

RICARDO DE ALMEIDA GONÇALVES

**RELAÇÕES ENTRE ATRIBUTOS ANATÔMICOS E VULNERABILIDADE AO
EMBOLISMO DO XILEMA EM ESPÉCIES NATIVAS SOB DIFERENTES REGIMES
DE ÁGUA E LUZ**

Botucatu

2021

RICARDO DE ALMEIDA GONÇALVES

**RELAÇÕES ENTRE ATRIBUTOS ANATÔMICOS E VULNERABILIDADE AO
EMBOLISMO DO XILEMA EM ESPÉCIES NATIVAS SOB DIFERENTES REGIMES
DE ÁGUA E LUZ**

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

Orientadora: Profa. Dra. Carmen Regina
Marcati

Coorientador: Dr. Diego Sotto Podadera

Botucatu

2021

G635r

Gonçalves, Ricardo de Almeida

Relações entre atributos anatômicos e vulnerabilidade ao embolismo do xilema em espécies nativas sob diferentes regimes de água e luz / Ricardo de Almeida Gonçalves.

-- Botucatu, 2021

85 p. : il., tabs., fotos

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Faculdade de Ciências Agrônomicas, Botucatu

Orientadora: Carmen Regina Marcati

Coorientador: Diego Sotto Podadera

1. Madeira Anatomia. 2. Botânica. 3. Ecologia vegetal. 4. Fisiologia vegetal. I.
Título.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

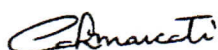
TÍTULO DA TESE: RELAÇÕES ENTRE ATRIBUTOS ANATÔMICOS E VULNERABILIDADE AO EMBOLISMO DO XILEMA EM ESPÉCIES NATIVAS SOB DIFERENTES REGIMES DE ÁGUA E LUZ

AUTOR: RICARDO DE ALMEIDA GONÇALVES

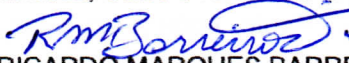
ORIENTADORA: CARMEN REGINA MARCATI

COORIENTADOR: DIEGO SOTTO PODADERA

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em CIÊNCIA FLORESTAL, pela Comissão Examinadora:



Profa. Dra. CARMEN REGINA MARCATI (Participação Virtual)
Ciência Florestal, Solos e Ambiente / Faculdade de Ciências Agronômicas de Botucatu - UNESP

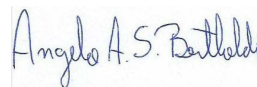


Prof. Dr. RICARDO MARQUES BARREIROS (Participação Virtual)
Engenharia Industrial Madeireira / UNESP - Câmpus de Itapeva

Prof. Dr. MARCELO RODRIGO PACE (Participação Virtual)
Botânica / Universidad Nacional Autónoma de México



Prof. Dr. ANGELO ALBANO DA SILVA BERTHOLDI (Participação Virtual)
Pós-Doutorando - Departamento de Ciência Florestal, Solos e Ambiente / Faculdade de Ciências Agronômicas de Botucatu



Pesquisador Dr. EDUARDO LUIZ LONGUI (Participação Virtual)
Divisão de Dasonomia / Instituto Florestal do Estado de São Paulo

Botucatu, 09 de junho de 2021

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer a Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” por oferecer excelente infraestrutura e ensino que me proporcionaram um incrível aumento no conhecimento.

Ao Instituto Florestal que permitiu a implementação e acompanhamento do estudo na Estação Experimental de Luiz Antônio - SP.

Agradecer ao meu coorientador, Diego S. Podadera, o qual me ajudou desde o início do doutorado me dando conselhos e ajudando com as análises.

A minha orientadora, Carmen R. Marcati que abriu as portas do laboratório para me receber e me ajudou em momentos cruciais.

A minha família por me dar o apoio necessário para continuar com o doutorado, mesmo sendo tentado a desistir por várias vezes.

A todos os moradores e ex-moradores na República Zona Azul, em Botucatu, que me acolheram como membro da família.

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

RESUMO

Plasticidade fenotípica é uma característica primordial para o estabelecimento de plantas em diferentes ambientes. Essa plasticidade está relacionada com a capacidade de modificação morfológica, anatômica e até fisiológica. A quantidade de água e luz disponível para a planta são fatores que podem ser atribuídos às respostas plásticas. As árvores do dossel da floresta criam microambientes de disponibilidade desses recursos, o que pode alterar o desenvolvimento do vegetal no sub-bosque. Assim, as condições do sub-bosque servem de filtro para as espécies regenerantes. Nesta tese analisamos se houve modificações na anatomia do lenho e na vulnerabilidade do xilema ao embolismo (valores de $P50$) de espécies nativas em desenvolvimento no sub-bosque, com relação a diferentes disponibilidades de água e luz determinadas pelas características das árvores do dossel. Analisamos a anatomia do xilema secundário caular de mudas de sete espécies nativas plantadas sob plantios monoespecíficos na Estação Experimental de Luiz Antônio, no estado de São Paulo. Foram analisadas características anatômicas relevantes para a condução de água no xilema e avaliada a vulnerabilidade do xilema ao embolismo. A fim de relacionar as características anatômicas com a vulnerabilidade ao embolismo construímos modelos de regressão múltiplas (Capítulo 1) e modelos lineares mistos (Capítulo 2). Como resultado, vimos que a resistência do xilema ao embolismo é influenciada positivamente pela sazonalidade de dossel. Para *Cordia trichotoma*, a resistência ao embolismo foi positivamente relacionada com disponibilidade de radiação fotossinteticamente ativa. Características da madeira também influenciaram na resistência do xilema; a densidade do lenho e a fração da abertura da pontuação influenciaram negativamente os valores de $P50$, mostrando que quanto maior a densidade e fração da abertura mais negativo o $P50$ das espécies, se tornando mais resistente ao embolismo. A densidade do xilema das mudas foi influenciada negativamente pela abertura do dossel e a fração da abertura da pontuação teve influência positiva da radiação fotossinteticamente ativa, evidenciando que quanto maior a disponibilidade de luz para as mudas menor a densidade e maior a fração da abertura da pontuação ou quanto menor a disponibilidade de luz maior a densidade do xilema e menor a fração da abertura da pontuação. Sendo assim a disponibilidade de luz é o fator ambiental que mais explica a vulnerabilidade do xilema ao embolismo em mudas em desenvolvimento no sub-bosque florestal.

Palavras-chave: Plasticidade fenotípica; embolismo; condutividade hidráulica; xilema; vulnerabilidade ao embolismo.

ABSTRACT

Phenotypic plasticity is a fundamental feature for the establishment of plants in different environments. Such a characteristic is related to the morphological, anatomical, and even physiological modification capacity. The water amount and light availability to the plant are some of the factors that can be attributed to plastic responses. The trees in the forest canopy create microenvironments with different availability of these resources, which can change the understory's plant development. Thus, the understory's conditions present a filter for the regenerating species. In this thesis, we analyzed if there were changes in wood anatomy in the xylem's vulnerability to embolism (P_{50}) of native species developing in the understory, related to different availability of water and light caused by the canopy trees. We analyzed wood saplings' anatomy of seven native species planted under monospecific plantations at the Experimental Station of Luiz Antônio, in the state of São Paulo. Anatomical features relevant to the xylem's water conduction and relevant to the xylem's vulnerability to embolism were evaluated. To relate the anatomical characteristics with the vulnerability to embolism, we built multiple regression models (Chapter 1) and mixed linear models (Chapter 2). As a result, we observed that the xylem's resistance to embolism is positively influenced by the seasonality of canopy opening. For *Cordia trichotoma*, the resistance to embolism was positively related to the photosynthetically active radiation availability. The wood features also influenced the xylem's resistance, the wood density and the pit aperture fraction negatively influenced the values of P_{50} , showing that the higher the density and the pit aperture fraction, more negative the P_{50} , showing a higher resistance of the embolism. The canopy opening negatively influenced the saplings' xylem density and the pit aperture fraction was positively influenced by the photosynthetically active radiation, evidencing that the greater the light availability for the saplings, the lower the density and the greater the pit aperture fraction or the lower the light availability, the greater the xylem density and the smaller the pit aperture fraction. Therefore the light availability is the environmental factor that explains the xylem's vulnerability to embolism under development in the forest understory the most.

Keywords: Phenotypic plasticity; embolism; hydraulic conductivity; xylem; embolism vulnerability.

Sumário

INTRODUÇÃO GERAL	13
CAPÍTULO 1 - “SAPLINGS UNDER SEASONAL CANOPY OPENING SHOW HIGHER XYLEM EMBOLISM RESISTANCE”	17
1.1 INTRODUCTION.....	18
1.2 MATERIALS AND METHODS.....	20
1.2.1 STUDY AREA.....	20
1.2.2 EXPERIMENTAL DESIGN.....	21
1.2.3 SOIL WATER AVAILABILITY.....	21
1.2.4 CANOPY OPENING.....	24
1.2.5 PHOTOSYNTHETICALLY ACTIVE RADIATION.....	24
1.2.6 PLANT MATERIAL.....	24
1.2.7 WOOD DENSITY.....	24
1.2.8 XYLEM'S VULNERABILITY TO EMBOLISM FORMATION.....	25
1.2.9 STATISTICAL ANALYSIS.....	25
1.3 RESULTS.....	25
1.3.1 ENVIRONMENTAL CONDITIONS.....	25
1.3.2 P50 VARIATION RELATED TO THE ENVIRONMENT.....	28
1.4 DISCUSSION.....	32
1.5 CONCLUSION.....	36
1.6 SUPPLEMENTARY MATERIAL.....	37
REFERENCES.....	44
CAPÍTULO 2 - RELAÇÃO ENTRE ATRIBUTOS ANATÔMICOS E CONDIÇÕES AMBIENTAIS SOBRE A VULNEABILIDADE DO XILEMA AO EMBOLISMO	48
2.1 INTRODUÇÃO.....	50
2.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	52
2.2.1 Área de estudo.....	52
2.2.2 Delineamento experimental.....	53
2.2.3 Coleta de dados – Meio físico.....	53
2.2.3.1 Umidade do solo.....	53
2.2.3.2 Abertura do dossel.....	54

2.2.3.3	<i>Radiação fotossinteticamente ativa</i>	56
2.2.4	<i>Coleta de material botânico</i>	56
2.2.5	<i>Atributos anatômicos do lenho</i>	56
2.2.6	<i>Densidade da madeira</i>	57
2.2.7	<i>Vulnerabilidade do xilema ao embolismo</i>	58
2.2.8	<i>Análise de dados</i>	58
2.3	RESULTADOS	58
2.3.1	<i>Condições ambientais</i>	58
2.3.2	<i>Características do xilema</i>	62
2.3.3	<i>Relação entre o P50 e as características da madeira</i>	62
2.4	DISCUSSÃO	67
2.5	CONCLUSÃO	69
2.6	MATERIAL SUPLEMENTAR	70
	REFERÊNCIAS	77
	CONSIDERAÇÕES FINAIS	81
	REFERÊNCIAS	82

INTRODUÇÃO GERAL

A plasticidade fenotípica é uma das características mais importantes para o estabelecimento e desenvolvimento das plantas em diferentes ecossistemas (SCHLICHTING, 1986). Isso permite que as plantas expressem modificações funcionais em resposta às pressões ambientais que ela está sujeita (DICKISON, 2000). A disponibilidade de água é um dos fatores ambientais principais para a composição da vegetação nos diferentes habitats (HOLDRIDGE, 1947).

Algumas espécies têm a capacidade de modificar características morfo-anatômicas de seus órgãos para evitar a perda de água, em situações de estresse hídrico (RUDALL, 1992; DÓRIA et al., 2016). Em determinadas situações, o vegetal pode exibir características relacionadas à segurança hidráulica, a fim de evitar a interrupção da condução de água por formação de bolhas de gases no interior do xilema (embolismo), como vasos de menor diâmetro e em maior densidade, o que pode reduzir o risco ao embolismo, ou na eficiência hidráulica como vasos de maior diâmetro, o que pode aumentar o risco de embolismo (ZIMMERMANN, 1983; HACKE et al., 2006). Outros fatores anatômicos do xilema podem contribuir para a segurança e a eficiência da condução de água (GLEASON et al., 2016). Para diminuir a cavitação e consequentemente o embolismo, em situações de estresse hídrico, as plantas podem apresentar menor comprimento do elemento de vaso (LOEPFE et al., 2007), maior nível de agrupamento de vasos condutores (CARLQUIST, 1984; LENS et al., 2011) ou, formato elíptico e diminuição do diâmetro das pontuações intervasculares (LENS et al., 2011; AYUP et al., 2015).

De acordo com a teoria de tensão e coesão, o transporte de água no interior do xilema se dá pela tensão superficial durante a transpiração da folha, enquanto a integridade da coluna de água, no interior dos vasos, ocorre por conta da coesão entre as moléculas de água e a adesão dessas moléculas às paredes do vaso condutor (TYREE, 1997; TYREE; ZIMMERMANN, 2002). Como o xilema trabalha em uma alta pressão negativa, isso pode ocasionar uma quebra na coesão das moléculas e assim surgir bolhas de vapor no interior dos vasos condutores, o que se denomina cavitação (TYREE; SPERRY, 1989). O tecido condutor é capaz de operar em diferentes potenciais hídricos, apresentando níveis de segurança e eficiência de acordo com o ambiente (CHOAT et al., 2012). A sazonalidade pluvial aumenta a pressão negativa de condução xilemática o que, aumenta o risco de embolismo (SPERRY et al., 2002).

Sendo assim eventos de seca aliados à alta pressão negativa podem proporcionar interrupção do fluxo hídrico, portanto, o xilema deve ser capaz de compensar as pressões ambientais para continuar sua função de condução.

O estresse hídrico é uma poderosa força de seleção, separando os indivíduos capazes de expressar respostas a esse estímulo (BRODRIBB et al., 2014). A distribuição de espécies vegetais pode ser explicada devido a vulnerabilidade do xilema ao embolismo que a espécie apresenta (POCKMAN; SPERRY, 2000). Indivíduos vegetais que apresentam menores diâmetros de vasos condutores, bem como maiores agrupamentos desses vasos, apresentam maior resistência à cavitação (SCHOLZ et al., 2013; GUET et al., 2015). A ocorrência de plantas com alta resistência ao embolismo em ambientes secos é reflexo do xilema, que tem capacidade de expressar características que permitam a sobrevivência dessas plantas em tais ambientes (MAHERALI; POCKMAN; JACKSON, 2004).

Na literatura é grande a quantidade de relatos sobre modificações na anatomia do lenho das espécies em relação à disponibilidade de água no solo. Por exemplo, Dória et al. (2016) descreveram que árvores de *Tabebuia aurea* (Bignoniaceae) expressaram, em resposta ao ambiente mais seco, vasos condutores com menor diâmetro e uma maior densidade de raios parenquimáticos, sendo esses mais finos e menores, e *Tocoyena formosa* (Rubiaceae) expressou uma menor densidade de vasos. Moya e Tomazello-Filho (2008) observaram que *Gmelina arborea* (Verbenaceae) apresentou maior densidade de vasos e diminuição do diâmetro do lume da fibra, no lenho de árvores em condições de maior disponibilidade de água. Árvores de *Miconia sellowiana* (Melastomataceae), crescidas em solo com menor retenção de água, apresentaram lenho com elementos de vaso e fibras de menores comprimentos (BOSIO; SOFFIATTI; BORGER, 2010). Por outro lado, árvores de *Enterolobium contortisiliquum* (Leguminosae) apresentaram lenho com fibras de maior comprimento quando crescidas em local com menor disponibilidade hídrica (LIMA; OLIVEIRA; RODRIGUES, 2009). Nesses estudos, as modificações expressadas pelas espécies estão ligadas à sobrevivência do indivíduo, assegurando que o fluxo ascendente de água tenha pouca variação em relação ao ambiente.

Além da água, a luz também é um fator relevante para a distribuição de espécies, principalmente em sub-bosques. Tanto a luz proveniente de clareiras, quanto a que atravessa a copa das árvores pode alterar o ambiente abaixo do dossel e, assim, possibilitar que algumas espécies se desenvolvam nesses locais. Cada copa

das espécies de florestas tropicais ou subtropicais pode criar um microambiente, com distribuição de água e luz, ocasionando desse modo uma seleção de espécies adaptadas a sobreviver naquele ambiente (GANDOLFI; JOLY; RODRIGUES, 2007). A queda das folhas propicia uma mudança na distribuição de água e luz para o ambiente abaixo das copas da floresta, fazendo com que espécies presentes nestes locais possam ser favorecidas (GANDOLFI; JOLY; RODRIGUES, 2007). Assim, as espécies da floresta podem determinar o ritmo de germinação, crescimento e morte de espécies do sub-bosque devido à sua fenologia (GANDOLFI; JOLY; LEITÃO FILHO, 2009). O aumento da quantidade de luz disponível embaixo da copa de espécies decíduas favorece o desenvolvimento de grande proporção de espécies regenerantes (SOUZA; GANDOLFI; RODRIGUES, 2014). É importante salientar que no Brasil, as árvores decíduas representam de 30 a 50% da Floresta Sazonal Semidecídua (MORELLATO, 1991).

Algumas espécies são muito sensíveis às mudanças de luminosidade, sendo capazes de aumentar suas taxas de crescimento e fotossíntese com o mínimo aumento no regime luminoso; enquanto a disponibilidade de luz for baixa, sua taxa de crescimento em biomassa aérea também será baixa podendo proporcionar maior investimento em biomassa radicular (MONTGOMERY; CHAZDON, 2002). Assim, o regime de luz em diferentes espécies, tolerantes ou intolerantes à sombra, parece ser a junção de fatores que explica a distribuição das espécies nas florestas tropicais e subtropicais (WHITMORE, 1996).

A quantidade de luz recebida por árvores parece ter ligação direta com a frequência e diâmetro dos vasos condutores do xilema (HOFFMANN; SCHWEINGRUBER, 2002; NOYER et al., 2017). Fichtler e Worbes (2012), estudando 111 espécies de 35 famílias de angiospermas de clima tropical (África e América do Sul), observaram vasos mais largos nas árvores que tinham a copa com maior exposição à luz. Outro exemplo são as árvores de *Pinus ponderosa* crescidas em sub-bosque (ambiente menos exposto à luz) que apresentaram as células do lenho tardio com menor lume do que o lenho tardio das plantas do dossel (FERNANDEZ et al., 2012).

Diante do exposto, neste projeto avaliamos o efeito de diferentes níveis de disponibilidade de água e luz na anatomia do xilema secundário e na vulnerabilidade do xilema ao embolismo em espécies nativas. Temos a hipótese de que ocorrem diferenças na anatomia, relacionadas à segurança e eficiência da condutividade do

lenho. Esperamos encontrar uma menor densidade de vasos, ou vasos com maior calibre nos locais onde a disponibilidade de água no solo é maior. Vasos com menor diâmetro e maior densidade, nos locais mais secos, pois as plantas variam em sua estrutura com o objetivo de evitar falhas hidráulicas. O entendimento da condução de água e a influência da taxa de iluminação em espécies do sub-bosque permite agregar um maior conhecimento sobre plasticidade fenotípica, bem como a distribuição de espécies que apresentam essa característica.

Avaliamos se diferentes níveis de disponibilidade de luz e água influenciam na anatomia e na vulnerabilidade ao embolismo do xilema secundário em espécies nativas. Adicionalmente, estudamos como os atributos anatômicos do lenho se relacionam com a vulnerabilidade ao embolismo, tentando relacionar os dados obtidos com segurança e eficiência de condução de água.

CAPÍTULO 1

“SAPLINGS UNDER SEASONAL CANOPY OPENING SHOW HIGHER XYLEM EMBOLISM RESISTANCE”

(Submetido para “Trees – Structure and functional” – Fator de Impacto = 2.125)

ABSTRACT

To deal with environmental pressures, the plant can alter the secondary xylem structure to guarantee the maintenance of the ascent conduction of water and thus ensure its survival. This study's objective was to evaluate the effect of the seasonality of canopy opening and availability of water and light on xylem resistance to embolism in two years old saplings of seven tree species planted in the understory of 30-years-old monospecific forest plantations. In the two-year period, environmental data were collected, such as the soil matric potential, canopy opening percentage, and photosynthetically active radiation. The pneumatic method was used to calculate the loss of xylem conductivity (P_{50}). We used linear models to test the effect of environmental variables on P_{50} . Our results showed that the seasonality of canopy opening positively affected the xylem's resistance to embolism in the saplings, i.e., the greater the seasonality of canopy opening the more resistant the saplings in the understory. The availability of photosynthetic radiation was significant only for *Cordia trichotoma*, due to the semi-porous ring of species where the greater availability of PAR increases the amount of safer wood. Thus, light and seasonality of canopy opening are the environmental variables that play an important role in regulating and maintaining hydraulic conductivity in saplings developing in the forest understory. The recurrent variation in the canopy opening results in plants more resistant to drought in the understory. It activates mechanisms of phenotypic plasticity that increase the plant's resistance to embolism.

Keywords: Xylem, embolism resistance, phenotypic plasticity, seasonality of canopy opening, drought memory.

1.1 INTRODUCTION

Plants have the ability to change their tissue characteristics in response to environmental changes and guarantee their survival in adverse conditions (DICKISON, 2000). The secondary xylem is a tissue whose main function is to maintain the water's upward conduction in the plant's body and vary its characteristics to avoid embolism and ensure its survival (SCHLICHTING, 1986) Zimmermann 1983).

The water's upward transport in the secondary xylem occurs under negative pressure (Theory of Tension and Cohesion) through the water transpiration by the leaves, forming a continuum throughout the xylem related to a tension function between water molecules (Dixon and Joly 1894; Tyree and Zimmermann 2002). Due to the negative pressure, the water is in a metastable condition, thus being susceptible to transformation between physical states with minimal disturbance, generating gas bubbles inside the conduits, through cavitation, with a pressure decrease. As a cavitation result, the phenomenon of embolism occurs inside the xylem, where there is a rupture of the water ascending column by the formation of large gas bubbles. Such bubbles can invade other adjacent vessels with loss of hydraulic conductivity and reduce water arrival to the leaves (Zimmermann 1983).

The xylem's vulnerability to embolism can be assessed by means of vulnerability curves, which describe the values of conductivity loss concerning its water potential (COCHARD et al., 2013). Observing such curves, we can identify the negative pressure value that induces loss of conductivity in the xylem, often expressed in relative terms to 12%, 50%, and 88% (P_{12} , P_{50} , and P_{88} , respectively) of hydraulic conductivity loss. From such values, P_{50} stands out as an ecophysiological indicator of the xylem's resistance to embolism (TRUEBA et al., 2017).

Xylem's resistance to embolism is related to species' distribution and mortality in different habitats (BRODRIBB, 2017; BRODRIBB; COCHARD, 2009). According to the availability of water in the environment, the species distribution correlates with P_{50} values (BLACKMAN; BRODRIBB; JORDAN, 2012; TRUEBA et al., 2017). A strong indication of the importance of resistance to embolism in the species distribution is that plants in drier habitats have greater resistance to embolism (lower P_{50}) when compared to those found in habitats with greater water availability (CHOAT et al., 2012; LARTER et al., 2015, 2017).

Water availability has been described as the main environmental factor in selecting individuals (HOLDRIDGE, 1947). The water dynamics in the soil select plants adapted to this variation in water availability (KÖRNER, 2019). Plants express anatomical or physiological changes in response to the environment to circumvent a possible drought situation that would interrupt the water conductivity (DICKISON, 2000). Thus, plants' survival is related to their ability to carry water and maintain the physiological integrity of living cells under conditions of water scarcity in the soil (MCDOWELL; BRODRIBB; NARDINI, 2019). With the decrease of the available amount of water for the plant, a cascade of physiological events occurs to ensure conductivity for a longer time. Each plant organ varies in its structure to reduce how much water is lost to the environment, starting with the leaves that close their stomata to prevent water vapor from escaping to the environment (BARTLETT et al., 2016; BLACKMAN et al., 2019).

According to Choat et al. (2012), drought periods cause higher embolism rates within the xylem, interrupting the upward water flow, reducing the leaves' water amount, and decreasing gas exchange in photosynthesis (due to stomata closure), leading the plant to the death induced by drought and lack of CO₂. When there is no water limitation in the system, the xylem does not present blockages (embolism) in its axial water column, maintaining the water conductivity between the roots and the leaves (BRODERSEN et al., 2019).

The light also plays an important role for plants once it is directly related to their development. It also influences environmental variables, such as temperature, soil humidity, and vapor pressure deficit, which can cause dry stress. Greater light availability can increase the plant's growth rate, resulting in higher *P50* values (closer to 0MPa), making the plant more vulnerable to drought (LI et al., 2018; SANTIAGO et al., 2004). In the other hand, plants exposed to less light periods have greater resistance to embolism because they have a lower growth rate (HOFFMANN; SCHWEINGRUBER, 2002). In forest ecosystems, the canopy species creates a microenvironment with a certain light distribution in the understory that can cause species selection (GANDOLFI; JOLY; RODRIGUES, 2007). Thus, adult trees can determine the germination rate, growth, and death of understory species due to their phenology's effect on the conditions and availability of resources (GANDOLFI; JOLY; RODRIGUES, 2009).

In Brazil, the canopy of the seasonal semi-deciduous forest is composed of 30 to 50% of deciduous trees (Morellato 1991). Deciduous trees are less resistant to drought and lose their leaves to prevent embolism and guarantee their survival (FU et al., 2012; MCDOWELL; BRODRIBB; NARDINI, 2019). In this leaf loss period, there is a change in the understory environmental conditions. The increase in the amount of available light under the canopy of deciduous species may favor the development of some regenerating species (SOUZA; GANDOLFI; RODRIGUES, 2014), but also increase the mortality of such juvenile plants due to soil drought stress (SIMEONE et al., 2018).

Longer periods of drought can lead to xylem embolisms, which hinder or interrupt important processes of life support, such as photosynthesis and carbon assimilation. Understanding how xylem vulnerability to embolism (P_{50}) is affected is essential to anticipate the potential effects of climate change, where increasing periods of drought are expected. In this study, we aimed to test the effect of water and light availability on the xylem vulnerability to embolism in saplings from seven Brazilian species with contrasting traits (growth rate and wood structure) native from tropical seasonally dry forests and planted in the understory of monospecific forest plantations. We tested the hypotheses that (i) limitations of light and soil water availability reduce xylem vulnerability to embolism; and (ii) wood density and wood porosity affect the resistance of the xylem to embolism.

1.2 MATERIALS AND METHODS

1.2.1 Study area

The experiment was conducted at the Luiz Antônio Experimental Station (21°40'S, 47°49'W, 550 m a.s.l.), Luis Antônio municipality, São Paulo State, Brazil. The climate is tropical, with annual temperatures ranging from 17.2 °C between June and August to 22.7 °C between December and February. The annual precipitation is 1280 mm, mostly concentrated between November and March. Winters are generally dry. Climate data were provided by the São Simão Meteorological Station, located 25 km far from the site. The soil is a dark red latosol with clay texture (ARAÚJO et al., 2014).

1.2.2 Experimental design

We used two-years-old saplings of seven Brazilian native species with different growth rates and wood structures (Table 1) planted in the understory of monospecific plantations within 35 and 39 years (*Cariniana legalis*, *Galesia integrifolia*, *Peltophorum dubium*, *Cordia trichotoma*, *Handroanthus heptaphyllus*, *Handroanthus vellosi* and *Balfourodendron riedelianum*), distributed over 13 plots (Figure 1). Saplings were transplanted into the forest understory (with different gradient of light and water availability) in January 2016 and were harvested in March 2018. The study's experimental station was selected because it has monospecific plantations and controls the understory, which reduces competition with the planted saplings. Spontaneous plants within the plots were eliminated mechanically to remove competition. A minimum distance of 10 m between the parcels and between the borders was kept, so the seedlings were always inside the plantations.

We collected from 6 to 11 individuals per species distributed along the plots to sample all species along the gradient of light and water availability provided by the different canopy of the species that the conditions of the sampled plots offer, totaling 64 individuals. One can observe the plot distribution in Figure 1.

1.2.3 Soil water availability

First, the water's retention curves were built. From such curves and the soil's volumetric water content, the matric potential was calculated. The measurements of volumetric water content in the soil were made monthly over the two years using a Time Domain Reflectometry (TDR) with probes of 20 cm in length.

Table 1: Saplings, growth rate (S = slow; M = moderate; F = fast) (Carvalho, 2003), porosity of wood (InsideWood, 2004) and wood density.

Species	Growth rate	Wood porosity	Wood density (g cm ⁻³)
<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	S/M	Diffuse	0.505
<i>Cariniana legalis</i> (Mart.) Kuntze	F/M	Diffuse	0.399
<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.	S/M	Semi-ring porous	0.363
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	F	Diffuse	0.201
<i>Handroanthus heptaphyllus</i> (Vell.) Mattos	S/M	Diffuse	0.581
<i>Handroanthus vellosi</i> (Toledo) Mattos	S/M	Diffuse	0.447
<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	F	Diffuse	0.437

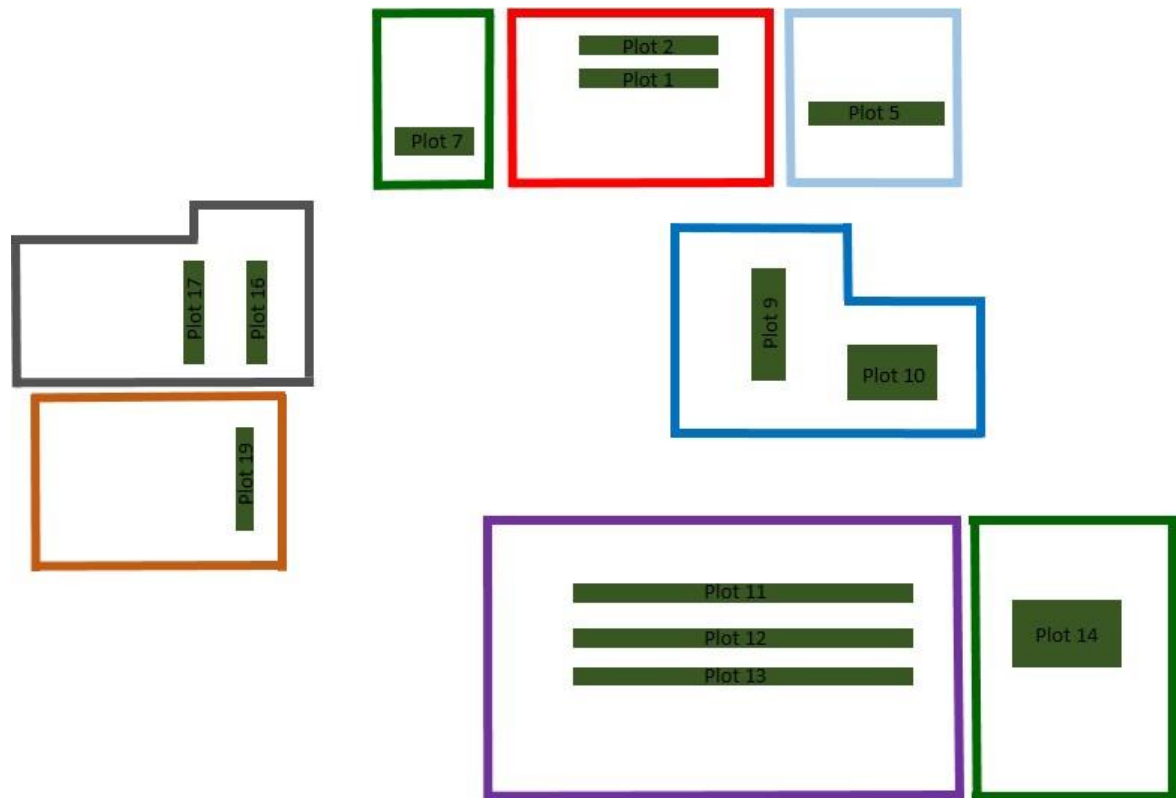


Figure 1: Plot arrangement scheme. The plots are located in Luiz Antônio Experimental Station (21°40'S, 47°49'W, 550 m a.s.l.), in Luis Antônio city, São Paulo state, Brazil. The saplings are planted in the understory (dark green rectangles) of 8 monospecific plantations. Each color represents the plantation unit of different canopy species. Red = *Cariniana legalis*; Light blue = *Gallesia integrifolia*; Blue = *Handroanthus heptaphyllus*; Purple = *Balfourodendron riedelianum*; Green = *Peltophorum dubium*; Dark gray = *Handroanthus vellosi*; Orange = *Cordia trichotoma*.

1.2.4 Canopy opening

To assess the light availability in the understory, the percentage of canopy opening at every plot was measured monthly from April 2016 until the end of the experiment using hemispheric photographs. The SideLook 1.1.01 software (NOBIS; HUNZIKER, 2005) was used to detect the color threshold and obtain binary images (black and white pixels). We used the software Gap Light Analyzer 2.0 to obtain the canopy opening (FRAZER; CANHAM; LERTZMAN, 1999).

We determined the seasonality of canopy opening - SCO as the ratio between maximum and minimum opening.

1.2.5 Photosynthetically active radiation

During two years we measured monthly the photosynthetically active radiation (PAR) available in the understory. Five quantum sensors attached to data loggers were used, being spread within each plot of the study. The sensors were simultaneously installed over each plot one day per month, recording the PAR in flow density of photosynthetic photons ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) at each minute during the 24-hours period.

1.2.6 Plant material

The plant material was collected in March 2018, with performing all the recordings at 40cm from the stem apex, considering the smallest individual presented 40cm of length. After that, we standardized it by the distance from the stem apex, following Olson *et al.* (2018), who inferred about the relationship between the diameter of the vessels and the distance from the apex. This way guarantee the greatest availability of leaves to analyze the stem's vulnerability and water potential. We selected the individuals based on the largest number of healthy and fully expanded leaves. We adopted this criterion because the vulnerability curves' construction needs the measurement of the plant's water potential several times, and for each measure, we use a destructive leaf sample.

1.2.7 Wood density

To determine the wood density (in g cm^{-3}) we used the water displacement method, corresponding to the ratio of wood completely dry mass over wood saturated

volume (WILLIAMSON; WIEMANN, 2010). The saturated volume of wood was estimated by immersion the wood block saturated in water, we considered $1 \text{ g} = 1 \text{ cm}^3$, so the volume of the sample is equal to the weight of the displaced water. To determine the wood completely dry mass, the samples were dried at 105°C for 72 h and weighed in analytical balance, in grams.

1.2.8 Xylem's vulnerability to embolism formation

We used the pneumatic method to measure the xylem vulnerability to embolism (PEREIRA et al., 2016). Such a method provides quick and easy-to-understand results for xylem responses concerning water potential (PEREIRA et al., 2021). We performed paired measures of leaf hydric potential using Scholander's Chamber and air discharge in the branch.

At the end of the measurements, vulnerability curves, which mean the xylem loss of the hydraulic conductivity as a function of water potential, were constructed. With the vulnerability curves, it is to calculate the values of P_{12} , P_{50} , and P_{88} . The vulnerability curves and P_{50} values were computed using a native function of *fitplc* package in the R software.

1.2.9 Statistical analysis

To estimate P_{50} values we modeled the xylem's hydraulic conductivity loss for each saplings species in each plot, whenever it was possible, grouping a set of individuals to construct each model (from 1 to 3 individuals per models). We assessed the relationship between the P_{50} and environmental variables (soil potential, canopy seasonality, and PAR availability) using multiple linear regressions employing backward selection of variables with 5% of significance. All the statistical analysis were conducted in R environment using RStudio.

1.3 RESULTS

1.3.1 Environmental conditions

The matric potential ranged from -0.123 MPa , in the wet season, to -20.294 MPa , in the dry season. The matric potential represents the pressure the plant needs to take water from the soil. As closer to zero, greater the amount of water in the soil, requiring

little pressure to take it. Each plot of the study presents a canopy species with different leaf phenology. In the dry season (June to September), deciduous (*Handroanthus heptaphyllus*, *Balfourodendron riedelianum*, *Peltophorum dubium*, *Handroanthus vellosi*) and semi-deciduous (*Cariniana legalis*, *Cordia trichotoma*) trees lose their leaves. In Figure 2, one can observe that the matric potential between June and September is smaller than the other months, characterizing a season with low water availability for the plants.

The canopy opening ranged from 6 to 14% (in the wet season) and from 25 to 51% (in the dry season). The canopy opening describes the leaf loss of the experimental adult trees, once the opening seasonality means the period of the year in which the species loses its leaves. The lower the seasonality value, the lower the leaf loss of such species. With a greater canopy opening outcome, an increase in the resource availability for the undergrowth saplings can be observed. According to Figure 2, we can see a pattern in the curves related to the months. During the region's drought period (from July to September), an increase in canopy opening is noted, due to the deciduous and semi-deciduous species losing their leaves and opening clearings.

The seasonality of canopy opening is related to the species found in the plot. The SCO values ranged from 2.27 to 7.53. The higher the seasonality value, the greater the variation in canopy permeability regarding the environmental conditions. The lowest values correspond to the evergreen species, which keep their crown relatively constant throughout the year. The highest values, on the other hand, represent deciduous species, which lose a large part of their leaves in the lowest water availability period, increasing the understory's resource availability. The intermediate values belong to the semi-deciduous species, which partially lose two leaves during the dry season, being more permeable to resources than evergreen, but less permeable than deciduous species.

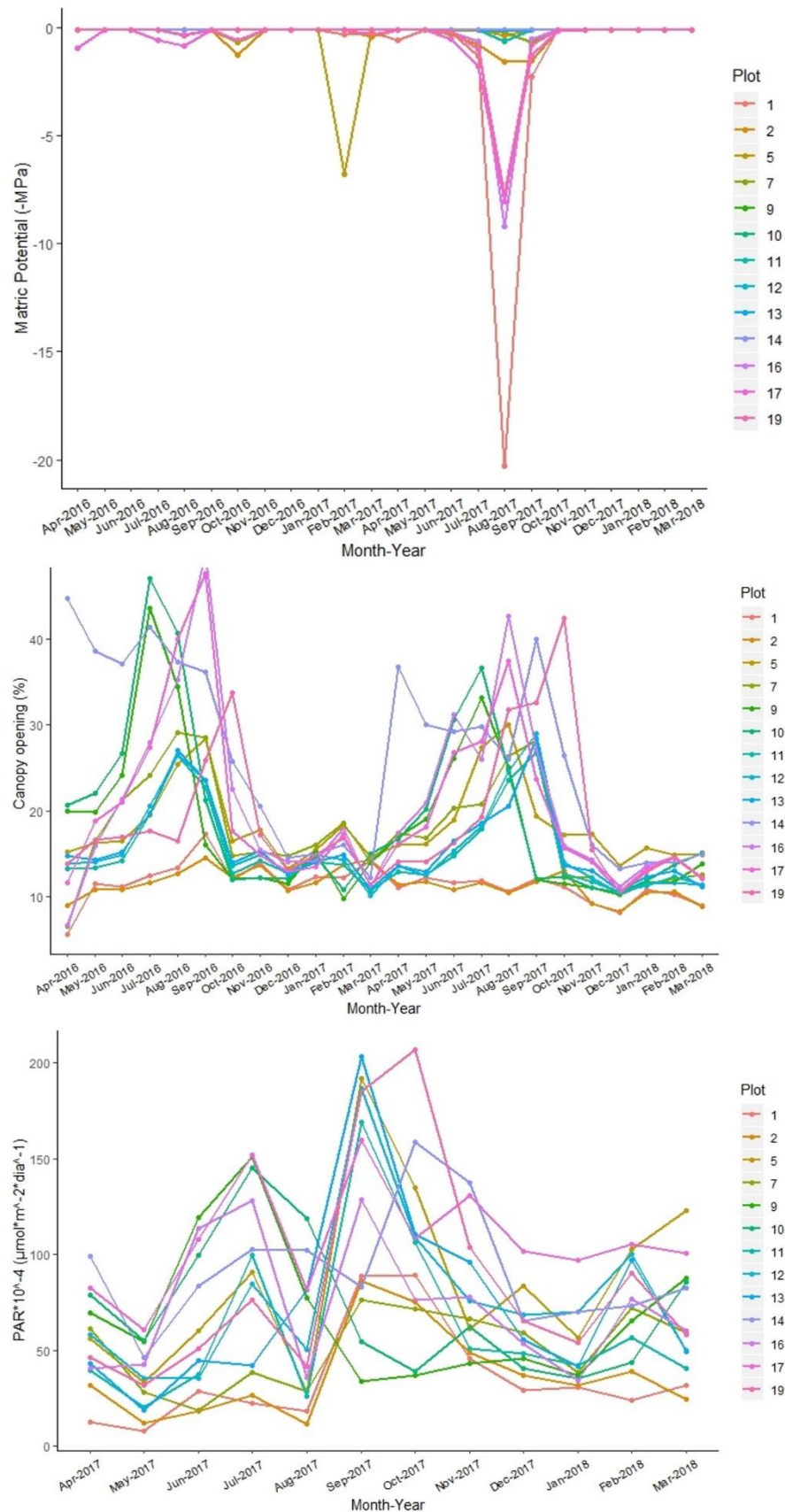


Figure 2: Variation of matric potential, canopy opening and photosynthetically active radiation (PAR) across the months. Each line represents a plot. Big value differences (matric potential, canopy opening and PAR) can be observed and are mainly explained by the fact that one value (the most negative) was used to describe variances across two years from plots with distinct soil properties.

The PAR in the understory ranged from 76048 to 607761 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ for the wet season, and 760049 to 2068661 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ for the dry season. The PAR measure represents the amount of available radiation for saplings in the understory. Figure 2 illustrates a general variation pattern in the radiation availability for the saplings in during the evaluated period. The highest PAR availability values can be found from June to September, corresponding to the year's dry season. Therefore, during such a period, the canopy trees lose their leaves, increasing the light permeability for the understory.

By the analysis of the environmental factors availability graphs, one can notice that there is a sequential factor pattern. In the months when the soil potential is more negative (water deficit period), there is a greater canopy opening, due to the leaf loss the deciduous and semi-deciduous species found in the canopy and, consequently, a greater PAR availability for the saplings, due to a greater canopy permeability. Table 2 shows all the environmental conditions of each experimental plot: the canopy species, the number of saplings in each plot and the environmental variable values.

1.3.2 P50 variation related to the environment

The species' *P50* values ranged from -1,302 MPa (*C. legalis*) to -4,747 MPa (*H. heptaphyllus*), depending on the environmental conditions in which the sapling grew up (Table 2). All the species' vulnerability curves are found in supplementary material (Figure S1.1 – S1.7). The selected model does not present any variable related to water availability. The meaningful variables to explain *P50* variation were canopy's opening seasonality and photosynthetic active radiation (PAR) ($F = 7.494$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.69$; Table 3).

The *P50* values were positively correlated with the seasonality canopy opening (SCO) (Figure 3), suggesting that the more seasonal the canopy opening, the less vulnerable the saplings are. With an empty observation space for SCO between 5 and

Plot	Canopy species	Sapling species	Number of individuals	P50 (MPa)	PAR max (μmol m-2 dia-1)	PAR min (μmol m-2 dia-1)	Canopy opening max (%)	Canopy opening min (%)	SCO	Matric potential min (MPa)	Matric potential max (MPa)
11	<i>Balfourodendron riedelianum</i>	<i>Balfourodendron riedelianum</i>	1	-2.3167	1689892	201289	26.8	10.62	2.52	-0.659	
		<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	2	-2.4277							
12	<i>Balfourodendron riedelianum</i>	<i>Cordia trichotoma</i>	2	-2.8211	1866651	351988	28.95	10.1	2.87	-0.124	
		<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	2	-3.8571							
13	<i>Balfourodendron riedelianum</i>	<i>Cariniana legalis</i>	2	-2.5474	2034749	187533	28.38	10.74	2.64	-0.189	
14	<i>Peltophorum dubium</i>	<i>Peltophorum dubium</i>	1	-3.9268	1588874	460574	44.67	12.25	3.65	-0.146	
		<i>Cariniana legalis</i>	1	-1.3021							
		<i>Cordia trichotoma</i>	2	-3.2081							
		<i>Balfourodendron riedelianum</i>	3	-2.2718							
		<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	1	-2.6567							
		<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	1	-2.3646							
		<i>Handroanthus vellosi</i>	3	-2.2774							
16	<i>Handroanthus vellosi</i>	<i>Peltophorum dubium</i>	1	-4.0890	1287415	344169	50.03	6.65	7.53	-9.203	
		<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	1	-4.7477							
17	<i>Handroanthus vellosi</i>	<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	1	-4.1145	1594679	607761	47.56	10.58	4.49	-8.057	
		<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	2	-2.7153							
19	<i>Cordia trichotoma</i>	<i>Cariniana legalis</i>	1	-2.7581	2068661	314817	42.46	10.49	4.05	-7.716	
		<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	1	-2.9899							
		<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	1	-2.3165							

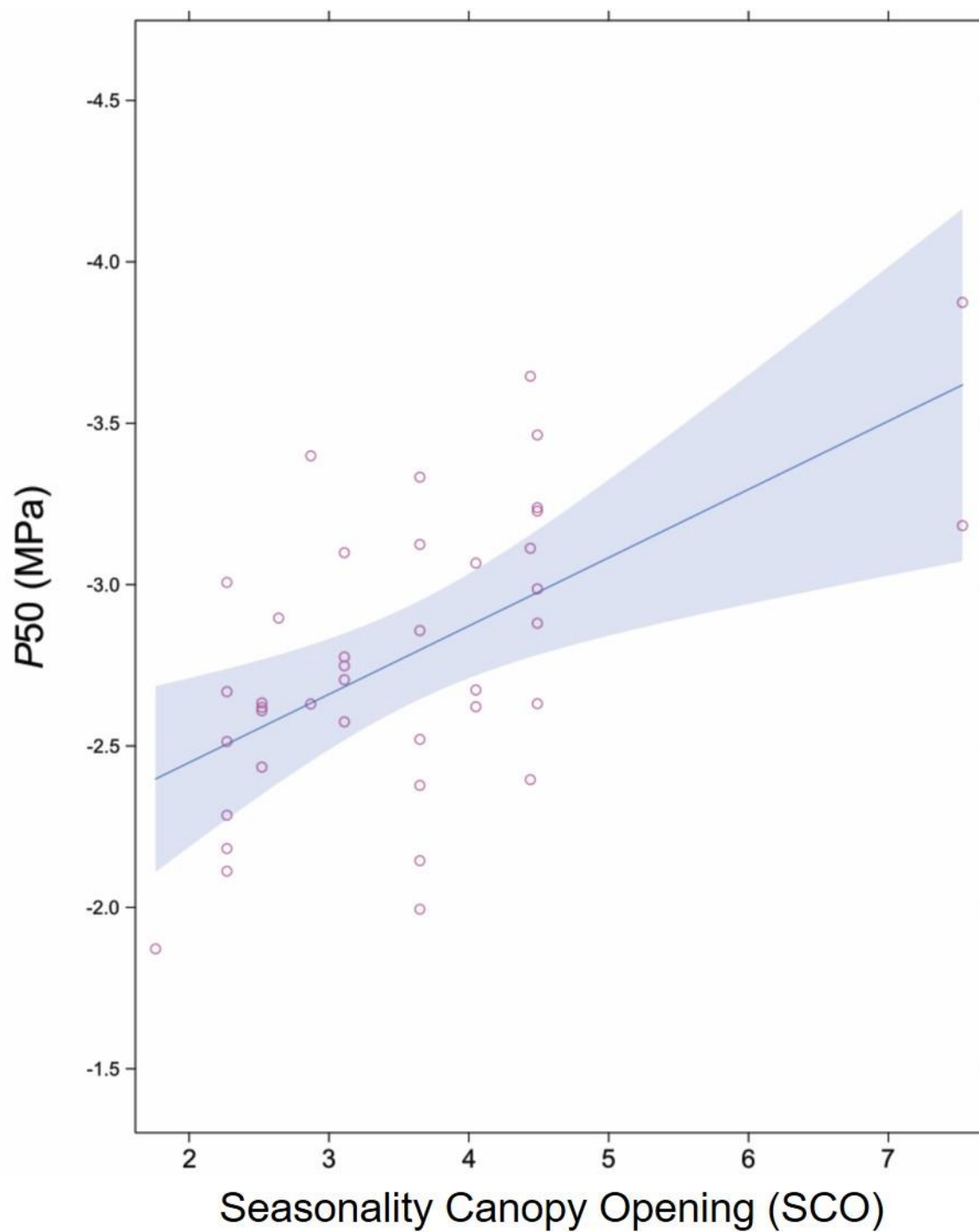


Figure 3: Partial residues of the regression model, relating the seasonality of canopy opening (ratio between maximum and minimum canopy opening) and the vulnerability of the xylem to embolism (P_{50}).

7, we repeated the analysis, excluding the highest values to validate the consistency attached to the obtained results. Considering that the evaluation without such values did not represent any qualitative change in the result, we kept and presented the results concerning the complete data in the results section and presented the analysis result of the partial data in the supplementary data section.

$P50$ ranged regarding the relation between PAR and the species ($F = 3,13$; $p = 0,019$; Table 3). The post-hoc test result showed a positive and significant effect of PAR only for species *C. trichotoma* ($p = 0.046$; Figure 4). The *C. trichotoma* specie presents semi-ring porosity, a wood porosity different from all other species included in this study.

Analyzing the sapling wood characteristics, we can observe that the species with the most negative $P50$ is the one with the highest wood density. Performing the analysis of the species' wood structures we can identify some patterns that help us to explain the species' behavior when exposed to lack-of-water stress. With such, we can deduce some possible strategies that plants use to go through extreme drought events.

1.4 DISCUSSION

The obtained results showed that $P50$ of the saplings is influenced by environmental characteristics, mainly in response to the light. Through the regression model, we observed that there is a positive correlation between the specie *C. trichotoma* and PAR availability. The positive response between species SCO and the xylem's hydraulic conductivity safety was also evident.

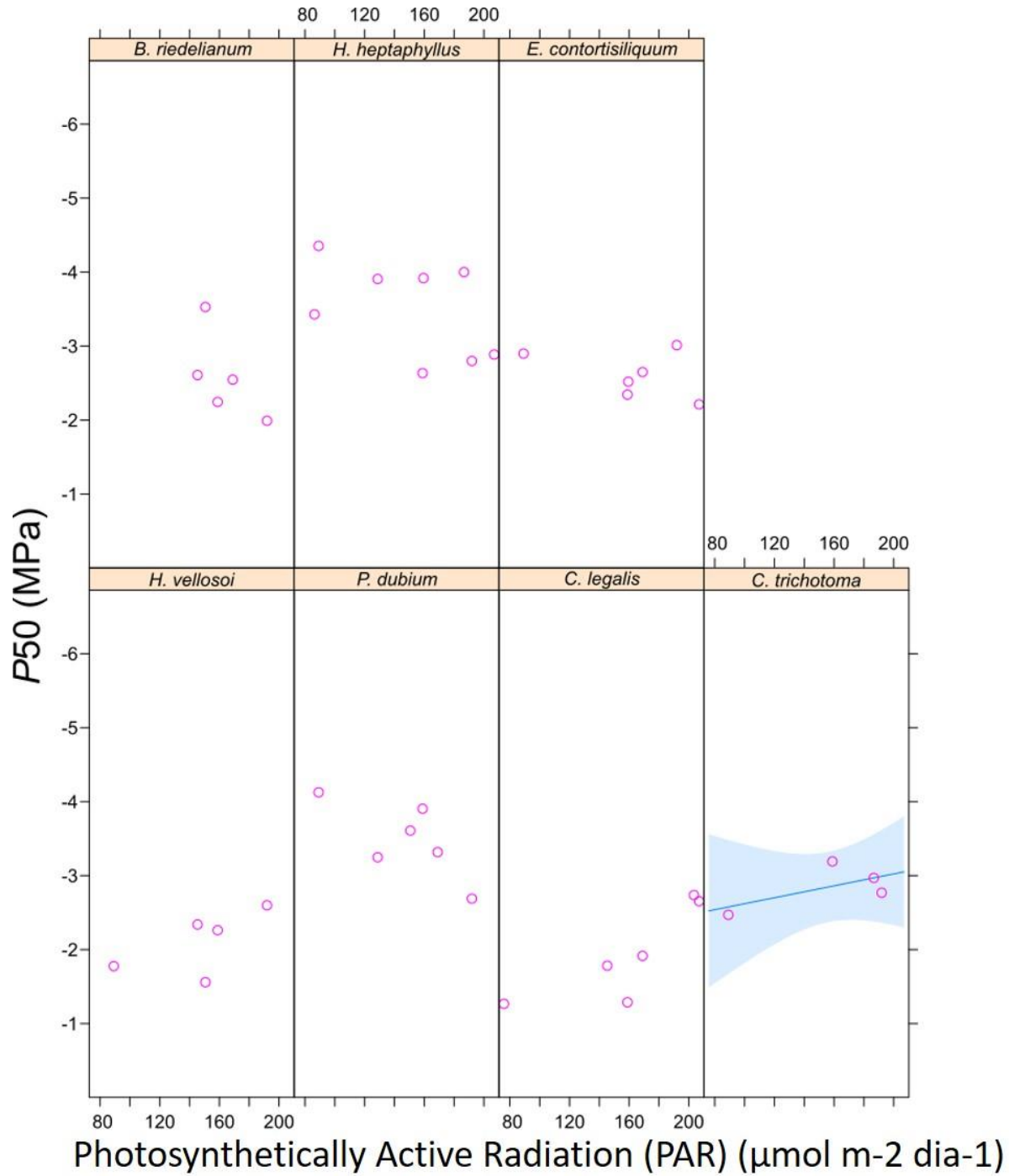


Figure 4: Effect of photosynthetically active radiation (PAR) on the vulnerability of xylem to embolism (P_{50}) of the species studied. *Cordia trichotoma* was the only species that showed a significant relationship ($p = 0.046$) between PAR and P_{50} .

The SCO measure had a positive effect on the xylem's vulnerability to embolism in the studied species. Such vulnerability may be related to the light availability for the plant, considering the light effect on the leaf, as it changes the transpiration rate and the regulation of the water potential in this organ (COCHARD; LEMOINE; DREYER, 1999). Plants grown in environments with greater light exposition have less vulnerability to embolism than plants that have grown in shaded environments (BAERDEMAEKER et al., 2017; PLAVCOVÁ; HACKE; SPERRY, 2011; TOGNETTI; MICHELOZZI; BORGHETIT, 1994). The light availability variation has an effect on the xylem's plastic response (BARIGAH et al., 2006), sometimes forming a xylem less vulnerable to embolism with the greater light availability and sometimes forming a xylem more vulnerable to embolism with shading.

Such plasticity in the plant's response can lead a plant community to become more resistant to stress in environments with seasonal events (WALTER et al., 2013). For greater plant community resistance, plasticity must lead to an increase in the survival of individuals. This is mainly explained by the plant's exposition to a stressor, turning the plant able to adapt and face such a period with less possible death risk (FLETA-SORIANO; MUNNÉ-BOSCH, 2016). Plants, in general, are able to modify themselves to survive changes in the environment, and once a stressful period is overcome, the plant becomes tolerant to stress (CRISP et al., 2016). Thus, recurrent stress events promote a greater plant's survival chance since when overcoming environmental adversity, the plant becomes more resistant.

The SCO, with its recurring effect on plants, may influence the stress tolerance. Some studies have shown that plants have 'drought memory' (LEUFEN; NOGA; HUNSCHE, 2016; WALTER et al., 2011). According to this theory, stimulating the sapling environment results in long-term acclimatization, increasing event tolerance in new episodes of it (MANTOAN et al., 2020). Thus, the saplings generated a response in the first contact with stress, as the SCO is a repeating event. Such a response becomes faster in the following times, making the individual more tolerant and less susceptible to environmental stress.

Although we did not find the effect of the variables related to water availability, the canopy opening modifies the water dynamics for the understory environment and may cause water stress for the saplings. With the increase in

the light entry into the understory, there is a higher mortality rate of the regenerates due to water deficit (SIMEONE et al., 2018). Water is one of the most important environmental factors for plants' development and survival (HOLDRIDGE, 1947). The variation in water availability in the soil acts as a factor for selecting individuals (KÖRNER, 2019). Therefore, the canopy opening causes a condition of sapling's low water availability, which triggers mechanisms, also known as plasticity, that increases survival rates in the environment, presenting an important role in sapling development.

We expected that plants with higher lignification and wood density would show higher levels of xylem resistance to embolism than plants with a lower degree of lignification and wood density (CRISP et al., 2016; WALTER et al., 2013). The greater the amount of lignin in the plant, the thicker the cell walls that constitutes the xylem, which increases the resistance of the cells to deformations caused by the negative pressure within the conduits that follows water stress (FLETA-SORIANO; MUNNÉ-BOSCH, 2016). Guet *et al.* (2015) shows that the wood density is negatively correlated to P_{50} , i.e. the higher the density of the wood, the thicker the cell wall which leads to a xylem more resistant to embolism. Despite a visual trend in our data that corroborate our prior expectations in which saplings with higher density, such as species *H. heptaphyllus* and *B. riedelianum*, showed the most negative P_{50} , we did not find statistical support for this relationship.

The xylem cells, in their formation, respond to the availability of light and this mainly reflects in the organization of the cellular constituents of the xylem. There is a positive trend between the availability of light and the diameter of the vessels in the earlywood of the plants and the width of the growth ring (BRODERSEN et al., 2019). We can say that for *C. trichotoma* this does not occur, since it has a wood semi-ring-porous and the width of the earlywood is genetically fixed. For this species, the increase in light causes a greater production of latewood, where its vessels are smaller in diameter. Smaller diameter vessels are described as safer, as they offer more resistance to air entering the vessel (WALTER et al., 2011). Therefore, due to the wood porosity characteristic of *C. trichotoma*, the increase in PAR results in greater resistance to embolism due to producing more characteristics that provide this behavior.

1.5 CONCLUSION

Our results show that light and seasonality of canopy opening are essential factors in regulating and maintaining resistance to embolism in saplings growing in the forest understory. The canopy opening seasonality shows that the recurrent change in the light availability can result in plants more resistant to drought periods, making them less vulnerable to embolism. This change in the environment triggers physiological changes that plants use to stay alive, characterizing phenotypic plasticity.

1.6 Supplementary material

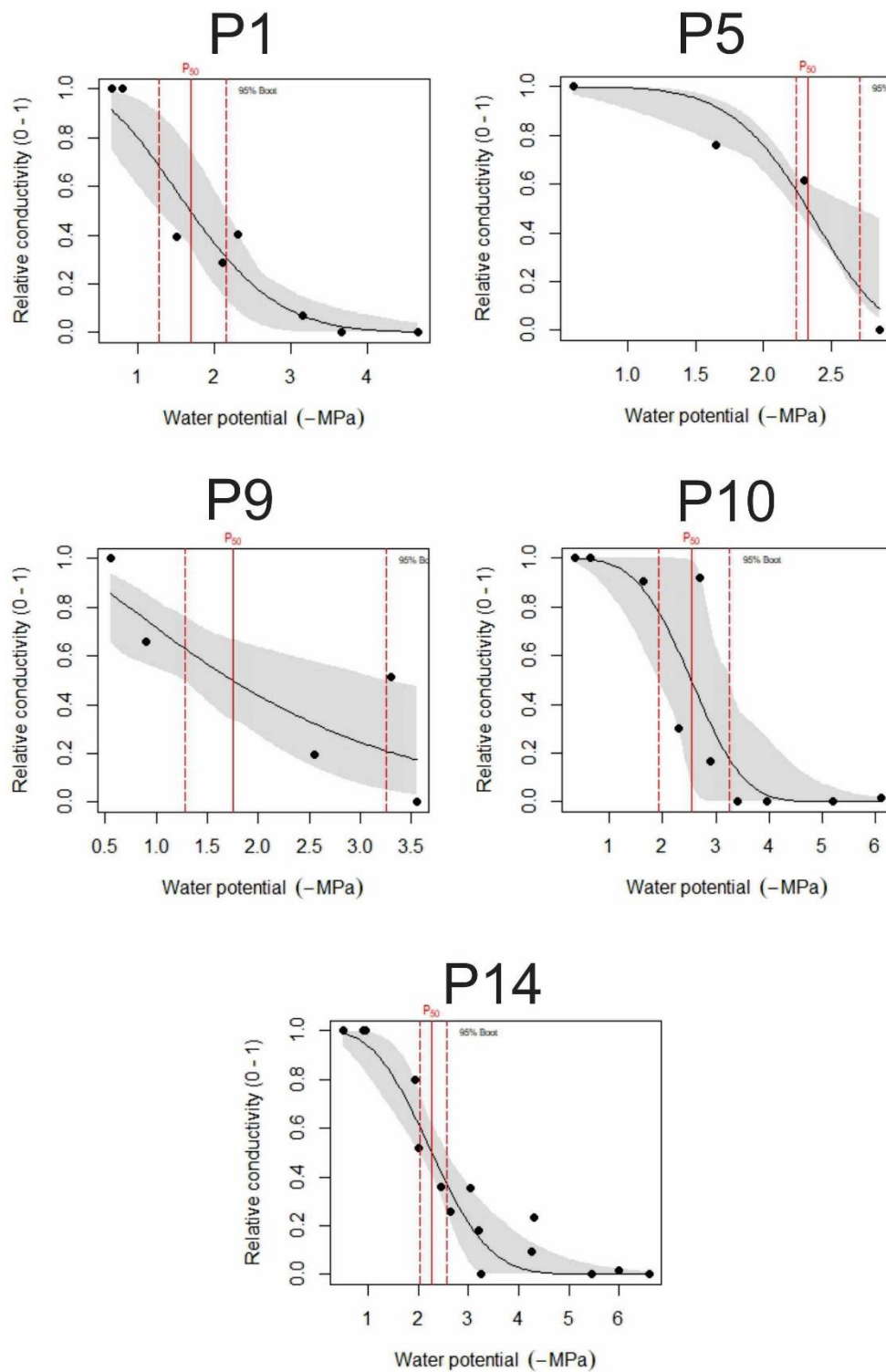


Figure S1.1: Vulnerability curves of the *Handroanthus vellosi* species separated by plots. P1 = Plot 1. P5 = Plot 5. P9 = Plot 9. P10 = Plot 10. P14 = Plot 14.

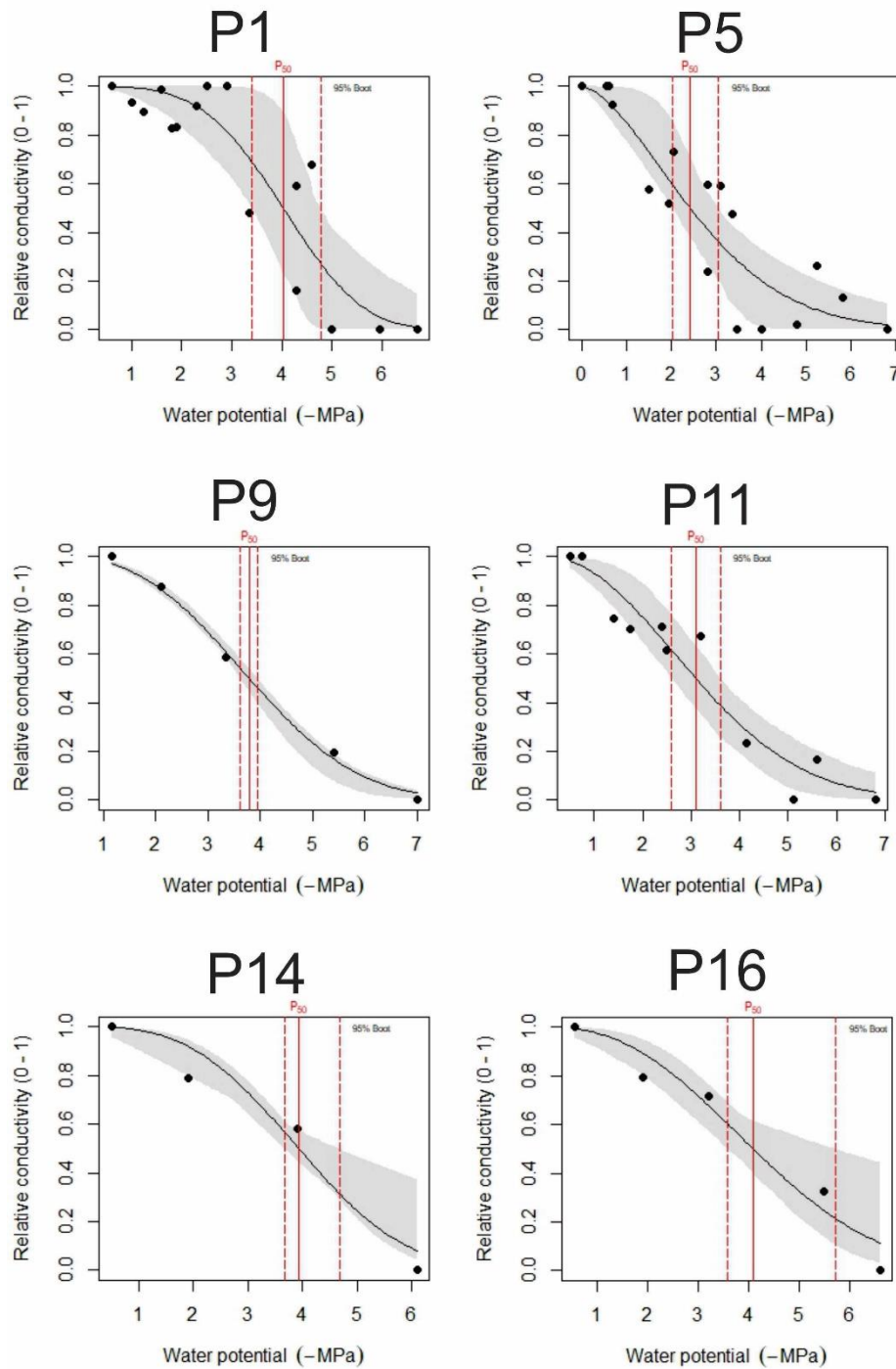


Figure S1.2: Vulnerability curves of the *Peltophorum dubium* species separated by plots. P1 = Plot 1. P5 = Plot 5. P9 = Plot 9. P11 = Plot 11. P14 = Plot 14. P16 = Plot 16.

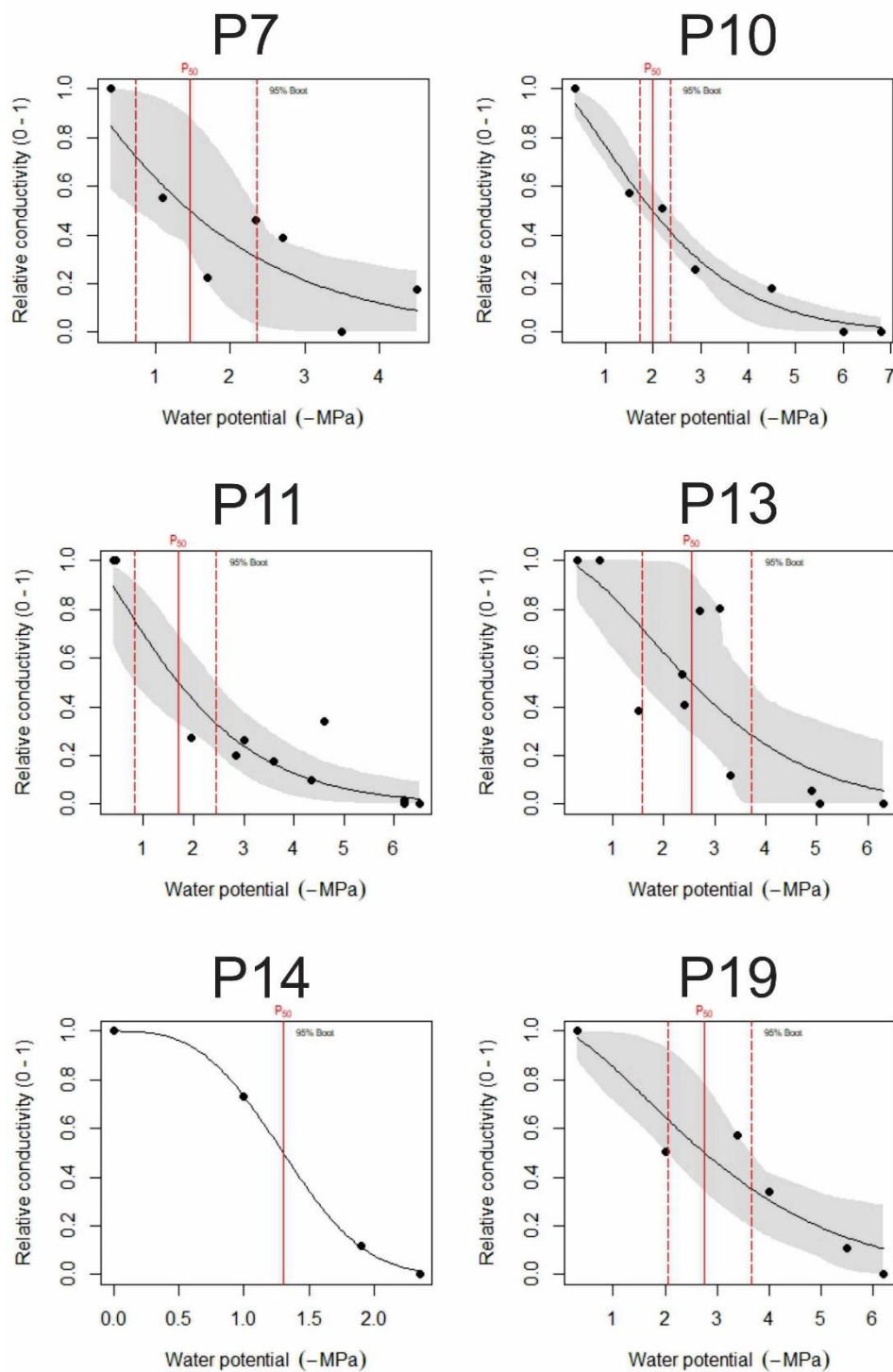


Figure S1.3: Vulnerability curves of the *Cariniana legalis* species separated by plots. P7 = Plot 7. P10 = Plot 10. P11 = Plot 11. P13 = Plot 13. P14 = Plot 14. P19 = Plot 19.

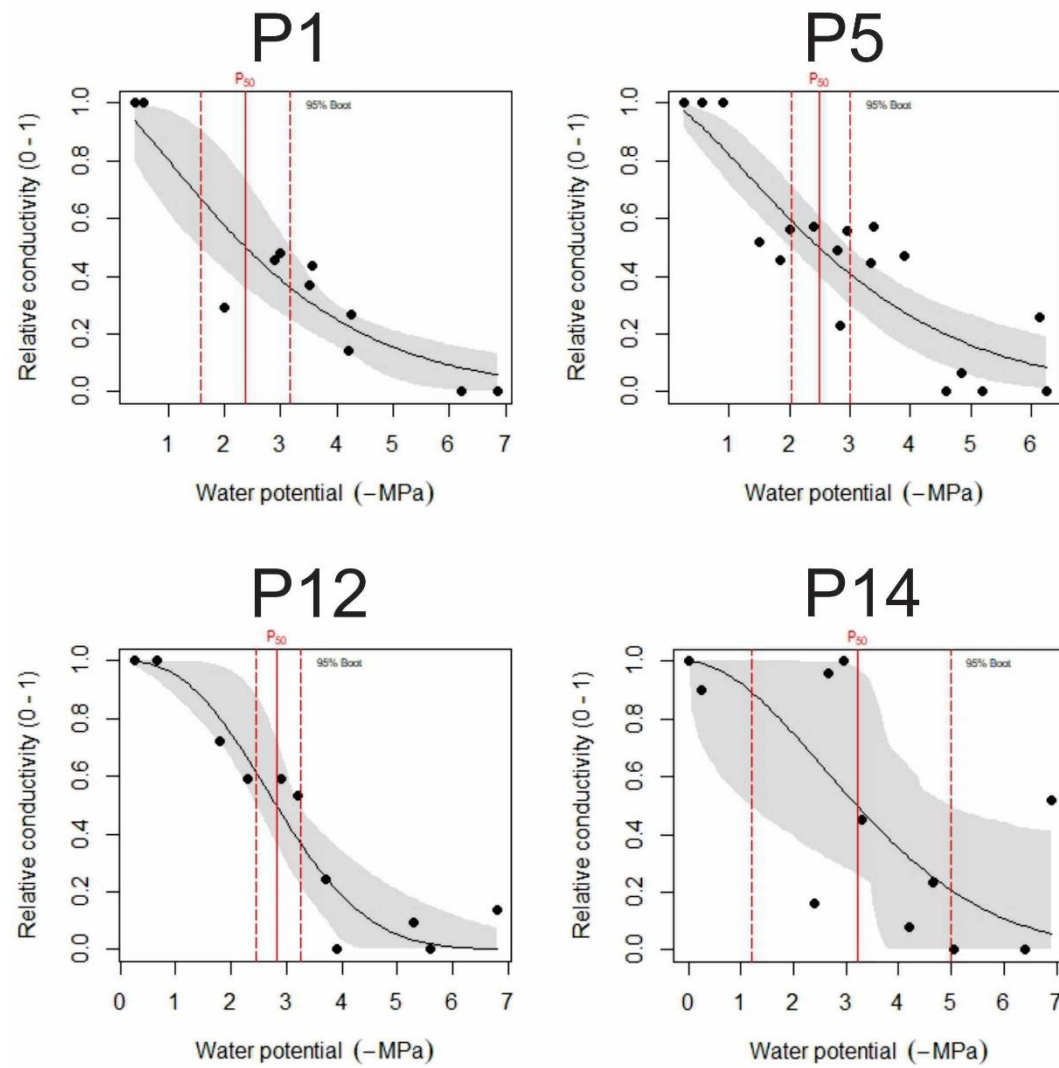


Figure S1.4: Vulnerability curves of the *Cordia trichotoma* species separated by plots. P1 = Plot 1. P5 = Plot 5. P12 = Plot 12. P14 = Plot 14.

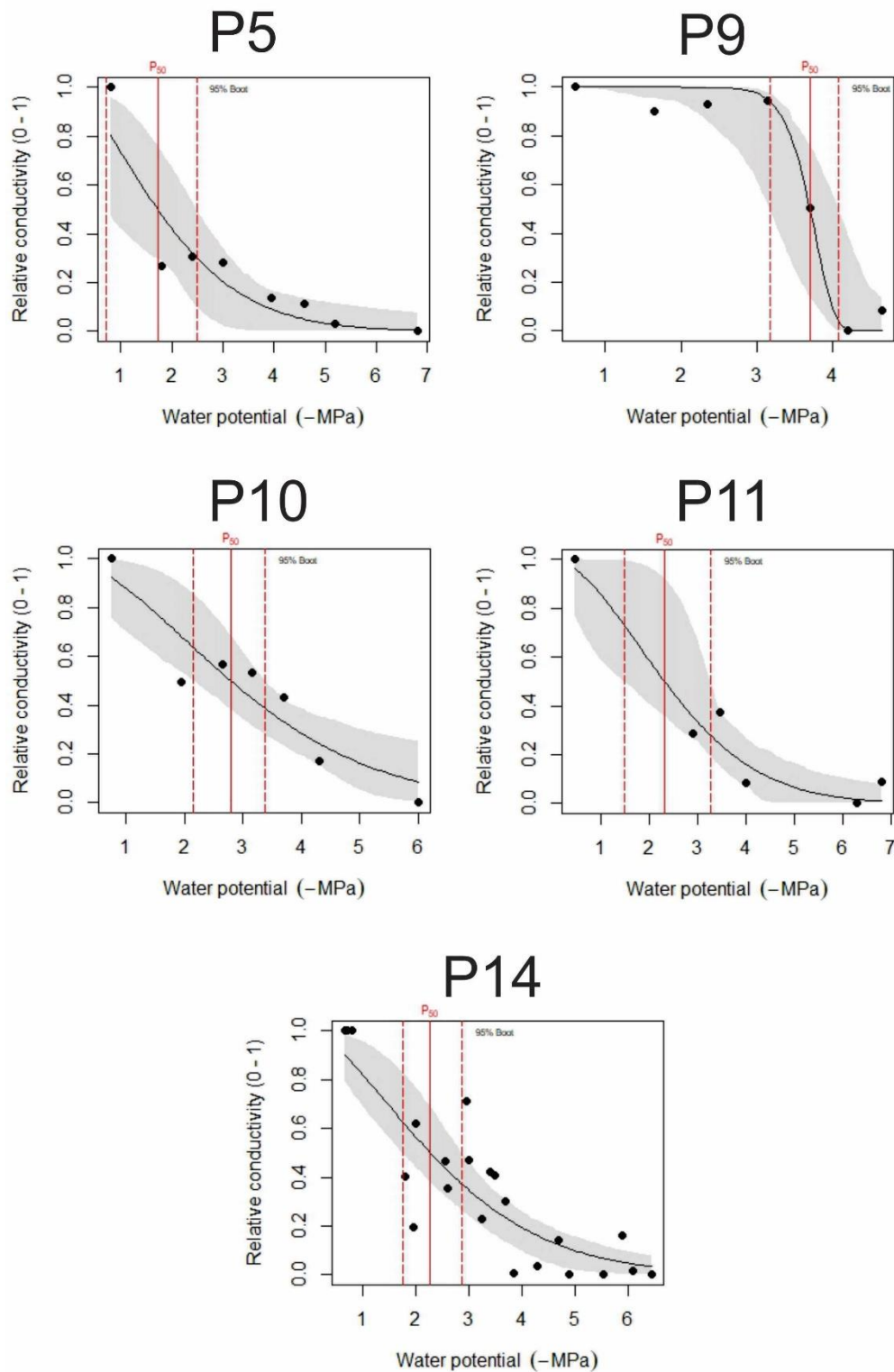


Figure S1.5: Vulnerability curves of the *Balfourodendron riedelianum* species separated by plots. P5 = Plot 5. P9 = Plot 9. P10 = Plot 10. P11 = Plot 11. P14 = Plot 14.

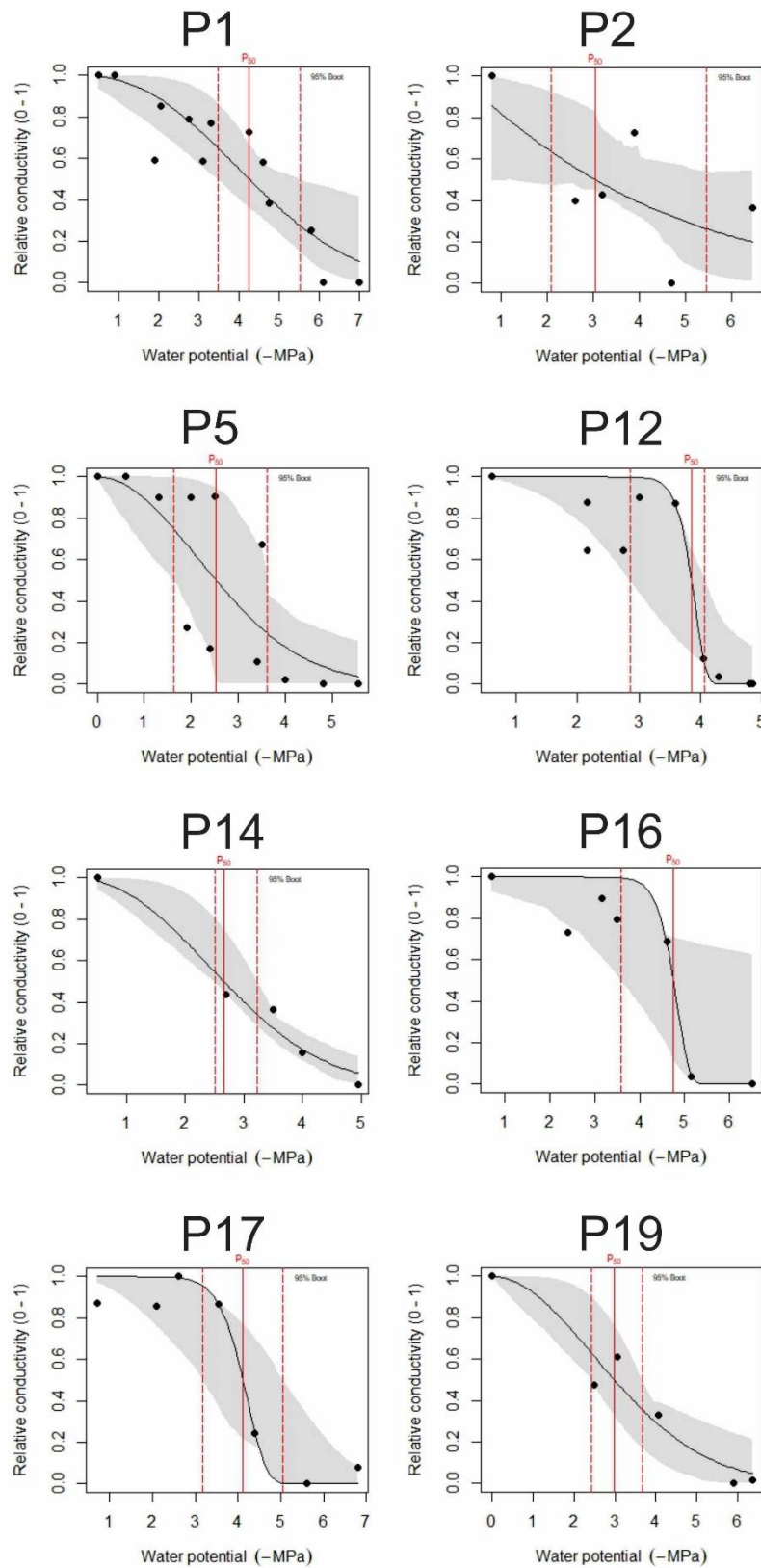


Figure S1.6: Vulnerability curves of the *Handroanthus heptaphyllus* species separated by plots. P1 = Plot 1. P2 = Plot 2. P5 = Plot 5. P12 = Plot 12. P14 = Plot 14. P16 = Plot 16. P17 = Plot 17. P19 = Plot 19.

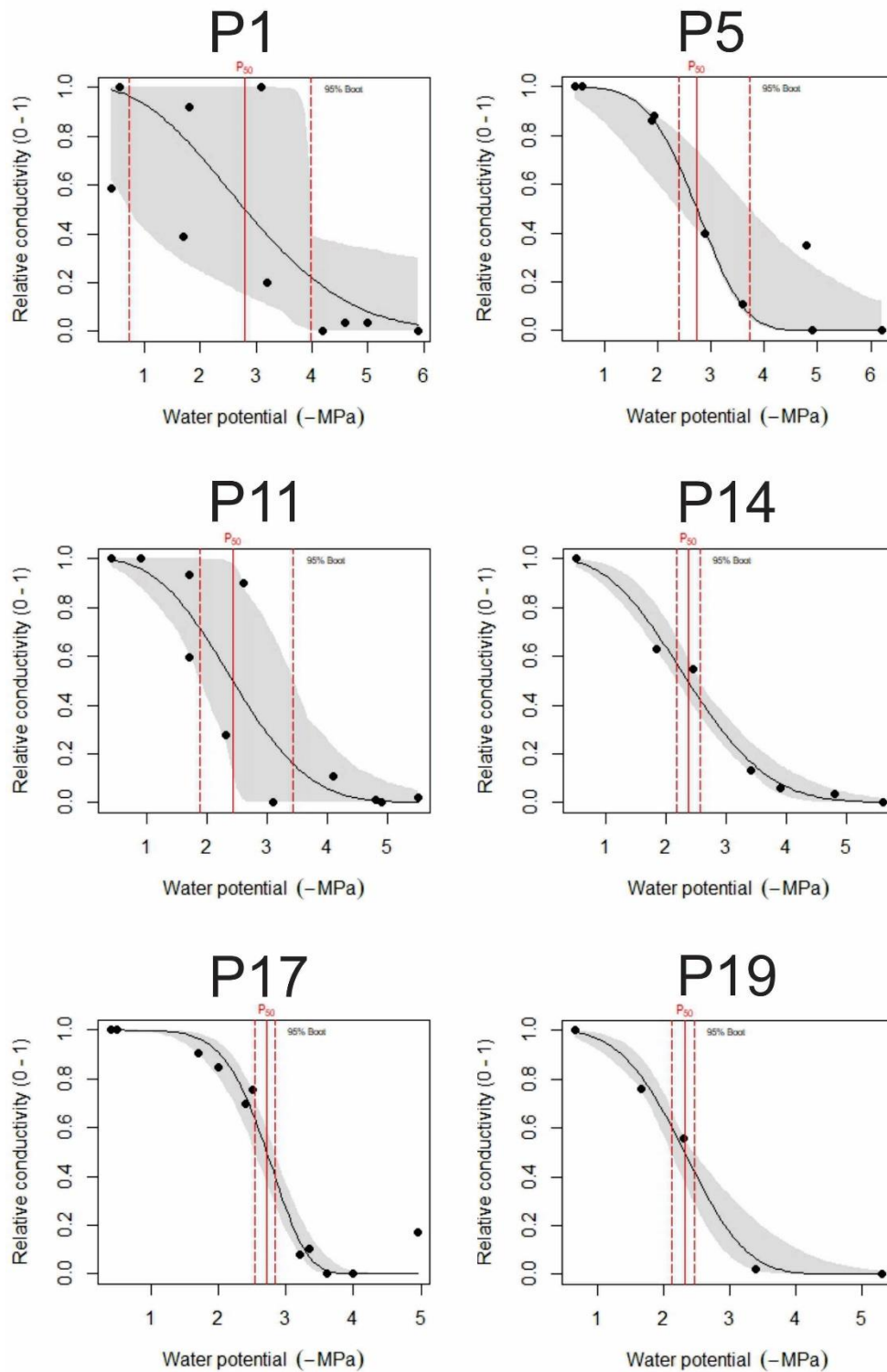


Figure S1.7: Vulnerability curves of the *Enterolobium contortisiliquum* species separated by plots. P1 = Plot 1. P5 = Plot 5. P11 = Plot 11. P14 = Plot 14. P17 = Plot 17. P19 = Plot 19.

REFERENCES

- ARAÚJO, D. et al. Variação genética para caracteres silviculturais em progenies de polinização aberta de *Astronium graveolens* Jacq. (ANACARDIACEAE). **Cerne**, v. 20, n. 1, p. 61–68, 2014.
- BAERDEMAEKER, N. J. F. DE et al. Sugars from woody tissue photosynthesis reduce xylem vulnerability to cavitation. **New Phytologist**, v. 216, p. 720–727, 2017.
- BARIGAH, T. S. et al. Irradiance-induced plasticity in the hydraulic properties of saplings of different temperate broad-leaved forest tree species. **Tree Physiology**, v. 26, p. 1505–1516, 2006.
- BARTLETT, M. K. et al. The correlations and sequence of plant stomatal, hydraulic, and wilting responses to drought. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 113, n. 46, p. 13098–13103, 2016.
- BLACKMAN, C. J. et al. Drought response strategies and hydraulic traits contribute to mechanistic understanding of plant dry-down to hydraulic failure. **Tree Physiology**, v. 39, n. 6, p. 910–924, 2019.
- BLACKMAN, C. J.; BRODRIBB, T. J.; JORDAN, G. J. Leaf hydraulic vulnerability influences species' bioclimatic limits in a diverse group of woody angiosperms. **Oecologia**, v. 168, n. July, p. 1–10, 2012.
- BRODERSEN, C. R. et al. Functional Status of Xylem Through Time. **Annual Review of Plant Biology**, v. 70, n. 1, p. 407–433, 2019.
- BRODRIBB, T. J. Progressing from 'functional' to mechanistic traits. **New Phytologist**, v. 215, n. 1, p. 9–11, 2017.
- BRODRIBB, T. J.; COCHARD, H. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. **Plant Physiology**, v. 149, n. January, p. 575–584, 2009.
- BRODRIBB, T. J.; FEILD, T. S. Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: Evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. **Plant, Cell and Environment**, v. 23, n. 12, p. 1381–1388, 2000.
- BRODRIBB, T. J.; HOLBROOK, N. M.; GUTIÉRREZ, M. V. Hydraulic and photosynthetic co-ordination in seasonally dry tropical forest trees. **Plant, Cell and Environment**, v. 25, n. 11, p. 1435–1444, 2002.
- CHOAT, B. et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. **Nature**, v. 491, p. 752–755, 2012.
- CHOAT, B. et al. Triggers of tree mortality under drought. **Nature**, v. 558, n. 7711, p. 531–539, 2018.
- COCHARD, H. et al. Methods for measuring plant vulnerability to cavitation: A critical review. **Journal of Experimental Botany**, v. 64, n. 15, p. 4779–4791, 2013.
- COCHARD, H. The basics of plant hydraulics. **Journal of Plant Hydraulics**, v. 1, p. 001, 2014.

COCHARD, H.; LEMOINE, D.; DREYER, E. The effects of acclimation to sunlight on the xylem vulnerability to embolism in *Fagus sylvatica* L. **Plant Cell and Environment**, v. 22, p. 101–108, 1999.

CRISP, P. A. et al. Reconsidering plant memory : Intersections between stress recovery , RNA turnover , and epigenetics. **Science Advances**, v. 2, n. February, p. 1–14, 2016.

DICKISON, W. C. **Integrative Plant Anatomy**. [s.l: s.n.]. v. First edit

FLETA-SORIANO, E.; MUNNÉ-BOSCH, S. Stress memory and the inevitable effects of drought: A physiological perspective. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, n. FEB2016, p. 1–6, 2016.

FRAZER, G. W.; CANHAM, C. D.; LERTZMAN, K. P. **Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation**New YorkSimon Fraser University, Burnaby, British Columbia,and the Institute of Ecosystem Studies, , 1999.

FU, P. L. et al. Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. **Annals of Botany**, v. 110, n. 1, p. 189–199, 2012.

GANDOLFI, S.; JOLY, C. A.; RODRIGUES, R. R. Permeability - Impermeability: Canopy trees as biodiversity filters. **Scientia Agricola**, v. 64, n. 4, p. 433–438, 2007.

GANDOLFI, S.; JOLY, C. A.; RODRIGUES, R. R. Permeability-impermeability: canopy trees as biodiversity filters. **Scientia Agricola**, v. 64, n. 2, p. 433–438, 2009.

GUET, J. et al. Stem xylem resistance to cavitation is related to xylem structure but not to growth and water-use efficiency at the within-population level in *Populus nigra* L. **Journal of Experimental Botany**, v. 66, n. 15, p. 4643–4652, 2015.

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

HOFFMANN, S.; SCHWEINGRUBER, F. H. Light shortage as a modifying factor for growth dynamics and wood anatomy in young deciduous trees. **IAWA Journal**, v. 23, n. 2, p. 121–141, 2002.

HOLDRIDGE, L. R. Determination of world plant formations from simple climatic data. **Science**, v. 105, p. 367–368, 1947.

JANSEN, S.; CHOAT, B.; PLETTERS, A. Morphological variation of intervessel pit membranes and implications to xylem function in angiosperms 1. **American Journal of Botany**, v. 96, n. 2, p. 409–419, 2009.

JOHNSON, D. M. et al. Co-occurring woody species have diverse hydraulic strategies and mortality rates during an extreme drought. **Plant Cell and Environment**, v. 41, n. 3, p. 576–588, 2018.

KÖRNER, C. No need for pipes when the well is dry—a comment on hydraulic failure in trees. **Tree Physiology**, v. 39, n. 5, p. 695–700, 2019.

LARTER, M. et al. Extreme Aridity Pushes Trees to Their Physical Limits 1. **Plant Physiology**, v. 168, n. July, p. 804–807, 2015.

LARTER, M. et al. Aridity drove the evolution of extreme embolism resistance and the radiation of conifer genus *Callitris*. **New Phytologist**, v. 215, p. 97–112, 2017.

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

LEUFEN, G.; NOGA, G.; HUNSCHE, M. Drought Stress Memory in Sugar Beet: Mismatch Between Biochemical and Physiological Parameters. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 35, n. 3, p. 680–689, 2016.

LI, X. et al. Tree hydraulic traits are coordinated and strongly linked to climate-of-origin across a rainfall gradient. **Plant Cell and Environment**, v. 41, n. 3, p. 646–660, 2018.

MANTOAN, L. P. B. et al. Rapid dehydration induces long-term water deficit memory in sorghum seedlings: advantages and consequences. **Environmental and Experimental Botany**, v. 180, n. September, 2020.

MCDOWELL, N. G.; BRODRIBB, T. J.; NARDINI, A. Hydraulics in the 21st century. **New Phytologist**, v. 224, n. 2, p. 537–542, 2019.

NOBIS, M.; HUNZIKER, U. Automatic thresholding for hemispherical canopy-photographs based on edge detection. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 128, p. 243–250, 2005.

OLSON, M. E. et al. Plant height and hydraulic vulnerability to drought and cold. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 115, n. 29, p. 7551–7556, 2018.

PEREIRA, L. et al. Plant pneumatics: Stem air flow is related to embolism - new perspectives on methods in plant hydraulics. **New Phytologist**, v. 211, n. 1, p. 357–370, 2016.

PEREIRA, L. et al. Using the Pneumatic method to estimate embolism resistance in species with long vessels : A commentary on the article “ A comparison of five methods to assess embolism resistance in trees ”. **Forest Ecology and Management**, v. 479, p. 2019–2021, 2021.

PLAVCOVÁ, L.; HACKE, U. W. E. G.; SPERRY, J. S. Linking irradiance-induced changes in pit membrane ultrastructure with xylem vulnerability to cavitation. **Plant Cell and Environment**, v. 34, p. 501–513, 2011.

POORTER, L. et al. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. **New Phytologist**, v. 185, n. 2, p. 481–492, 2010.

SANTIAGO, L. S. et al. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. **Oecologia**, v. 140, n. 4, p. 543–550, 2004.

SCHLICHTING, C. The Evolution of Phenotypic Plasticity in Plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 17, n. 1, p. 667–693, 1986.

SIMEONE, C. et al. Coupled ecohydrology and plant hydraulics modeling predicts ponderosa pine seedling mortality and lower treeline in the US Northern Rocky Mountains. **New Phytologist**, v. 221, n. 4, p. 1814–1830, 2018.

SOUZA, F. M.; GANDOLFI, S.; RODRIGUES, R. R. Deciduousness influences the understory community in a semideciduous tropical forest. **Biotropica**, v. 46, n. 5, p. 512–515, 2014.

TOGNETTI, R.; MICHELOZZI, M.; BORGHETTI, M. Response to light of shade-grown beech seedlings subjected to different watering regimes. **Tree Physiology**, v. 14, p. 751–758, 1994.

TRUEBA, S. et al. Vulnerability to xylem embolism as a major correlate of the environmental distribution of rain forest species on a tropical island. **Plant Cell and Environment**, v. 40, n. 2, p. 277–289, 2017.

TRUGMAN, A. T. et al. Tree carbon allocation explains forest drought-kill and recovery patterns. **Ecology Letters**, v. 21, n. 10, p. 1552–1560, 2018.

VENTURAS, M. D.; SPERRY, J. S.; HACKE, U. G. Plant xylem hydraulics: What we understand, current research, and future challenges. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 59, n. 6, p. 356–389, 2017.

WALTER, J. et al. Do plants remember drought? Hints towards a drought-memory in grasses. **Environmental and Experimental Botany**, v. 71, n. 1, p. 34–40, 2011.

WALTER, J. et al. Ecological stress memory and cross stress tolerance in plants in the face of climate extremes. **Environmental and Experimental Botany**, v. 94, p. 3–8, 2013.

WILLIAMSON, G. B.; WIEMANN, M. C. Measuring wood specific gravity...correctly. **American Journal of Botany**, v. 97, n. 3, p. 519–524, 2010.

WU, M. et al. Root xylem in three woody angiosperm species is not more vulnerable to embolism than stem xylem. **Plant Soil**, 2020.

CAPÍTULO 2

RELAÇÃO ENTRE ATRIBUTOS ANATÔMICOS E CONDIÇÕES AMBIENTAIS SOBRE A VULNEABILIDADE DO XILEMA AO EMBOLISMO

RESUMO

A condução de água no xilema é primordial para o crescimento e sobrevivência do vegetal. Plantas apresentam diferentes estratégias para garantir que todos os órgãos do seu corpo recebam quantidade suficiente de água. A planta pode apresentar modificações anatômicas em resposta ao ambiente, garantindo que a condução hidráulica se mantenha. Nosso objetivo foi averiguar se a disponibilidade de água e luz no sub-bosque têm efeito no xilema secundário caular de mudas de sete espécies nativas do Brasil. Testamos também se as variações das características do lenho influenciam na vulnerabilidade ao embolismo das plantas. Observamos que a densidade da madeira e a fração de abertura da pontoação intervascular influenciam na vulnerabilidade do xilema ao embolismo. Essas características, por sua vez, foram afetadas pela disponibilidade de luz para as mudas. De acordo com o nosso estudo, a disponibilidade de luz correlacionou-se positivamente à fração de abertura da pontoação e negativamente à densidade da madeira. Assim, quanto maior a disponibilidade de luz mais vulnerável ao embolismo é o xilema. Nossos resultados indicam que a disponibilidade de luz (na forma de abertura do dossel e a disponibilidade de radiação fotossinteticamente ativa) influencia diretamente na vulnerabilidade do xilema ao embolismo.

Palavras-chave: Xilema; condução hidráulica; resistência ao embolismo; densidade da madeira; fração de abertura da pontoação.

CHAPTER 2

RELATIONSHIP BETWEEN ANATOMICAL ATTRIBUTES AND ENVIRONMENTAL CONDITIONS ON XYLEM'S VULNERABILITY TO EMBOLISM

ABSTRACT

The xylem's water conduction is essential for the plant's growth and survival. Plants have different strategies to ensure that every organ receives enough water. To increase survival rates, the plant may present anatomical changes in response to the environment, ensuring that hydraulic conduction is maintained. Our objective was then to assess if the sapling xylem of seven Brazilian native species was affected by the water and light availability in the understory. We also evaluated whether variations in the wood characteristics influence the plant's vulnerability to embolism. We observed that the xylem's vulnerability was affected by the wood density and by the intervessel pit aperture fraction. These characteristics, in turn, were affected by the light availability for the saplings. According to our study, the light availability is directly proportional to the pit aperture fraction and inversely proportional to the wood density. Hence, the greater the light availability, the most vulnerable to embolism the xylem. Our results indicate that the light availability (related to canopy's opening and the photosynthetically active radiation availability) directly influences the xylem's vulnerability to embolism.

Keywords: Xylem; hydraulic conductivity; embolism resistance; wood density; pit aperture fraction.

2.1 INTRODUÇÃO

O transporte de água no xilema é de grande importância para o crescimento e sobrevivência do vegetal. O movimento da água deve garantir que todas as células se mantenham hidratadas, desempenhando seu papel no organismo sob qualquer condição de água do ambiente (MCDOWELL; BRODRIBB; NARDINI, 2019). Quando há disponibilidade de água no solo para a planta, o transporte e distribuição de água no vegetal é contínua entre as raízes e as folhas (BRODERSEN et al., 2019).

A planta pode apresentar diferentes estratégias para garantir que todas as partes do seu corpo recebam quantidade suficiente de água. Algumas plantas se protegem da falta de água fechando seus estômatos ou eliminando suas folhas para diminuir a transpiração (KÖRNER, 2019). Há forte correlação entre o fechamento estomático e a segurança no transporte de água da planta (LI et al., 2018), ou seja, evitar o surgimento e espalhamento do embolismo. A sobrevivência do vegetal em ambientes sazonalmente secos ocorre devido a sua capacidade de acionar mecanismos de prevenção de perda de água para o ambiente (JOHNSON et al., 2018).

A interação do vegetal com o meio é o que determina sua resistência ou eficiência na condução de água (BRODRIBB; HOLBROOK; GUTIÉRREZ, 2002). Espécies com histórico de presença em locais onde há uma grande disponibilidade de água, por exemplo florestas úmidas e quentes, apresentam baixa resistência à falhas de condução de água (OLSON et al., 2018; TRUEBA et al., 2017). Por outro lado, plantas que crescem e se desenvolvem em ambientes secos tendem a apresentar características que lhes proporcionam uma condução de água mais segura, demonstrando resistência ao embolismo (COCHARD, 2014). A dinâmica de água no solo seleciona espécies e indivíduos que apresentam margens de segurança correspondentes à pressão do ambiente (KÖRNER, 2019).

Além da disponibilidade de água, a luz também é um dos fatores importantes para a sobrevivência das plantas. Quanto maior a disponibilidade de luz, mais fotossíntese a planta realiza resultando em maior necessidade de água para as folhas, sendo assim, o xilema secundário precisa suprir a essa demanda hídrica do órgão fotossintetizante (BRODRIBB; FEILD, 2000). Desta forma uma

maior disponibilidade de luz resulta em vasos condutores mais largos e em menor densidade, demonstrando investimento em eficiência da condução hidráulica e consequente diminuição da segurança (POORTER et al., 2010). O regime de sazonalidade do dossel de uma floresta, que altera a disponibilidade de luz para as plantas, pode influenciar as espécies regenerantes encontradas no sub-bosque (GANDOLFI; JOLY; RODRIGUES, 2009; SOUZA; GANDOLFI; RODRIGUES, 2014). Quando jovens, os regenerantes apresentam vasos de menor diâmetro e menor densidade, já que no sub-bosque existe escassez de luz a maior parte do tempo (HOFFMANN; SCHWEINGRUBER, 2002). Se a planta tem eficiência na fixação e alocação de carbono, mesmo estando sob estresse hídrico e com fechamento dos estômatos, há produtividade positiva de tecidos, já que mesmo com a respiração consumindo o carbono, o saldo continua positivo no interior da planta (TRUGMAN et al., 2018). Quanto maior a exposição da planta à luz, maior será a sua assimilação de CO_2 e, conseqüentemente maior será a sua condutividade hidráulica no caule (SANTIAGO et al., 2004).

Quando a planta se desenvolve em ambientes sazonalmente secos, é possível recorrer às suas reservas de água no interior do xilema, contidas nos tecidos parenquimáticos (KÖRNER, 2019). A reserva de água no lenho é negativamente relacionada com a densidade da madeira, logo, quanto menor a proporção de tecidos parenquimáticos na madeira maior será a sua densidade (SANTIAGO et al., 2004). A densidade da madeira é positivamente relacionada à resistência ao embolismo, mantendo maior segurança da coluna de água (GUET et al., 2015; LI et al., 2018). Considerando que a luz tem relação negativa com a densidade da madeira, que por sua vez tem relação negativa com a taxa de crescimento do vegetal, locais com menor disponibilidade de luz podem ocasionar aumento da densidade da madeira (SANTIAGO et al., 2004). Sendo assim, há uma tendência de que as plantas lenhosas que crescem em ambiente sombreado, tenham maior densidade do lenho e, conseqüentemente, tenham xilema secundário menos vulnerável ao embolismo.

A idade do vegetal também influencia na condução de água no xilema secundário. Árvores mais velhas e mais altas são mais vulneráveis ao embolismo, pois apresentam maior diâmetro de vasos, sendo assim, as primeiras a morrerem

em períodos de seca acentuada (CHOAT et al., 2018; OLSON et al., 2018). As árvores do dossel apresentam muitas vezes copa completamente exposta à luz, o que aumenta a demanda evaporativa das folhas. A relação entre o ambiente e as folhas tem papel fundamental na resistência ao embolismo (BRODRIBB; HOLBROOK; GUTIÉRREZ, 2002). Se a taxa de transpiração da folha não for eficientemente regulada, o xilema pode apresentar mais interrupções do fluxo de água, devido ao embolismo, prejudicando a condução de água (TOGNETTI; MICHELOZZI; BORGHETTI, 1994). Em contrapartida, as plantas jovens do sub-bosque apresentam maior segurança na condutividade hidráulica, pois crescem em condição de baixa exposição à luz, tornando seu crescimento lento e sua madeira mais densa (HOFFMANN; SCHWEINGRUBER, 2002). A exposição das regenerantes à luz, com a morte das plantas do dossel, resulta em taxa acelerada de crescimento e, portanto, formação de um xilema menos seguro, o que pode ocasionar no futuro uma perda de área florestal (SIMEONE et al., 2018).

Partindo do pressuposto que as plantas respondem ao meio ambiente, modificando características do xilema para aumentar a sua performance, nossa hipótese é que o xilema das espécies estudadas apresente características que resultem em xilema com maior resistência ao embolismo, como, por exemplo, vasos de menor diâmetro e em maior densidade e maior densidade do lenho, nos ambientes com déficit hídrico e menor disponibilidade de luz. Com isso, o nosso objetivo foi averiguar se os fatores ambientais de água e luz modificam a anatomia do xilema e a densidade da madeira de mudas de sete espécies nativas do Brasil. Também testamos se a variação dessas características influenciava na vulnerabilidade ao embolismo das plantas, garantindo maior resistência ao embolismo.

2.2 MATERIAL E MÉTODOS

2.2.1 Área de estudo

O experimento foi conduzido na Estação Experimental de Luiz Antônio (EELA), Luis Antônio, SP, administrada pelo Instituto Florestal desde 1959 e localizada nas coordenadas 21°40'S, 47°49'O. O clima do local é tropical (Cwa) com temperaturas variando de 17,2°C a 22,7°C, tendo invernos secos e verões úmidos, com precipitação média de 1280 mm. O solo é caracterizado como Latossolo vermelho escuro, de

textura argilosa (ARAÚJO et al., 2014). Dados climáticos foram consultados na Estação Meteorológica de São Simão, pertencente ao Instituto Nacional Meteorologia (INMET).

2.2.2 Delineamento experimental

Utilizamos mudas de dois anos de idade de sete espécies nativas plantadas no sub-bosque de plantios monoespecíficos com idades que variam de 35 a 39 anos. Desde a implantação das mudas, avaliamos a disponibilidade de água e luz no sub-bosque.

Nos plantios realizou-se controle de vegetação espontânea no sub-bosque com roçagem mecânica para evitar a competição com as mudas plantadas. Desde o plantio das espécies do dossel os solos não foram fertilizados. A dimensão das parcelas onde as mudas foram plantadas variou em função do formato do talhão das árvores do dossel. Entre as parcelas e os limites dos talhões foi reservado uma distância mínima de dez metros, assegurando-se que as mudas não sofressem interferência de condições externas ao talhão. As mudas foram transplantadas em ordem de espécies aleatória entre as linhas do plantio das árvores já estabelecidas.

As espécies utilizadas para este estudo foram escolhidas com base na densidade da madeira, ritmo de crescimento, diâmetro e densidade dos vasos. Na Tabela 1 temos os valores médios das variáveis anatômicas e o nome científico das espécies usadas no estudo.

2.2.3 Coleta de dados – Meio físico

2.2.3.1 Umidade do solo

Para verificar a disponibilidade de água no solo, adotamos o valor de potencial mátrico. Foram construídas curvas de retenção de água nos diferentes tipos de solo presentes no estudo. Com as curvas de retenção de água, conseguimos calcular o potencial mátrico do solo utilizando o conteúdo volumétrico de água no solo, que medimos mensalmente por dois anos, utilizando TDR/RDT (*Time Domain Reflectometry*/Reflectometria no Domínio do Tempo) com uma sonda de 20 cm.

2.2.3.2 Abertura do dossel

A abertura do dossel foi calculada a partir de fotografias hemisféricas obtidas mensalmente de abril de 2016 a março 2018 em cada parcela. Com o programa SideLook 1.1.01 (NOBIS; HUNZIKER, 2005) convertemos as fotos em imagens com coloração binária (pixels preto e branco). Para calcular os valores de porcentagem de abertura do dossel utilizamos o programa *Gap Light Analyzer 2.0* (FRAZER; CANHAM; LERTZMAN, 1999), onde como resultado tínhamos a porcentagem de pixels pretos e brancos nas fotos.

Tabela 1 – Espécie, taxa de crescimento (L = lenta; M = moderada; R = rápida) (Carvalho, 2003), densidade de vasos (número de vasos por milímetro ao quadrado), diâmetro dos vasos (micrometros) e densidade da madeira (gramas por centímetro cúbico). Valor $\pm$ desvio padrão

Espécies	Taxa de crescimento	Densidade de vasos (nº/mm²)	Diâmetro dos vasos (µm)	Densidade da madeira (g/cm³)
<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	L/M	121.6 $\pm$ 18.3	44.4 $\pm$ 10.8	0.505
<i>Cariniana legalis</i> (Mart.) Kuntze	R/M	59 $\pm$ 16.1	52.8 $\pm$ 9.5	0.399
<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.	L/M	49.3 $\pm$ 17.8	70.1 $\pm$ 16.2	0.363
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	R	29.4 $\pm$ 21.1	88.7 $\pm$ 15.7	0.201
<i>Handroanthus heptaphyllus</i> (Vell.) Mattos	L/M	68.3 $\pm$ 22.6	58.8 $\pm$ 9.3	0.581
<i>Handroanthus vellosi</i> (Toledo) Mattos	L/M	50.1 $\pm$ 5.3	65,6 $\pm$ 12.7	0.447
<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	R	30.8 $\pm$ 13.1	83.2 $\pm$ 15.5	0.437

2.2.3.3 Radiação fotossinteticamente ativa

Nos dois anos de duração do estudo, mensalmente, foram tomadas medidas de radiação fotossinteticamente ativa (RFA) disponível para as mudas. Cinco sensores quânticos, acoplados a coletores de dados (*data loggers*), foram instalados no sub-bosque de cada parcela, na altura das mudas, onde ficavam por 24 horas registrando a quantidade de RFA. Os sensores eram instalados simultaneamente na parcela e registravam os valores de radiação fotossinteticamente ativa a cada minuto por 24 horas. Esse procedimento foi repetido todos os meses em cada uma das 13 parcelas do estudo. A radiação era armazenada em densidade de fluxo de fótons fotossintéticos ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a cada minuto ao longo das 24 horas. Ao final foi calculado a RFA, pela integral da curva de radiação coletada em um dia, com isso obtivemos o valor de radiação disponível para as plantas em um dia ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{dia}^{-1}$).

2.2.4 Coleta de material botânico

As mudas foram coletadas em março de 2018. Nós padronizamos o comprimento da coleta em 40 cm devido ao menor indivíduo apresentar esse comprimento. Há relação entre o diâmetro dos vasos com a distância do ápice caulinar (OLSON et al., 2018) por isso nossa padronização seguiu esse princípio. Coletamos os indivíduos a 40 cm a partir do ápice caulinar em direção à base da muda. Como o objetivo desse trabalho foi relacionar vulnerabilidade do xilema ao embolismo com características anatômicas do xilema nós utilizamos os mesmos indivíduos do Capítulo 1 dessa tese para a confecção de lâminas histológicas do xilema secundário.

A coleta destinada à anatomia da madeira foi realizada entre 40 e 50cm do ápice do ramo principal das mudas. As amostras foram fixadas em FAA 70 (Formaldeído + Ácido Acético + Álcool 70%) (JOHANSEN, 1940) por no mínimo 2 dias, e após este período foram estocadas em álcool 70%. Foi avaliada a anatomia do lenho e a vulnerabilidade do xilema ao embolismo de 64 amostras de diferentes indivíduos de cada uma das espécies do trabalho, submetidas a diferentes condições de disponibilidade de água e de luz.

2.2.5 Atributos anatômicos do lenho

Seccionamos as amostras em micrótomo de deslize com 15 a 25 μm de espessura, nos três planos de corte (transversal, longitudinal tangencial e longitudinal

radial). Os cortes obtidos foram clarificados em hipoclorito de sódio 30% e lavados em água destilada. Foi utilizada dupla coloração com os corantes azul de astra aquoso 1% e safranina aquosa 1% (9:1) (BUKATSCH, 1972 modificado por KRAUS e ARDUIN, 1997). Após a coloração, desidratamos os cortes em série gradual de concentração de álcoois (30% a 100%) (JOHANSEN, 1940), realizamos a fixação do corante em acetato de n-butila e montamos as lâminas permanentemente em resina sintética *Entelan*®.

Para entender os efeitos da disponibilidade de água e de luz na arquitetura hidráulica no corpo do vegetal, mensuramos o diâmetro dos vasos (relativos à área do vaso individual), à densidade de vasos (número de vasos por milímetro quadrado de xilema) e à fração da abertura da pontoação (razão entre a área da abertura da pontoação sobre a área da aréola da pontoação intervascular).

O diâmetro hidráulico dos vasos foi calculado utilizando a área do lume de cada vaso individual. Foi delimitado uma secção com área de 1 mm² das fotomicrografias de cada indivíduo. Todos os vasos dessa área foram contados, a fim de calcularmos a densidade de vasos da espécie. Para a obtenção do valor de fração da abertura da pontoação, primeiramente obtivemos a área da abertura da pontoação intervascular e sua respectiva aréola, foi calculada a razão do valor da área da abertura da pontoação pelo valor da área da aréola da pontoação. Foram medidas 30 pontoações intervasculares de cada indivíduo. Para todas as variáveis anatômicas foi calculada a média dos valores da espécie, juntando todos os indivíduos que se encontravam na mesma condição.

2.2.6 Densidade da madeira

Para determinar a densidade da madeira (em g/cm³) nós utilizamos o método de deslocamento de água (WILLIAMSON; WIEMANN, 2010). No método, a densidade é calculada pela razão entre massa da amostra de madeira completamente seca pelo volume saturado da amostra. O volume saturado foi estimado pela imersão das amostras (saturadas) em uma massa conhecida de água, consideramos 1g = 1 cm³, então o volume saturado da amostra foi igual a massa de água deslocada pela madeira. As amostras foram então estocadas em estufa a 105 °C até obter massa constante, foram pesadas em balança analítica, para determinar a massa completamente seca em gramas. Foi calculada a média dos valores de densidade

para cada uma das espécies, reunindo todos os indivíduos que estavam sob a mesma condição.

2.2.7 Vulnerabilidade do xilema ao embolismo

Para mensurar a vulnerabilidade da espécie foi empregado o método pneumático (PEREIRA et al., 2016). Foram efetuadas medidas pareada de potencial hídrico da folha, em câmara de *Sholander*, e a descarga de ar do ramo (embolismo). A descarga de ar foi calculada usando diferença de pressão de vácuo para estimar a quantidade de ar aspirada do ramo.

Com os valores de potencial hídrico da folha e descarga de ar do ramo, nós construímos curvas de vulnerabilidade do xilema ao embolismo. Para a construção das curvas de vulnerabilidade de cada espécie foram utilizados de um a três indivíduos, que se desenvolviam nas mesmas condições (Tabela 2). As curvas foram construídas utilizando pacote "*fitplc*" no programa R (R Core Team, 2019), utilizando a interface do R Studio. Com base nas curvas de vulnerabilidade, estimamos os valores de *P50* para cada espécie em cada condição de desenvolvimento.

2.2.8 Análise de dados

Para determinar quais características do ambiente influenciavam nas características do xilema e no *P50*, nós construímos modelos lineares mistos (MLM) usando a espécie como variável aleatória. Após o resultado do MLM, foi realizada a hierarquização das variáveis preditoras para avaliar o percentual de explicação de cada uma sobre a vulnerabilidade do xilema. Empregamos também análises de correlação de Pearson a fim de traçar a relação entre as características anatômicas. Todas as análises foram realizadas em ambiente R (R Core Team, 2019), utilizando a interface do R Studio.

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Condições ambientais

O potencial mátrico das parcelas variou entre -0,123 MPa, na época úmida e -20,294 MPa, na época seca. A abertura do dossel variou entre 6 e 14% na época úmida e de 25 a 51% na época seca. A radiação fotossinteticamente ativa disponível para as mudas no sub-bosque teve variação entre 76048 e 607761 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{dia}^{-1}$ na época úmida e 760049 a 2068661 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{dia}^{-1}$ na época seca.

As características ambientais no sub-bosque mudam no decorrer do ano. Na época de pouca disponibilidade de água (junho a setembro), as árvores decíduas e semidecíduas perdem suas folhas, tornando o dossel mais permeável a luz. Com menor interceptação de luz pelo dossel maior é a quantidade de radiação disponível para as plantas do sub-bosque e também maior a evaporação de água do solo. Nesse período há aumento no déficit hídrico, causando estresse hídrico, por falta de água para as mudas.

Tabela 2 – Espécie da muda, número de indivíduos coletados por parcela, valor de *P50* de cada indivíduo e as variáveis ambientais que eles estavam. RFA = radiação fotossinteticamente ativa

(continua)

Parcela	Espécie do dossel	Espécie da muda	Número de indivíduos	P50 (MPa)	RFA max (μmol m-2 dia-1)	RFA min (μmol m-2 dia-1)	Abertura do dossel máx (%)	Abertura do dossel min (%)	Potencial mátrico min (MPa)	Potencial mátrico max (MPa)
1	Cariniana legalis	Handroanthus vellosi	2	-1.6806	891569	76048	17.27	5.56	-20.294	
		Peltophorum dubium	3	-4.0306						
		Cordia trichotoma	2	-2.3743						
		Handroanthus heptaphyllus	2	-4.2588						
2	Cariniana legalis	Enterolobium contortisiliquum	2	-2.8039	863287	116215	14.55	8.25	-1.617	
		Handroanthus heptaphyllus	1	-3.0498						
		Handroanthus vellosi	1	-2.3223						
		Peltophorum dubium	2	-2.4195						
5	Gallesia integrifolia	Cordia trichotoma	3	-2.4939	1919408	284562	30.03	13.25	-0.382	
		Balfourodendron riedelianum	2	-1.7259						
		Handroanthus heptaphyllus	2	-2.5289						
		Enterolobium contortisiliquum	2	-2.7408						
7	Peltophorum dubium	Cariniana legalis	1	-1.4630	760049	184600	29.04	6.47	-0.688	
		Handroanthus vellosi	1	-1.7495						
9	Handroanthus heptaphyllus	Peltophorum dubium	1	-3.7878	1506408	336706	43.51	9.81		
		Balfourodendron riedelianum	1	-3.7018						
		Handroanthus vellosi	2	-2.5411						
10	Handroanthus heptaphyllus	Cariniana legalis	1	-1.9860	1453666	352471	47.08	10.48		
		Balfourodendron riedelianum	1	-2.7930						
		Peltophorum dubium	2	-3.0919						
11	Balfourodendron riedelianum	Cariniana legalis	2	-1.7000	1689892	201289	26.8	10.62	-0.659	

Tabela 2 – Espécie da muda, número de indivíduos coletados por parcela, valor de *P50* de cada indivíduo e as variáveis ambientais que eles estavam. RFA = radiação fotossinteticamente ativa

									(conclusão)	
Parcela	Espécie do dossel	Espécie da muda	Número de indivíduos	P50 (MPa)	RFA max (μmol m-2 dia-1)	RFA min (μmol m-2 dia-1)	Abertura do dossel máx (%)	Abertura do dossel min (%)	Potencial mátrico min (MPa)	Potencial mátrico max (MPa)
11	<i>Balfourodendron riedelianum</i>	<i>Balfourodendron riedelianum</i>	1	-2.3167	1689892	201289	26.8	10.62	-0.659	
		<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	2	-2.4277						
12	<i>Balfourodendron riedelianum</i>	<i>Cordia trichotoma</i>	2	-2.8211	1866651	351988	28.95	10.1	-0.124	
		<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	2	-3.8571						
13	<i>Balfourodendron riedelianum</i>	<i>Cariniana legalis</i>	2	-2.5474	2034749	187533	28.38	10.74	-0.189	
		<i>Peltophorum dubium</i>	1	-3.9268						
		<i>Cariniana legalis</i>	1	-1.3021						
		<i>Cordia trichotoma</i>	2	-3.2081						
14	<i>Peltophorum dubium</i>	<i>Balfourodendron riedelianum</i>	3	-2.2718	1588874	460574	44.67	12.25	-0.146	-0.124
		<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	1	-2.6567						
		<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	1	-2.3646						
		<i>Handroanthus vellosi</i>	3	-2.2774						
16	<i>Handroanthus vellosi</i>	<i>Peltophorum dubium</i>	1	-4.0890	1287415	344169	50.03	6.65	-9.203	
		<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	1	-4.7477						
17	<i>Handroanthus vellosi</i>	<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	1	-4.1145	1594679	607761	47.56	10.58	-8.057	
		<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	2	-2.7153						
19	<i>Cordia trichotoma</i>	<i>Cariniana legalis</i>	1	-2.7581	2068661	314817	42.46	10.49	-7.716	
		<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	1	-2.9899						
		<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	1	-2.3165						

2.3.2 Características do xilema

O diâmetro hidráulico dos vasos variou de 33 μm (*B. riedelianum*) a 110 μm (*P. dubium*). A densidade de vasos variou de 9 vasos/ mm^2 (*E. contortisiliquum*) a 140,2 vasos/ mm^2 (*B. riedelianum*). A menor densidade do lenho foi encontrada na espécie *E. contortisiliquum*, sendo igual a 0,16 g/cm^3 . Já a maior densidade do lenho foi igual a 0,70 g/cm^3 na espécie *H. heptaphyllus*. Para a fração da abertura da pontuação houve variação entre 0,02 em *H. vellosi* e 0,24 para *E. contortisiliquum*.

A densidade do lenho e a fração da abertura da pontuação variaram em função do ambiente onde as plantas se desenvolveram. A densidade do lenho das mudas está negativamente correlacionada com taxa de abertura máxima do dossel ($\beta = -0.002$, $p = 0.04$), ou seja, quanto maior a abertura menor a densidade da madeira das espécies. Já a fração da abertura da pontuação está positivamente correlacionada pela disponibilidade de radiação fotossinteticamente ativa ($\beta = 0.000001$, $p = 0.008$), sendo assim quanto menor é a disponibilidade de radiação menor é a fração da abertura.

A densidade do lenho está negativamente e fortemente correlacionada com o diâmetro dos vasos ($p = 2.006e^{-05}$; $\text{cor} = -0.62$), e positivamente e fortemente correlacionada com a densidade de vasos ($p = 6.34e^{-06}$; $\text{cor} = 0,65$). O diâmetro hidráulico está negativamente e fortemente correlacionado com a densidade de vasos ($p = 5,394e^{-10}$; $\text{cor} = -0,80$). Assim, o xilema com vasos de maior diâmetro tende a ter menor número de vasos e menor densidade do lenho. Bem como o xilema que apresenta maior densidade tende a apresentar vasos de menor diâmetro e maior densidade de vasos. Podemos observar a relação negativa entre o diâmetro dos vasos e a densidade dos vasos nas Figuras S2.1 a S2.7.

A fração de abertura da pontuação está negativamente correlacionada tanto com o diâmetro hidráulico do vaso ($p = 3,284e^{-05}$; $\text{cor} = 0,61$) como também com a densidade da madeira ($p = 0,005$; $\text{cor} = -0,43$). O xilema com vasos de diâmetro hidráulico maior tem densidade do lenho menor e uma maior fração de abertura de pontuação.

2.3.3 Relação entre o P50 e as características da madeira

A vulnerabilidade do xilema ao embolismo ($P50$) é influenciada pela densidade do lenho e a fração de abertura da pontuação intervascular (R^2 marginal = 0.18, R^2 condicional = 0.53). A densidade do lenho ($\beta = 2.98$, $p = 0,01$, Figura 1) e a fração de

abertura da pontuação intervacular ($\beta = 0.63$, $p = 0,02$, Figura 2) são responsáveis por explicar 18% da variação do $P50$ das mudas. Hierarquizando as variáveis anatômicas, podemos afirmar que a densidade do lenho explicou a maior parte da variação do valor de $P50$ explicada pelo modelo (56%), enquanto a fração da abertura da pontuação explicou 43% da variação total explicada pelo modelo (Figura 3).

A densidade da madeira é inversamente proporcional ao valor de $P50$, sendo assim quanto maior a densidade do lenho da muda maior a resistência ao embolismo, uma vez que conforme o valor de densidade aumenta o valor de $P50$ tende a ser mais negativo. A fração da abertura da pontuação afetou negativamente o $P50$. Quanto maior a fração da abertura da pontuação mais resistente ao embolismo o xilema se apresenta.

Figura 1 - Gráfico dos resíduos parciais evidenciando a variação da vulnerabilidade do xilema ao embolismo (P_{50}) em relação a densidade do lenho das mudas

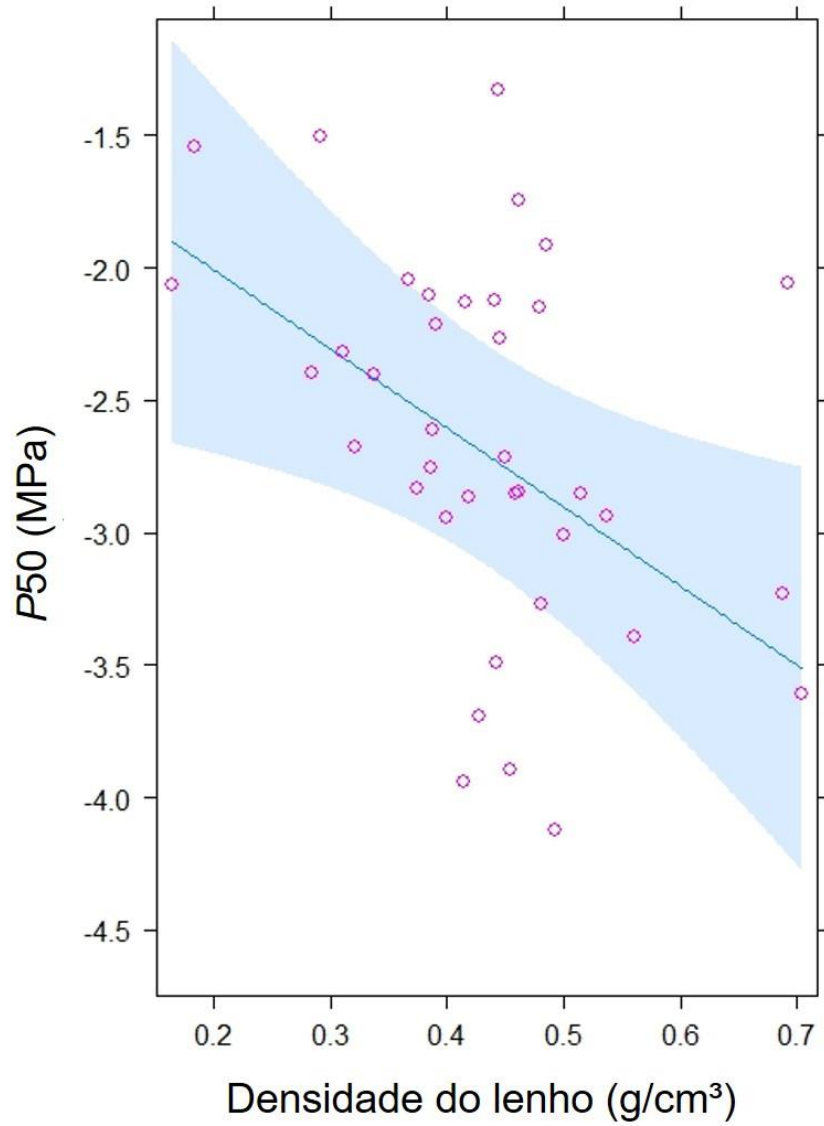


Figura 2 - Gráfico dos resíduos parciais do modelo evidenciando a variação da vulnerabilidade do xilema ao embolismo (P_{50}) em relação a fração da abertura da pontuação (transformação aplicando “log” para a normalidade dos dados)

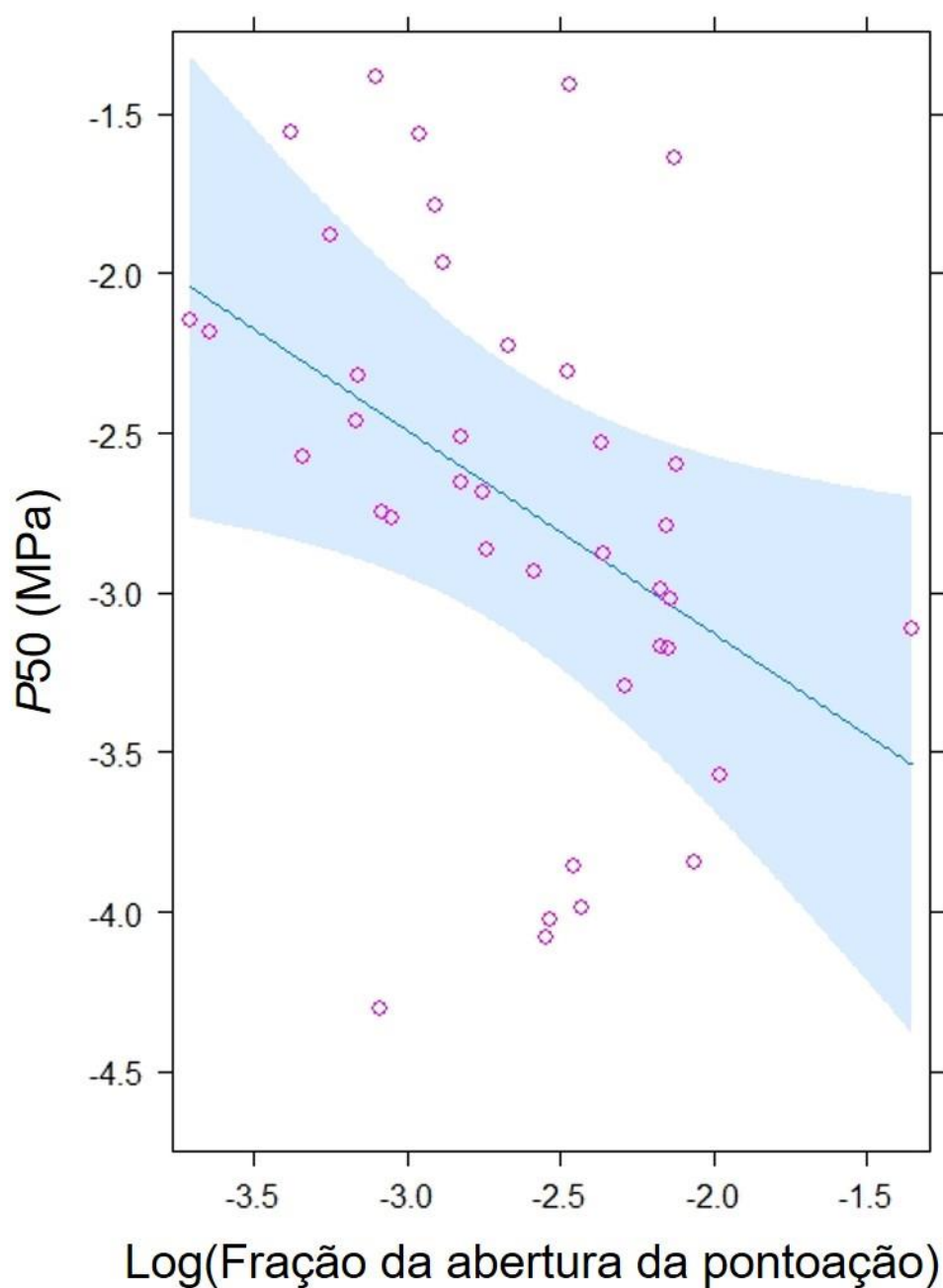
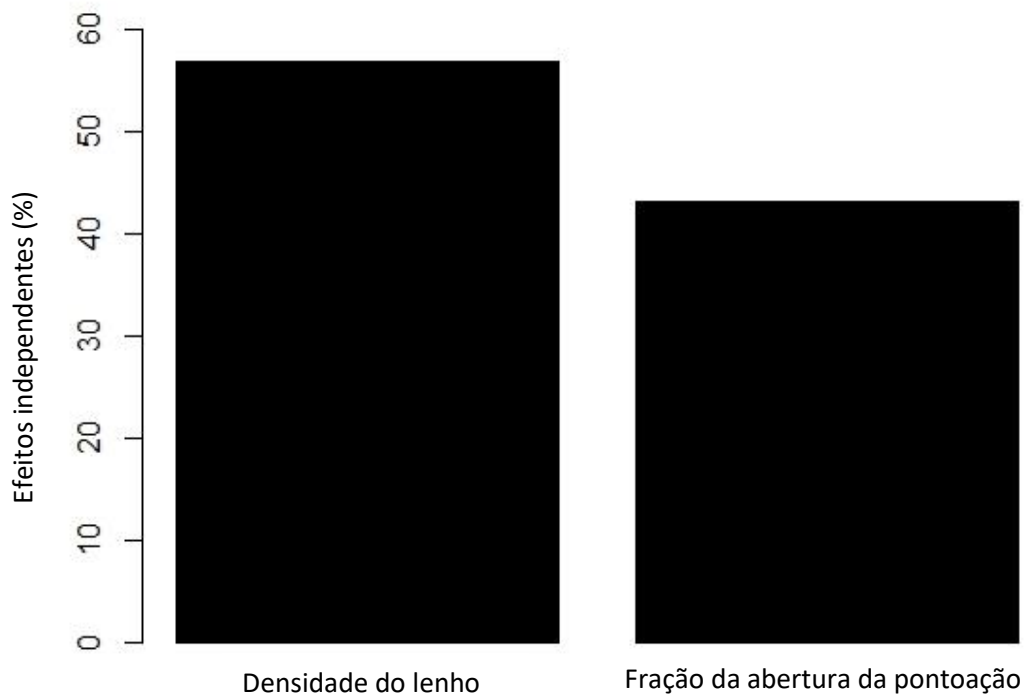


Figura 3 - Gráfico de hierarquização das variáveis preditoras do modelo. Densidade do lenho foi responsável por explicar 56% da variação da vulnerabilidade do xilema ao embolismo. A fração da abertura da pontoação explicou 43% da variação da vulnerabilidade do xilema



2.4 DISCUSSÃO

Nossos resultados mostram que a abertura do dossel junto com a disponibilidade de radiação fotossinteticamente ativa influenciam em características madeira e consequentemente na resistência do xilema ao embolismo. O aumento da permeabilidade do dossel (maior abertura do dossel) e a maior exposição à radiação luminosa (radiação fotossinteticamente ativa) parecem resultar em xilema com menor resistência ao embolismo.

A disponibilidade de luz afeta negativamente a resistência do xilema ao embolismo. Em um ambiente sombreado, a fotossíntese é ineficiente e, assim, as plantas investem pouco no crescimento secundário e consequentemente na produção de tecidos condutores (TRUGMAN et al., 2018). Com a taxa de crescimento menor a densidade do lenho tende a ser maior (POORTER et al., 2010; SANTIAGO et al., 2004). Logo, plantas que crescem sob dossel com grande cobertura, ou seja, com pouca quantidade de luz disponível, apresentam uma taxa de crescimento menor. A taxa de crescimento menor ocasiona mudanças em características anatômicas do xilema e consequentemente na resistência do xilema ao embolismo.

A densidade do lenho das espécies foi negativamente relacionada com a resistência ao embolismo, e assim a maior densidade configura em uma menor vulnerabilidade do xilema ao embolismo. As paredes das células do xilema secundário apresentam espessamento e são reforçadas com lignina o que aumenta a resistência à pressão negativa que as células deste tecido estão submetidas (HACKE et al., 2001). Para evitar o colapso das células condutoras e interrupção da condução ascendente de água, as paredes das células do xilema secundário necessitam suportar pressões negativas e assim, paredes mais espessas seriam mais favoráveis (VENTURAS; SPERRY; HACKE, 2017). Paredes celulares espessas resultam em maior densidade do lenho da espécie. Essa propriedade física da madeira está ecologicamente relacionada com resistência ao embolismo, assim como fração da abertura da pontoação.

A fração da abertura da pontoação intervascular tem relação negativa com a resistência ao embolismo, sendo assim quanto maior a fração de abertura da pontoação menor a resistência ao embolismo. O valor de fração da abertura da

pontoação está diretamente relacionado com o tamanho da abertura da pontoação (WU et al., 2020). Uma menor fração da abertura da pontoação impede a deflexão da membrana da pontoação, pois a abertura da pontoação é menor e a pressão negativa sob a membrana da pontoação também é menor (LENS et al., 2011). O tamanho da abertura da pontoação é importante para a resistência ao embolismo uma vez que a membrana pode ser rompida com maior facilidade em uma maior abertura de pontoação (JANSEN; CHOAT; PLETTERS, 2009). Essa característica está ligada ao espalhamento das bolhas de ar nos vasos condutores. Evitar esse espalhamento é o que define a resistência ao embolismo pelas pontoações intervaskulares.

No presente estudo verificamos que a densidade do lenho das mudas está negativamente correlacionada com o diâmetro dos vasos e positivamente relacionada com a densidade de vasos. Isso indica que quanto menor a densidade do lenho maior é o diâmetro dos vasos e menor a sua densidade. Vasos condutores de maior diâmetro são considerados menos seguros para a condução de água, uma vez que as forças que asseguram a integridade da coluna de água são mais fracas (VENTURAS; SPERRY; HACKE, 2017). Vasos de maior diâmetro aumentam a condutividade de água (POORTER et al., 2010), isso caracteriza um xilema mais capaz de conduzir um grande volume de água. Eficiência na condutividade hidráulica do xilema está inversamente relacionada com segurança da condutividade, sendo que um xilema mais eficiente é mais vulnerável ao embolismo (GUET et al., 2015). Plantas com maior eficiência na condução de água apresentam lenho com menor densidade e de uma forma geral isso está relacionado com uma taxa de crescimento mais rápida da planta (TRUGMAN et al., 2018).

De uma forma geral, quanto mais rápido é o crescimento do vegetal menor é a densidade do lenho (POORTER et al., 2010; SANTIAGO et al., 2004). Plantas com lenho menos denso são mais vulneráveis ao embolismo (LI et al., 2018). A disponibilidade de luz tem relação positiva com a taxa de crescimento da planta, sendo assim quanto mais luz, maior a taxa de crescimento e menor a densidade do lenho (POORTER et al., 2010). A disponibilidade de luz ao influenciar o crescimento do vegetal, também influencia em características celulares do xilema. Plantas em ambiente com grande iluminação tendem a ter vasos mais largos e em menor densidade (HOFFMANN; SCHWEINGRUBER, 2002). Assim como nossos resultados, temos então que uma planta lenhosa que cresce em ambiente com grande

disponibilidade de luz tende a ter menor densidade do lenho, vasos mais largos e em menor densidade o que ocasiona em xilema mais vulnerável ao embolismo.

2.5 CONCLUSÃO

Nossos resultados indicam que a disponibilidade de luz (na forma de abertura do dossel e a disponibilidade de radiação fotossinteticamente ativa) influencia diretamente na vulnerabilidade do xilema ao embolismo. A densidade do xilema sendo negativamente relacionada com a abertura do dossel e também negativamente relacionada com o *P50* indica que em ambientes mais sombreados a densidade do xilema é maior o que confere uma menor vulnerabilidade ao embolismo.

As pontoações intervasculares também são influenciadas pela disponibilidade de luz, tendo efeito positivo com a radiação fotossinteticamente ativa. Sendo assim podemos concluir que quanto menor a disponibilidade de radiação menor é a abertura da pontoação, o que dificulta o espalhamento do embolismo pelo xilema. Uma menor área de abertura da pontoação intervascular diminui a pressão na membrana da pontoação, o que impede que a membrana sofra danos devido a deflexão e impeça que as bolhas de gases passem de um vaso para o outro.

2.6 MATERIAL SUPLEMENTAR

Figura 4 - Fotomicrografias do lenho da espécie *Handroanthus vellosi* separadas por parcela. A e B: Parcela 1. C: Parcela 5. D: Parcela 9. E e F: Parcela 10. G, H e I: Parcela 14. Barra de escala = 100 μ m. Pode-se notar que visualmente as imagens A e B apresentam menor diâmetro dos vasos do que as demais imagens. Também se nota que as imagens C E e F apresentam maior diâmetro de vasos que as demais

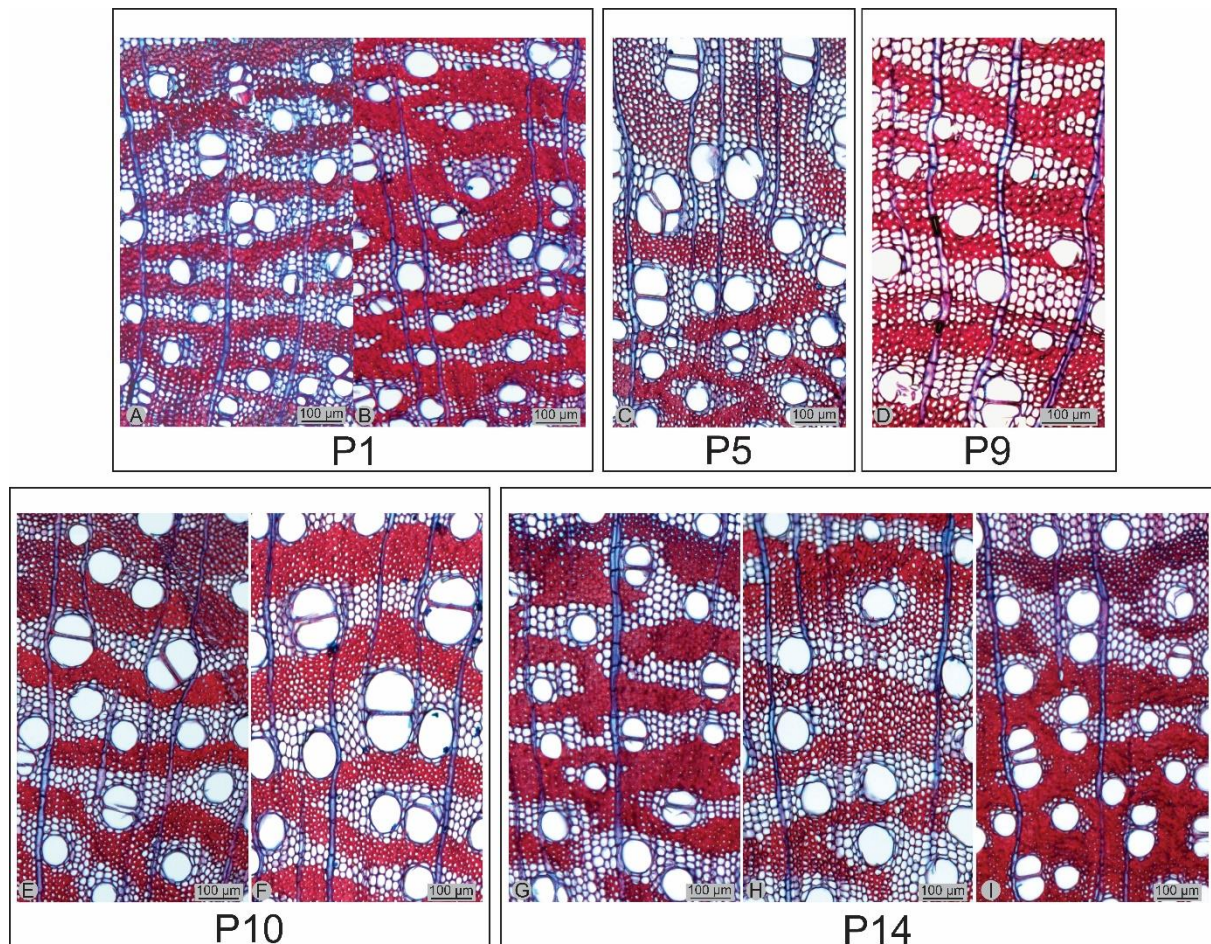


Figura 5 - Fotomicrografias do lenho da espécie *Peltophorum dubium* separadas por parcela. A, B e C: Parcela 1. D e E: Parcela 5. F: Parcela 9. G e H: Parcela 11. I: Parcela 14. J: Parcela 16 Barra de escala = 100 μm . Pode-se notar que as imagens A B C G H e I apresentam vasos condutores com menor diâmetro, as imagens D E e F apresentam vasos de maior diâmetro e a imagem J apresenta maior densidade de vasos

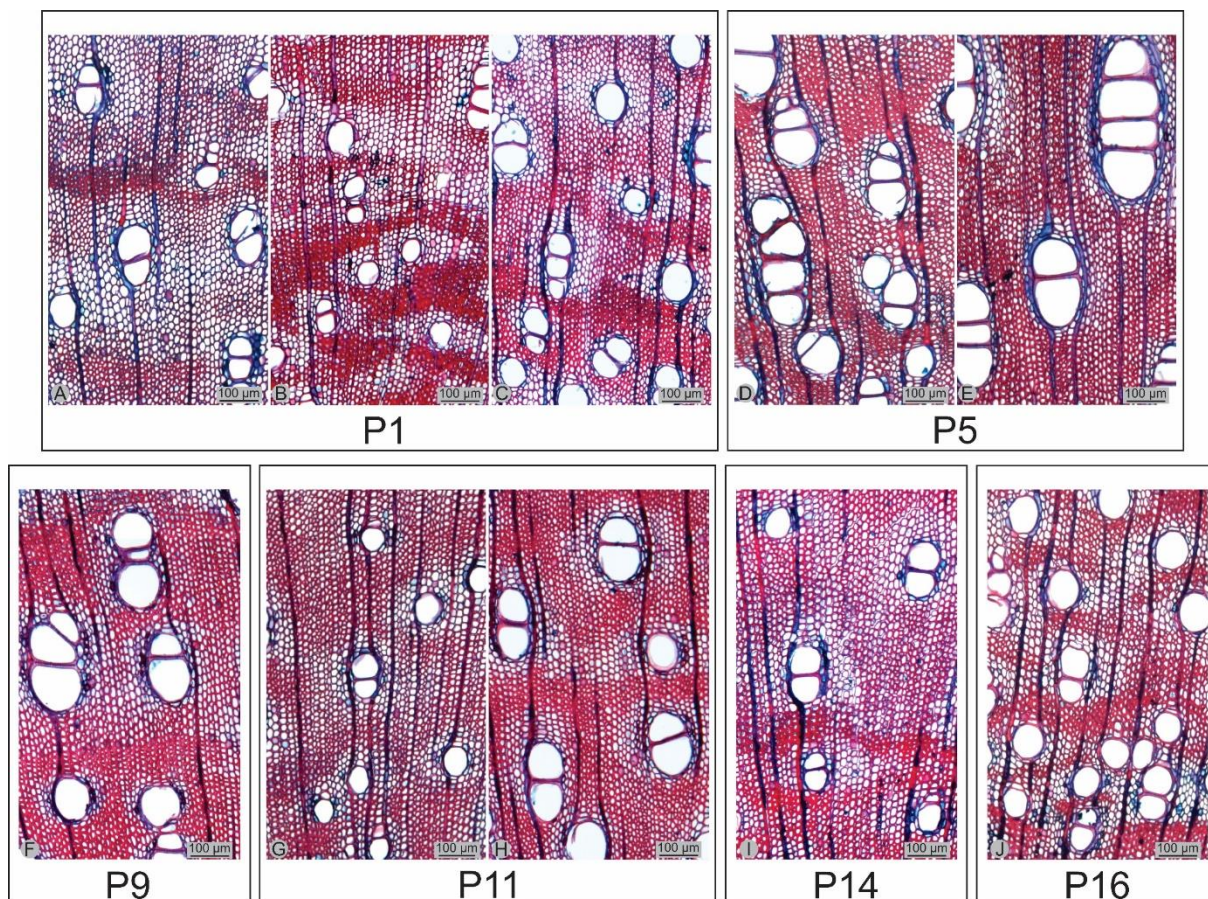


Figura 6 - Fotomicrografias do lenho da espécie *Carianiana legalis* separadas por parcela. A: Parcela 7. B: Parcela 10. C e D: Parcela 11. E e F: Parcela 13. G: Parcela 14. H: Parcela 19. Barra de escala = 100 μ m. Pode ser notado que nas imagens A e G os vasos apresentam menor diâmetro e maior densidade dos vasos. Nas imagens C D E e F os vasos condutores apresentam maior diâmetro e em menor densidade. As imagens B e H apresentam vasos com maior diâmetro e alta densidade de vasos

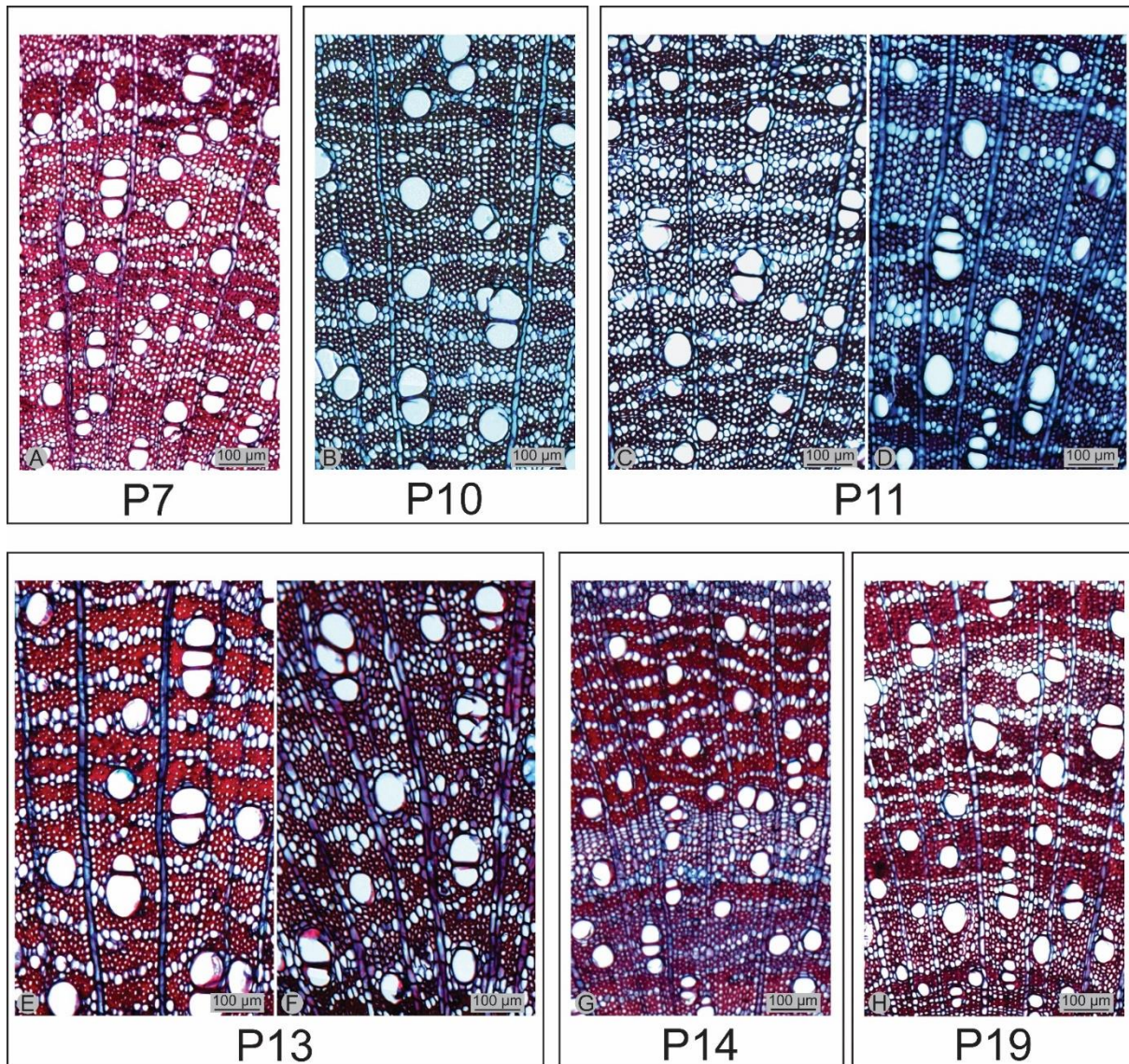


Figura 7 - Fotomicrografias do lenho da espécie *Cordia trichotoma* separadas por parcela. A e B: Parcela 1. C, D e E Parcela 5. F e G: Parcela 12. H e I: Parcela 14. Barra de escala = 100 μ m. Podemos notar que as imagens A B H e I apresentam vasos condutores de menor diâmetro comparados aos vasos condutores presentes nas imagens C D E F e G

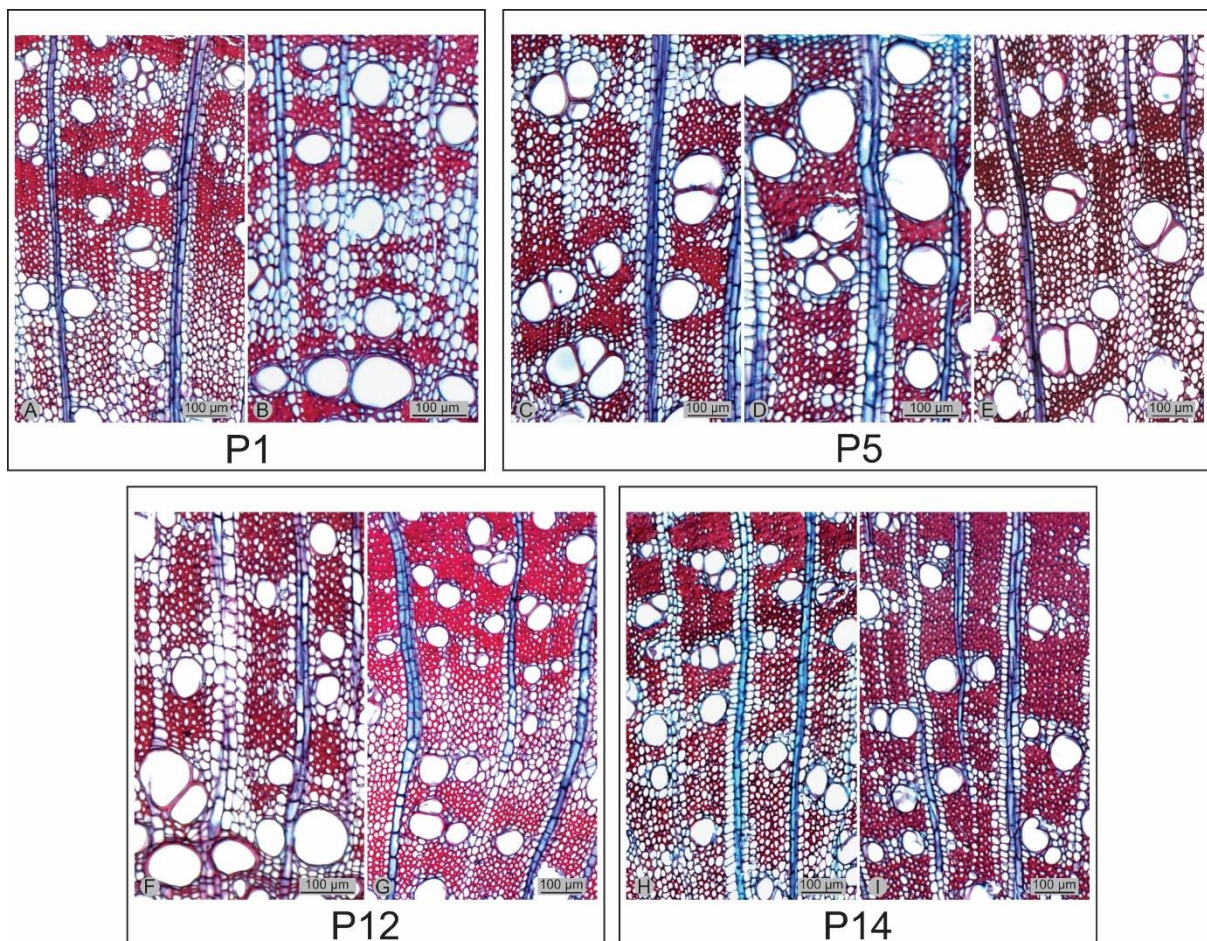


Figura 8 - Fotomicrografias do lenho da espécie *Balfourodendron riedelianum* separadas por parcela. A e B: Parcela 5. C: Parcela 9. D: Parcela 10. E: Parcela 11. F, G e H: Parcela 14. Barra de escala = 100 μ m. Notar que a imagem E apresentam vasos de menor diâmetro e em menor densidade que as demais imagens

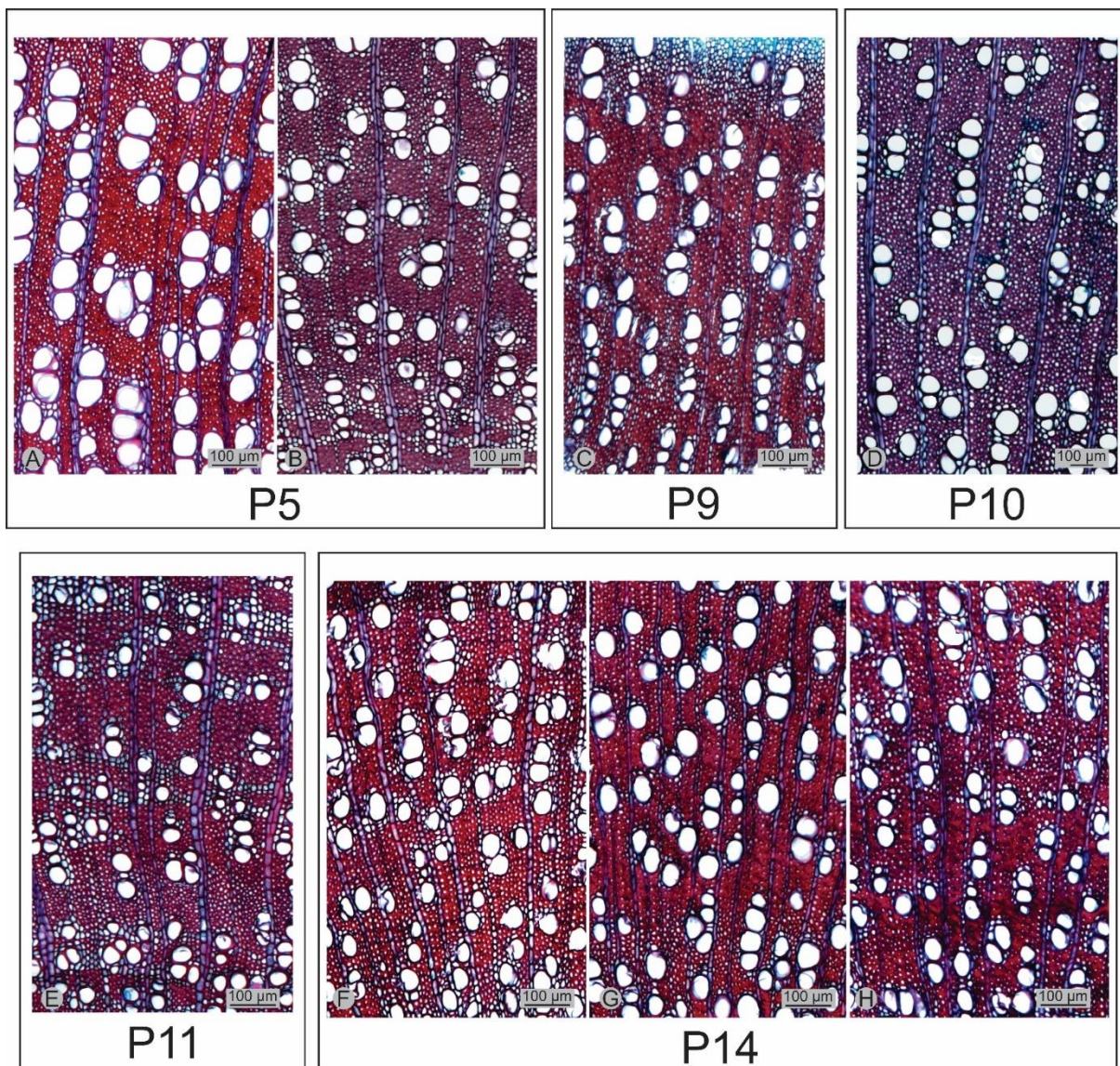


Figura 9 - Fotomicrografias do lenho da espécie *Handroanthus heptaphyllus* separadas por parcela. A: Parcela 2. B: Parcela 14. C: Parcela 16. D: Parcela 17. E: Parcela 19. F e G: Parcela 1. H e I: Parcela 5. J e K: Parcela 12. Barra de escala = 100 μ m. Pode-se notar que as imagens B H e I apresentam maiores diâmetros de vasos que as outras amostras

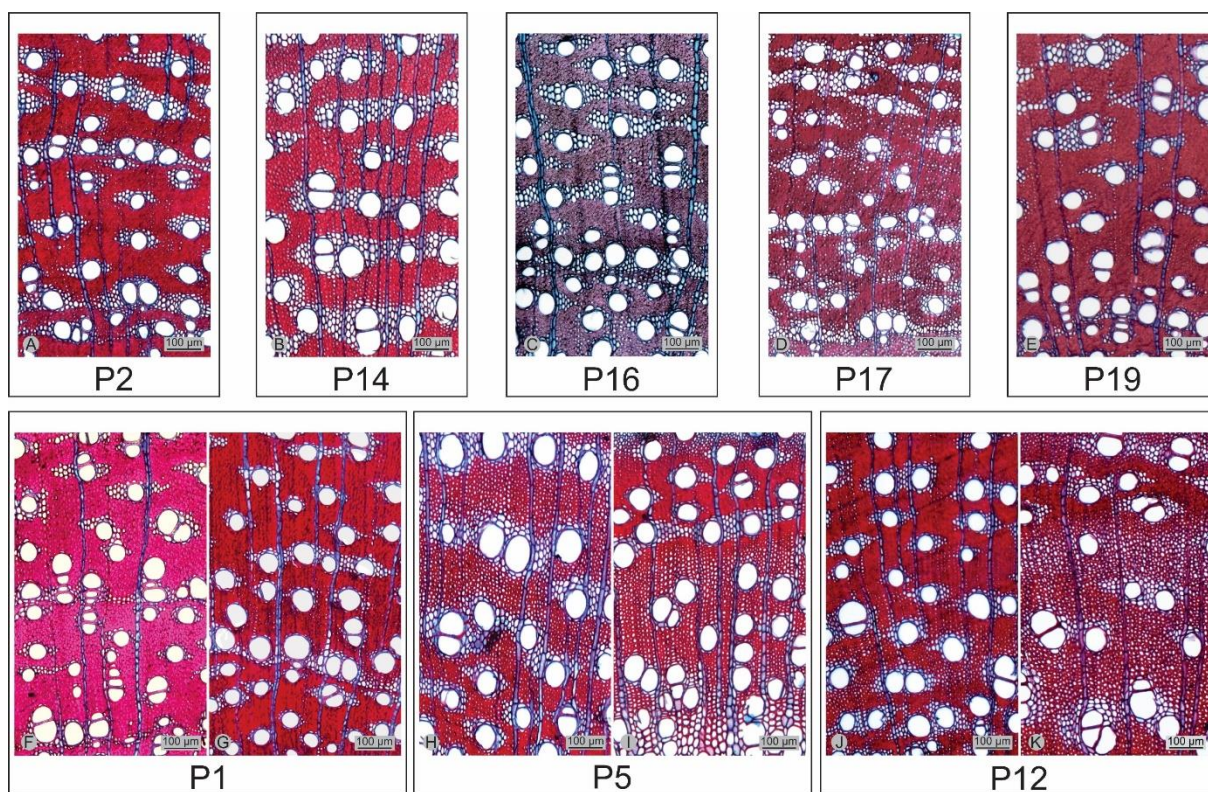
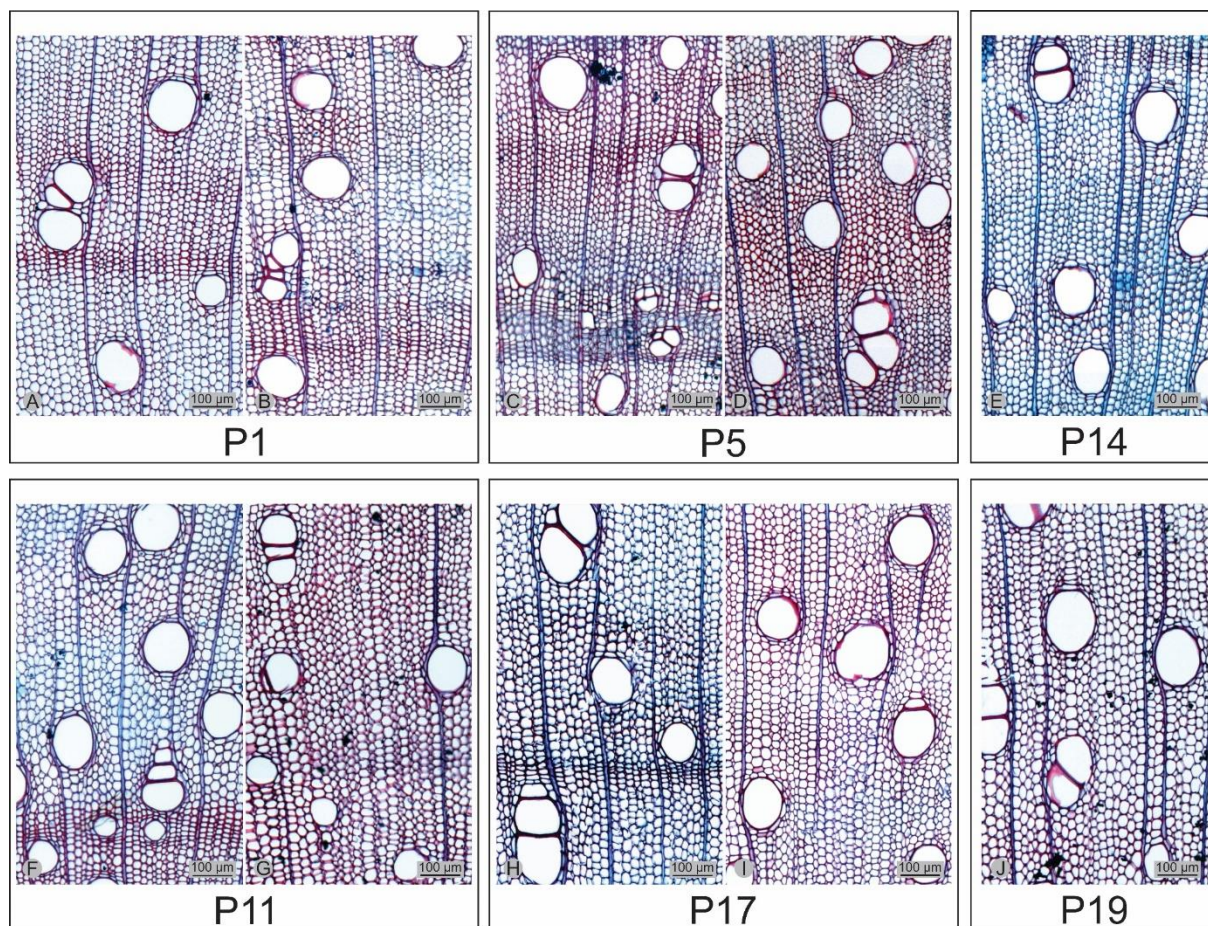


Figura 10 - Fotomicrografias do lenho da espécie *Enterolobium contortisiliquum* separadas por parcela. A e B: Parcela 1. C e D: Parcela 5. E: Parcela 14. F e G: Parcela 11. H e I: Parcela 17. J: Parcela 19. Barra de escala = 100 μ m. Visualmente as imagens C D F e G apresentam maior densidade de vasos que as demais. Nas imagens E H I e J a densidade de vasos são similares. Já A e B apresentam vasos com menor diâmetro e menor densidade



REFERÊNCIAS

- ARAÚJO, D. et al. Variação genética para caracteres silviculturais em progenies de polinização aberta de *Astronium graveolens* Jacq. (ANACARDIACEAE). **Cerne**, v. 20, n. 1, p. 61–68, 2014.
- BAERDEMAEKER, N. J. F. DE et al. Sugars from woody tissue photosynthesis reduce xylem vulnerability to cavitation. **New Phytologist**, v. 216, p. 720–727, 2017.
- BARIGAH, T. S. et al. Irradiance-induced plasticity in the hydraulic properties of saplings of different temperate broad-leaved forest tree species. **Tree Physiology**, v. 26, p. 1505–1516, 2006.
- BARTLETT, M. K. et al. The correlations and sequence of plant stomatal, hydraulic, and wilting responses to drought. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 113, n. 46, p. 13098–13103, 2016.
- BLACKMAN, C. J. et al. Drought response strategies and hydraulic traits contribute to mechanistic understanding of plant dry-down to hydraulic failure. **Tree Physiology**, v. 39, n. 6, p. 910–924, 2019.
- BLACKMAN, C. J.; BRODRIBB, T. J.; JORDAN, G. J. Leaf hydraulic vulnerability influences species' bioclimatic limits in a diverse group of woody angiosperms. **Oecologia**, v. 168, n. July, p. 1–10, 2012.
- BRODERSEN, C. R. et al. Functional Status of Xylem Through Time. **Annual Review of Plant Biology**, v. 70, n. 1, p. 407–433, 2019.
- BRODRIBB, T. J. Progressing from 'functional' to mechanistic traits. **New Phytologist**, v. 215, n. 1, p. 9–11, 2017.
- BRODRIBB, T. J.; COCHARD, H. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. **Plant Physiology**, v. 149, n. January, p. 575–584, 2009.
- BRODRIBB, T. J.; FEILD, T. S. Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: Evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. **Plant, Cell and Environment**, v. 23, n. 12, p. 1381–1388, 2000.
- BRODRIBB, T. J.; HOLBROOK, N. M.; GUTIÉRREZ, M. V. Hydraulic and photosynthetic co-ordination in seasonally dry tropical forest trees. **Plant, Cell and Environment**, v. 25, n. 11, p. 1435–1444, 2002.
- CHOAT, B. et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. **Nature**, v. 491, p. 752–755, 2012.
- CHOAT, B. et al. Triggers of tree mortality under drought. **Nature**, v. 558, n. 7711, p. 531–539, 2018.
- COCHARD, H. et al. Methods for measuring plant vulnerability to cavitation: A critical review. **Journal of Experimental Botany**, v. 64, n. 15, p. 4779–4791, 2013.

COCHARD, H. The basics of plant hydraulics. **Journal of Plant Hydraulics**, v. 1, p. 001, 2014.

COCHARD, H.; LEMOINE, D.; DREYER, E. The effects of acclimation to sunlight on the xylem vulnerability to embolism in *Fagus sylvatica* L. **Plant Cell and Environment**, v. 22, p. 101–108, 1999.

CRISP, P. A. et al. Reconsidering plant memory : Intersections between stress recovery , RNA turnover , and epigenetics. **Science Advances**, v. 2, n. February, p. 1–14, 2016.

DICKISON, W. C. **Integrative Plant Anatomy**. [s.l: s.n.]. v. First edit

FLETA-SORIANO, E.; MUNNÉ-BOSCH, S. Stress memory and the inevitable effects of drought: A physiological perspective. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, n. FEB2016, p. 1–6, 2016.

FRAZER, G. W.; CANHAM, C. D.; LERTZMAN, K. P. **Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation**New YorkSimon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, , 1999.

FU, P. L. et al. Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. **Annals of Botany**, v. 110, n. 1, p. 189–199, 2012.

GANDOLFI, S.; JOLY, C. A.; RODRIGUES, R. R. Permeability - Impermeability: Canopy trees as biodiversity filters. **Scientia Agricola**, v. 64, n. 4, p. 433–438, 2007.

GANDOLFI, S.; JOLY, C. A.; RODRIGUES, R. R. Permeability-impermeability: canopy trees as biodiversity filters. **Scientia Agricola**, v. 64, n. 2, p. 433–438, 2009.

GUET, J. et al. Stem xylem resistance to cavitation is related to xylem structure but not to growth and water-use efficiency at the within-population level in *Populus nigra* L. **Journal of Experimental Botany**, v. 66, n. 15, p. 4643–4652, 2015.

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

HOFFMANN, S.; SCHWEINGRUBER, F. H. Light shortage as a modifying factor for growth dynamics and wood anatomy in young deciduous trees. **IAWA Journal**, v. 23, n. 2, p. 121–141, 2002.

HOLDRIDGE, L. R. Determination of world plant formations from simple climatic data. **Science**, v. 105, p. 367–368, 1947.

JANSEN, S.; CHOAT, B.; PLETTERS, A. Morphological variation of intervessel pit membranes and implications to xylem function in angiosperms 1. **American Journal of Botany**, v. 96, n. 2, p. 409–419, 2009.

JOHNSON, D. M. et al. Co-occurring woody species have diverse hydraulic

strategies and mortality rates during an extreme drought. **Plant Cell and Environment**, v. 41, n. 3, p. 576–588, 2018.

KÖRNER, C. No need for pipes when the well is dry—a comment on hydraulic failure in trees. **Tree Physiology**, v. 39, n. 5, p. 695–700, 2019.

LARTER, M. et al. Extreme Aridity Pushes Trees to Their Physical Limits 1. **Plant Physiology**, v. 168, n. July, p. 804–807, 2015.

LARTER, M. et al. Aridity drove the evolution of extreme embolism resistance and the radiation of conifer genus *Callitris*. **New Phytologist**, v. 215, p. 97–112, 2017.

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

LEUFEN, G.; NOGA, G.; HUNSCHE, M. Drought Stress Memory in Sugar Beet: Mismatch Between Biochemical and Physiological Parameters. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 35, n. 3, p. 680–689, 2016.

LI, X. et al. Tree hydraulic traits are coordinated and strongly linked to climate-of-origin across a rainfall gradient. **Plant Cell and Environment**, v. 41, n. 3, p. 646–660, 2018.

MANTOAN, L. P. B. et al. Rapid dehydration induces long-term water deficit memory in sorghum seedlings: advantages and consequences. **Environmental and Experimental Botany**, v. 180, n. September, 2020.

MCDOWELL, N. G.; BRODRIBB, T. J.; NARDINI, A. Hydraulics in the 21st century. **New Phytologist**, v. 224, n. 2, p. 537–542, 2019.

NOBIS, M.; HUNZIKER, U. Automatic thresholding for hemispherical canopy-photographs based on edge detection. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 128, p. 243–250, 2005.

OLSON, M. E. et al. Plant height and hydraulic vulnerability to drought and cold. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 115, n. 29, p. 7551–7556, 2018.

PEREIRA, L. et al. Plant pneumatics: Stem air flow is related to embolism - new perspectives on methods in plant hydraulics. **New Phytologist**, v. 211, n. 1, p. 357–370, 2016.

PEREIRA, L. et al. Using the Pneumatic method to estimate embolism resistance in species with long vessels : A commentary on the article “ A comparison of five methods to assess embolism resistance in trees ”. **Forest Ecology and Management**, v. 479, p. 2019–2021, 2021.

PLAVCOVÁ, L.; HACKE, U. W. E. G.; SPERRY, J. S. Linking irradiance-induced changes in pit membrane ultrastructure with xylem vulnerability to cavitation. **Plant Cell and Environment**, v. 34, p. 501–513, 2011.

POORTER, L. et al. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. **New Phytologist**, v. 185, n. 2, p. 481–492, 2010.

SANTIAGO, L. S. et al. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. **Oecologia**, v. 140, n. 4, p. 543–550, 2004.

SCHLICHTING, C. The Evolution of Phenotypic Plasticity in Plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 17, n. 1, p. 667–693, 1986.

SIMEONE, C. et al. Coupled ecohydrology and plant hydraulics modeling predicts ponderosa pine seedling mortality and lower treeline in the US Northern Rocky Mountains. **New Phytologist**, v. 221, n. 4, p. 1814–1830, 2018.

SOUZA, F. M.; GANDOLFI, S.; RODRIGUES, R. R. Deciduousness influences the understory community in a semideciduous tropical forest. **Biotropica**, v. 46, n. 5, p. 512–515, 2014.

TOGNETTI, R.; MICHELOZZI, M.; BORGHETTI, M. Response to light of shade-grown beech seedlings subjected to different watering regimes. **Tree Physiology**, v. 14, p. 751–758, 1994.

TRUEBA, S. et al. Vulnerability to xylem embolism as a major correlate of the environmental distribution of rain forest species on a tropical island. **Plant Cell and Environment**, v. 40, n. 2, p. 277–289, 2017.

TRUGMAN, A. T. et al. Tree carbon allocation explains forest drought-kill and recovery patterns. **Ecology Letters**, v. 21, n. 10, p. 1552–1560, 2018.

VENTURAS, M. D.; SPERRY, J. S.; HACKE, U. G. Plant xylem hydraulics: What we understand, current research, and future challenges. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 59, n. 6, p. 356–389, 2017.

WALTER, J. et al. Do plants remember drought? Hints towards a drought-memory in grasses. **Environmental and Experimental Botany**, v. 71, n. 1, p. 34–40, 2011.

WALTER, J. et al. Ecological stress memory and cross stress tolerance in plants in the face of climate extremes. **Environmental and Experimental Botany**, v. 94, p. 3–8, 2013.

WILLIAMSON, G. B.; WIEMANN, M. C. Measuring wood specific gravity...correctly. **American Journal of Botany**, v. 97, n. 3, p. 519–524, 2010.

WU, M. et al. Root xylem in three woody angiosperm species is not more vulnerable to embolism than stem xylem. **Plant Soil**, 2020.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nossas hipóteses iniciais eram todas relacionadas a disponibilidade de água no solo, surpreendentemente essa variável ambiental não foi significativa em nenhum dos capítulos desta tese. A disponibilidade de luz foi a variável ambiental que mais afetou a vulnerabilidade do xilema ao embolismo. A sazonalidade de abertura do dossel afetou positivamente a resistência do xilema, mostrando que a mudança na disponibilidade de luz tem efeito na sobrevivência do vegetal. Eventos recorrentes de estresse tornam a planta mais resistente ao embolismo pois a planta é capaz de responder mais eficientemente ao ambiente.

A luz também afetou características do xilema das mudas. A densidade do xilema foi negativamente relacionada com a abertura do dossel e positivamente relacionada com a resistência ao embolismo, indicando que em ambientes com menor disponibilidade de luz a densidade do xilema é maior resultando em menor vulnerabilidade. As pontoações intervasculares tiveram efeito positivo da radiação fotossinteticamente ativa. Sendo assim quanto menor a disponibilidade de radiação menor é a abertura da pontoação, que dificulta o espalhamento do embolismo pelo xilema. Uma menor abertura da pontoação intervascular diminui a deflexão da membrana da pontoação, pois a pressão nela é menor. Uma menor pressão na membrana da pontoação impede que ela sofra danos e assim impeça que as bolhas de gases se espalhem pelo xilema e prejudique a condutividade de água.

REFERÊNCIAS

- ARAÚJO, D.; SEBBENN, A.; ZANATTO, A. Variação genética para caracteres silviculturais em progenies de polinização aberta *Astronium graveolens* Jacq. (ANACARDIACEAE). **CERNE**, v. 20, n. 1, p. 61–68, 2014.
- AYUP, M. et al. Xylem anatomy and hydraulic traits of two co-occurring riparian desert plants. **IAWA J.**, v. 36, n. 1, p. 69-83, 2015.
- BOSIO, F.; SOFFIATTI, P.; BORGER, M.R.T. Ecological wood anatomy of *Miconia sellowiana* (Melastomataceae) in three vegetation types of Paraná state, Brazil. **IAWA J.**, v. 31(2), p. 179- 190. 2010.
- BRODRIBB, T.J. et al. Conifer species adapt to low-rainfall climates by following one of two divergent pathways. **P Natl Acad Sci USA**, v. 111, n. 40, p. 14489-14493, 2014.
- BUKATSCH, F. Bemerkungen zur Doppelfärbung: Astrablau-Safranin. **Mikrokosmos** v. 61, p. 255, 1972.
- CARLQUIST, S. Vessel grouping in Dicotyledon wood: significance and relationship to imperforate tracheary elements. **Aliso**, v.10, p. 505–525, 1984
- CHOAT, B. et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. **Nature**, v. 491, p. 752–755, 2012.
- DICKISON, W.C. **Integrative plant anatomy**. Harcourt Academic Press, San Diego, 2000.
- DÓRIA, L.C. et al. Do woody plants of the Caatinga show a higher degree of xeromorphism than in the Cerrado? **Flora**, v. 224, p. 244-251, 2016.
- FERNANDEZ, M.E. et al. Adaptability to climate change in forestry species: drought effects on growth and wood anatomy of ponderosa pines growing at different competition levels. **For Syst**, v. 21(1), p. 162-173. 2012.
- FICHTLER, E.; WORBES, M. Wood anatomical variables in tropical trees and their relation to site conditions and individual tree morphology. **IAWA J.**, v. 33(2), p. 119-140. 2012.
- FRANKLIN, G.L. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. **Nature**, v. 155, p. 51, 1945.
- FRAZER, G. W.; CANHAM, C. D.; LERTZMAN, K. P. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. **Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies**, Millbrook, New York, v. 36, 1999.
- GANDOLFI, S.; JOLY, C. A.; LEITÃO FILHO, H. DE F. “Gaps of deciduousness”: cyclical gaps in tropical forests. **Sci Agr**, v. 66, n. 2, p. 280–284, 2009.

GANDOLFI, S.; JOLY, C. A.; RODRIGUES, R. R. R. Permeability - impermeability: canopy trees as biodiversity filters. **Sci Agr**, v. 64, n. 4, p. 433–438, 2007.

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

GUET, J. et al.. Stem xylem resistance to cavitation is related to xylem structure but not to growth and water-use efficiency at the within-population level in *Populus nigra* L. **J Exp Bot**, v. 66, n. 15, p. 4643-4652, 2015.

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

HOFFMANN, S.; SCHWEINGRUBER, F.H. Light shortage as a modifying factor for growth dynamics and wood anatomy in young deciduous trees. **IAWA J.**, v. 23(2), p. 121-141. 2002.

HOLDRIDGE, L.R. Determination of world plant formations from simple climatic data. **Science**, 105, 367–368, 1947.

JOHANSEN, D.A. **Plant microtechnique**. McGraw-Hill Company Inc.: New York, 1940.

KRAUS, J. E.; ARDUIN, M. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. EDUR: Rio de Janeiro 1997.

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

LIMA, R.S.; OLIVEIRA, P.L.; RODRIGUES, L.R. Anatomia do lenho de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Leguminosae – Mimosoideae) ocorrente em dois ambientes. **Braz J Bot** v. 32(2), p. 361 – 374. 2009.

LOEPFE, L. et al. The relevance of xylem network structure for plant hydraulic efficiency and safety. **J Theor Biol**, v. 247, p. 788–803, 2007.

MAHERALI, H.; POCKMAN, W.T.; JACKSON, R.B. Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. **Ecology**, v. 85, p. 2184–2199, 2004.

MONTGOMERY, D.J.; CHAZDON, R.L. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. **Oecologia**, v. 131, p. 165 – 174, 2002.

MORELLATO, L.P.C. Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil (Campinas, SP). 176p. **Tese (Doutorado)** – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Campinas - SP, 1991.

MOYA, R.; TOMAZELLO-FILHO, M. Variation in the wood anatomical structure of *Gmelina aborea* (Verbenaceae) trees at different ecological conditions in Costa Rica. **Rev Biol Trop**, v. 56(2), p. 689 – 704. 2008.

- NOBIS, M.; HUNZIKER, U. Automatic thresholding for hemispherical canopy-photographs based on edge detection. **Agr Forest Meteorol**, v. 128, n. 3–4, p. 243–250, 2005.
- NOYER, E. et al. Xylem traits in European beech (*Fagus sylvatica* L.) display a large plasticity in response to canopy release. **Ann For Sci** DOI 10.1007/s13595-017-0634-1. 2017.
- PEREIRA, L. et al. Plant pneumatics: stem air flow is related to embolismo – new perspective on methods in plant hydraulics. **New Phytol**, v. 211, p.357-370, 2016.
- POCKMAN, W.T.; SPERRY, J.S. Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran desert vegetation. **Am J Bot**, v. 87, p. 1287–1299, 2000.
- ROESER, K.R. Die Nadel der Schwarzkiefer - Massenprodukt und Kunstwerk der Natur. **Mikrokosmos**. v. 61, p. 33-36, 1972.
- RUDALL, P. **Anatomy of the flowering plants**: an introduction to structure and development. 2^a ed. Cambridge University Press, Cambridge, 1992.
- SEGATTO, F.B. et al. Técnica para estudo da anatomia da epiderme foliar de batata. **Ciência Rural**, v: 34, p. 1597-1601, 2004.
- SCHLICHTING, C.D. The evolution of phenotypic plasticity in plants. **Annu Rev Ecol Evol S**, v: 17, p. 667—693, 1986.
- SCHOLZ, A. et al. The evolution and function of vessel and pit characters with respect to cavitation resistance across 10 *Prunus* species. **Tree Physiol**, v. 33, n. 7, p. 684-694, 2013.
- SOUZA, F. M.; GANDOLFI, S.; RODRIGUES, R. R. Deciduousness influences the understory community in a semideciduous tropical forest. **Biotropica**, v. 46, p. 512–515. 2014.
- SPERRY, J.S. et al. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. **Plant Cell Environ**, v. 25, p. 251-263, 2002.
- TYREE, M.T.; SPERRY, J.S. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. **Ann Rev Plant Physio**. v. 40, p. 19–38, 1989.
- TYREE, M.T.; ZIMMERMANN MH. **Xylem structure and the ascent of sap**. Ed. 2. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 2002.
- TYREE, M.T. The cohesion-tension theory of sap ascent: current controversies. **J Exp Bot**, v. 48, n. 315, p. 1753-1765, 1997.
- WHITMORE, T.C. A review of some aspects of tropical rain forest seedlings ecology with suggestions for further enquiry. In: SWAINE, M.D. (Ed.) **The ecology of tropical forest tree seedlings**. Paris: UNESCO, p.3-39, 1996.
- ZIMMERMANN, M.H. **Xylem structure and the ascent of sap**. 1 ed. New York: Springer Berlin Heidelberg, 1983.