mainieri, C. & Chimelo, J.P. (1989) *Fichas de características das madeiras brasileiras*.
844 São Paulo: Instituto de Pesquisas Tecnológicas.
- 845 Martínez-Vilalta, J., Cochard, H., Mencuccini, M., Sterck, F., Herrero, A., Korhonen,
846 J.F.J. et al. (2009) Hydraulic adjustment of Scots pine across Europe. *New*
847 *Phytologist* **18**, 353–364. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.02954.x
- 848 Matyas, C. (1996) Climatic adaptation of trees: rediscovering provenance tests.
849 *Euphytica*, **92**, 45–54.
- 850 Metcalfe, C. & Chalk, L. (1983) *Anatomy of the Dicotyledond. II. Wood structure and*
851 *conclusion of the general introduction*. 2^a. Clarendon Press, Oxford.
- 852 Molinier, J.; Ries, G.; Zipfel, C. & Hohn, B. (2006) Transgeneration memory of stress
853 in plants. *Nature*, **442**, 1046–1049. doi: 10.1038/nature05022
- 854 Morris, H., Plavcová, L., Cvecko, P., Fichtler, E., Gillingham, M., Martínez-Cabrera, H.
855 et al. (2016) A global analysis of parenchyma tissue fractions in secondary xylem
856 of seed plants. *New Phytologist* 209, 1553–1565. doi: 10.1111/nph.13737
- 857 Nardini, A., Salleo, S. & Jansen, S. (2011) More than just a vulnerable pipeline: xylem
858 physiology in the light of ion-mediated regulation of plant water transport. *Journal*
859 *of Experimental Botany* 62, 4701–4718. doi: 10.1093/jxb/err208

- 860 Oliveira-Filho, A.T., Jarenkow, J.Á., Jesus, N. & Rodal, M. (2006) Floristic
861 relationships of seasonally dry forests of eastern South America based on tree
862 species distribution patterns. In Pennington, R.T. Lewis, G.P. & Ratter, J. A.
863 *Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography*
864 *and conservation*. Pages 152–184.
- 865 O'Brien, E. K., Mazanec, R.A. & Krauss, S.L. (2007) Provenance variation of
866 ecologically important traits of forest trees: implications for restoration. *Journal of*
867 *Applied Ecology*, 44, 583–593. doi: 10.1111/j.1365-2664.2007.01313.x
- 868 Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Mcglinn, D.,
869 Minchin, P.R. et al. (2017) *Vegan: community ecology package - R package*
870 *version 2.4-2*.
- 871 Pirani, J. R. (1998) A revision of *Helietta* and *Balfourodendron* (Rutaceae-Pteleinae).
872 *Brittonia*, **50**, 348–380, 1998.
- 873 Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J.C., Peña-Claros, M. et al.
874 (2010) The importance of wood traits and hydraulic conductance for the
875 performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New*
876 *Phytologist* 185, 481–492. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x
- 877 R Core Team. (2017) *R: A language and environment for statistical computing*. R
878 Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- 879 Reich, P B, Wright, I J, Cavender-Bares, J, Craine, J M, Oleksyn, J, Westoby, M &
880 Walters, M B. (2003) The evolution of plant functional variation: traits, spectra,
881 and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, **164**, 143–164. doi:
882 10.1086/374368
- 883 Richter, H. & Dallwitz, M. (2000) *Commercial timbers: descriptions, illustrations,*
884 *identification, and information retrieval*. <http://delta-intkey.com>.
- 885 Roeser, K. (1972) Die nadel der schwarzkiefer. massenprodukt und kunstwerk der
886 *Natur. Mikrokosmos*, **61**, 33–36.
- 887 Salleo, S., Lo Gullo, M. A. Trifiló, P. & Nardini, A. (2004) New evidence for a role of
888 vessel-associated cells and phloem in the rapid xylem refilling of cavitated stems
889 of *Laurus nobilis* L. *Plant, Cell and Environment* **27**, 1065–1076. doi:
890 10.1111/j.1365-3040.2004.01211.x
- 891 Santiago, L.S., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Fisher, J.B., Machado, K., Woodruff, D. et
892 al. (2004) Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood

- 893 density in Panamanian forest canopy trees. *Oecologia*, **140**, 543–550. doi:
894 10.1007/s00442-004-1624-1
- 895 Scholz, A., Klepsch, M., Karimi, Z. & Jansen, S. (2013) How to quantify conduits in
896 wood? *Frontiers in Plant Science*, **4**, 1–11. doi: 10.3389/fpls.2013.00056
- 897 Scholz, A., Stein, A. Choat, B. & Jansen, S. (2014) How drought and deciduousness
898 shape xylem plasticity in three Costa Rican woody plant species. *IAWA Journal*
899 **35**, 337–355. doi: 10.1163/22941932-00000070
- 900 Schreiber, S.G., Hacke, U.G. & Hamann, A. (2015) Variation of xylem vessel diameters
901 across a climate gradient: Insight from a reciprocal transplant experiment with a
902 widespread boreal tree. *Functional Ecology* **29**, 1392–1401. doi: 10.1111/1365-
903 2435.12455
- 904 Schuldt, B., Knutzen, F., Delzon, S., Jansen, S. Müller-Haubold, H., Burlett, R., Clough,
905 Y & Leuschner, C. (2016) How adaptable is the hydraulic system of European
906 beech in the face of climate change-related precipitation reduction? *New*
907 *Phytologist* **210**, 443–458 doi: 10.1111/nph.1379
- 908 Sperry, J.S. (2003) Evolution of water transport and xylem structure. *International*
909 *Journal of Plant Sciences*, **164**, S115–S127. doi: 10.1086/368398
- 910 Sperry, J.S. & Hacke, U.G. (2004) Analysis of circular bordered pit function I.
911 Angiosperm vessel with homogenous pit membranes. *American Journal of Botany*
912 **91**, 369–385. doi: 10.3732/ajb.91.3.369
- 913 Sperry, J. S., Hacke, U.G. & Pittermann, J. (2006) Size and function in conifer tracheids
914 and angiosperm vessels. *American Journal of Botany* **93**, 1490–1500. doi:
915 10.3732/ajb.93.10.1490
- 916 Spicer, R. (2014) Symplasmic networks in secondary vascular tissues: Parenchyma
917 distribution and activity supporting long-distance transport. *Journal of*
918 *Experimental Botany* **65**, 1829–1848. doi: 10.1093/jxb/ert459
- 919 Taiz, L. & Zeiger, E. (2013) *Fisiologia Vegetal*. 5^a ed. Editora Artmed, Porto Alegre.
- 920 Therneau, T., Atkinson, B. & Ripley, B. (2015) *Recursive partitioning and regression*
921 *trees*.
- 922 Torsten, H., Frank, B. & Westfall, L. P. (2016) *Simultaneous inference in general*
923 *parametric models*.
- 924 Tyree, M.T., Davis, S.D. & Cochard, H. (1994) Biophysical perspectives of xylem
925 evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to
926 dysfunction? *IAWA Journal* **15**, 335–360. doi: 10.1163/22941932-90001369

- 927 Tyree, M. & Zimmermann, M. (2002) *Xylem structure and the ascent of sap*. New
928 York, NY, USA: Springer-Verlag.
- 929 Williamson, G.B. & Wiemann, M.C (2010) Measuring wood specific
930 gravity...Correctly. *American Journal of Botany*, **97**, 519–524. doi:
931 10.3732/ajb.0900243
- 932 Wortemann, R., Herbette, S., Barigah, T.S., Fumanal, B., Alia, R., Ducousso, A.,
933 Gomory, D. et al. (2011) Genotypic variability and phenotypic plasticity of
934 cavitation resistance in *Fagus sylvatica* L. across Europe. *Tree Physiology* 31,
935 1175–1182. doi: 10.1093/treephys/
- 936 Zimmermann, M. (1983) *Xylem structure and the ascent of sap*. Springer-Verlag.,
937 Berlin, Germany, New York, USA.
- 938 Zobel, B.J. & Van Buijtenen, J.P. (1989) *Wood variation: its causes and control*.
939 Springer Science & Business Media.
- 940

Material Suplementar

Tabela S1. Altura do caule, diâmetro à altura do peito do caule (DAP), densidade da madeira, condutividade hidráulica potencial e características anatômicas quantitativas do xilema secundário apresentados como média \pm desvio padrão (valores mínimo e máximo) de árvores maduras de três procedências (AS, BA e GA) *Balfourodendron riedelianum* crescidas nos plantios de Luís Antônio e de Pederneiras. AS = Alvorada do Sul; BA = Bauru; GA = Gália.

	Plantio de Luís Antônio			Plantio de Pederneiras		
	Procedências					
	AS	BA	GA	AS	BA	GA
Altura do caule (m)	13.6 \pm 2.6 (10 - 18)	14.0 \pm 4.3 (7.4 - 17)	14.9 \pm 3.2 (6.4 - 20.2)	8.9 \pm 1.8 (6.4 - 12.7)	9.5 \pm 2.2 (4.6 - 12)	10.8 \pm 1.4(8.8- 13.2)
DAP do caule (cm)	14 \pm 2.4 (9 - 18)	12.9 \pm 2.2 (9.5 - 17)	16.0 \pm 5.4 (9 - 24)	10.6 \pm 1.5 (7.5 - 13)	12.1 \pm 2.7 (9.5 - 19)	12.5 \pm 3.2 (8.5 - 20)
Densidade da madeira (g/cm ³)	0.70 \pm 0.7 (0.64 - 0.77)	0.69 \pm 0.06 (0.64 - 0.82)	0.70 \pm 0.02 (0.67 - 0.74)	0.71 \pm 0.03 (0.64 - 0.8)	0.69 \pm 0.04 (0.63 - 0.78)	0.67 \pm 0.03 (0.62 - 0.73)
Condutividade hidráulica potencial (kgm ⁻¹ MPa ⁻¹ s ⁻¹)	25.8 \pm 4.6 (18.6 - 32)	29.7 \pm 7.4 (19.2 - 45)	57.3 \pm 21.8 (36.1 - 115)	30.0 \pm 12.1 (13.7 - 49)	17.6 \pm 4.0 (11.4 - 26)	36.3 \pm 6.0 (28 - 49.9)
Características anatômicas						
Área do lúmen dos vasos (μm^2)	2.4x10 ³ \pm 2.2 (2.3 - 2.8)	2.8x10 ³ \pm 7.3 (2.4 - 3.1)	4.5x10 ³ \pm 2.0 (3.7 - 6.5)	3.2x10 ³ \pm 2.0 (2.9 - 3.6)	2.0x10 ³ \pm 1.3 (1.8 - 2.3)	3.4x10 ³ \pm 3.4 (2.9 - 3.8)
Diâmetro equivalente dos vasos (μm)	54.9 \pm 2.6 (50.3 - 59.5)	59.6 \pm 2.2 (55.6 - 62.5)	75.4 \pm 5.6 (68.5 - 90.4)	63.8 \pm 2.0 (60.6 - 67.6)	50.2 \pm 1.7 (47.3 - 53.6)	65.4 \pm 3.2 (61 - 69.5)
Espessura da parede dos vasos (μm)	5.67 \pm 0.87 (3.0 - 10.06)	4.36 \pm 0.66 (2.18 - 8.72)	7.23 \pm 0.87 (5.36 - 10.15)	5.4 \pm 0.76 (3.36 - 8.66)	4.02 \pm 0.64 (2.04 - 6.74)	7.16 \pm 0.81 (5.03 - 10.)
Densidade de vasos (vasos/mm ²)	94.6 \pm 19.2 (73 - 138.4)	89.8 \pm 17.7 (65.3 - 124.9)	64.4 \pm 11 (48.1 - 81.9)	84.4 \pm 15 (61.7 - 108)	99.1 \pm 15.0 (67 - 115.5)	75.4 \pm 15.2 (50.3 - 97)
Índice de agrupamento dos vasos	2.3 \pm 0.2 (1.91 - 2.75)	2.3 \pm 0.3 (1.87 - 2.91)	1.9 \pm 0.2 (1.62 - 2.09)	2.3 \pm 0.2 (1.97 - 2.77)	2.5 \pm 0.3(2.05 - 3.18)	1.9 \pm 0.2 (1.53 - 2.21)
Comprimento dos elementos de vasos (μm)	346.16 \pm 33.6 (298 - 419.3)	353.4 \pm 42.2 (294.1 - 429.3)	340.9 \pm 33 (284.0 - 402.7)	311.9 \pm 27.8 (269 - 349)	301.30 \pm 37.7 (243.5 - 362.4)	315.22 \pm 28.7 (273.3 - 373.5)
Área das pontoações intervasculares (μm^2)	9.95 \pm 1.13 (6.97 - 13.68)	9.98 \pm 1.04 (9.14 - 16.33)	11.49 \pm 1.14 (6.67 - 12.49)	10 \pm 1.19(5.50 - 14.6)	8.14 \pm 1.12 (5.26 - 11.23)	9.45 \pm 0.50.98 (7.12 - 13.11)
Área da abertura das pontoações intervasculares (μm^2)	1.25 \pm 0.25 (0.52 - 2.37)	1.18 \pm 0.23 (0.72 - 1.93)	1.58 \pm 0.36 (0.73 - 3.04)	1.09 \pm 0.245 (0.54 - 2.19)	0.92 \pm 0.241 (0.42 - 1.56)	1.33 \pm 0.265 (0.72 - 2.40)
Diâmetro das pontoações	3.6 \pm 0.2 (3.4 - 3.8)	3.5 \pm 0.1 (3.2 - 3.6)	3.5 \pm 0.2 (3.2 - 3.9)	3.6 \pm 0.2 (3.1 - 3.9)	3.5 \pm 0.1(3.2 - 3.7)	3.5 \pm 0.2 (3.1 - 3.8)

intervasculares (μm)						
Diâmetro da abertura das pontoações intervasculares (μm)	1.9 \pm 2.0 (1.6 - 2.1)	1.9 \pm 0.1 (1.6 - 2.1)	2.0 \pm 0.2 (1.7 - 2.2)	1.6 \pm 0.1 (1.3 - 1.9)	1.7 \pm 0.2 (1.4 - 2)	1.7 \pm 0.1 (1.5 - 1.9)
Diâmetro das pontoações radio-vasculares (μm)	3.5 \pm 0.3 (3 - 4)	3.2 \pm 0.1 (3 - 3.4)	3.3 \pm 0.2 (2.9 - 3.6)	3.4 \pm 0.2 (3 - 3.8)	3.4 \pm 0.2 (2.7 - 3.6)	3.4 \pm 0.2 (2.9 - 3.6)
Diâmetro da abertura das pontoações radio-vasculares (μm)	1.8 \pm 0.2 (1.6 - 2.3)	1.8 \pm 0.1 (1.6 - 2.1)	1.8 \pm 0.1 (1.6 - 2.1)	1.8 \pm 0.1 (1.6 - 2)	1.7 \pm 0.2 (1.4 - 2)	1.7 \pm 0.1 (1.5 - 1.8)
Comprimento das fibras (μm)	1412.9 \pm 109 (1270.2 - 1600.9)	1511.9 \pm 154 (1323.8 - 1857.3)	1554.6 \pm 132 (1315.5 - 1814.8)	1440.6 \pm 152 (1119.5 - 1718.6)	1518.1 \pm 126 (1317.8 - 1834.6)	1471.9 \pm 98 (126.2 - 1603.2)
Diâmetro das fibras (μm)	15.0 \pm 0.9 (13.5 - 17.1)	15.4 \pm 1.2 (13 - 16.8)	15.5 \pm 1.0 (13.5 - 17.3)	14.9 \pm 0.9 (13.3 - 16.2)	15.2 \pm 0.8 (13.9 - 16.9)	15.5 \pm 0.7 (14.8 - 16.9)
Diâmetro do lúmen das fibras (μm)	4.2 \pm 0.5 (3.2 - 5.1)	4.5 \pm 0.6 (3.2 - 5.7)	4.8 \pm 0.6 (3.8 - 5.6)	5.0 \pm 0.5 (4.4 - 6.2)	4.6 \pm 0.5 (3.9 - 5.6)	4.9 \pm 0.6 (3.4 - 5.9)
Espessura da parede das fibras (μm)	5.4 \pm 0.5 (4.5 - 6.3)	5.4 \pm 0.4 (4.6 - 6.1)	5.2 \pm 0.5 (4.5 - 6.1)	4.8 \pm 0.4 (3.9 - 5.4)	5.3 \pm 0.5 (4.7 - 5.9)	5.3 \pm 0.4 (4.4 - 6.1)
Altura dos raios (μm)	240.6 \pm 35.1 (207.6 - 33.1)	234.4 \pm 39.2 (176 - 316.8)	264.8 \pm 40.9 (197.3 - 316.9)	223.1 \pm 17.5 (184.4 - 250.6)	221.5 \pm 26.2 (181.3 - 274.4)	260.3 \pm 28.3 (209.6 - 309)
Largura dos raios (μm)	23.5 \pm 5.3 (16.8 - 26.5)	25.1 \pm 4.5 (17.4 - 29.2)	22.7 \pm 4.5 (17.7 - 31.6)	22.7 \pm 2.8 (17.3 - 27.3)	22.8 \pm 5.2 (16.1 - 30.8)	26.6 \pm 4.2 (18.4 - 31.3)
Número de raios/mm	6.5 \pm 0.8 (5.2 - 8.1)	6.4 \pm 0.6 (5.5 - 7.5)	6.1 \pm 0.7 (5.2 - 7)	8.6 \pm 0.8 (7.2 - 10)	7.9 \pm 0.6 (7.1 - 9)	7.2 \pm 0.8 (6.1 - 8.3)
Porcentagem de área transversal ocupada por vasos (%)	26.3 \pm 4.4 (20.1 - 35)	27.7 \pm 5.6 (20.2 - 36.3)	26.2 \pm 4.6 (20.5 - 35)	21.7 \pm 4.7 (13.7 - 31.7)	28 \pm 5.1 (22.7 - 36.5)	24.9 \pm 4.1 (16.4 - 30.2)
Porcentagem de área transversal ocupada por fibras (%)	36.1 \pm 6.0 (22.1 - 43.8)	35.0 \pm 8.3 (20 - 45.8)	40.4 \pm 6.7 (27.1 - 49.8)	39.2 \pm 6.1 (25.9 - 50)	32.7 \pm 5.7 (24 - 45.5)	37.7 \pm 7.7 (26.9 - 52.8)
Porcentagem de área transversal ocupada por parênquima (%)	37.5 \pm 3.7 (32.7 - 46.3)	37.3 \pm 3.7 (33.1 - 45.7)	33.4 \pm 3.1 (29.5 - 39.4)	39.0 \pm 2.9 (34.6 - 44.5)	39.3 \pm 3.9 (31.6 - 45.4)	37.4 \pm 4.1 (30.7 - 44.2)

Considerações Finais

Ao comparar o crescimento (estimado pela altura e diâmetro à altura do peito do caule) e as características do xilema secundário de árvores de 30 anos de idade de três procedências de *Balfourodendron riedelianum* crescidas em dois plantios homogêneos percebemos que a variação no crescimento e em algumas características do xilema secundário é influenciada pela procedência e pelas diferentes condições ambientais dos plantios. Os tipos celulares que tiveram efeito do local de origem das procedências e do ambiente foram os vasos e os raios. Diâmetro dos vasos, densidade dos vasos e índice de agrupamento dos vasos, o tamanho e a abertura das pontoações intervasculares e a altura e o número de raios foram características que se mantiveram entre as procedências e pode ser relacionados ao local de origem da procedência, especialmente para as procedências de Bauru e Gália. O diâmetro dos vasos, comprimento dos elementos de vasos e tamanho e a abertura das pontoações intervasculares e o número de raios foram características que apresentaram plasticidade às novas condições de crescimento nos plantios. A capacidade do xilema secundário de diferentes procedências de *B. riedelianum* em ajustar as características dos vasos, células responsáveis pelo transporte de água, e os raios, células que contribuem para o transporte radial e armazenamento de água no caule, em resposta a variabilidade ambiental será importante para a sobrevivência da espécie às mudanças climáticas. Com relação às características de crescimento, a altura do caule e o diâmetro à altura do peito variaram entre os plantios, evidenciando que o crescimento das árvores foi controlado apenas pelo ambiente, sem efeito da procedência.