

TATIANI MARIA PECH

**IMPLICAÇÕES DA ANATOMIA DA MADEIRA PARA CONDUTIVIDADE
HIDRÁULICA EM GENÓTIPOS COMERCIAIS DE *Eucalyptus* spp. NO BRASIL**

Botucatu

2024

TATIANI MARIA PECH

**IMPLICAÇÕES DA ANATOMIA DA MADEIRA PARA CONDUTIVIDADE
HIDRÁULICA EM GENÓTIPOS COMERCIAIS DE *Eucalyptus* spp. NO BRASIL**

Tese apresentada à Faculdade de
Ciências Agronômicas da Unesp Câmpus
de Botucatu, para obtenção do título de
Doutora em Ciência Florestal.

Orientador: Prof. Dr. Otávio Camargo
Campoe

Coorientador(a): Prof. Dr. Joannès
Guillemot

Botucatu

2024

P365i	Pech, Tatiani Maria Implicações da anatomia da madeira para condutividade hidráulica em genótipos comerciais de <i>Eucalyptus</i> spp. no Brasil / Tatiani Maria Pech. -- Botucatu, 2026 84 p. : il., tabs., fotos Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Faculdade de Ciências Agrônômicas, Botucatu Orientador: Otávio Camargo Campoe Coorientador: Joannès Guillemot 1. Anatomia da madeira. 2. Ecofisiologia. 3. Plantios florestais. 4. Eucalipto. 5. Silvicultura. I. Título.
-------	--

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Dados fornecidos pelo autor(a).

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: IMPLICAÇÕES DA ANATOMIA DA MADEIRA PARA CONDUTIVIDADE HIDRÁULICA EM GENÓTIPOS COMERCIAIS DE *Eucalyptus* spp. NO BRASIL

AUTORA: TATIANI MARIA PECH

ORIENTADOR: OTÁVIO CAMARGO CAMPOE

COORIENTADOR: JOANNÈS GUILLEMOT

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em Ciência Florestal, pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. OTÁVIO CAMARGO CAMPOE (Participação Virtual)
Departamento de Ciências Florestais / Universidade Federal de Lavras

Documento assinado digitalmente

OTÁVIO CAMARGO CAMPOE
Data: 18/12/2024 12:58:32 -0300
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Dr. GILLES CHRISTOPHE CHAIX (Participação Virtual)
Departamento de Sistemas Biológicos / CIRAD

Gilles
Chaix

Signature numérique de Gilles
Chaix
Chaix, Gilles Christophe / CIRAD,
ou Département BIOS,
email=gilles.chaix@cirad.fr, ou IR
Date: 2024.12.19 16:03:40 +0100

Dr.^a LARISSA CHACON DÓRIA (Participação Virtual)
Departamento de Biologia Vegetal / Universidade Estadual de Campinas

Documento assinado digitalmente

LARISSA CHACON DÓRIA
Data: 19/12/2024 11:25:58 -0300
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Prof. Dr. EVANDRO VAGNER TAMBARUSSI (Participação Virtual)
Departamento de Produção Vegetal / FCA UNESP Botucatu

Documento assinado digitalmente

EVANDRO VAGNER TAMBARUSSI
Data: 18/12/2024 13:45:55 -0300
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Prof. Dr. MAGNOS ALAN VIVIAN (Participação Virtual)
Departamento de Agricultura, Biodiversidade e Florestas / Universidade Federal de Santa Catarina

Documento assinado digitalmente

MAGNOS ALAN VIVIAN
Data: 19/12/2024 11:31:53 -0300
CPF: ***.088.210-**
Verifique as assinaturas em <https://v.ufsc.br>

Botucatu, 18 de dezembro de 2024

*À minha família, pelo incentivo e
por sempre acreditarem em
minhas decisões.*

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus pela vida e oportunidades.

Aos membros da minha família que de alguma forma colaboraram para realização deste trabalho, em especial a minha mãe Matilde, pelo incentivo, carinho, paciência e confiança que em mim depositou, e ao meu padrasto (*in memorian*), pelo carinho e paciência que recebi desde que cheguei em sua vida.

Ao meu esposo Caio Cesar Della Giustina, pelos momentos felizes compartilhados e pela alegria que transmite. Obrigada pelo suporte e pela confiança constante em meu potencial.

Aos Professores Dr. Otávio Camargo Campoe e Dr. Joannès Guillemot pela confiança, oportunidade oferecida e constante estímulo na busca por conhecimento. Por todos os ensinamentos transmitidos nestes anos de orientação.

À Professora Dra. Carmen Regina Marcati e a Assistente de Suporte Acadêmico Liliane C. Pereira pela atenção e disposição para a condução deste trabalho. Pela disponibilização do Laboratório de Anatomia da Madeira para a condução das análises deste trabalho e pela imensa contribuição em minha evolução profissional.

À UNESP, em especial ao Programa de Pós-Graduação em Ciência Florestal pela estrutura e ensinamentos oferecidos para a realização deste doutorado.

Ao IPEF e CIRAD e aos coordenadores do Projeto EUCFLUX pela oportunidade para a realização deste trabalho.

Aos meus amigos que de alguma forma colaboraram para realização deste trabalho. E a todos aqueles que de alguma forma contribuíram para a realização deste doutorado.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

“O começo de todas as ciências é o espanto de as coisas serem o que são “.

RESUMO

Melhorar a compreensão sobre as características anatômicas e hidráulicas do xilema é de extrema importância para a gestão das florestas plantadas frente as mudanças climáticas. Espécies do gênero *Eucalyptus* são amplamente utilizadas em plantações comerciais no Brasil em dois sistemas de manejo: alto fuste e talhadia. No entanto, características anatômicas, fisiológicas e genéticas das plantas ainda não são totalmente compreendidas, visto a diversidade de genótipos comerciais utilizados na silvicultura brasileira. Neste contexto, o objetivo do trabalho foi avaliar a anatomia e a densidade do xilema em 21 genótipos comerciais de *Eucalyptus* em sistema de manejo alto fuste e dois genótipos em manejo de talhadia. O experimento de campo foi implementado em fevereiro de 2018 no município de Itatinga, São Paulo, Brasil. Seções transversais dos discos de três árvores por genótipo (aos três anos de idade) foram amostradas. As amostras foram cortadas em micrótomo de deslize, desidratadas em concentrações de etanol (30 a 100%), coradas e montadas em resina sintética e observadas em microscópio óptico. Para microscopia eletrônica de varredura as amostras foram divididas em plano tangencial e fixadas em *stubs* de alumínio e revestidas com ouro. Quanto as análises estatísticas, utilizou-se Análise de Variância (ANOVA), comparando os valores obtidos entre os genótipos (em alto fuste), seguido do teste de Scott-Knott ($p < 0.05$). E o Teste t ($p < 0.05$) para comparações entre os sistemas de manejo (alto fuste x talhadia). Correlações de Pearson e Spearman foram aplicados entre as características anatômicas e de condutância hidráulica. Como resultados, o diâmetro ponderado hidraulicamente dos vasos variou entre os genótipos em sistemas de alto fuste, 112 a 158,3 μm (caule) e de 74 a 91,8 μm (galho). Diferenças significativas também foram observadas para a densidade de vasos. Não foram encontradas diferenças significativas na área da pontuação. Raios comumente seriados (1-2 células), com altura dos raios entre 107 a 150 μm . A densidade da madeira não exerceu grande influência para as variações anatômicas do xilema. Somente diferenças significativas para a espessura da parede do vaso em galhos, uma diferença de 0,19 μm foram encontradas entre os sistemas de alto fuste x talhadia. De forma geral, o manejo não influenciou as características anatômicas e hidráulicas do xilema, possivelmente as variações observadas são decorrentes de um efeito/característica genética de cada genótipo. O diâmetro do

vaso ponderado hidraulicamente, aparenta ser um traço importante para o entendimento da condutividade hidráulica dos genótipos estudados.

Palavras-chave: genótipos de *Eucalyptus*; xilema; anatomia da madeira; sistemas de manejo, densidade da madeira.

ABSTRACT

Improving understanding of the anatomical and hydraulic characteristics of the xylem is crucial for managing planted forests in the face of climate change. Species of the *Eucalyptus* genus are widely used in commercial plantations in Brazil under two management systems: tall stem and coppice. However, the anatomical, physiological, and genetic characteristics of these plants are not yet fully understood, given the diversity of commercial genotypes used in Brazilian forestry. In this context, the objective of this study was to evaluate xylem anatomy and density in 21 commercial *Eucalyptus* genotypes under high-stem management and two genotypes under coppice management. The field experiment was implemented in February 2018 in the municipality of Itatinga, São Paulo, Brazil. Cross sections of the discs of three trees per genotype (at three years of age) were sampled. The samples were cut with a sliding microtome, dehydrated in ethanol concentrations (30 to 100%), stained and mounted in synthetic resin, and observed under an optical microscope. For scanning electron microscopy, the samples were divided in a tangential plane and fixed in aluminum stubs and coated with gold. For statistical analyses, Analysis of Variance (ANOVA) was used to compare the values obtained between genotypes (in high stem), followed by the Scott-Knott test ($p < 0.05$). The t-test ($p < 0.05$) was used for comparisons between management systems (high stem vs. coppice). Pearson's and Spearman's correlations were applied between anatomical and hydraulic conductance characteristics. As results, the hydraulically weighted vessel diameter varied among genotypes in high-stem systems, from 112 to 158.3 μm (stem) and from 74 to 91.8 μm (branch). Significant differences were also observed for vessel density. No significant differences were found in pit area. Rays were commonly serial (1-2 cells), with ray heights between 107 and 150 μm . Wood density did not exert a great influence on xylem anatomical variations. Only significant differences for vessel wall thickness in branches, a difference of 0.19 μm , were found between high-stem and coppice systems. In general, management did not influence the anatomical and hydraulic characteristics of the xylem; the observed variations are possibly due to a genetic effect/characteristic of each genotype. The hydraulically weighted vessel diameter appears to be an important trait for understanding the hydraulic conductivity of the studied genotypes.

Keywords: *Eucalyptus* genotypes; xylem; wood anatomy; management systems, wood density.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Capítulo 1 – Características funcionais do xilema em genótipos de eucaliptos no Brasil

- Figura 1 - Localização da área experimental (marcador preto) dos 21 genótipos de *Eucalyptus* e distribuição dos blocos amostrados.....31
- Figura 2 - Designer experimental e parâmetros mensurados em caule e galhos de 21 genótipos de *Eucalyptus* em sistema de alto fuste.....35
- Figura 3 - Incremento médio anual (IMA, Mg.ha⁻¹) em genótipos de *Eucalyptus* sob manejo de alto fuste.....37
- Figura 4 - Características anatômicas do xilema em 21 genótipos de *Eucalyptus* em caule sob manejo de alto fuste.....38
- Figura 5 - Características anatômicas do xilema em 21 genótipos de *Eucalyptus* em galho sob manejo de alto fuste.....39
- Figura 6 -. Ilustração com imagens de microscopia óptica de corte transversal do xilema de genótipos de *Eucalyptus*.....40
- Figura 7 - Árvore filogenética dos 21 genótipos e gráficos de barras empilhado de frações celulares em caule e galho.....41
- Figura 8 - Características anatômicas do parênquima radial em 21 genótipos de *Eucalyptus* em galho sob manejo de alto fuste.....42
- Figura 9 - Correlações entre características anatômicas do xilema em caule e galhos para 21 genótipos de *Eucalyptus* no Brasil sob sistema de manejo de alto fuste.....44
- Figura 10 - Correlação de Pearson (r) e de Spearman (ρ) das características anatômicas e hidráulicas do caule e galhos para genótipos de *Eucalyptus* sob manejo de alto fuste.....45
- Figura 11 - Ranking das principais características anatômicas e hidráulicas do caule e galhos para genótipos de *Eucalyptus* sob manejo de alto fuste.....46

Capítulo 2 – Os sistemas de manejo podem ocasionar variações na anatomia do xilema em plantios de *Eucalyptus* no Brasil?

Figura 1 - Localização da área experimental (marcador preto) dos 2 genótipos de <i>Eucalyptus</i> e distribuição dos blocos amostrados.....	61
Figura 2 - Características anatômicas do xilema em genótipos de <i>Eucalyptus</i> em caule sob manejo de alto fuste e talhadia (caule).....	66
Figura 3 - Características anatômicas do xilema em genótipos de <i>Eucalyptus</i> em galho sob manejo de alto fuste e talhadia (galho).....	67
Figura 4 - Ilustração com imagens de microscopia óptica de corte transversal do xilema de genótipos de <i>Eucalyptus</i> (caule).....	68
Figura 5 - Ilustração com imagens de microscopia óptica de corte transversal do xilema de genótipos de <i>Eucalyptus</i> (galho).....	69
Figura 6 - Incremento médio anual (IMA, Mg.ha ⁻¹) em genótipos de <i>Eucalyptus</i> sob manejo de alto fuste e talhadia.....	70

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1 – Características funcionais do xilema em genótipos de *Eucalyptus* no Brasil

Tabela 1 – Descrição dos 21 genótipos de <i>Eucalyptus</i> e seus respectivos locais de origem.....	30
---	----

Capítulo 2 – Os sistemas de manejo podem ocasionar variações na anatomia do xilema em plantios de *Eucalyptus* no Brasil?

Tabela 1 – Descrição dos 2 genótipos de <i>Eucalyptus</i> e seus respectivos locais de origem.....	60
--	----

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	21
CAPÍTULO 1 – CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DO XILEMA EM GENÓTIPOS DE <i>Eucalyptus</i> NO BRASIL	25
RESUMO.....	25
ABSTRACT.....	26
1.1 INTRODUÇÃO.....	27
1.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	29
1.2.1 Localização e caracterização do experimento.....	29
1.2.2 Caracterização climática.....	30
1.2.3 Caracterização do crescimento.....	31
1.2.4 Densidade básica da madeira.....	31
1.2.5 Caracterização dos vasos.....	32
1.2.6 Caracterização das pontoações.....	33
1.2.7 Caracterização do parênquima radial.....	34
1.2.8 Genotipagem.....	35
1.2.9 Análise dos dados.....	35
1.3 RESULTADOS.....	36
1.3.1 Crescimento.....	36
1.3.2 Características anatômicas de caule e galhos em 21 genótipos de eucalipto.....	37
1.3.3 Relações entre as características anatômicas xilêmicas e hidráulicas.....	43
1.4 DISCUSSÃO.....	46
1.5 CONCLUSÃO.....	49
REFERÊNCIAS.....	51
CAPÍTULO 2 – OS SISTEMAS DE MANEJO PODEM OCASIONAR VARIAÇÕES NA ANATOMIA DO XILEMA EM PLANTIOS DE <i>Eucalyptus</i> NO BRASIL?	56
RESUMO.....	56
ABSTRACT.....	57
2.1 INTRODUÇÃO.....	57

2.2	MATERIAL E MÉTODOS.....	59
2.2.1	Localização e caracterização do experimento.....	59
2.2.2	Caracterização climática.....	60
2.2.3	Densidade básica da madeira.....	61
2.2.4	Caracterização dos vasos.....	62
2.2.5	Caracterização das pontoações.....	63
2.2.6	Análise de dados.....	64
2.3	RESULTADOS.....	64
2.4	DISCUSSÃO.....	70
2.5	CONCLUSÃO.....	72
	REFERÊNCIAS.....	73
	CONSIDERAÇÕES FINAIS	77
	REFERÊNCIAS.....	79
	APÊNDICE A – Caracterização climática histórica de fevereiro de 2008 a março de 2022 para à área de estudo, localizada no município de Itatinga, São Paulo.....	83
	APÊNDICE B – Densidade básica da madeira dos 21 genótipos de <i>Eucalyptus</i>.....	84

INTRODUÇÃO GERAL

O gênero *Eucalyptus* pertencente à família Myrtaceae, de ocorrência natural na Austrália e outras ilhas da Oceania. Espécies deste gênero são mundialmente cultivadas (regiões tropicais e subtropicais) como importantes fontes de biomassa, nas mais diversas condições ambientais (Leicach *et al.*, 2012). O Brasil detém uma das maiores áreas plantadas com espécies do gênero *Eucalyptus*, aproximadamente 7,8 milhões de hectares, com rotações entre 6 e 7 anos (IBÁ, 2024). Contribuem para redução da pressão sobre as florestas nativas brasileiras e com ~4% do Produto Interno Bruto Industrial do Brasil (IBÁ, 2024). Em comparação com outras espécies florestais, como *Pinus* (33,2 m⁻³ ha⁻¹), teca (20 m⁻³ ha⁻¹), espécies de *Eucalyptus* apresentam características extremamente favoráveis, como incrementos elevados (42,4 m⁻³ ha⁻¹).

No Brasil os plantios de eucalipto são conduzidos em dois sistemas de manejo: alto fuste e talhadia. No primeiro sistema, novas mudas são introduzidas e no sistema de talhadia a rebrota dos caules cortados da rotação anterior é conduzida. Os dois sistemas apresentam vantagens, entretanto, o sistema de manejo de talhadia apresenta um baixo custo de implantação (Diaz-Balteiro e Rodriguez, 2006), sendo ecologicamente sustentável (Gonçalves *et al.*, 2014) apresentando um sistema radicular já estabelecido (Christina *et al.*, 2011), com reservas de carbono e nitrogênio para sustentar as brotações (Little e Gardner, 2003), se tornando economicamente atrativo para o setor florestal.

Apesar dos grandes avanços no setor florestal, quanto ao manejo, tratamentos silviculturais, melhoramento genético, controle de pragas e doenças, o estabelecimento e a produtividade dos plantios de eucaliptos são intensamente afetados pelas variações climáticas (Gonçalves *et al.*, 2013; Campoe *et al.*, 2016; Binkley *et al.*, 2017; Elli *et al.*, 2020; Hubbard *et al.*, 2020). Os principais fatores são a escassez hídrica (períodos prolongados) (Câmara *et al.*, 2020; Elli *et al.*, 2020; De Freitas *et al.*, 2021; Abreu *et al.*, 2022; Martins *et al.*, 2022) e as oscilações de temperatura (fora da faixa (6 a 31°C) considerada ótima para espécies de eucaliptos) (Queiroz *et al.*, 2020; Martins *et al.*, 2022). Ambas são capazes de levar as plantas a diversas alterações tanto a nível fisiológico, morfológico e anatômico, levando a redução da produtividade e aumento da mortalidade das plantas (Slot e Winter, 2017; Saadaoui *et al.*, 2017; Câmara *et al.*, 2020; Reis *et al.*, 2021).

A anatomia da madeira e seus elementos podem ser um importante traço para caracterizar a tolerância a seca das espécies florestais e desempenho ecofisiológico (Lens *et al.*, 2010; Chen *et al.*, 2021). Com grande relevância para ser incorporada em programas de melhoramento, uma vez que, atributos ecofisiológicos das plantas associados às estratégias de uso da água podem auxiliar no agrupamento de tipos funcionais (Moreno-Gutiérrez *et al.*, 2012).

Como parte da anatomia da madeira, o xilema é o tecido responsável pelo transporte de água das plantas vasculares, estando estritamente relacionado a eficiência e segurança do transporte de água (Kamon e Ohtani, 2021). Regularmente composto por elementos condutores (vasos), células parenquimáticas e fibras (Shen *et al.*, 2023), sendo a maioria tecidos mortos (vaso e fibras), desempenham funções cruciais nas atividades fisiológicas, e nas funções mecânicas e hidráulicas (Plavcová *et al.*, 2019). A condutividade hidráulica dos vasos é determinada pelas características anatômicas, como densidade, diâmetro e comprimento dos vasos (Zach *et al.*, 2010). Por exemplo, o maior diâmetro de vasos proporciona vantagens no transporte de água, ou seja, maior condutância hidráulica, minimizando as taxas de transpiração, e aumentando a fixação de carbono (Sperry, 2003), entretanto, mais vulneráveis à embolia devido à baixa capacidade de suportar pressões negativas (Tyree e Zimmermann, 2002), ou seja, há um trade-off entre eficiência e segurança xilemática (Hacke *et al.*, 2006). As paredes dos vasos também desempenham papel crucial, precisam ser reforçadas para evitar o colapso, principalmente quando o xilema transporta água em pressões muito negativas (Hake *et al.*, 2001).

A Teoria da Coesão Tensão (Dixon e Joly, 1895) é a que explica da melhor forma os processos físicos sobre o transporte de água no xilema. De forma geral, as ligações de hidrogênio entre as moléculas de água (coesão) e a pressão negativa (tensão) nos condutos do xilema, gerada pela perda de água nas folhas, resulta em um movimento ascendente de uma coluna de água (Pfautsch *et al.*, 2015). O gradiente de tensão da água é responsável pelo movimento da mesma das raízes para as folhas. A tensão da água é aumentada em condições de déficit hídrico, e ao exceder um limite (relativo para cada espécie), o ar pode entrar de forma abrupta no tecido xilemático por intermédio das pontuações presentes na parede dos vasos, processo conhecido como cavitação (Johnson *et al.*, 2021). A formação de embolia pode levar a limitações para o fechamento estomático, atividade fotossintética, declínio nas

reservas de carboidratos e aumento dos danos foliares pela baixa transpiração (Choat *et al.*, 2012).

Outras estruturas, como traqueídeos, parênquima xilemáticos, suas conexões com o floema e demais estruturas celulares vivas, estão sendo utilizados para melhorar o entendimento de forma precisa sobre os mecanismos de transferência de água em via de transporte de curta e longa distância (Carrasco *et al.*, 2014; Steppe *et al.*, 2012). Essas estruturas podem estar envolvidas no armazenamento de reservas e facilitando a reversão de episódios de embolia (Pfautsch *et al.*, 2015). Funcionando como um sistema condutor alternativo entre vasos adjacentes, principalmente em espécies com um baixo grau de agrupamentos de vasos (Pan *et al.*, 2019). Muitas vezes, relacionados ao aumento da capacidade hidráulica (Morris *et al.*, 2018) e resistência à seca (Janssen *et al.*, 2020).

A densidade da madeira é considerada um traço funcional do resultado da combinação de características anatômicas do xilema, geralmente as mudanças estão relacionadas a uma variação no tamanho e na frequência dos vasos (Plavcová *et al.*, 2019). Foram estabelecidas relações com a resposta à mortalidade induzida pela seca (a mortalidade foi maior nas espécies com menor densidade) (Greenwood *et al.*, 2017; Serra-Maluquer *et al.*, 2022) e com vulnerabilidade do xilema à cavitação (Barotto *et al.*, 2018; Fernández *et al.*, 2019; Carvalho *et al.*, 2023), papel atribuído ao espessamento das paredes das fibras (Jacobsen *et al.*, 2005). Espécies que apresentaram menor densidade da madeira foram relacionadas com a maior condutividade hidráulica (Poorter *et al.*, 2009). Entretanto, muito pouco se sabe qual destas características (características dos vasos e/ou das fibras) está mais relacionada com a densidade da madeira (Carvalho *et al.*, 2023) e como elas variam ao longo do xilema da raiz, caule e galhos (Pratt *et al.*, 2007; Momo *et al.*, 2020).

Desta forma, uma investigação detalhada das características anatômicas xilemáticas pode melhorar nosso entendimento das adaptações estruturais da madeira e do funcionamento hidráulico das plantas, especialmente em locais sujeitos a variações ambientais. E devido à grande importância comercial do gênero *Eucalyptus* para a produção florestal no Brasil, há uma necessidade urgente de investigar e caracterizar as variações temporais e espaciais das propriedades anatômicas e hidráulicas do xilema.

Para esta tese, foram desenvolvidos dois capítulos para avaliar características anatômicas da madeira sob a perspectiva da tolerância a seca em genótipos de *Eucalyptus* spp. no Brasil.

Primeiro capítulo: variações na anatomia do xilema podem ocorrer entre espécies pertencentes ao mesmo gênero, exibindo características que lhes conferem segurança ou eficiência hidráulica. Desta forma, neste capítulo investigou-se a adaptação e características anatômicas do xilema em 21 genótipos de *Eucalyptus* em sistema de manejo alto fuste.

Segundo capítulo: uma das práticas silviculturais mais difundidas, o sistema de manejo por talhadia é utilizado em ~30% das florestas de eucaliptos no Brasil. No entanto, ainda foi pouco estudado a influência do manejo na anatomia da madeira. Neste capítulo, analisou-se características anatômicas do xilema de 2 genótipos de *Eucalyptus* amplamente utilizados na silvicultura brasileira em sistema de manejo alto fuste e talhadia.

CAPÍTULO 1

CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DO XILEMA EM GENÓTIPOS DE *Eucalyptus* NO BRASIL

Tatiani M. Pech; Otávio C. Campoe; Joannès Guillemot

RESUMO

As mudanças climáticas têm aumentado a frequência e intensidade das secas, impactando o crescimento, a produtividade e a sobrevivência dos plantios florestais. Neste contexto, o objetivo do trabalho foi avaliar a anatomia e a densidade do xilema em 21 genótipos comerciais de *Eucalyptus* em sistema de manejo alto fuste. O experimento de campo foi implementado em fevereiro de 2018 no município de Itatinga, São Paulo, Brasil. Seções transversais dos discos de três árvores por genótipo (aos três anos de idade) foram amostradas, foram cortadas em micrótomo de deslize, desidratadas em concentrações de etanol (30 a 100%), coradas e montadas em resina sintética e observadas em microscópio óptico. Para microscopia eletrônica de varredura as amostras foram divididas em plano tangencial e fixadas em *stubs* de alumínio e revestidas com ouro. Quanto as análises estatísticas, utilizou-se Análise de Variância (ANOVA), comparando os valores obtidos entre os genótipos (em alto fuste), seguido do teste de Scoot-Knott ($p < 0.05$). Como resultados, o diâmetro ponderado hidraulicamente dos vasos variou entre os genótipos em sistemas de alto fuste, 112 a 158,3 μm (caule) e de 74 a 91,8 μm (galho). Diferenças significativas também foram observadas para a densidade de vasos. Não foram encontradas diferenças significativas na área da pontuação. Raios comumente seriados (1-2 células), com altura dos raios entre 107 a 150 μm . Os resultados evidenciaram variabilidade anatômica entre os 21 genótipos de *Eucalyptus*, especialmente em relação ao diâmetro ponderado hidraulicamente e à densidade de vasos, indicando diferenças no potencial de transporte de água e nas estratégias hidráulicas adotadas pelos materiais genéticos. Esses achados reforçam que as características dos vasos xilemáticos constituem importantes indicadores para a diferenciação hidráulica dos genótipos, podendo subsidiar a seleção de materiais mais adaptados a condições de déficit hídrico e contribuir para programas de melhoramento genético voltados à maior resiliência dos plantios frente às mudanças climáticas.

Palavras-chave: genótipos de *Eucalyptus*; anatomia da madeira; alto fuste.

ABSTRACT

Climate change has increased the frequency and intensity of droughts, impacting the growth, productivity, and survival of forest plantations. In this context, the objective of this study was to evaluate xylem anatomy and density in 21 commercial *Eucalyptus* genotypes managed under a high-forest system. The field experiment was established in February 2018 in the municipality of Itatinga, São Paulo, Brazil. Cross sections from discs taken from three trees per genotype (at three years of age) were sampled. They were sectioned using a sliding microtome, dehydrated in ethanol concentrations (30% to 100%), stained, mounted in synthetic resin, and observed under a light microscope. For scanning electron microscopy, samples were sectioned in the tangential plane, mounted on aluminum stubs, and gold coated. Statistical analysis involved Analysis of Variance (ANOVA) to compare values among genotypes (high-forest trees), followed by the Scott-Knott test ($p < 0.05$). Regarding the results, the hydraulically weighted vessel diameter varied among genotypes in high-forest systems, ranging from 112 to 158.3 μm (stem) and 74 to 91.8 μm (branch). Significant differences were also observed in vessel density. No significant differences were found regarding pit area. Rays were commonly 1–2 cells wide, with heights ranging from 107 to 150 μm . The results revealed anatomical variability among the 21 *Eucalyptus* genotypes particularly regarding hydraulically weighted diameter and vessel density indicating differences in water transport potential and the hydraulic strategies adopted by the genetic materials. These findings reinforce that xylem vessel characteristics serve as important indicators for the hydraulic differentiation of genotypes, potentially supporting the selection of materials better adapted to water deficit conditions and contributing to breeding programs aimed at enhancing plantation resilience in the face of climate change.

Keywords: *Eucalyptus* genotypes; wood anatomy; high-forest.

1.1 INTRODUÇÃO

Os episódios de seca têm ocorrido com maior frequência nos últimos anos e tendem a se intensificar nas próximas décadas devido às mudanças climáticas (Choat *et al.*, 2012, IPCC 2022; Martín-Gomez *et al.*, 2023). Tais episódios podem intensificar as alterações florestais, limitar o crescimento e produtividade (Jupa *et al.*, 2016), reduzir o sequestro de carbono (Anderegg *et al.*, 2012; Doughty *et al.*, 2015), e em casos mais extremos levar a morte das plantas.

Encontramos hoje, incertezas dos impactos das alterações climáticas nos plantios florestais, entretanto, uma maneira promissora para elucidar como certos eventos ocorrem, é identificar características de sensibilidade das plantas ao estresse hídrico através dos tecidos que transportam água. Um dos indicativos que apontam que plantas lenhosas sobrevivem e se recuperam de eventos de seca é através da sua resistência a episódios de embolia. Porém, a resistência a embolia é variável entre as espécies e determinada pelas diferenças nas características do tecido xilemático (Brodribb e Cochard, 2009). Há uma relação direta das propriedades de armazenamento e transporte da água no caule com características anatômicas e de densidade da madeira (Meinzer *et al.*, 2003).

As plantas não podem de forma síncrona possuir um sistema de alta condutividade da água (eficiência hidráulica) e uma alta resistência a cavitação (Johnson e Brodribb, 2023). Segundo alguns estudiosos, um sistema vascular com características de tolerância a seca (condutos de diâmetros menores) é mais dispendioso do ponto de vista de construção do que um sistema sensível (Hake *et al.*, 2001, Brodribb e Cochard, 2009). A eficiência hidráulica é compreendida como a condutividade hidráulica da área do alburno, ou seja, a taxa de transporte de água com base em uma determinada área do alburno por meio do gradiente de pressão, estando ligada ao crescimento mais rápido e maior relação entre área foliar e xilema (Gleason *et al.*, 2015).

¹ Capítulo redigido de acordo com as normas do periódico Tree Physiology

À medida que o solo seca, a tensão no xilema aumenta, elevando o risco de disfunção do xilema pela cavitação ou colapso dos conduítes. E em condições prolongadas pode resultar na perda de condutância hidráulica, levando a planta a situações adversas, uma vez que o xilema é responsável pelo movimento da água das raízes para as folhas. Embora de suma importância o transporte de água para a sobrevivência das plantas, características anatômicas xilemáticas ou de resistência a seca permanecem pouco compreendidas para determinadas espécies, principalmente para híbridos comerciais, como é o caso dos eucaliptos no Brasil, uma vez que, não é possível concluir através de uma ou poucas propriedades hidráulicas e anatômicas se a espécie vem a ser suscetível ou resistente à seca (Janssen *et al.*, 2019).

Além dos vasos, tecidos como parênquima (axial e radial), em conjunto com as fibras, estão entrelaçadas ao redor dos vasos, formando uma rede tridimensional interconectada em orientações radiais e axiais (Spicer, 2014), estando anatomicamente e funcionalmente integrados (Morris *et al.*, 2018). Alguns estudos evidenciaram que frações de parênquima axial são determinadas pelo clima, como temperatura, e em menor participação pela precipitação (Morris *et al.*, 2015). Entre as atribuições do parênquima, estão o armazenamento de carboidratos, água e recirculação entre o xilema e floema, sendo o aumento da fração de parênquima axial relacionado com o aumento do diâmetro dos vasos (Zheng e Martínez-Cabrera, 2013; Janssen *et al.*, 2019).

Espécies do gênero *Eucalyptus* apresentam características anatômicas distintas, predomínio de vasos solitários, traqueídeos vasicêntricos, fibra-traqueídeos, entre outras (Barotto *et al.*, 2016) variando em um continuum isoédrico a anisoédrico (Salvi *et al.*, 2022). O diâmetro dos vasos na maioria dos casos pode estar associado à embolia induzida pela seca, e menos relatado o diâmetro das pontuações nas paredes dos vasos, que podem contribuir para a disseminação de embolias de um vaso já embolizado para um vaso vizinho ainda em atividade (Lens *et al.*, 2022), e conectar-se a outras estruturas xilemáticas circundantes permitindo a transferência de solutos.

No Brasil ainda não são datados/documentados casos de mortalidade de plantios florestais ocasionados pela seca e estresse térmico, entretanto, com base em modelos que estudam as mudanças climáticas, são esperadas um aumento de até 2°C da temperatura média global e irregularidades na precipitação até 2052 (NOAA

2019; Torres *et al.*, 2021; Rodrigues *et al.*, 2023), que poderão afetar principalmente a produtividade e a sobrevivência dos plantios (Martins *et al.*, 2022).

Neste estudo, investigou-se as características anatômicas xilemáticas de caule e galho, como densidade e diâmetro de vasos, densidade da madeira e condutividade hidráulica teórica em 21 genótipos de *Eucalyptus* no Brasil. Analisaram-se as variações e relações entre características e genótipos. As hipóteses formuladas para o estudo foram: i) o diâmetro do vaso exerce maior influência na condutividade hidráulica do xilema em comparação com a densidade de vasos. ii) a densidade da madeira não está relacionada com o investimento em características dos vasos xilemáticos, iii) genótipos com clima de origem em ambientes secos priorizam a segurança hidráulica, apresentando uma relação negativa entre diâmetro e densidade de vasos.

1.2 MATERIAL E MÉTODOS

1.2.1 Localização e caracterização do experimento

O estudo foi realizado no âmbito do Programa Cooperativo EUCFLUX – Produtividade e fluxos de carbono e água em *Eucalyptus*. Parcelas experimentais padronizadas foram avaliadas na Fazenda Americana (22°58'04" S e 48°43'41" W, 857 m.a.s.l), Itatinga, São Paulo, Brasil, a qual apresenta clima local Cfa (verão quente) de acordo com a classificação climática de Köppen (Figura 1) (Alvares *et al.*, 2013). Após a finalização da primeira rotação em 2018, o projeto foi renovado por mais uma rotação de 8 anos, visando estudar o potencial de crescimento dos materiais genéticos e a influência do manejo (alto fuste e talhadia) no desenvolvimento das plantas.

O plantio das mudas ocorreu em novembro de 2018, com plantadeira manual, sendo o replantio realizado 20 a 30 dias após o plantio. Cada genótipo foi arranjado em parcelas de 36 x 32 m, espaçamento entre árvores de 3 x 2 m (1666 árvores ha⁻¹) com total de 192 indivíduos por parcela. O sorteio das árvores ocorreu apenas com as 100 árvores centrais para evitar efeito de borda.

Os 21 genótipos comerciais avaliados no experimento sob sistema de alto fuste aos 3 anos de idades estão detalhados na tabela 1.

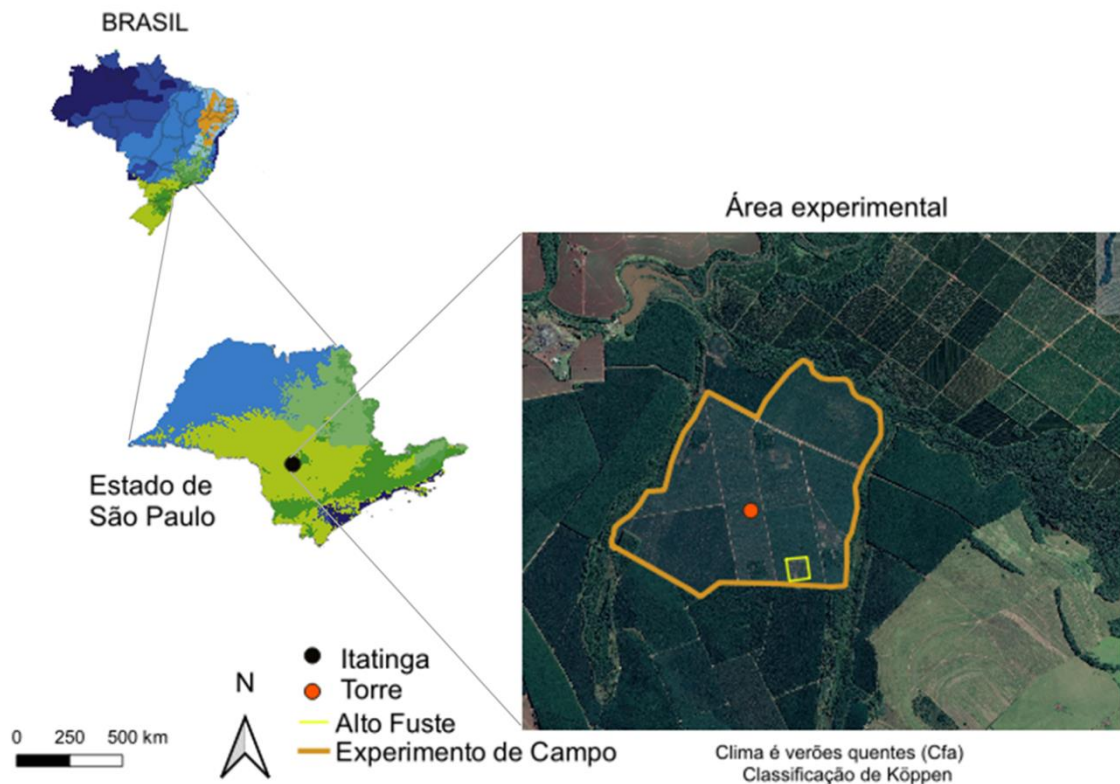
Tabela 1 – Descrição dos 21 genótipos de *Eucalyptus* e seus respectivos locais de origem

Genótipos	Espécie	Origem	Estado de origem	Clima de origem
3	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	Clone	São Paulo	Cwa
4	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	Clone	Bahia	Cfa
5	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	Clone	São Paulo	Cwa
6	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	Clone	Espírito Santo	Aw
7	<i>E. grandis</i>	Clone	São Paulo	Cwa
8	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	Clone	Minas Gerais	Aw
9	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	Clone	São Paulo	Am
10	<i>E. grandis</i>	Clone	São Paulo	Cfa
11	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	Clone	São Paulo	Cfa
12	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	Clone	Minas Gerais	Cwb
13	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	Clone	Minas Gerais	Cwb
14	<i>E. saligna</i>	Clone	Rio Grande do Sul	Cfa
15	<i>E. grandis</i>	Clone	São Paulo	Cfa
16	<i>E. camaldulensis</i> x <i>E. grandis</i>	Clone	Bahia	As
17	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	Clone	São Paulo	-
18	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	Clone	São Paulo	-
20	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	Clone	São Paulo	-
22	<i>E. dunnii</i>	Clone	Santa Catarina	-
23	<i>E. pilularis</i>	Semente	São Paulo	-
24	<i>E. pellita</i>	Semente	Maranhão	-
25	<i>E. tereticornis</i>	Semente	Maranhão	-

1.2.2 Caracterização climática

Dados climáticos históricos (temperatura média (°C) e precipitação(mm)) desde o início da implantação da área experimental foram obtidos de estações meteorológicas instaladas nas proximidades das áreas, com o auxílio de um sistema de aquisição de dados (datalogger CR1000, Campbell Scientific, Logan, Utah - EUA (Apêndice A).

Figura 1 – Localização da área experimental (marcador preto) dos 21 genótipos de *Eucalyptus* e distribuição dos blocos amostrados



Fonte: Elaborado pelo autor (2024), com dados de Alvares *et al.*, (2013).

1.2.3 Caracterização do crescimento

Características de crescimento como altura (H) e diâmetro à altura do peito (DAP, 1,3 metros acima do solo), foram obtidos a partir de inventário florestal anual, com auxílio de um hipsômetro eletrônico e fita métrica. Com base no volume e idade do plantio obteve-se o Incremento médio anual (IMA Mg.ha⁻¹).

1.2.4 Densidade básica da madeira

Seis cunhas de cada genótipo (total de três árvores por genótipo), coletadas a altura do DAP, foram submersas em água até atingir o ponto de saturação das fibras. A determinação do volume saturado do material se deu por meio da pesagem em balança analítica bem como o valor da massa do recipiente cheio de água (g). As cunhas presas em uma haste foram submersas, evitando que tocassem a parede ou o fundo do recipiente, registrando a massa. Posteriormente, as amostras foram secas

em estufa a $105 \pm 2^\circ\text{C}$ até massa constante (aproximadamente 72 horas), após secas, as amostras foram pesadas (g). A determinação da densidade básica da madeira seguiu a equação a seguir:

$$D_B = \frac{m_3}{(m_2 - m_1)} \quad (1)$$

Onde: D_B = densidade da madeira (g cm^{-3}), m_3 = é a massa da amostra seca em estufa, m_2 é a massa do recipiente com água e com a amostra imersa, m_1 = é a massa do recipiente com água.

Detalhes metodológicos adicionais são descritos em ABNT – NBR11941 (2003).

Somente mensurado para caule.

1.2.5 Caracterização dos vasos

Três árvores por genótipo (das 100 árvores centrais) foram amostradas. Discos de madeira retirados a 1,30 m (diâmetro a altura do peito – DAP) e de galhos (da parte superior da copa, com folhas saudáveis e totalmente expandidas), foram seccionados em corpos de prova e conservados em álcool 70%. As amostras foram cortadas em seções transversais com 18 μm de espessura utilizando um micrótomo de deslize. A montagem das lâminas permanentes seguiu o seguinte: i) lavagem e clareamento em hipoclorito de sódio (50%), ii) retirada do produto anterior com água destilada (repetiu-se o processo por 3 vezes), iii) lavagem em ácido acético 1%, iv) retirada do produto anterior com água destilada (repetiu-se o processo por 3 vezes), v) dupla coloração, safranina aquosa 1% e azul de astra aquosa 1% (5 minutos de imersão), vi) desidratação em concentrações crescentes de etanol (30%, 50%, 70%, 90%, 95%, 100%), vii) fixação em acetato de butila, viii) montagem das lâminas em meio sintético (Entellan®).

Os cortes foram observados em microscópio óptico (Axio Cam MRC) e fotografados com câmera digital (objetiva 5x e 20x). O diâmetro do vaso (D_v) foi calculado com base na área do lúmen (foram mensurados para 150 vasos diferentes para cada genótipo), seguindo a equação:

$$D_v = \sqrt{\frac{4A}{\pi}} \quad (2)$$

Onde: D_V = diâmetro do vaso; A = área do lúmen

O diâmetro do vaso ponderado hidraulicamente (D_H) foi calculado seguindo a equação (Tyree & Zimmermann, 2002):

$$D_H = \frac{\sum Dv^5}{\sum Dv^4} \quad (3)$$

Onde: D_V = diâmetro do vaso calculado na equação 2

Foram mensurados a densidade de vasos (D , número de vasos (mm^2)), espessura da parede do vaso (μm) e índice de agrupamento de vasos (V_G , número de vasos/número de grupos de vasos incluindo vasos solitários e mais agrupamento de vasos) (Carlquist, 2001). A condutividade hidráulica teórica (K_{th}) foi estimada para cada amostra usando a seguinte fórmula (Poorter *et al.*, 2009).

$$K_{th} = \left(\frac{\pi \rho}{128 \eta} \right) \times D h^4 \times D \quad (4)$$

Onde: D_H = diâmetro do vaso ponderado, conforme calculado na equação 3; ρ = densidade da água a 20°C ($998,2 \text{ kg.m}^{-3}$); η = viscosidade da água a 20°C (1.002×10^{-9} , MPa s); D = densidade de vasos.

Foram utilizadas áreas de 1 mm^2 em imagens de cortes transversais para medição das frações de cada um dos tipos de células do xilema (fibras, raios, vasos e parênquima axial), utilizando o software Color Counter do ImageJ (Schindelin *et al.*, 2012).

1.2.6 Caracterização das pontoações

A microscopia eletrônica de varredura (MEV) foi utilizada para medir a ultraestrutura das pontoações nas paredes dos vasos. Amostras de madeira de galhos de três indivíduos de cada genótipos foram divididas no plano tangencial e secas à temperatura ambiente. Após foram fixadas em stubs de alumínio com adesivo de carbono condutor de elétrons e revestidas com ouro utilizando Sputter Coater (SCD

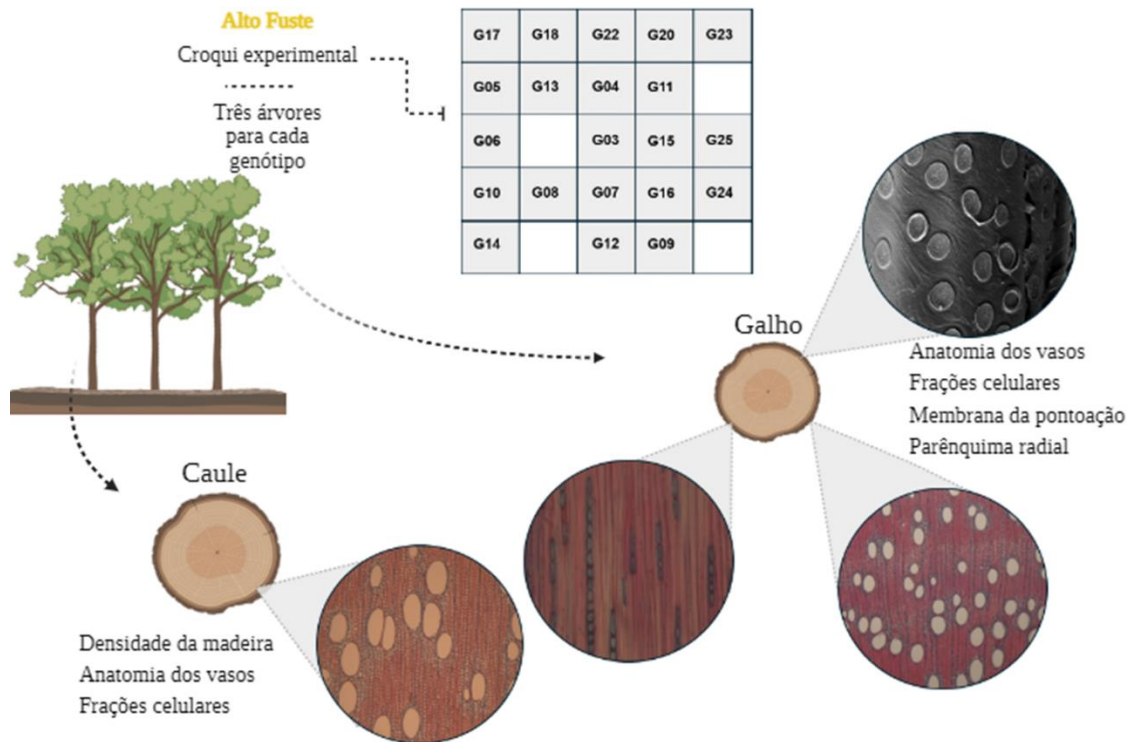
050 Bal-Tec) por 3 minutos. Com o auxílio da MEV de emissão de campo (Tescan Clara) na tensão de 10kV, foram observadas as pontoações. Três parâmetros da pontoação, diâmetro longo da membrana da pontoação (μm), diâmetro curto da membrana da pontoação (μm) e área da membrana da pontoação (μm^2) foram mensurados para pelo menos 150 pontoações diferentes para cada genótipo.

1.2.7 Caracterização do parênquima radial

Três árvores por genótipos foram amostradas. Amostras de madeira de galhos (da parte superior da copa, com folhas saudáveis e totalmente expandidas), foram seccionados em corpos de prova e conservados em álcool 70%. As amostras foram cortadas em seções transversais com 18 μm de espessura utilizando um micrótomo de deslize. A montagem das lâminas permanentes seguiu o seguinte: i) lavagem e clareamento em hipoclorito de sódio (50%), ii) retirada do produto anterior com água destilada (repetiu-se o processo por 3 vezes), iii) lavagem em ácido acético 1%, iv) retirada do produto anterior com água destilada (repetiu-se o processo por 3 vezes), v) dupla coloração, safranina aquosa 1% e azul de astra aquosa 1% (5 minutos de imersão), vi) desidratação em concentrações crescentes de etanol (30%, 50%, 70%, 90%, 95%, 100%), vii) fixação em acetato de butila, viii) montagem das lâminas em meio sintético (Entellan®).

Os cortes foram observados em microscópio óptico (Axio Cam MRC) e fotografados com câmera digital (objetiva 20x e 40x). Três parâmetros radiais, altura (μm), largura (μm) e frequência de raios (mm) foram mensurados para 150 diferentes raios para cada genótipo.

Figura 2 – Designer experimental e parâmetros mensurados em caule e galho de 21 genótipos de *Eucalyptus* em sistema de alto fuste



Fonte: Elaborado pelo autor (2024).

1.2.8 Genotipagem

Para o agrupamento de genótipos, amostras de folhas de cada material genético foram coletadas e enviadas para genotipagem. Marcadores multilocus para 21 microssatélites foram utilizados para estimar distâncias genéticas em nível individual entre os 21 materiais genéticos com base na distância genética de Smouse & Peakall (1999), tomados dois a dois, e calculada para loco co-dominante com até 4 alelos diferentes.

1.2.9 Análise dos dados

Primeiramente, os dados foram testados quanto aos pressupostos estatísticos, normalidade e a homogeneidade utilizando o teste de Kolmogorov-Smirnov ($p < .05$) e Bartlett ($p > .05$).

Calculou-se o K de Blomberg que é medido em intervalos que vão de 0 à >1, em função de duas razões de erro quadrático médio, sendo valores baixos (quando <1.0) a indicação de baixa dependência filogenética e valores altos (quando >1.0) indica que as características das espécies evoluíram com base no movimento browniano (Blomberg *et al.* 2003).

Teste de Scoot-Knott também foram realizados para identificar variação entre características do xilema. Para correlações entre características anatômicas, utilizando análises de correlação de Pearson ou Spearman ($p < .05$).

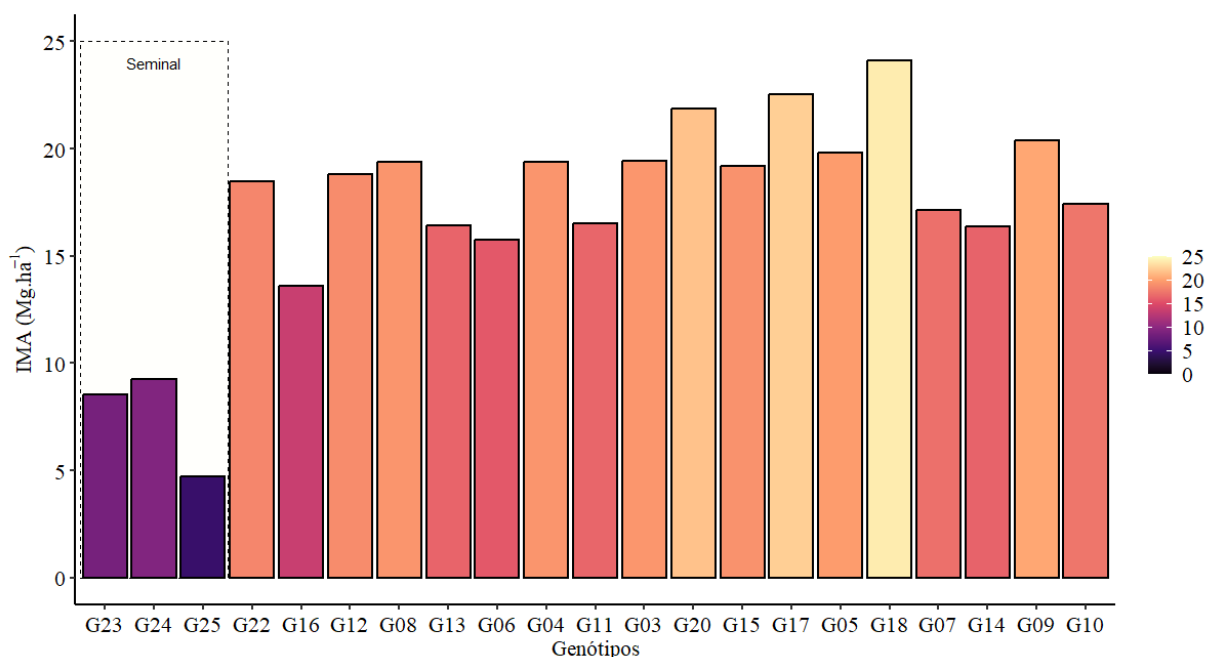
Todas as análises estatísticas foram realizadas em R v.4.0.3 (R Development Core Team, 2023), utilizando os pacotes vegan (Dixon, 2003), Picante (Kembel *et al.*, 2010), Phytools (Ravell, 2012).

1.3 RESULTADOS

1.3.1 Crescimento

Ao nível de genótipo, o IMA foi superior nos materiais de origem clonal em comparação com os materiais seminais (Figura 3). Uma diferença de 19,6% entre genótipos (24,08 – G18 vs 4,72 Mg ha⁻¹ – G25), ficando claro que alguns são consideravelmente mais eficientes em termos de produção do que outros.

Figura 3 – Incremento médio anual (IMA, Mg.ha⁻¹) em genótipos de *Eucalyptus* sob manejo de alto fuste, aos 3 anos de idade



1.3.2 Características anatômicas de caule e galhos em 21 genótipos de eucalipto.

A distribuição do diâmetro dos vasos ponderado hidraulicamente (D_H) variou de 112,0 a 158,3 μm (caule) e de 74,0 a 91,8 μm (galho), com variações significativas entre os 21 genótipos. Os vasos do caule são aproximadamente duas vezes maiores quando comparados com os vasos do galho, confirmando o afunilamento dos vasos em direção a copa. Genótipos com origem de locais baixa disponibilidade hídrica (G16), considerados tolerantes mostraram uma redução de 28,7 %, $\pm 45 \mu\text{m}$ (caule) em D_H em comparação ao genótipo com maior D_H (G15). Notamos que a variação de amplitude de classes do D_H é superior em caule (Coeficiente de Variação = 10,1%). Em galhos, não foram encontradas diferenças significativas na área da pontoação, sendo ligeiramente maior em G09.

Características anatômicas do xilema são demonstradas nas figuras 4, 5 e 6.

Figura 4 – Média $\pm$ desvio padrão das características anatômicas do xilema em 21 genótipos de *Eucalyptus* em caule sob manejo de alto fuste. a) densidade de vasos; b) diâmetro do vaso ponderado hidraulicamente; c) espessura da parede do vaso. Médias seguidas da mesma letra minúscula não são significativamente diferentes segundo o teste de médias Scoot-Knott ($p < 0.05$). Linha tracejada representa a média

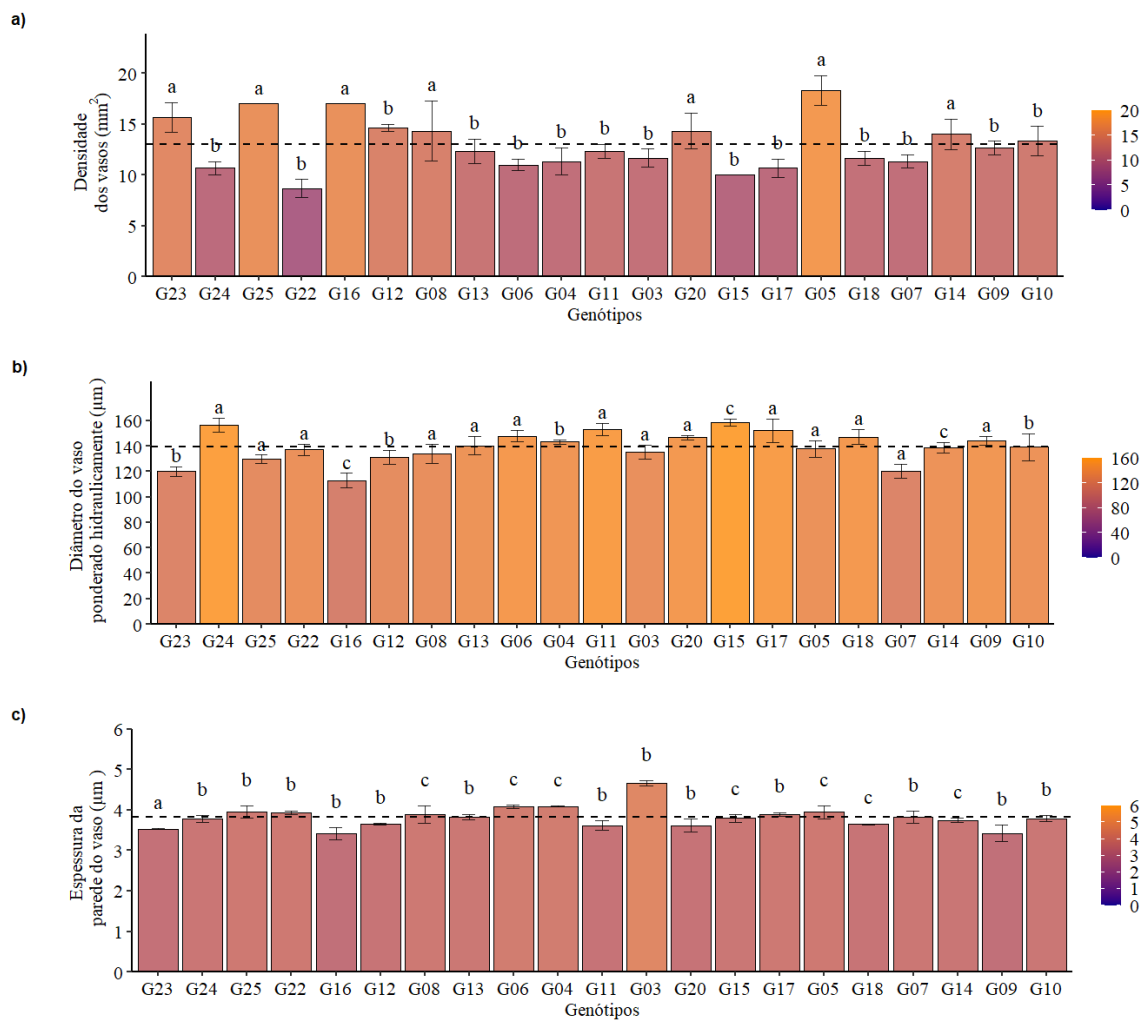
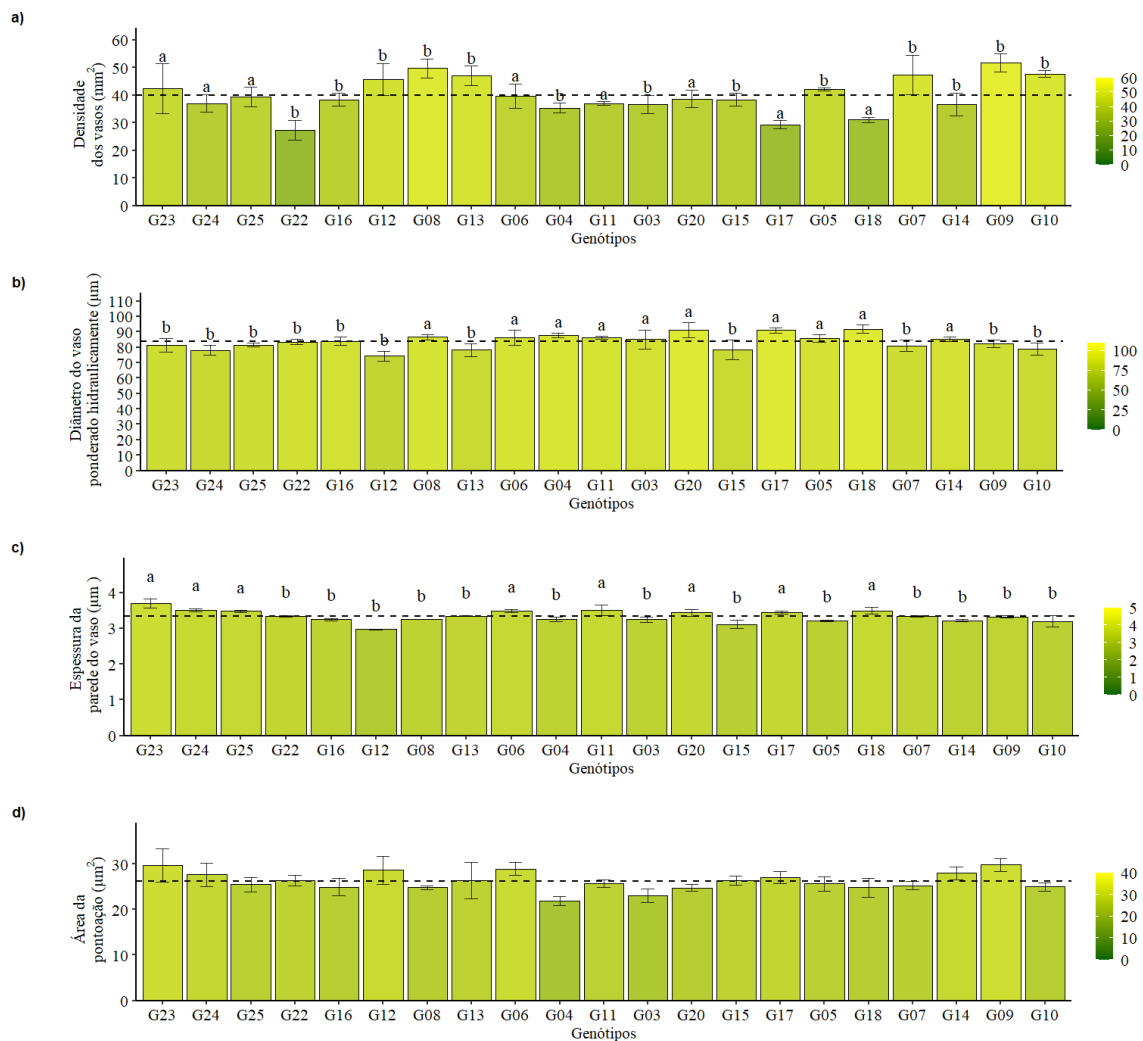


Figura 5 – Média $\pm$ desvio padrão das características anatômicas do xilema em 21 genótipos de *Eucalyptus* em galho sob manejo de alto fuste. a) densidade de vasos; b) diâmetro do vaso ponderado hidraulicamente; c) espessura da parede do vaso; d) área da pontuação. Médias seguidas da mesma letra minúscula não são significativamente diferentes segundo o teste de médias Scoot-Knott ($p < 0.05$). Linha tracejada representa a média de médias Scoot-Knott ($p < 0.05$). Linha tracejada representa a média



Predominantemente, os vasos apresentaram arranjo solitário ou com poucos agrupamentos (agrupamento de dois vasos). Nenhum genótipo apresentou índice de agrupamento de vasos maior que 1. Todos os genótipos analisados apresentaram parênquima axial paratraqueal e parênquima radial.

A faixa de D_B foi de 0,49 (G16) a 0,68 g cm^{-3} (G07) (Apêndice B), estando somente correlacionado positivamente com WT ($r = 0,39$, $p < 0,01$) em caule.

Figura 6 – Ilustração de microscopia óptica do xilema de genótipos de *Eucalyptus*. a) Genótipo com maior densidade de vasos no caule ($>18 \text{ mm}^2$) e arranjo de vasos solitários; b) Genótipo com maior densidade de vasos em galhos ($>52 \text{ mm}^2$) e vasos agrupados; c) Genótipos com pontoação estreita ($<21 \mu\text{m}^2$). (*) – vasos; PA – parênquima axial; PR – parênquima radial

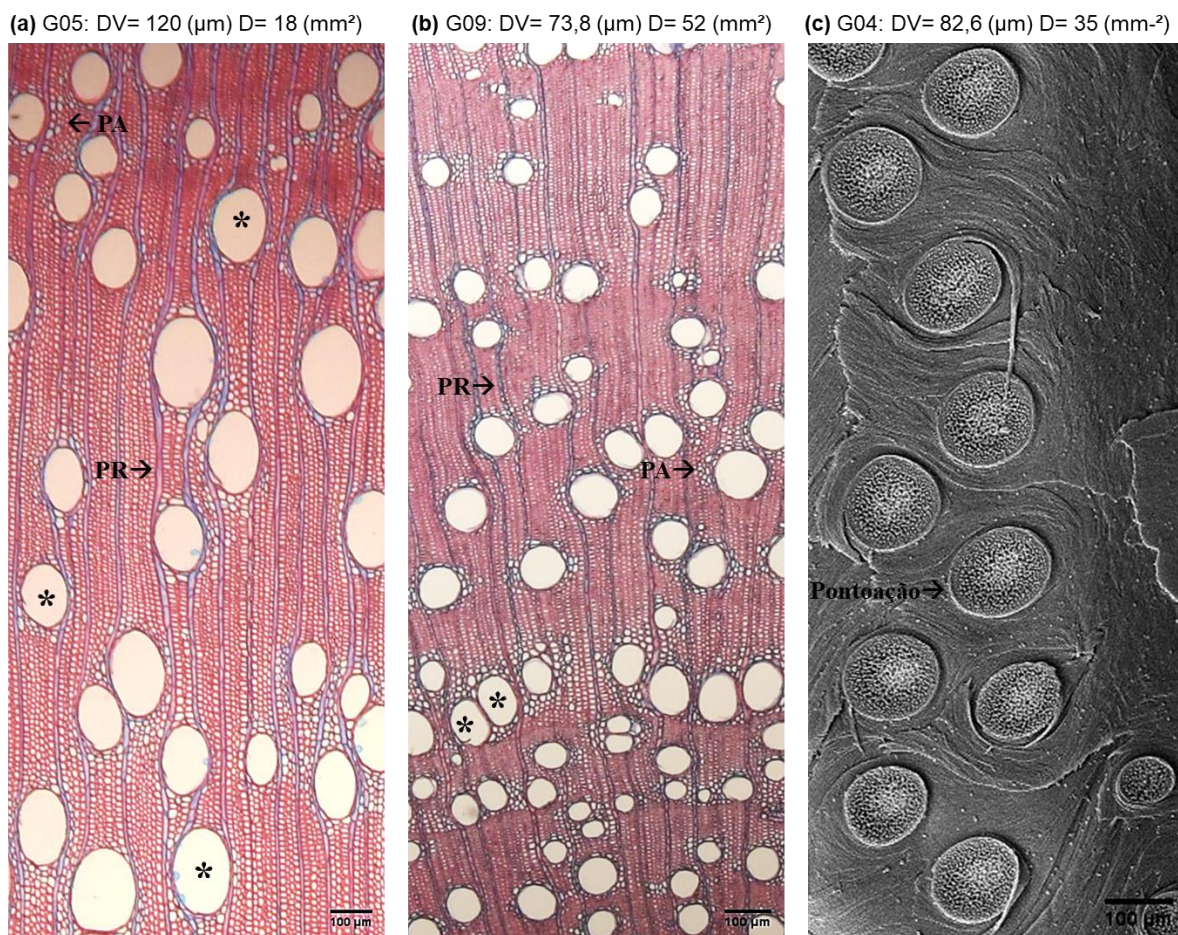
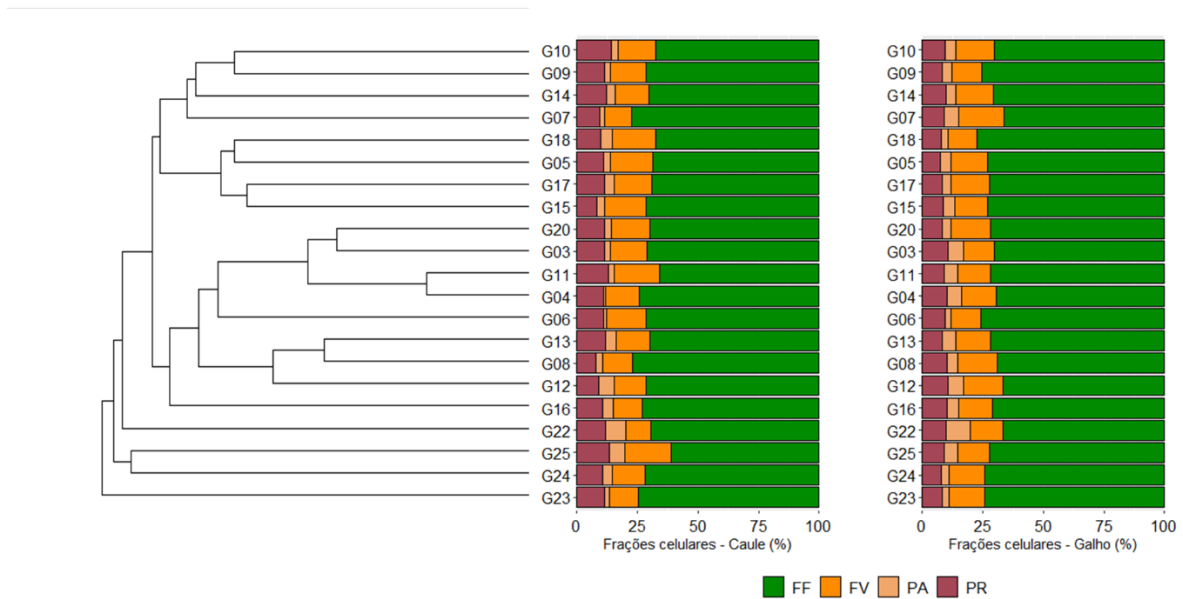


Foto: Tatiani Maria Pech - 2024

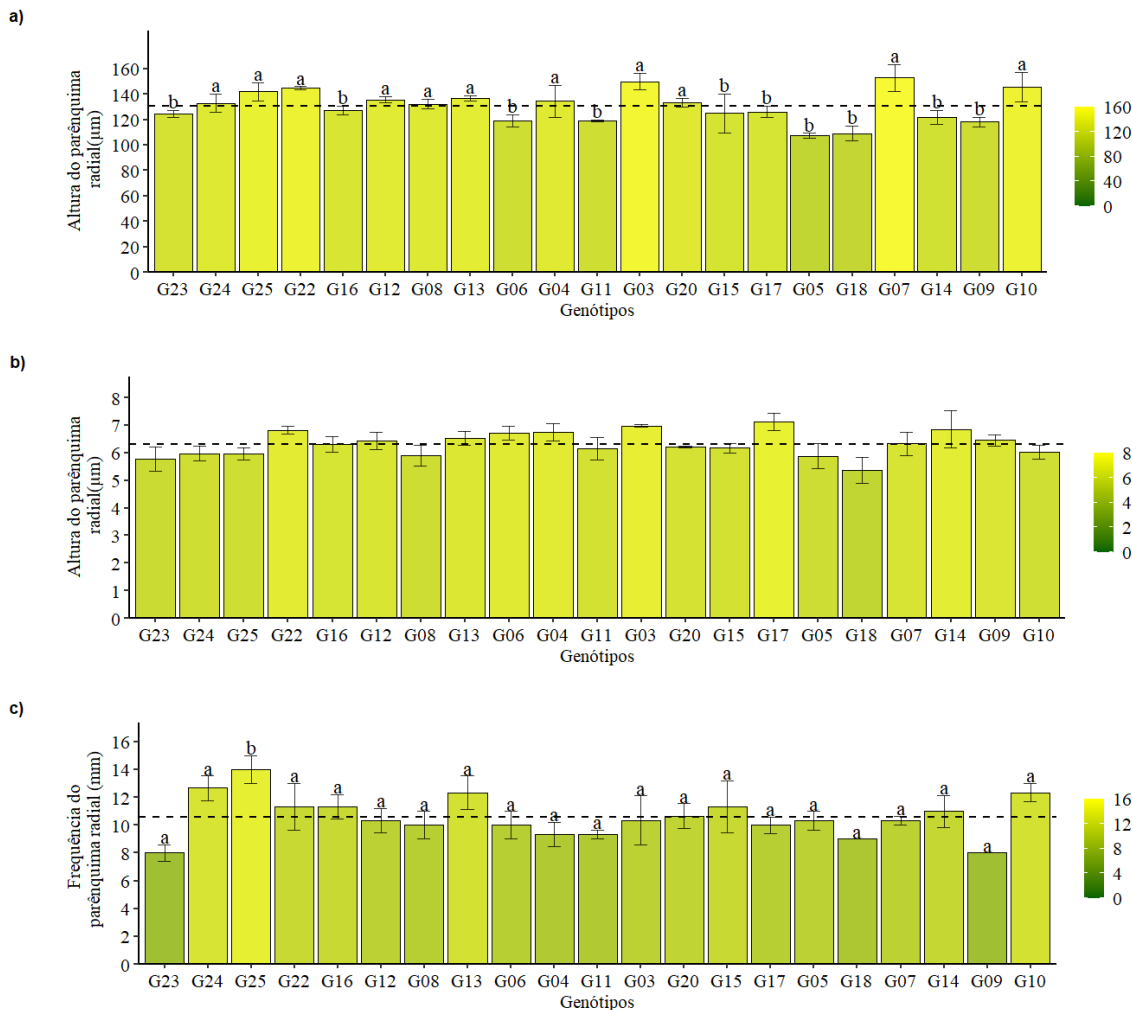
Em seções transversais do xilema do caule e galho, as fibras foram o principal componente do xilema, com 71%, com paredes espessas e lúmens estreitos. Seguido dos vasos com aproximadamente 14%. Os valores de frequência de cada característica do xilema em nível de genótipo são mostrados na Figura 7. Frações de parênquima axial levemente maiores foram encontradas nos galhos em comparação com o caule. Entretanto, de forma inversa para as frações de parênquima radial. De forma semelhante, as frações de tecido fibroso foram negativamente correlacionadas com a fração de tecido vascular em caule ($r = -0,75$, $p < .01$) e galhos ($r = -0,63$, $p < .01$). Provavelmente os condutos mais largos implicam em uma fração maior da área total do xilema, ao custo das fibras.

Figura 7 – Dendrograma dos 21 genótipos e gráficos de barras empilhado de frações celulares em caule e galho. Cada barra representa um genótipo individual. PA - fração de parênquima axial, PR - fração de parênquima radial, FV - fração de vaso, FF - fração de fibras



Foram observados raios comumente seriados (1-2 células), com altura entre 107 a 150 μm (Figura 8). Diferenças significativas somente foram observadas para altura e frequência dos raios ($p < .05$). Mostrando um maior investimento em condução lateral e armazenamento de água.

Figura 8 – Média $\pm$ desvio padrão das características anatômicas do parênquima radial em 21 genótipos de *Eucalyptus* em galho sob manejo de alto fuste. a) altura do parênquima radial; b) espessura da célula do raio; c) frequência do parênquima radial. Médias seguidas da mesma letra minúscula não são significativamente diferentes segundo o teste de médias Scoot-Knott ($p < 0.05$). Linha tracejada representa a média



As características xilemáticas apresentaram sinais filogenéticos variáveis para caule e galho: Em caule, não significativo para V_D (Blomberg's $K = 0,90$, $p = 0,21$), D_H (Blomberg's $K = 1,0$, $p = 0,07$), WT (Blomberg's $K = 0,63$, $p = 0,90$). Em galho, significativo para V_D (Blomberg's $K = 1,13$, $p = 0,007$), entretanto, não significativo para D_H (Blomberg's $K = 0,92$, $p = 0,19$) e WT (Blomberg's $K = 0,89$, $p = 0,29$). De forma geral, as análises filogenéticas sugerem que as características xilemáticas possuem um sinal filogenético baixo, a maioria delas não foram significativas, sendo assim, aparentemente os materiais genéticos filogeneticamente próximos tendem a

ser funcionalmente diferentes, indo contra ao esperado por um modelo de movimento browniano de evolução.

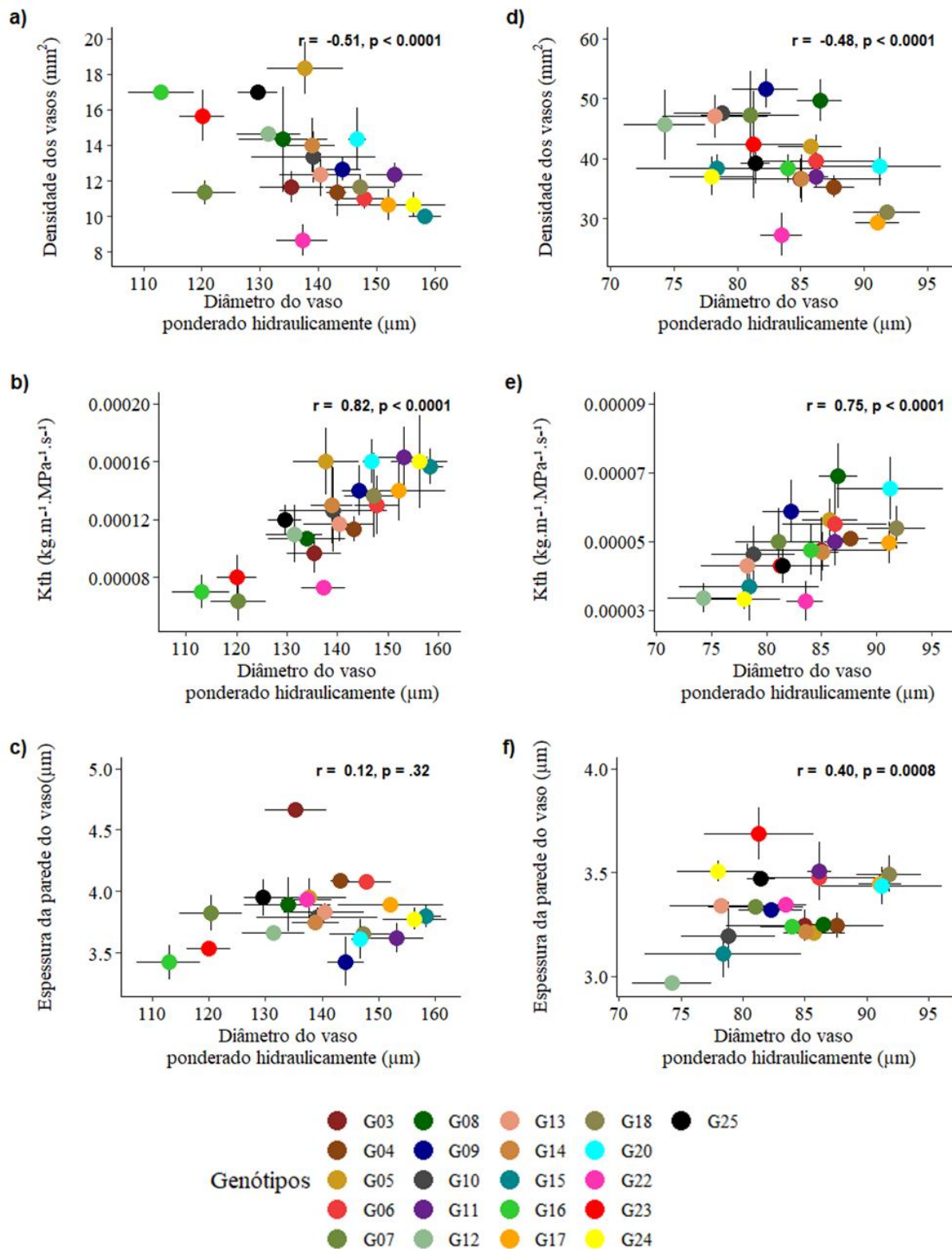
1.3.3 Relações entre as características anatômicas xilemáticas e hidráulicas

Utilizando a correlação de Pearson ($p < .05$), identificou-se associações entre as características anatômicas da madeira em todos os genótipos. A frequência do vaso teve uma correlação negativa significativa com a área do vaso (caule, $r = -0,51$, $p < .0001$, e galho, $r = -0,48$, $p < .0001$), mostrando que a densidade dos vasos pode exercer influência sob as características de condutividade hidráulica e uma compensação entre eficiência e segurança hidráulica. Observou-se um aumento na espessura da parede do vaso com o aumento do diâmetro dos vasos (em galho) ($r = 0,40$, $p = .0008$), implicando que vasos maiores tendem a ter maior resistência da parede (Figura 6f).

Em relação as características hidráulicas da madeira, K_{th} tendeu a aumentar a medida que D_H aumentava (Figura 9b, $r = 0,82$, $p < .0001$ em caule e Figura 9d, $r = 0,75$, $p < .0001$ em galho). Condutos maiores podem representar a maior parte do fluxo de água, isso é confirmado com a diminuição de K_{th} nos galhos.

Não foram encontradas relações significativas entre D_H e a altura das árvores ($r = 0,22$, $p > .05$), resultados semelhantes para $D_H \times$ área das pontoações ($r = -0,08$, $p > .05$) ou a densidade das pontoações ($r = -0,09$, $p > .05$).

Figura 9 – Correlações entre características anatômicas do xilema em caule (a - c) e galhos (d - f) para 21 genótipos de *Eucalyptus* no Brasil sob sistema de manejo de alto fuste. Correlação de Pearson ($p < 0.05$)



Uma correlação entre pares, confirmou que de forma geral as características como D_H e V_D quando coletados em diferentes partes da planta, não retratam as mesmas informações anatômicas (Figura 10). De forma simples, se observado o G15 em caule, foi o material genético que apresentou a maior média para D_H (158,3 μm), porém, isso não é verdadeiro quando observado em galhos. Aparentemente, o órgão tem um efeito nas características. De forma similar, a maioria dos genótipos estudados apresentam esse padrão. Desta forma, foram ranqueadas as principais características anatômicas, densidade de vasos e diâmetro hidráulico, para elucidar como seria a seleção do genótipo com base na maior ou menor densidade de vasos ou diâmetro hidráulico (Figura 11).

Figura 10 – Correlação de Pearson (r) ($p < 0,05$) e de Spearman (ρ) ($p < 0,05$) das características anatômicas e hidráulicas do caule e galhos para genótipos de *Eucalyptus* sob manejo de alto fuste

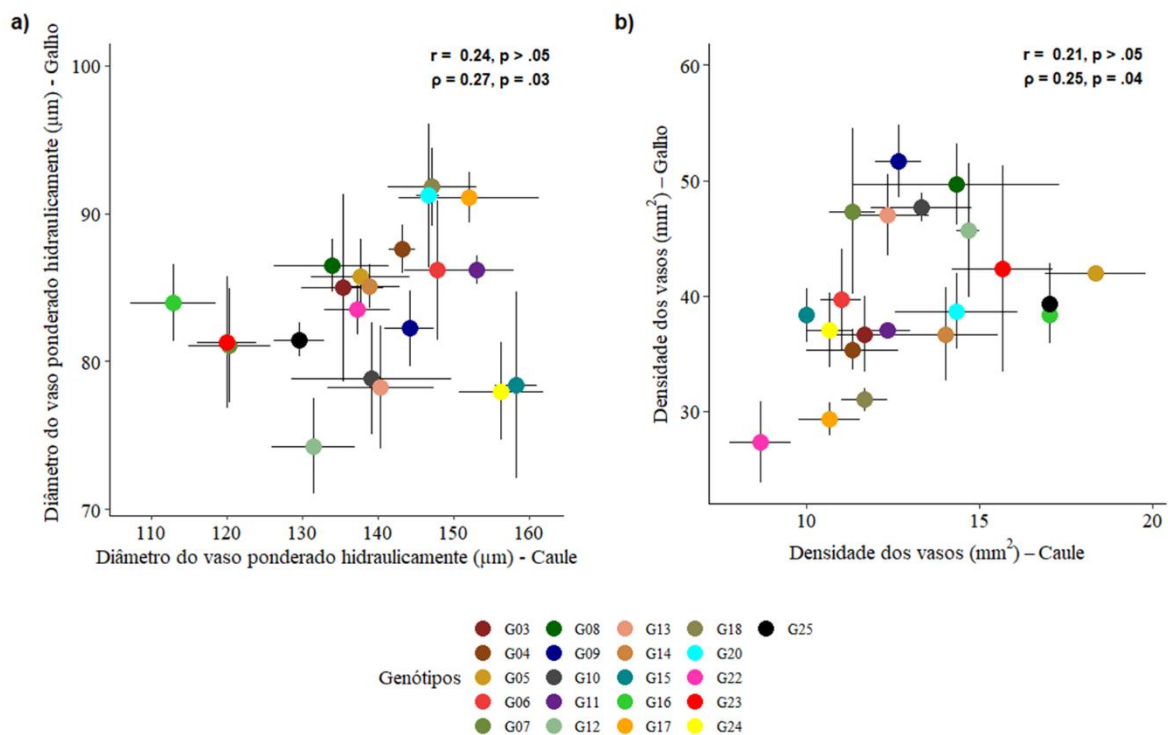
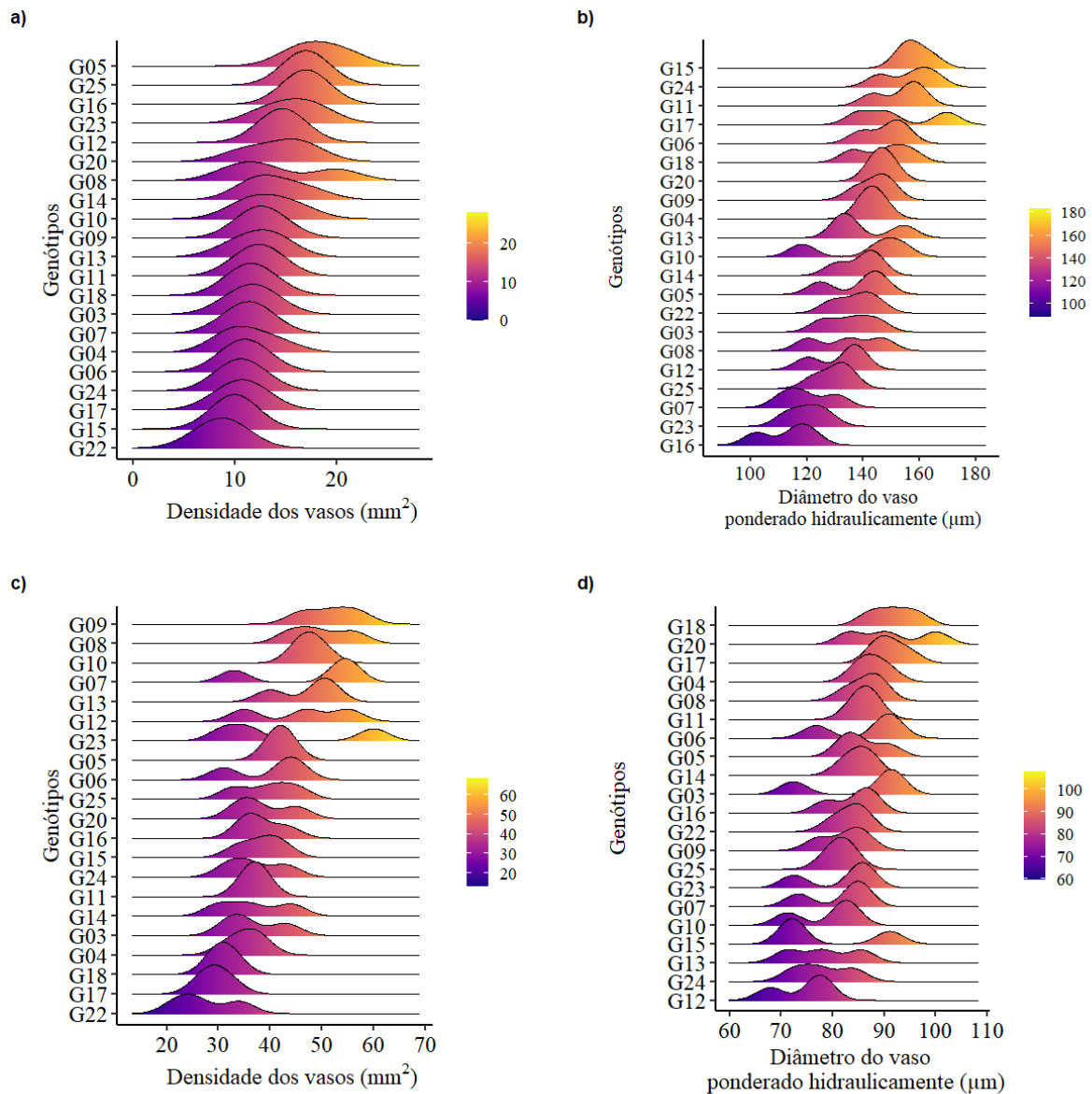


Figura 11 – Ranking das principais características anatômicas e hidráulicas do caule (a-b) e galhos (c-d) para genótipos de *Eucalyptus* sob manejo de alto fuste



1.4 DISCUSSÃO

Os resultados fornecem novos insights sobre a anatomia do xilema em genótipos de *Eucalyptus* no Brasil. Uma vez que, a determinação e o conhecimento das características anatômicas que explicam a resistência à seca e as variações do ambiente podem fornecer previsões das respostas das plantas a períodos de seca.

Com base nos resultados, e em apoio à primeira hipótese, notou-se que a anatomia do xilema tem forte efeito na condutividade hidráulica. Pequenos aumentos no diâmetro dos vasos do xilema podem significar um aumento expressivo na eficiência hidráulica, uma vez que, a taxa de fluxo nos capilares é proporcional à quarta potência do raio capilar, como observado para a maioria dos genótipos (Figura 9a).

Apesar de diversos trabalhos indicarem que vasos com maiores diâmetros são mais suscetíveis à embolia induzida pela seca (Hacke *et al.*, 2006; Lobo *et al.*, 2018), outros evidenciam que não há relação direta entre diâmetro-embolia (Liu *et al.*, 2023). Mas sim, pela anatomia do xilema no nível das pontoações, que são delimitadas por uma membrana composta por agregados de microfibrilas de celulose. Essas estruturas são capazes de controlar a propagação da embolia (Kaack *et al.*, 2021), e são totalmente variáveis morfológicamente (Plavcová *et al.*, 2013). Evidências indicam que o aumento da área da membrana amplia as chances de estas conterem poros grandes que vão facilitar a disseminação de bolhas de ar (Lens *et al.*, 2013). O trabalho teve como foco principal somente a área das pontoações, não fazendo medidas diretas da espessura da membrana. Entretanto, é sugerido que vasos mais largos tendem a ter maior densidade de pontoações (Wheeler *et al.*, 2005), conhecida como a hipótese “rare pit”. No entanto, no presente estudo a hipótese anterior não foi suportada, não houve relação entre D_H e a área das pontoações ($r = -0.08$, $p > .05$) ou a densidade das pontoações ($r = -0.09$, $p > .05$). Desta forma, ainda muitos esforços devem ser feitos para detalhar quais as relações e mecanismos envolvidos entre as características ultraestruturais e diâmetro do vaso com a resistência à embolia. Nesta perspectiva, a combinação da área, espessura e composição química da membrana da pontoação podem ser elementos chaves para o entendimento da resistência a embolia, como já evidenciado em outros trabalhos (Li *et al.*, 2016; Levionnois *et al.*, 2020).

Como esperado, o diâmetro e a densidade dos condutos do xilema variam ao longo dos órgãos estudados (caule e galho), um afunilamento do diâmetro dos vasos da base do caule em direção ao topo da árvore. Em direção à copa das árvores, o diâmetro dos vasos diminuiu, enquanto a densidade dos vasos aumentou. O aumento da densidade dos vasos pode compensar em partes a perda da fração de vasos, com base na condutividade hidráulica (Figura 9 a-b). Apesar da diminuição da condutividade hidráulica alguns autores relatam que o afilamento dos vasos é em

razão da otimização da condutância da água, neutralizando as perdas ocorridas pelo atrito através do alargamento dos vasos (Olso *et al.*, 2014) ou em resultado de um controle hormonal (Hacke *et al.*, 2016). Há evidências que o diâmetro dos vasos no topo das árvores controla a eficiência hidráulica de toda a árvore (Williams *et al.*, 2019).

Apesar de não encontrada relação entre as D_H e a altura das árvores ($r = 0.22$, $p > .05$), uma grande parte, $\sim 60\%$ da variação do diâmetro do vaso pode ser explicada pela altura das árvores e em grande parte pela densidade de vasos (Olso *et al.*, 2014; Zimmermann *et al.*, 2021), porém, o crescimento em altura é totalmente dependente da disponibilidade hídrica (Chambers-Ostler *et al.*, 2023).

Para lidar com o estresse hídrico, as árvores podem melhorar a resistência contra as falhas hidráulicas, investindo na formação de vasos menores e em maiores densidade por mm^2 (Schreiber *et al.*, 2015). De todos os genótipos, em caule, o G16 e G23 foram os que apresentaram maiores características contrastantes em comparação aos demais. Esses genótipos reduziram o diâmetro dos vasos, enquanto a densidade aumentou, resultando em um declínio na condutividade hidráulica. Um ajuste semelhante foi encontrado para o G25, porém, menos pronunciado, um aumento da densidade combinado com uma redução da condutividade. No entanto, este comportamento é menos evidente em galhos.

Foram encontradas relações entre a espessura da parede e o diâmetro do vaso (Figura 6f), estando de acordo com outros achados (Li *et al.*, 2022). Parede de vasos mais espessas podem evitar a deformação dos vasos e danos à membrana da pontuação, ou seja, estão mais asseguradas contra eventos de embolia (Pratt e Jacobsen, 2016).

Somente uma correlação significativa foi encontrada entre a densidade da madeira e as demais características anatômicas e de condutância hidráulica do xilema, corroborando parcialmente com a segunda hipótese. Apesar de não medido, acredita-se que as células de fibra e suas paredes celulares podem ocasionar a variação na densidade da madeira, como relatado por Hacke *et al.* (2001), Santini *et al.* (2015) e Li *et al.*, (2022). Para algumas espécies, é conhecido que as árvores parecem ser mais eficientes no transporte de água quando a densidade da madeira se encontra na faixa de $0,51$ a $0,65 \text{ g cm}^{-3}$ (Kallarackal *et al.*, 2013). O volume do lúmen da fibra foi relatado como um dos principais colaborador para a capacitância do alburno (Janssen *et al.*, 2019).

No presente estudo, células parenquimáticas ocuparam ~14% da fração do xilema. Embora, a associação de parênquima axial (paratraqueal) com vasos ser relativamente baixa, este pode ser um bom indicativo de resistência a seca, de forma geral, o parênquima pode elevar a capacitância hidráulica do tecido xilemático, e ainda de forma pouco compreendida, estar envolvido na recuperação de eventos de embolia (Morris *et al.*, 2015). Segundo Trifilò *et al.* (2019), ao estudarem a recuperação da embolia de 12 espécies de angiospermas, revelaram que a reversão da embolia foi mais eficaz em árvores que apresentaram maior proporção de células parenquimáticas, as quais desenvolveram maior mobilização de carboidratos não estruturais. De forma mais pronunciada no presente estudo, o parênquima radial, pode desempenhar papel semelhante ao axial, estando envolvido na transferência bidirecional de água entre floema-xilema (Pfautsch *et al.*, 2015). Apesar dos resultados não fornecerem suporte sobre o papel funcional dos parênquimas para reabastecimentos dos vasos, trabalhos recentes apresentam fortes evidências do papel das células parenquimáticas na transferência da água (Kiorapostolou *et al.*, 2019; Ziemińska *et al.*, 2020).

As árvores estudadas se desenvolveram sob condições moderadas de precipitação e temperaturas. Pelo menos 50% dos meses entre 2018 e 2022 receberam mais de 100 mm de chuva. Apesar de espécies de eucaliptos serem consideradas adaptadas a situações de estresse hídrico, poucos estudos ainda mostraram resultados satisfatórios após estresse hídrico severo, e como as plantas alocam seus recursos em função das variações do clima e como respondem à reidratação após episódios de escassez hídrica. A precipitação pode estar relacionada ao aumento da área média dos vasos, porém, não para a densidade dos vasos (Islam *et al.*, 2019) ou como relatado por Pfautsch e colaboradores (2016), onde o clima foi um fator controlador no diâmetro e densidades de vasos em alburno em espécies de eucalipto.

1.5 CONCLUSÕES

Com base na análise da anatomia e densidade da madeira em genótipos de *Eucalyptus* apoia a ideia de que as características do xilema exibem variação entre genótipos pertencentes ao mesmo gênero.

De forma geral, a condutividade hidráulica teórica foi significativamente correlacionada com o aumento do diâmetro do vaso ponderado hidraulicamente.

Contrariamente às expectativas, a densidade da madeira não estava correlacionada com a maioria das características anatômicas do xilema, ou seja, a estrutura anatômica (diâmetro de vasos e densidade) é independente da densidade da madeira. Desta forma, são necessários estudos para entender como a densidade da madeira está relacionada as variações nas características anatômicas e hidráulicas do xilema em genótipos de eucaliptos.

Na maioria dos genótipos estudados verificou-se que a região de coleta das amostras (aqui caule e galho) para caracterização anatômica do xilema, parecem relatar informações distintas para o mesmo genótipo; ou seja, se essas características são utilizadas para tomada de decisões e escolha de material genético, é necessário cautela na escolha do local de amostragem (órgão da planta) e na interpretação destes dados.

REFERÊNCIAS

- ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE NORMAS TÉCNICAS. ABNT NBR 11941: madeira – determinação da densidade básica. Rio de Janeiro, 2003
- Anderegg WRL, Berry JÁ, Smith DD et al. The roles of hydraulic and carbon stress in widespread climate-induced forest die-off. *PNAS*, v.109, p.233-237, 2012.
- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JLM, Sparovek G. Köppen's climate classification map for Brasil. *Meteorol Zeitschrift*, v.22, p.711-728, 2014.
- Barotto AJ, Fernandez ME, Gyenge J et al. First insights into the functional role of vasicentric tracheids and parenchyma in eucalyptus species with solitary vessels: do they contribute to xylem efficiency or safety. *Tree Physiology*, v.36, p.1485-1497, 2016.
- Brodribb TJ, Cochard H et al. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. *Plant Physiology*, v.149, p.575-584, 2009.
- Blomberg SP, Garland T, Ives A. R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution*, v.57, p.717-745, 2003.
- Carlquist TS. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany*, v. 64, p. 887-896, 1977.
- Carlquist S. 2001. *Comparative Wood Anatomy. Systematic, Ecological and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood*, 2nd ed. Springer, Santa Barbara
- Choat B, Jansen J, Brodribb TJ et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, v.491, p.752-755, 2012.
- Chambers-Ostler A, Gloor E, Galbraith D et al. Vessel tapering is conserved along a precipitation gradient in tropical trees of genus *Cedrela*. *Trees*, v.37, p.269-284, 2023.
- Dixon F. VEGAN, a package of R functions for community ecology. *Journal of Vegetation Science*, v.14, p.927-930, 2003.
- Doughty CE, Metcalfe DB, Girardin CAJ et al. Drought impact on forest carbon dynamics and fluxes in Amazonia. *Nature*, v.519, p.78-82, 2015.
- Fichot R, Laurans F, Monclus R et al. Xylem anatomy correlates with gas exchange, water-use efficiency and growth performance under contrasting water regimes: evidence from *Populus deltoides* x *Populus nigra* hybrids. *Tree Physiology*, v.29, p. 1537-1549, 2009.

Gleason SM, Westoby M, Jansen S. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytologist*, v.209, p.123-136, 2015.

Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT et al. Trends on wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, v.126, p.457-461, 2001.

Hacke UG, Spicer R, Schreiber SG, Plavcová L. An ecophysiological and developmental perspective on variation in vessel diameter. *Plant, Cell & Environment*, v.40, p.31-845, 2016.

Islam M, Rahman M, Brauning A. Long-term wood anatomical time series of two ecologically contrasting tropical tree species reveal differential hydraulic adjustment to climatic stress. *Agricultural and Forest Meteorology*, v.265, p.412-423, 2019

Johnson KM, Brodribb TJ. Evidence for a trade-off between growth rate and xylem cavitation resistance in *Callitris rhomboidei*. *Tree Physiology*, v.43, p.1055-1065, 2023.

Jupa R, Plavcová L, Gloser, V et al. Linking xylem water storage with anatomical parameters in five temperate tree species. *Tree Physiology*, v.36, p.756-769, 2016.

Kaack L, Weber M, Isasa E et al. Pore constrictions in intervessel pit membranes provide a mechanistic explanation for xylem embolism resistance in angiosperms. *New Phytologist*, v.230, p.1829-1843, 2021.

Kallarackal J, Otieno DO, Reineking B et al. Functional convergence in water use of trees from different geographical regions: a meta-analysis. *Trees*, v.27, p.787-799, 2013.

Kiorapostolou N, Da Sois L, Petruzzellis F et al. Vulnerability to xylem embolism correlates to wood parenchyma fraction in angiosperms but not in gymnosperms. *Tree Physiology*, v.39, p.1675-1684, 2019.

Lens F, Tixier A, Cochard H et al. Embolism resistance as a key mechanism to understand adaptive plant strategies. *Current Opinion in Plant Biology*, v.16, p.287-292, 2013.

Lens F, Gleason SM, Bortolami G et al. Functional xylem characteristics associated with drought-induced embolism in angiosperms. *New Phytologist*, v. 236, p.2019-2036, 2022.

Levionnois S, Jansen S, Wandji RT et al. Linking drought-induced xylem embolism resistance to wood anatomical traits in Neotropical trees. *New Phytologist*, v.229, p.1453-1466, 2020.

Li Z, Yu X, Jia G. The anatomical structure of woody plants in arid habitats is closely related to nonstructural carbohydrates storage. *Forest Ecosystems*, v.9, e100073, 2022.

- Li S, Lens F, Espino S et al. Intervessel pit membrane thickness as a key determinant of embolism resistance in angiosperm xylem. *IAWA Journal*, v.37, p.152-171, 2016.
- Liu Q, Liu Y, Gao L et al. Vessel, intervessel pits and vessel-to-fiber pits have significant impact on hydraulic function under different drought conditions and re-irrigation. *Environmental and Experimental Botany*, v.214, e105476, 2023.
- Lobo A, Torres-Ruiz JM, Burlett R et al. Assessing inter-and intraspecific variability of xylem vulnerability to embolism in oaks. *Forest Ecology and Management*, v.424, p.53-61, 2018.
- Martín-Gomez P, Rodríguez-Robles U, Ogée J et al. Contrasting stem water uptake and storage dynamics of water-saver and water-spender species during drought and recovery. *Tree Physiology*, v.43, p.1290-1306, 2023.
- Martins FB, Benassi RB, Torres RR, De Brito Neto FA. Impacts of 1.5°C and 2°C global warming on Eucalyptus plantations in South America. *Science of the total environment*, v.825, e153820, 2022.
- Meinzer FC, James SA, Goldstein G et al. Whole-tree water transport scales with sapwood capacitance in tropical forest canopy trees. *Plan, Cell and Environment*, v.26, p.1147-1155, 2003.
- Morris H, Plavcová L, Cvecko P et al. A global analysis of parenchyma tissue fractions in secondary xylem of seed plants. *New phytologist*, v.209, p.1553-1565, 2015.
- NOAA, 2019. Trends in atmospheric carbon dioxide – National Oceanic and Atmospheric Administration. <https://gml.noaa.gov/ccgg/trends/>. Accessed 19 dez 2023.
- Olson ME, Anfodillo T, Rosell JA et al. Universal hydraulics of the flowering plants: vessel diameter scales with length across angiosperm lineages, habits and climates. *Ecology Letters*, v.17, p.988-997, 2014.
- Pfautsch S, Renard J, Tjoelker AS, Salih A. Phloem as capacitor: radial transfer of water into xylem of tree stems occurs via symplastic transport in ray parenchyma. *Plant Physiology*, v.167, p.963-971, 2015.
- Pereira L, Bittencourt PRL, Pacheco VS et al. The Pneumatron: An automated pneumatic apparatus for estimating xylem vulnerability to embolism at high temporal resolution. *Plant, Cell & Environment*, v.43, p.131-142, 2020.
- Poorter L, McDonald I, Alarcón A et al. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*, v.185, p.481-492, 2009.

Pratt RB, Jacobsen AL. Conflicting demands on angiosperm xylem: tradeoffs among storage, transport and biomechanics. *Plant, cell & Environment*, v.40, p.897-913, 2016.

Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR et al. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, v.26, p.1463-1464, 2010.

Revell LJ. phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, v.3, p.217-223, 2012.

Rodrigues BN, Junior VEM, Canteras FB. Green infrastructure as a solution to mitigate the effects of climate change in coastal area of social vulnerability in Fortaleza (Brazil). *Environmental advances*, v.13, e100398, 2023.

Salvi AM, Gosetti SG, Duncan D et al. Hydroscares, hydroscape plasticity and relationships to functional traits and mesophyll photosynthetic sensitivity to leaf water potential in *Eucalyptus* species. *Plant, Cell & Environment*, v.45, p.2573-2588, 2022.

Santini NS, Cleverly J, Faux R et al. Xylem traits and water-use efficiency of woody species co-occurring in the Ti Tree Basin arid zone. *Trees*, v.30, p.295-303, 2016.

Spicer R. Symplasmic networks in secondary vascular tissues: parenchyma distribution and activity supporting long-distance transport. *Journal of Experimental Botany*, v.65, p.1829-1848, 2014.

Torres RR, Benassi RB, Martins FB, Lapola DM. Projected impacts of 1.5 and 2°C global warming on temperature and precipitation patterns in South America. *International Journal of Climatology*, v.42, p.1597-1611, 2021.

Trifilò P, Kiorapostolau N, Petruzzellis F et al. Hydraulic recovery from xylem embolism in excised branches of twelve woody species: Relationships with parenchyma cells and non-structural carbohydrates. *Plant Physiology and Biochemistry*, v.139, p.513-520, 2019.

Schindelin J, Carreras A, Frise E et al. Fiji - an Open Source platform for biological image analysis. *Nature Methods*, v.9, p.676 – 682, 2012.

Schreiber SG, Hacke UG, Hamann A. Variation of xylem vessel diameters across a climate gradient: insight from a reciprocal transplant experiment with a widespread boreal tree. *Functional Ecology*, v. 29, p.1392-1401, 2015.

Ziemińska K, Rosa E, Gleason SM, Holbrook NM. Woos day capacitance is related to water content, wood density, and anatomy across 30 temperate tree species. *Plant, cell & Environment*, v.43, p.3048-3067, 2020.

Zimmermann J, Link RM, Hauck M et al. 60-year record of stem xylem anatomy and related hydraulic modification under increased summer drought in ring and diffuse porous temperate broad leaved tree species. *Trees*, v.35, p.919-937, 2021.

Zheng J, Martínez-Cabrera HI. Wood anatomical correlates with theoretical conductivity and wood density across China: evolutionary evidence of the functional differentiation of axial and radial parenchyma. *Annals of Botany*, v. 112, p.927-935, 2013.

Williams CB, Anfodillo T, Crivellaro A et al. Axial variation of xylem conduits in the Earth's tallest trees. *Trees*, v.33, p.1299-1311, 2019.

Wheeler JK, Sperry JS, Hacke UG, Hoang N. Inter-vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vesselless plants: a basis for a safety versus efficiency trade-off in xylem transport. *Plant, Cell & Environment*, v.28, p.800-812, 2005.

CAPÍTULO 2

OS SISTEMAS DE MANEJO PODEM OCASIONAR VARIAÇÕES NA ANATOMIA DO XILEMA EM PLANTIOS DE EUCALIPTO NO BRASIL?

Tatiani M. Pech; Otávio C. Campoe; Joannès Guillemot

RESUMO

As florestas plantadas, especialmente de *Eucalyptus* spp., desempenham papel estratégico no suprimento mundial de madeira e celulose, com o Brasil destacando-se pela elevada produtividade decorrente dos avanços em melhoramento genético e manejo florestal. Entretanto, a produtividade desses plantios é fortemente influenciada pela disponibilidade hídrica, tornando essencial compreender os mecanismos de adaptação das árvores às condições de seca. Neste contexto, o objetivo do trabalho foi comparar as características anatômicas e hidráulicas do xilema de dois genótipos de *Eucalyptus* conduzidos em alto fuste e talhadia. O experimento de campo foi implementado em fevereiro de 2018 no município de Itatinga, São Paulo, Brasil. Seções transversais dos discos de três árvores por genótipo (aos três anos de idade) foram amostradas. foram cortadas em micrótomo de deslize, desidratadas em concentrações de etanol (30 a 100%), coradas e montadas em resina sintética e observadas em microscópio óptico. Para microscopia eletrônica de varredura as amostras foram divididas em plano tangencial e fixadas em *stubs* de alumínio e revestidas com ouro. Quanto as análises estatísticas, utilizou-se o Teste t ($p < 0.05$) para comparações entre os sistemas de manejo (alto fuste x talhadia). Como resultados, somente diferenças significativas para a espessura da parede do vaso em galhos, uma diferença de 0,19 μm foram encontradas entre os sistemas de alto fuste x talhadia. De forma geral, o manejo não influenciou as características anatômicas e hidráulicas do xilema, possivelmente as variações observadas são decorrentes de um efeito/característica genética de cada genótipo.

Palavras-chave: genótipos de *Eucalyptus*; anatomia da madeira; manejo florestal; genética.

ABSTRACT

Planted forests, particularly those of *Eucalyptus* spp., play a strategic role in the global supply of wood and pulp, with Brazil standing out for its high productivity resulting from advances in genetic improvement and forest management. However, the productivity of these plantations is strongly influenced by water availability, making it essential to understand the mechanisms by which trees adapt to drought conditions. In this context, the objective of this study was to compare the anatomical and hydraulic characteristics of the xylem in two *Eucalyptus* genotypes managed under high-forest and coppice systems. The field experiment was established in February 2018 in the municipality of Itatinga, São Paulo, Brazil. Cross sectional discs were sampled from three trees per genotype (at three years of age). Samples were sectioned using a sliding microtome, dehydrated in an ethanol series (30% to 100%), stained, mounted in synthetic resin, and observed under a light microscope. For scanning electron microscopy, samples were sectioned in the tangential plane, mounted on aluminum stubs, and gold coated. Statistical analysis involved the t-test ($p < 0.05$) to compare management systems (high forest vs. coppice). Regarding the results, significant differences were found only in vessel wall thickness in branches a difference of $0.19 \mu\text{m}$ between the high-forest and coppice systems. Overall, the management system did not influence xylem anatomical and hydraulic characteristics; the observed variations likely stem from the genetic characteristics of each genotype.

Keywords: *Eucalyptus* genotypes; wood anatomy; forest management; genetics.

2.1 INTRODUÇÃO

Florestas plantadas estão se expandindo em todo mundo, resultado atribuído a uma demanda crescente por madeira e celulose, as quais representam aproximadamente 7% da cobertura florestal mundial, espera-se que cheguem em 20% da cobertura mundial até o final do próximo século (Brockerhoff *et al.*, 2013; FAO 2020). Nos últimos anos, países como Brasil, destacaram-se na produção de celulose a partir de plantios florestais de *Pinus* e *Eucalyptus* (Bull *et al.*, 2006; Zhang e Song, 2006; IBÁ 2022). O Brasil tornou-se um dos maiores produtores de celulose do mundo

(IBÁ 2022), resultado atribuído a pesquisa e ao desenvolvimento de novas técnicas silviculturais, manejo e melhoramento genético das plantações florestais (Resende *et al.*, 2012; Ferreira *et al.*, 2016; Binkley *et al.*, 2017).

No Brasil 75,8% do total de árvores plantadas são com espécies do gênero *Eucalyptus*, com destaque para *Eucalyptus grandis* (W. Hill ex Maiden), *Corymbia citriodora* (Hook.), *E. urophylla* (ST Blake), *E. saligna* (Sm.), *E. globulus* (Labill.), *E. camaldulensis* (Dehnh.), e híbridos de *E. urophylla* × *E. grandis*, *E. urophylla* × *E. camaldulensis*, *E. grandis* × *E. camaldulensis* e *E. urophylla* × *E. globulus* (Santarosa, 2014; Binkley *et al.*, 2017; Correia *et al.*, 2019).

Entretanto, a produtividade de uma floresta é totalmente dependente da disponibilidade de recursos (água, nutrientes e radiação solar), e ao longo do tempo o crescimento é alterado em resposta a disponibilidade de recursos e na utilização destes (Binkley *et al.*, 2004). Para plantios de eucalipto, um período seco de forma prolongada, pode diminuir de forma drástica o seu crescimento (Almeida *et al.*, 2004). Identificar quando fatores como temperatura, luminosidade, níveis de CO₂, nutrientes e água se tornam limitantes para o crescimento é fundamental para compreender a interação genótipo x ambiente (Otto *et al.*, 2013).

As árvores utilizam a água para atender à demanda de transpiração, manter a funcionalidade dos tecidos, transportar nutrientes e hormônios, além de contribuir para os processos bioquímicos (Pfautsch *et al.*, 2016). Atualmente várias áreas cultivadas enfrentam problemas com escassez de água podendo aumentar no futuro em razão das constantes mudanças climáticas (Misra, 2014). Estabelecer uma rede de vasos que seja eficiente para transportar água suficiente para manter o funcionamento fisiológico das folhas, no mesmo estante que diminui os riscos de perda de condutividade é uma alternativa chave para regulação das espécies de árvores (Pfautsch *et al.*, 2016). Compreender as variações na sensibilidade das árvores à seca, especialmente no que diz respeito à redução do crescimento, é fundamental para enfrentar, gerenciar e restaurar de maneira sustentável os ecossistemas afetados (Hobbs *et al.*, 2014; Perring *et al.*, 2015).

Características funcionais (morfo-fisio-fenológica) fornecem pistas sobre e porque uma planta pode apresentar diferentes comportamentos, além de como interagem com outras plantas e como é influenciada pelo ambiente abiótico e biótico ao seu entorno (Westoby e Wright, 2006; Cavender-Bares *et al.*, 2009; Reich, 2014). Para entender as estratégias que favorecem a sobrevivência e o desenvolvimento da

espécie em diversos ambientes, assim como os efeitos das condições ambientais, a análise da anatomia da madeira se torna uma ferramenta de grande potencial (Alves e Angyalossy-Afonso, 2002). Pesquisas nesta área podem remeter a estratégias de sobrevivência das espécies em diferentes condições ambientais e sistemas de manejo (Fonti e Jansen, 2011; Gratani, 2014).

Em florestas de eucalipto o sistema silvicultural de talhadia é comumente adotado após corte da rotação plantada, onde o sistema radicular permanece e o crescimento inicia a partir dos tocos das árvores (Purser *et al.*, 2021). Espécies de eucalipto apresentam alto potencial de brotação (Hakamada *et al.*, 2022). Os custos de produção neste sistema são relativamente baixos quando comparadas a rotação plantada, diferenças relevantes são encontradas entre os dois sistemas de manejo, como densidade de plantio, duração de rotação e tratos silviculturais (Eufrade Junior *et al.*, 2016). O sistema de talhadia tem como vantagem a redução do impacto ao solo, reservas de carbono e nitrogênio suficientes para garantir a rápida brotação, alta taxa de crescimento (Little e Gardner, 2003; Drake *et al.*, 2013; Gonçalves *et al.*, 2013).

Apesar do uso da talhadia ser uma prática antiga na silvicultura, raros são os estudos sobre a prática, principalmente sobre a produção em áreas com déficit hídricos, eficiência e uso da água, fisiologia, raízes e anatomia de folha e da madeira. Desta forma, foram avaliadas as estruturas anatômicas e características hidráulicas do xilema em dois genótipos amplamente plantados no Brasil, que foram estabelecidos em dois sistemas de manejo: alto fuste e talhadia. O estudo poderá fornecer informações importantes sobre a ocorrência ou não das variações anatômicas em distintos sistemas de manejo, permitindo testar a hipótese: i) a anatomia do xilema dos genótipos estudados não difere entre os sistemas de manejo.

2.2 MATERIAL E MÉTODOS

2.2.1 Localização e caracterização do experimento

O estudo foi realizado no âmbito do Programa Cooperativo EUCFLUX – Produtividade e fluxos de carbono e água em *Eucalyptus*. Parcelas experimentais padronizadas foram avaliadas na Fazenda Americana (22°58'04"S e 48°43'41"W, 857 m.a.s.l), Itatinga, São Paulo, Brasil, a qual apresentava clima Cfa (verão quente), de

acordo com a classificação climática de Köppen (Figura 1) (Alvares *et al.*, 2013). Após a finalização da primeira rotação em 2018, o projeto foi renovado por mais uma rotação de 8 anos, visando estudar o potencial de crescimento dos materiais genéticos e a influência do manejo (alto fuste e talhadia) no desenvolvimento das plantas.

O plantio das mudas ocorreu em novembro de 2018, com plantadeira manual, sendo o replantio realizado 20 a 30 dias após o plantio. Cada genótipo foi arranjado em parcelas 36 x 32 m, espaçamento entre árvores de 3 x 2 m (1666 árvores ha⁻¹) total de 192 indivíduos por parcela. O sorteio das árvores ocorreu apenas com as 100 árvores centrais para evitar efeito de borda.

Para o sistema de talhadia, a desbrota foi realizada pelo método semimecanizado (roçadeira), após 14 meses do início da condução da brotação, deixando dois brotos por cepa. Detalhes metodológicos adicionais são descritos por Sbardella (2021).

Os dois genótipos comerciais avaliados sob manejo de alto fuste e talhadia aos 3 anos de idade são detalhados na tabela 1.

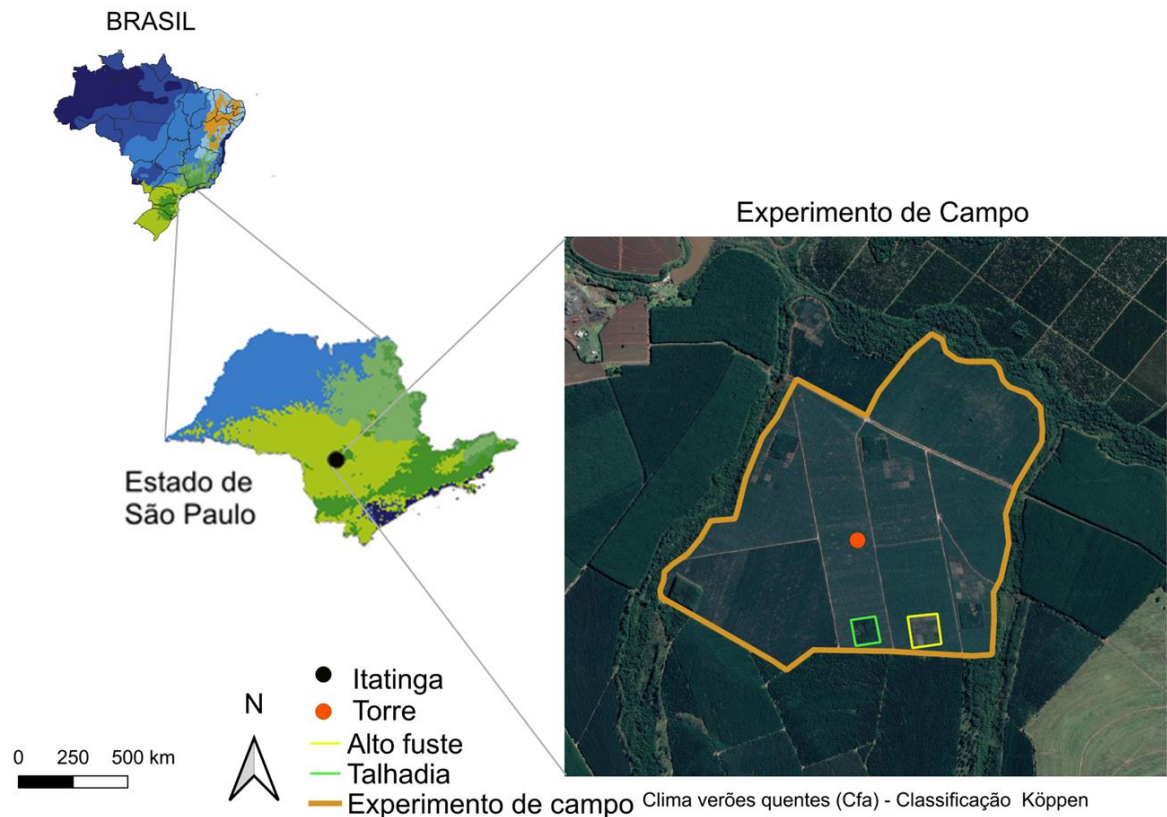
Tabela 1 – Descrição dos 2 genótipos de *Eucalyptus* e seus respectivos locais de origem

Genótipo	Espécie	Origem	Estado de origem	Clima de origem
12	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	Clone	MG	Cwb
16	<i>E. camaldulensis</i> x <i>E. grandis</i>	Clone	BA	As

2.2.2 Caracterização climática

Dados climáticos (temperatura média e precipitação) foram obtidos de estações meteorológicas instaladas nas proximidades das áreas experimentais (Figura 1).

Figura 1 – Localização da área experimental (marcador preto) dos 2 genótipos de *Eucalyptus* e distribuição dos blocos amostrados



Fonte: Elaborado pelo autor (2024), com dados de Alvares *et al.*, (2013).

2.2.3 Densidade básica da madeira

Seis cunhas de cada genótipo (total de três árvores por genótipo), coletadas a altura do DAP, foram submersas em água até atingir o ponto de saturação das fibras. A determinação do volume saturado do material se deu por meio da pesagem em balança analítica bem como o valor da massa do recipiente cheio de água (g). As cunhas presas em uma haste foram submersas, evitando que tocassem a parede ou o fundo do recipiente, registrando a massa. Posteriormente, as amostras foram secas em estufa a $105 \pm 2^\circ\text{C}$ até massa constante (aproximadamente 72 horas), após secas, as amostras foram pesadas (g). A determinação da densidade básica da madeira seguiu a equação a seguir:

$$D_B = \frac{m_3}{(m_2 - m_1)} \quad (1)$$

Onde: D_B = densidade da madeira (g cm^{-3}), m_3 = é a massa da amostra seca em estufa, m_2 é a massa do recipiente com água e com a amostra imersa, m_1 = é a massa do recipiente com água.

Detalhes metodológicos adicionais são descritos em ABNT – NBR11941 (2003).

Somente mensurado para caule.

2.2.4 Caracterização dos vasos

Três árvores por genótipo (das 100 árvores centrais) foram amostradas. Discos de madeira retirados a 1,30 m (diâmetro a altura do peito – DAP) e de galhos (da parte superior da copa, com folhas saudáveis e totalmente expandidas), foram seccionados em corpos de prova e conservados em álcool 70%. As amostras foram cortadas em seções transversais com 18 μm de espessura utilizando um micrótomo de deslize. A montagem das lâminas permanentes seguiu o seguinte: i) lavagem e clareamento em hipoclorito de sódio (50%), ii) retirada do produto anterior com água destilada (repetiu-se o processo por 3 vezes), iii) lavagem em ácido acético 1%, iv) retirada do produto anterior com água destilada (repetiu-se o processo por 3 vezes), v) dupla coloração, safranina aquosa 1% e azul de astra aquosa 1% (5 minutos de imersão), vi) desidratação em concentrações crescentes de etanol (30%, 50%, 70%, 90%, 95%, 100%), vii) fixação em acetato de butila, viii) montagem das lâminas em meio sintético (Entellan®).

Os cortes foram observados em microscópio óptico (Axio Cam MRC) e fotografados com câmera digital (objetiva 5x e 20x). O diâmetro do vaso (D_V) foi calculado com base na área do lúmen (foram mensurados para 150 vasos diferentes para cada genótipo), seguindo a equação:

$$D_V = \sqrt{\frac{4A}{\pi}} \quad (2)$$

Onde: D_V = diâmetro do vaso; A = área do lúmen

O diâmetro do vaso ponderado hidraulicamente (D_H) foi calculado seguindo a equação (Tyree & Zimmermann, 2002):

$$D_H = \frac{\sum Dv^5}{\sum Dv^4} \quad (3)$$

Onde: D_v = diâmetro do vaso calculado na equação 2

Foram mensurados a densidade de vasos (D , número de vasos (mm^{-2})), espessura da parede do vaso (μm) e índice de agrupamento de vasos (V_G , número de vasos/número de grupos de vasos incluindo vasos solitários e mais agrupamento de vasos) (Carlquist, 2001). A condutividade hidráulica teórica (K_{th}) foi estimada para cada amostra usando a seguinte fórmula (Poorter *et al.*, 2009).

$$K_{th} = \left(\frac{\pi \rho}{128 \eta} \right) \times D h^4 \times D \quad (4)$$

Onde: D_H = diâmetro do vaso ponderado, conforme calculado na equação 3; ρ = densidade da água a 20°C ($998,2 \text{ kg.m}^{-3}$); η = viscosidade da água a 20°C (1.002×10^{-9} , MPa s); D = densidade de vasos.

Foram utilizadas áreas de 1 mm^2 em imagens de cortes transversais para medição das frações de cada um dos tipos de células do xilema (fibras, raios, vasos e parênquima axial), utilizando o software Color Counter do ImageJ (Schindelin *et al.*, 2012).

2.2.5 Caracterização das pontoações

A microscopia eletrônica de varredura (MEV) foi utilizada para medir a ultraestrutura das pontoações nas paredes dos vasos. Amostras de madeira de três indivíduos de cada genótipos foram divididas no plano tangencial e secas à temperatura ambiente. Após foram fixadas em stubs de alumínio com adesivo de carbono condutor de elétrons e revestidas com ouro utilizando Sputter Coater (SCD 050 Bal-Tec) por 3 minutos. Com o auxílio da MEV de emissão de campo (Tescan Clara) na tensão de 10kV, foram observadas as pontoações. Três parâmetros da pontoação, diâmetro longo da membrana da pontoação (μm), diâmetro curto da membrana da pontoação (μm) e área da membrana da pontoação (μm^2) foram

mensurados para pelo menos 150 pontoações diferentes para cada genótipo. Somente mensurado para galhos.

2.2.6 Análise de dados

Os dados foram testados quanto aos pressupostos estatístico, normalidade e a homogeneidade utilizando o teste de Kolmogorov-Smirnov ($p < .05$) e Bartlett ($p > .05$).

Diferenças entre os sistemas de manejo (alto fuste e talhadia) e genótipos foram testadas utilizando Teste t ($p < 0.05$) e para correlações entre características anatômicas, utilizamos análises de correlação de Pearson ($p < .05$).

Todas as análises estatísticas foram realizadas em R v.4.0.3 (R Development Core Team, 2023).

2.3 RESULTADOS

Ao avaliar um conjunto de dados anatômicos de dois diferentes sistemas de manejo, alto fuste e talhadia, não foram encontradas diferenças marcantes entre os sistemas. Foram encontradas apenas diferenças significativas para a espessura da parede do vaso em galhos, para G16, uma diferença de $0,19 \mu\text{m}$ (Figura 3c). Apesar de não encontrado diferenças significativas, o diâmetro dos vasos ponderado hidraulicamente (D_H) variou em $9,3 \mu\text{m}$ entre os sistemas de manejo para G12 e em $3,1 \mu\text{m}$ para G16, ambos em caule. Já em galhos essas variações foram menos evidentes, principalmente para G12.

Em relação as diferenças entre genótipos, em caule, no sistema de alto fuste para densidade de vasos ($p < 0,002$), e em sistema de talhadia, D_H ($p < 0,009$) e K_{TH} ($p < 0,003$) (Figura 2b-e). Em galhos, sistema de alto fuste, diferenças significativas para D_H ($p < 0,05$) e espessura da parede do vaso ($p < 0,001$). De forma semelhante para talhadia, na espessura da parede do vaso ($p < 0,01$) (Figura 3b-c).

Apesar de não encontradas diferenças significativas na área da pontoação, foi ligeiramente maior em alto fuste para G12 e para G16 ligeiramente maior em talhadia.

A média da densidade da madeira (caule) dos genótipos foi semelhante entre os sistemas de manejo, em média $0,5 \text{ g cm}^{-3}$, não apresentando correlação com as características anatômicas (Apêndice B).

De modo geral, a tendência de correlação foi a mesma para os sistemas de manejo. A densidade dos vasos mostrou uma estreita relação negativa com o D_H , reforma ($p < 0,01$, $r = -0,90$) e talhadia ($p < 0,01$, $r = -0,93$) e uma correlação positiva entre D_H e K_{TH} , reforma ($p < 0,01$, $r = 0,91$) e talhadia ($p < 0,01$, $r = 0,93$).

Figura 2 – Média $\pm$ desvio padrão das características anatômicas do xilema em genótipos de *Eucalyptus* em caule sob manejo de alto fuste e talhadia. a) densidade de vasos; b) diâmetro do vaso ponderado hidraulicamente; c) espessura da parede do vaso; d) densidade da madeira; e) condutividade hidráulica teórica. As barras são erro padrão. Médias seguidas pela mesma letra minúscula não são significativamente diferentes entre os sistemas de manejo dentro do mesmo genótipo de acordo com o Teste t ($p < 0,05$). Médias seguidas pela mesma letra maiúscula não são significativamente diferentes entre genótipos no mesmo sistema de manejo com base no Test t ($p < 0,05$)

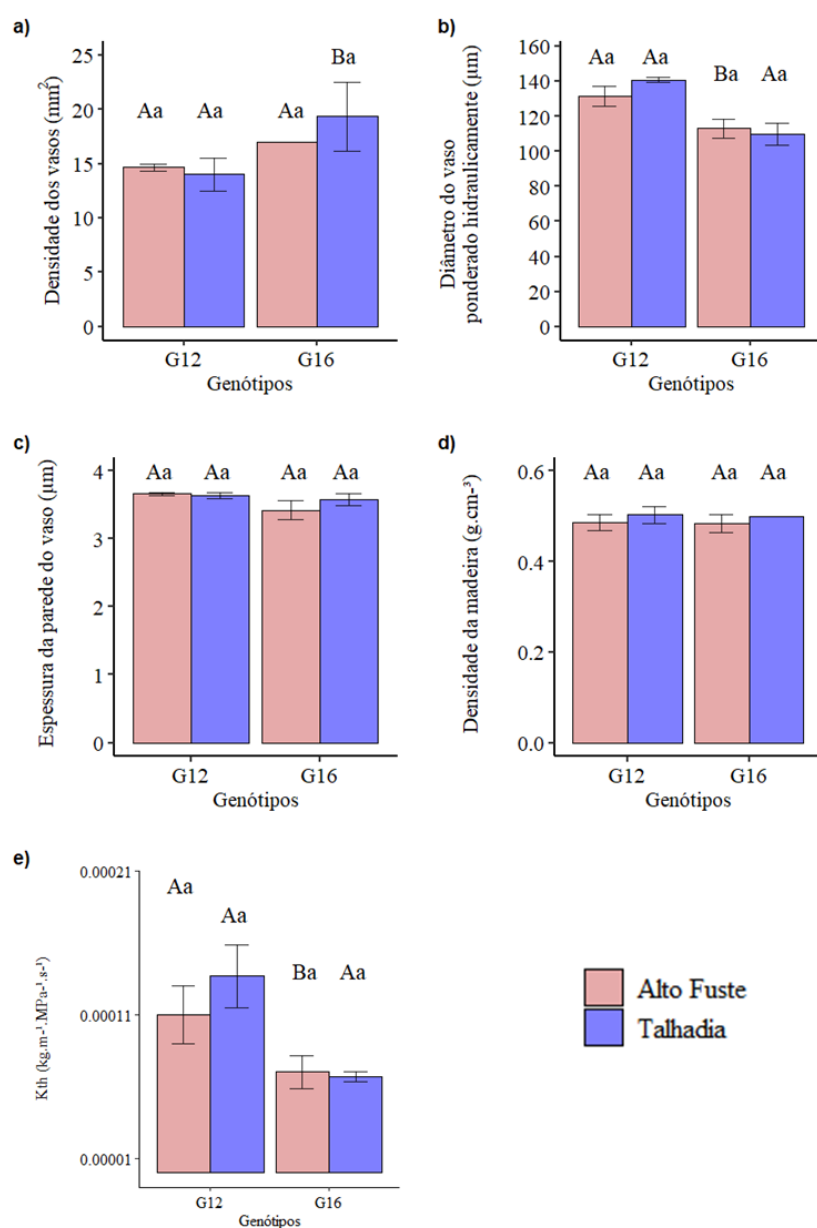
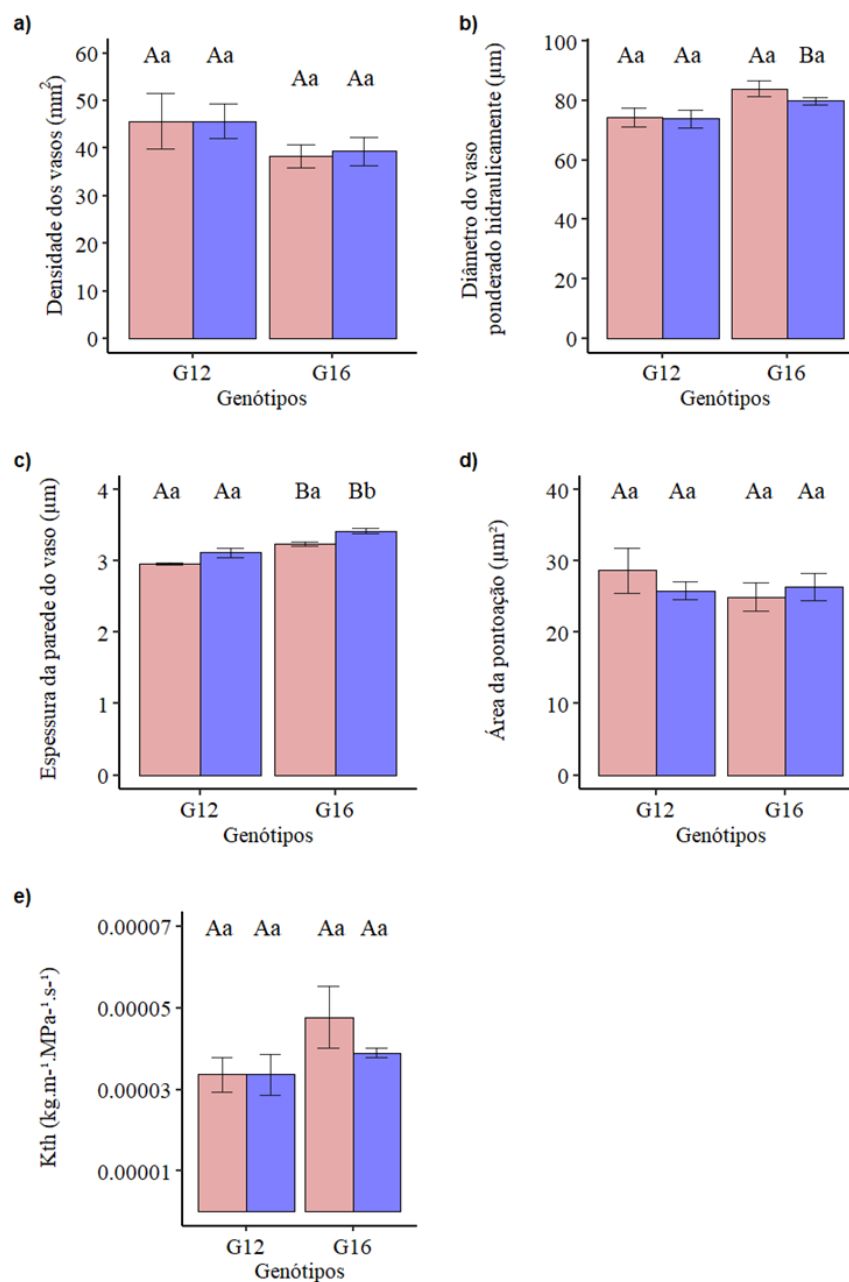


Figura 3 – Média $\pm$ desvio padrão das características anatómicas do xilema em genótipos de *Eucalyptus* em galho sob manejo de alto fuste e talhadia. a) densidade de vasos; b) diâmetro do vaso ponderado hidraulicamente; c) espessura da parede do vaso; d) densidade da madeira; e) condutividade hidráulica teórica. Médias seguidas pela mesma letra minúscula não são significativamente diferentes entre os sistemas de manejo dentro do mesmo genótipo de acordo com o Teste t ($p < 0,05$). Médias seguidas pela mesma letra maiúscula não são significativamente diferentes entre genótipos no mesmo sistema de manejo com base no Test t ($p < 0,05$)



Predominantemente, nos dois sistemas de manejo os vasos são solitários ou com poucos agrupamentos (agrupamento de dois vasos), com presença de parênquima axial paratraqueal e parênquima radial circundando os vasos. Nenhum genótipo apresentou índice de agrupamento de vasos maior que 1 em ambos os sistemas de manejo.

Figura 4 – Ilustração com imagens de microscopia óptica de corte transversal do xilema de genótipos de *Eucalyptus*. a) Genótipo 12 (caule) evidenciando o arranjo de vasos solitários em sistema de alto fuste; e arranjo de vasos agrupados em manejo de talhadia; b) Genótipo 12 (galho) em sistema de alto fuste e talhadia; (*) – vasos; PA – parênquima axial; PR – parênquima radial

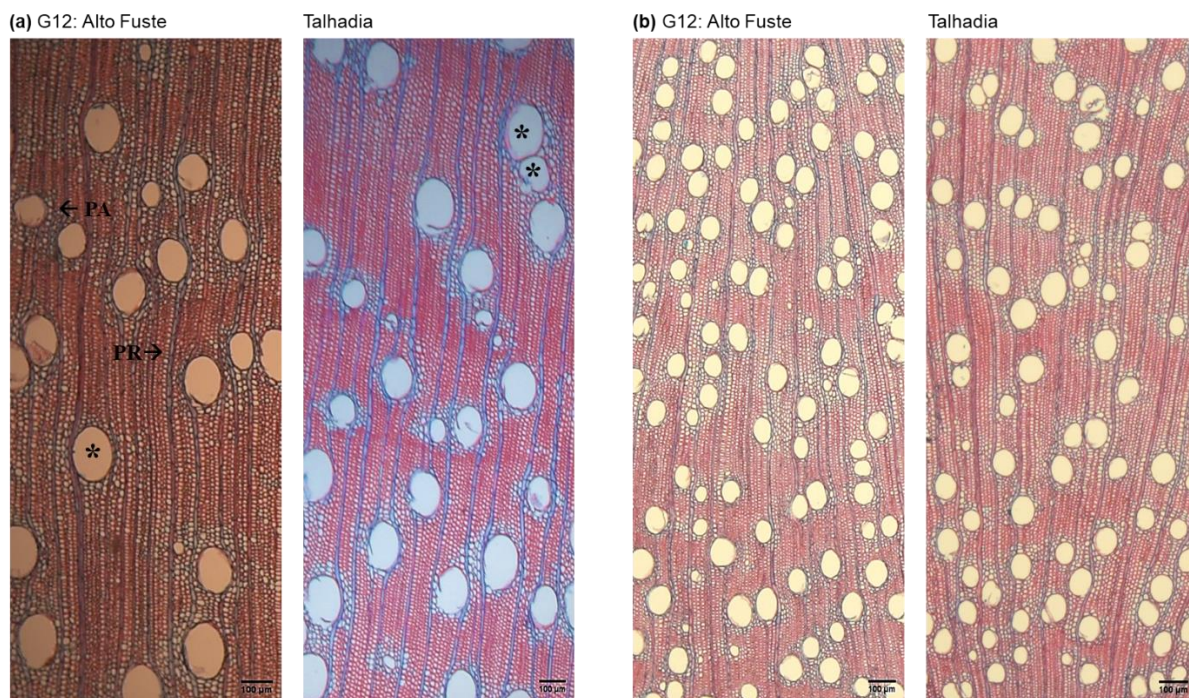


Foto: Tatiani Maria Pech - 2024

Figura 5 – Ilustração com imagens de microscopia óptica de corte transversal do xilema de genótipos de *Eucalyptus*. a) Genótipo 16 (caule) evidenciando o arranjo de vasos solitários em sistema de alto fuste; e arranjo de vasos agrupados em manejo de talhadia; b) Genótipo 16 (galho) em sistema de alto fuste e talhadia; (*) – vasos; PA – parênquima axial; PR – parênquima radial

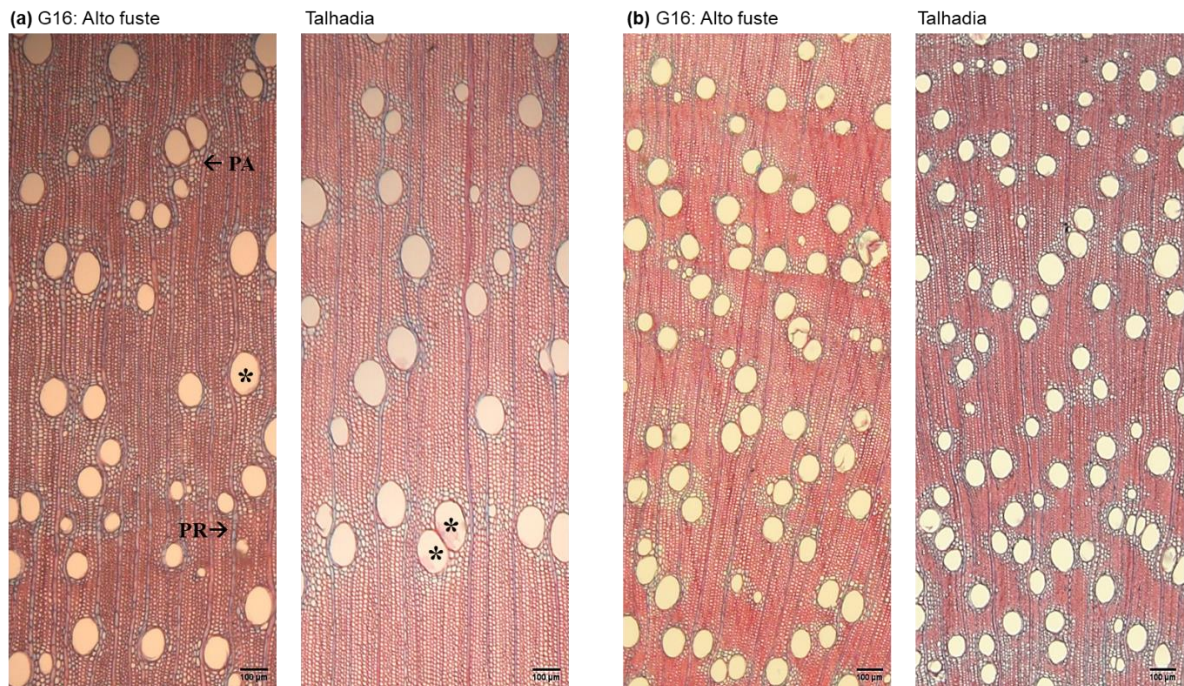
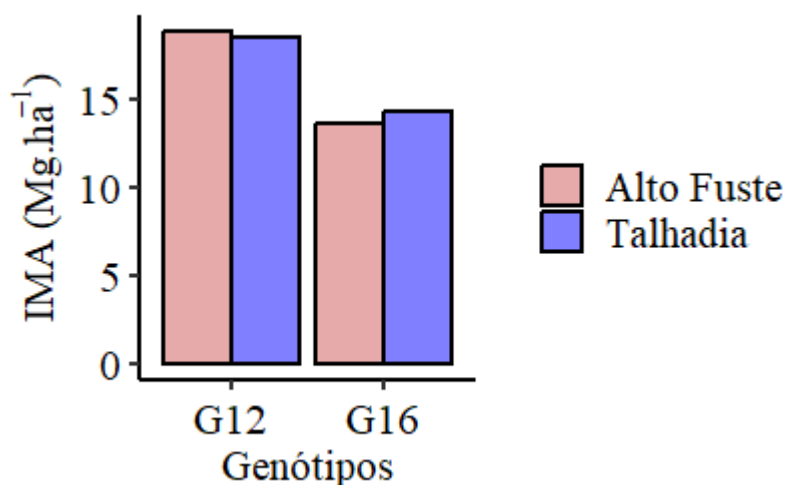


Foto: Tatiani Maria Pech - 2024

Um aumento do IMA de aproximadamente 4,46 ($\text{Mg} \cdot \text{ha}^{-1}$) foi observado para G12 em comparação ao G16 em ambos os sistemas. Não foi possível observar diferenças entre os sistemas de manejo para o mesmo genótipo (Figura 6).

Figura 6 – Incremento médio anual (IMA, Mg.ha⁻¹) em genótipos de *Eucalyptus* sob manejo de alto fuste e talhadia, aproximadamente aos 3 anos de idade



2.4 DISCUSSÃO

Neste estudo, o objetivo foi avaliar as características anatômicas do xilema em dois sistemas de manejo amplamente utilizados na silvicultura brasileira, alto fuste e talhadia. De forma geral, os resultados evidenciaram que os sistemas de manejo parecem não exercer influência sobre a anatomia do xilema em dois genótipos de eucalipto, corroborando com a nossa hipótese.

Como esperado a condutividade hidráulica aumentou positivamente com o aumento de D_H . A condutividade hidráulica do xilema é controlada em grande parte por poucos vasos grandes, em vez de muitos vasos pequenos, fato atribuído ao aumento da capacidade condutiva, de acordo com a equação de Hagen-Poiseuille (Tyree e Zimmerman, 2002; Sperry *et al.*, 2006). Um aumento no fluxo de água pode contribuir significativamente com o ganho de carbono e crescimento (Gleason *et al.*, 2015). De forma simultânea, o xilema desempenha diversas funções, como resistência mecânica, armazenamento e transporte de água, desempenhando múltiplas estratégias hidráulicas, podendo otimizar uma de suas estruturas em favorecimento à uma das funções que desempenha (Chhajed *et al.*, 2024). O aumento da fração do lúmen dos vasos, limita o espaço para outros tecidos do xilema, como aqueles que fazem o armazenamento de outros recursos. Entretanto, favorece uma

maior conectividade intervacular, quando presentes em maior quantidade (Zanne *et al.*, 2010).

Em ambos os sistemas de manejo e genótipos o agrupamento de vasos foi caracterizado como solitários, embora a maior conectividade entre vasos aumente a condutividade hidráulica máxima, este aumento pode ser responsável pela suscetibilidade à embolia induzida pela seca (Loepfe *et al.*, 2007). A predominância de vasos solitário é característico de espécies que crescem em ambientes mais secos, com grande incidência de vento e luz (Zanne *et al.*, 2006). Porém, alguns achados contradizem, com as teorias propostas anteriormente, Lens *et al.* (2010), evidenciaram que o maior agrupamento de vasos e a fração de contato entre vasos, estava correlacionado com pressão média de cavitação mais negativa e menor condutividade específica do xilema, apoiando a hipótese levantada por Carlquist (2009). Nos parece que novos estudos são necessários a fim de responder a relação do índice de agrupamentos dos vasos com a suscetibilidade a cavitação, principalmente em gêneros como o *Eucalyptus*, onde é predominante vasos solitários.

Foram encontradas diferenças significativas entre os manejos para a espessura da parede do vaso em G16 (Figura 3c). Vasos com parede celular mais fina são menos resistentes a implosão induzida pela tensão do xilema, geralmente, sendo mais vulneráveis a formação de embolia (Hacke *et al.*, 2001).

Em diversos estudos a variação da densidade da madeira é descrita como reflexos das características anatômicas, como a proporção de parênquima, lúmen e densidade de vasos (Swenson e Enquist, 2007; Li *et al.*, 2019) e em algumas situações associada a segurança hidráulica (Hacke *et al.* 2001; Carvalho *et al.* 2023). No entanto, não foram encontradas relações entre a densidade da madeira com as demais características do sistema condutor. Provavelmente, a espessura da parede da fibra pode ser mais determinante para a densidade da madeira (Jacobsen *et al.* 2006), como evidenciado em diversos trabalhos (Martínez-Cabrera *et al.*, 2011; Fan *et al.*, 2012; Ziemińska *et al.*, 2013). A espessura da parede das fibras não foi analisada, entretanto, Jacobsen *et al.* (2005) relata fortes correlações com a resistência à cavitação.

Apesar do presente trabalho não evidenciar diferenças anatômicas entre os dois sistemas de manejo, outras características relacionadas com uso da água (Silva, 2024) apresentaram diferenças entre os sistemas e tem sido evidenciada como fatores chave para locais com baixas precipitações quando em sistemas de talhadia.

Recentemente, vários estudos investigaram a relação entre o clima e a anatomia e hidráulica do xilema, evidenciando as condições climáticas como preditores das alterações anatômicas da madeira (Gleason *et al.*, 2013; Pfautsch *et al.*, 2016; Câmara *et al.*, 2020). Apesar de não abordado aqui, pesquisas futuras serão necessárias para caracterização da anatomia em sistema de talhadia em diferentes condições climáticas, uma vez que, espera-se que essas árvores sejam beneficiadas com o sistema radicular já pré-existente, conseguindo explorar camadas profundas do solo (Germon *et al.*, 2019). Ou decorrente da plasticidade do câmbio e da área do alburno para regulação da relação planta-água (Bryukhanova e Fonti, 2013).

2.5 CONCLUSÕES

O presente estudo investigou características anatômicas do xilema em plantios de eucaliptos em sistema de manejo alto fuste e talhadia. De forma geral, os sistemas de manejo não potencializaram alterações nas características anatômicas. Somente a espessura da parede do vaso apresentou um pequeno aumento em sistema de talhadia.

A inclusão de múltiplas características hidráulicas, fisiológicas e anatômicas são elementos chaves a serem incluídas em pesquisas futuras, a fim de aprimorar a compreensão das variações na eficiência e segurança hidráulica em genótipos manejados em sistemas de alto fuste e talhadia.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, A. C. *et al.* Needs and opportunities for using a process-based productivity model as a practical tool in Eucalyptus plantations. **Forest Ecology and Management**, v.193, p.167-177, 2004.
- ALVES, E. S.; ANGYALOSSY-ALFONSO, V. Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. 2. Axial parenchyma, rays and fibres. **IAWA Journal**, v. 23, p. 391-418, 2002.
- BINKLEY, D. *et al.* Thinking about efficiency of resource use in forests. **Forest Ecology and Management**, v. 193, p.5-16, 2004.
- BINKLEY, D. *et al.* The interactions of climate, spacing and genetics on clonal Eucalyptus plantations across Brazil and Uruguay. **Forest Ecology and Management**, v.405, p.271-283, 2017.
- BROCKERHOFF, E. G. *et al.* Role of eucalypt and other planted forest in biodiversity conservation and the provision of biodiversity-related ecosystem services. **Forest Ecology and Management**, v. 301, p. 43-50, 2013.
- BRYUKHANOVA, M.; FONTI, P. Xylem plasticity allows rapid hydraulic adjustment to annual climatic variability. **Trees**, v. 27, p.485-496, 2013.
- BULL, G. Q. *et al.* Industrial forest plantation subsidies: impacts and implications. **Forest Policy and Economics**, v. 9, p. 13-31, 2006.
- CARVALHO, E. C. D. *et al.* Xylem anatomical traits determine the variation in wood density and water storage of plants in tropical semiarid climate. **Flora**, v.298, e152185, 2023.
- CARLQUIST, S. Non-random vessel distribution in woods: patterns, modes, diversity, correlations. **Aliso**, v.27, p.39-58, 2009.
- CÂMARA, A. P. *et al.* Changes in hydraulic architecture across a water availability gradient for two contrasting commercial Eucalyptus clones. **Forest Ecology and Management**, v.474, e118380, 2020.
- CAVENDER-BARES, J. *et al.* The merging of Community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v. 12, p. 693-715, 2009.
- CHHAJED, S. S.; WRIGHT, I. J.; PEREZ-PRIEGO, O. Theory and test for coordination among hydraulic and photosynthetic traits in co-occurring woody species. **New Phytologist**, 2024.
- CORREIA, T. P. *et al.* Edaphic-Climatic zoning of eucalyptus species in the Rio de Janeiro state, Brazil. **Floresta e Ambiente**, v.26, e20160369, 2019.

DRAKE, P. L.; MENDHAM, D. S.; OGDEN, G. N. Plant carbon pools and fluxes in coppice regrowth of *Eucalyptus globulus*. **Forest Ecology and Management**, v.306, p.161-170, 2013.

EUFRATE JUNIOR, H. J. *et al.* Sustainable use of eucalypt biomass grown on short rotation coppice for bioenergy. **Biomass and Bioenergy**, v.90, p.15-21, 2016.

FAN, Z. X. *et al.* Hydraulic conductivity traits predict growth rates and adult stature of 40 asian tropical tree species better than wood density. **Journal of Ecology**, v.100, p.732-741, 2012.

FERREIRA, G. W. D. *et al.* Nutrient release from decomposing *Eucalyptus* harvest residues following simulated management practices in multiple sites in Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 370, p.1-11, 2016.

FONTI, P.; JANSEN, S. Xylem plasticity in response to climate. **New Phytologist**, v.195, p. 734-736, 2012.

GLEASON, S. M.; BUTLER, D. W.; WARYSZAK, P. Shifts in leaf and stem hydraulic traits across aridity gradients in eastern Australia. **International Journal of plant sciences**, v.174, p.1292-1301, 2013.

GERMON, A. *et al.* Consequences of clear-cutting and drought on fine root dynamics down to 17 m in coppice-managed eucalypt plantations. **Forest ecology and management**, v.445, p.48-59, 2019.

GLEASON, S. M.; WESTOBY, M.; JANSEN, S. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. **New Phytologist**, v.209, p.123-136, 2015.

GRATANI, L. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. **Advances in Botany**, 2014.

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

HAKAMADA, E. R. *et al.* Legacy of harvesting methods on coppice-rotation *Eucalyptus* at experimental and operational scales. **Trees, Forests and People**, v.9, e100293, 2022.

HOBBS, R. J. *et al.* Managing the whole landscape: historical, hybrid, and novel ecosystems. **Front Ecol Environ**, v.10, p. 557-564, 2014.

JACOBSEN, A. L. *et al.* Xylem density, biomechanics and anatomical traits correlate with water stress in 17 evergreen shrub species of the Mediterranean-type climate region of South Africa. **Journal of Ecology**, v.95, p.171-183, 2007.

LI, S. *et al.* The effects of intervessel pit characteristics on xylem hydraulic efficiency and photosynthesis in hemiepiphytic and non-hemiepiphytic *Ficus* species. **Physiologia Plantarum**, v.167, p.661-675, 2019.

LITTLE, K. M.; GARDNER, R. A. W. Coppicing ability of 20 *Eucalyptus* species grown at two high-altitude sites in South Africa. **Can. J. For. Res.** v.33, p.181-189, 2003.

LOEPFE, L.; MARTINEZ-VILALTA, J.; PIÑOL, J.; MENCUCCINI, M. The relevance of xylem network structure for plant hydraulic efficiency and safety. **Journal of Theoretical Biology**, v. 247, p.788-803, 2007.

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

MISRA, A. K. Climate change and challenges of water and food security. **International Journal of Sustainable Built Environment**, v.3, p.153-165, 2014.

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

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

PERRING, M. P. *et al.* Advances in restoration ecology: rising to the challenges of the coming decades. **Ecosphere**, v.6, p.1-25, 2015.

POORTER, L. *et al.* The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life strategies of 42 rainforest tree species. **New Phytologist**, v.185, p.481-492, 2009.

PURSER, G. *et al.* A first assessment of the sources of isoprene and monoterpene emissions from a short-rotation coppice *Eucalyptus gunnii* bioenergy plantation in the United Kingdom. **Atmospheric Environment**, v.262, e118617, 2021.

REICH, P. B. The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of Ecology**, v.102, p.275-301, 2014.

RESENDE, M. D. V. *et al.* Genomic selection for growth and wood quality in *Eucalyptus*: capturing the missing heritability and accelerating breeding for complex traits in forest trees. **New Phytologist**, v.194, p.116-128, 2012.

SANTAROSA, E.; PENTEADO JÚNIOR, J. F.; GOULART, I. C. G. R. Transferência de tecnologia florestal: cultivo de eucalipto em propriedades rurais: diversificação da produção e renda. **Embrapa**, v.1, p. 138, 2014.

SBARDELLA, M. Capacidade de brotação e crescimento de espécies de *Eucalyptus* spp. Em sistema de alto fuste e talhadia. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) – Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de Botucatu, Botucatu, SP, 2020.

SCHINDELIN, J. **et al.** Fiji - an Open Source platform for biological image analysis. **Nature Methods**, v.9, p.676 – 682, 2012.

SILVA, R. P. S. Fisiologia foliar e eficiência do uso de água em dois clones de *Eucalyptus* sob manejo de alto fuste e talhadia. Tese (Doutorado em Ciência Florestal) – Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de Botucatu, Botucatu, SP, 2024.

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

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

TYREE, M. T.; ZIMMERMANN, M. H. Xylem structure and the ascent of sap. 2 ed. **Springer-Verlag**, New York, 2002.

WESTOBY, M.; WRIGHT, L. J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. **Trend in Ecology and Evolution**, v.21, n.5, 2006.

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

ZANNE, A. E.; SWEENE, Y. K.; SHARMA, M.; ORIAN, C. M. Patterns and consequences of differential vascular sectoriality in 18 temperate tree and shrub species. **Functional Ecology**, v.20, p.200-206, 2006.

ZIEMIŃSKA, K. *et al.* Fibre wall and lumen fractions drive wood density variation across 24 australian angiosperms. **AoB Plants**, v.5, 2013.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

De forma geral, o estudo forneceu evidências de que as características anatômicas e hidráulicas variam entre espécies dentro do mesmo gênero. Nossos resultados sugerem que a densidade da madeira não é um bom preditor sobre eficiência e segurança hidráulica, uma vez que, não está relacionado com as principais características anatômicas do xilema.

A condutividade hidráulica está relacionada com as características dos vasos, como densidade e diâmetro hidráulico, possivelmente está atrelada ao crescimento das plantas. Ficou evidente, que os sistemas de manejo não exercem influência sobre a anatomia de caules e galhos.

O conhecimento sobre as características anatômicas pode auxiliar os gestores florestais na tomada de decisão sobre a inclusão de um determinado material genético, como aqueles que apresentam maior condutividade ou aqueles que anatomicamente remetem a menor vulnerabilidade ao estresse hídrico, para o estabelecimento de plantios em larga escala em locais suscetíveis a fatores abióticos.

Nosso estudo traz uma contribuição valiosa ao caracterizar quantitativamente a variação anatômica do xilema em caules e galhos, rejeitando algumas hipóteses e direcionando caminhos para pesquisas futuras.

REFERÊNCIAS

- ABREU, M.C. *et al.* Transpirations and growth responses by Eucalyptus species to progressive soil drying. **Journal of Forestry Research**, v.33, p.1529-1543, 2022.
- BAROTTO, A.J. *et al.* Functional relationships between wood structure and vulnerability to xylem cavitation in races of Eucalyptus globulus differing in wood density. **Tree Physiology**, v.38, p.243-251, 2018.
- BINKLEY, D. *et al.* The interactions of climate, spacing and genetics on clonal Eucalyptus plantations across Brazil and Uruguay. **Forest Ecology and Management**, v.405, p.271-283, 2017.
- CARVALHO, E. C. D. *et al.* Xylem anatomical traits determine the variation in wood density and water storage of plants in tropical semiarid climate. **Flora**, v.298, e152185, 2023.
- CARRASCO, L. O. *et al.* Water storage dynamics in the main stem of subtropical tree species differing in wood density, growth rate and life history traits. **Tree Physiology**, v.35, p.354-365, 2014.
- CAMPOE, O. C. *et al.* Meteorological seasonality affecting individual tree growth in forest plantations I Brazil. **Forest Ecology and Management**, v.380, p.149-160, 2016.
- CÂMARA, A. P. *et al.* Changes in hydraulic architecture across a water availability gradient for two contrasting commercial Eucalyptus clones. **Forest Ecology and Management**, v.474, e118380, 2020.
- CHEN L. *et al.* Xylem features detrending methods matter: a case study on earlywood vessels of Fraxinus mandshurica. **Ecological Indicators**, v.130, e108041, 2021.
- CHOAT, B. *et al.* Global convergence in the vulnerability of forests to drought. **Nature**, v.491, p.752-755, 2012.
- CHRISTINA, M. *et al.* Almost symmetrical vertical growth rates above and below ground in one of the world's most productive forests. **Ecosphere**, v.2, 2011.
- DE FREITAS, C. H.; ELLI, E. F.; SENTELHAS, P. C. On-farm assessment of eucalypt yield gaps – a case study for the producing areas of the state of Minas Gerais, Brazil. **International Journal of Biometeorology**, v.65, p.1659-1673, 2021).
- DIAZ-BALTEIRO, L.; RODRIGUEZ, L. C. E. Optimal rotations on Eucalyptus plantations including carbon sequestration – a comparison of results in Brazil and Spain. **Forest Ecology and Management**, v.229, p.247-258, 2006.

FERNÁNDEZ, M. E. *et al.* New insights into wood anatomy and function relationships: How Eucalyptus challenges what we already know. **Forest Ecology and Management**, v.454, e117638, 2019.

GONÇALVES, J. L. M. *et al.* Integrating genetic and silvicultural strategies to minimize abiotic and biotic constraints in Brazilian eucalyptus plantations. **Forest Ecology and Management**, v.301, p.6-27, 2013.

GREENWOOD, S. *et al.* Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. **Ecology Letters**, v. 20, p.539-553, 2017.

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

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

HUBBARD, R. M. *et al.* Contrasting water use of two Eucalyptus clones across a precipitation and temperature gradient in Brazil. **Forest Ecology and Management**, v.475, e118407, 2020.

JACOBSEN, A. L. *et al.* Do Xylem fibers affect vessel cavitation resistance? **Plant Physiology**, v.139, p.546-556, 2005.

JANSSEN, T. A. J. *et al.* Wood allocation trade-offs between fiber wall, fiber lumen, and axial parenchyma drive drought resistance in neotropical trees. **Plant, Cell & Environment**, v.43, p.965-980, 2019.

JOHNSON, K. M.; LUCANI, C.; BRODRIBB, T. J. In vivo monitoring of drought-induced embolism in *Callitris rhomboidei* trees reveals wide variation in branchlet vulnerability and high resistance to tissue death. **New Phytologist**, v.233, p.207-218, 2021.

KAMON, E.; OHTANI, M. Xylem vessel cell differentiation: a best model for new integrative cell biology? **Current Opinion in Plant Biology**, v.64, e102135, 2021.

LEICACH, S. R. *et al.* Chemical defenses in Eucalyptus species: a sustainable strategy based on antique knowledge to diminish agrochemical dependency, new advances and contributions to forestry research. Oteng-Amoago AA (ed). **New advances and contributions to forestry research**, p.225-256, 2012.

LENS, F. *et al.* Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. **New Phytologist**, v.190, p.709-723, 2010.

LITTLE, K. M.; GARDNER, R. A. W. Coppicing ability of 20 Eucalyptus species grown at two high altitude sites in South Africa. **Canadian Journal of Forest Research**, v.33, p.181-189, 2003.

MARTINS, F. B. *et al.* Impacts of 1.5 °C and 2°C global warming of Eucalyptus plantations in South America. **Science of the Total Environment**, v.825, e153820, 2022.

MOMO, S. T. *et al.* Leveraging signatures of plant functional strategies in wood density profiles of African trees to correct mass estimations from terrestrial laser data. **Scientific reports**, v.10, 2020.

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

PAN, R.; TYREE, M. T. How does water flow from vessel to vessel? Further investigation of the tracheid bridge concept. **Tree Physiology**, v.39, p.1019-1031, 2019.

PFAUTSCH, S.; HÖLTÄ, T.; MENCUCCINI, M. Hydraulic functioning of tree stems – fusing ray anatomy, radial transfer and capacitance. **Tree Physiology**, v.35, p.706-7022, 2015.

PLAVCOVÁ, L. *et al.* Mechanical properties and structure function trade-offs in secondary xylem of young roots and stems. **Journal of Experimental Botany**, v.70, p.3679-3691, 2019.

PRATT, R. B. *et al.* Relationships among xylem transport, biomechanics and storage in stems and roots of nine Rhamnaceae species of the California chaparral. **New Phytologist**, v.174, p.787-798, 2007.

QUEIROZ, T. B. *et al.* Temperature thresholds for Eucalyptus genotypes growth across tropical and subtropical ranges in South America. **Forest Ecology and Management**, v.472, e118248, 2020.

REIS, F. Y. S. *et al.* Climate change impact on the initial development of tropical forest species: a multi-model assessment. **Theoretical and Applied Climatology**, v.145, p.533-547, 2021.

SAADAoui, E. *et al.* An overview of adaptative responses to drought stress in Eucalyptus spp. **Forestry Studies**, v.67, p.86-96, 2017.

SPERRY, J. S. Evolution of water transport and xylem structure. **Int.J.Plant Sci.** v.164, p.115-127, 2003.

SERRA-MALUQUER, X. *et al.* Wood density and hydraulic traits influence species growth response to drought across biomes. **Global Change Biology**, v.28, p.3871-3882, 2022.

SHEN, H. *et al.* Spatial patterns and climatic factors influence the branch xylem anatomical traits of Reaumuria soongarica in the desert region of northwestern China. **Environmental and experimental botany**, v.210, e105338, 2023.

SLOT, M.; WINTER, K. Photosynthetic acclimation to warming in tropical forest tree seedling. **Journal of Experimental Botany**, v.68, p.2275-2284, 2017.

STEPPE, K. *et al.* Could rapid diameter changes be facilitated by a variable hydraulic conductance? **Plant, Cell & Environment**, v.3, p.150-157, 2012.

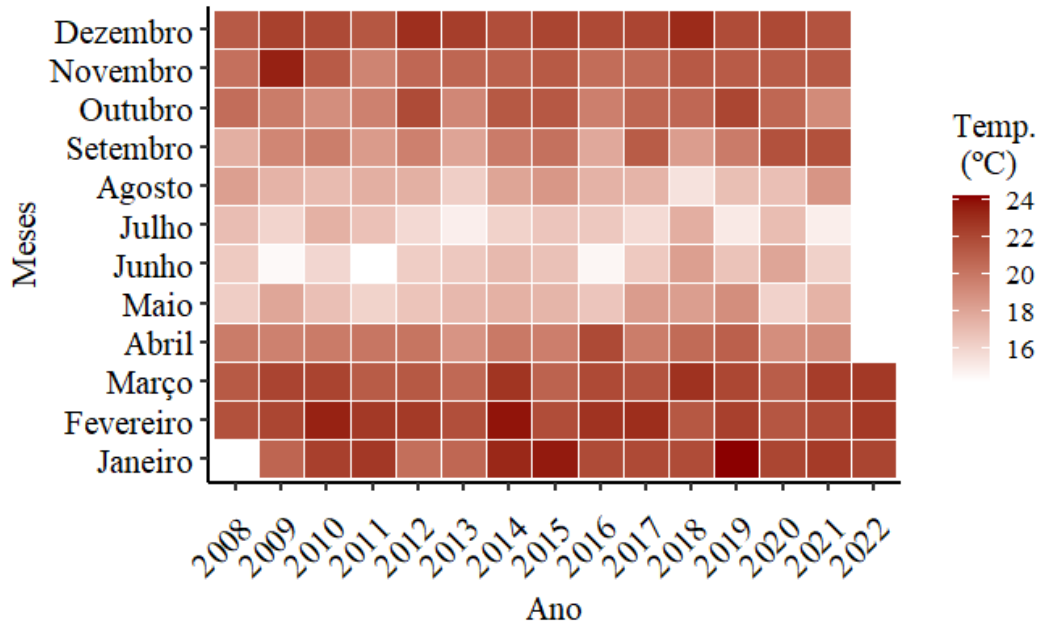
TYREE, M. T.; ZIMMERMANN, M. H. Xylem structure and the ascent of sap. 2 ed. Springer-Verlag, New York, 2002.

ZACH, A. *et al.* Vessel diameter and xylem hydraulic conductivity increase with tree height in tropical rainforest tree in Sulawesi, Indonesia. **Flora**, v.205, p.506-512, 2010.

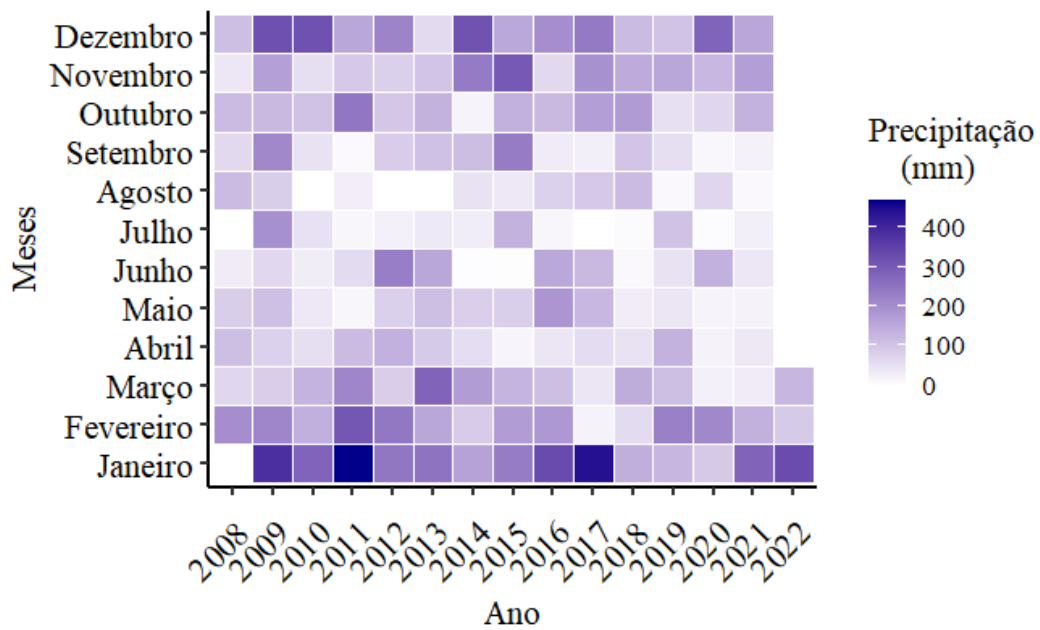
WORTEMANN, R. *et al.* Genotypic variability and phenotypic plasticity of cavitation resistance in *Fagus sylvatica* L. across Europe. **Tree Physiology**, v.31, p.1175-1182, 2011.

APÊNDICE A – Caracterização climática histórica de fevereiro de 2008 a março de 2022 para à área de estudo, localizado no município de Itatinga, São Paulo.

a)



b)



APÊNDICE B – Densidade básica da madeira dos 21 genótipos de *Eucalyptus*.

Genótipos	Espécie	Densidade básica da madeira (g.cm⁻³)
3	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	0,66
4	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	0,53
5	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	0,62
6	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	0,56
7	<i>E. grandis</i>	0,68
8	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	0,54
9	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	0,56
10	<i>E. grandis</i>	0,57
11	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	0,57
12	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	0,49
13	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	0,51
14	<i>E. saligna</i>	0,57
15	<i>E. grandis</i>	0,67
16	<i>E. camaldulensis</i> x <i>E. grandis</i>	0,48
17	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	0,58
18	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	0,56
20	<i>E. grandis</i> x <i>E. urophylla</i>	0,53
22	<i>E. dunnii</i>	0,63
23	<i>E. pilularis</i>	0,60
24	<i>E. pellita</i>	0,62
25	<i>E. tereticornis</i>	0,60