

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO DO SUL - UFMS
Campus de CAMPO GRANDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL
MESTRADO



DEBORA PORFIRIA FURTADO DE LIMA MAIDANA

Dissertação de Mestrado

Efeito do ambiente na estrutura do lenho de clones de *Eucalyptus urophylla* S.T. Blake e *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden x *Eucalyptus urophylla* plantados em distintas regiões microclimáticas

Campo Grande - MS

Maio – 2020

DEBORA PORFIRIA FURTADO DE LIMA MAIDANA

Dissertação de Mestrado

Efeito do ambiente na estrutura do lenho de clones de *Eucalyptus urophylla* S.T. Blake e *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden x *Eucalyptus urophylla* plantados em distintas regiões microclimáticas

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal (PPGBV) da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, como requisito para a obtenção do grau de Mestre em Biologia Vegetal.

Orientadora: Dra. Edna Scremin-Dias

Co-orientadora: Dra. Jane Rodrigues da Silva

Campo Grande - MS

Maio – 2020

Ficha Catalográfica

Maidana, Debora Porfiria Furtado de Lima

Efeito do ambiente na estrutura do lenho de clones de *Eucalyptus urophylla* S.T. Blake e *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden x *Eucalyptus urophylla* plantados em distintas regiões microclimáticas.

34 páginas

Anatomia ecológica; crescimento secundário; plasticidade fenotípica; área foliar específica; teor de matéria seca foliar

Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul.

Comissão Julgadora

Fábio Akira Mori. Universidade Federal de
Lavras (titular)

Mauro Guida dos Santos. Universidade Federal de
Pernambuco (titular)

Peter Stoltenborg Groenendyk. Universidade
Estadual de Campinas (titular)

Rafael Dettogni Guariento. Universidade Federal de
Mato Grosso do Sul (titular)

Rosani do Carmo de Oliveira Arruda. Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (suplente)

Profª. Drª. Edna Scremin-Dias. Universidade Federal do Mato Grosso do Sul (Presidente)

Agradecimentos

Agradeço primeiramente a Deus por ter me dado a coragem de enfrentar essa nova fase da minha vida e de continuar firme nessa jornada. Também a minha amiga Camila Oliveira Miranda, que está ao meu lado desde a graduação e que me incentivou a participar da seleção do mestrado, mesmo com um prazo curto para me inscrever.

A minha orientadora, Professora Dra. Edna Scremin-Dias, por ter me aceito de braços abertos na Anatomia Vegetal, mesmo não sendo minha área de conforto e por, mesmo estando ocupada, sempre me orientar e dar apoio nas dificuldades encontradas.

A todas as bancas que me avaliaram e adicionaram mais ao meu estudo, sempre com muita educação e elogios e críticas construtivas. Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade de Mato Grosso do Sul, por ter profissionais tão qualificados e sempre dispostos a ajudar, mesmo nas coisas mais insignificantes da vida, como uma dor de cabeça: Prof. Dr. Geraldo Damasceno Junior, Prof. Dr. Adriano Spielman, Prof^ª. Dra. Ângela Sartori, Prof. Flávio, Prof. Dr. Andre Aptroot, Prof^ª. Dra. Letícia Garcia, Prof^ª. Dra. Rosangela e todos os outros ótimos docentes que compõem este programa.

Agradeço imensamente a minha co-orientadora, Dra. Jane Rodrigues da Silva, que me deu todo o suporte para realizar o meu estudo e todos os assuntos que envolvem o tão amplo campo da Anatomia da Madeira. A minha admiração por você vai sempre me fazer lembrar tanto dos momentos de angústia, que foram muitos, quanto dos momentos de realização que, eu espero, superaram todas dificuldades passadas.

A todo o pessoal do Laboratório de Anatomia Vegetal: Tamires Yule, Carina Araújo, Ana Paula Sales, Marcus Rosa, Flávia Leme, João Pedro Bento e Suziele Galdino, que me fizeram sentir que como se aquele espaço em que convivíamos das 7h da manhã até por muitas vezes, 21h da noite ou mais, era como a minha segunda casa. Também a Dona Solange, responsável pela limpeza e organização de todo o bloco da Biologia Vegetal.

Agradeço a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoa de Nível Superior (Capes) pela concessão de bolsa de estudo parcial.

A Empresa Eldorado de Celulose por apoiar o estudo e disponibilizar as coletas, o material biológico e de consumo do laboratório necessários. A Naiara de Almeida Noite por nos acompanhar até os locais de coleta e participar das etapas de coleta. A Lucas Assis da

Silva e Reinaldo Evangelista de Oliveira, da equipe responsável pelo manejo dos plantios, pela disposição e pelas facilidades de uma moto serra. Aos diretores e entidades responsáveis pela concessão do termo entre a empresa e a UFMS. E a Leandro Bortoli de Freitas por sempre realizar os tramites necessário para o estudo.

Agradeço a Augusto Cesar de Aquino Ribas, por sua orientação e ajuda com as análises e interpretação dos resultados estatísticos.

A todos os discentes da turma de 2018 do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, que tornaram todos os momentos mais sérios e difíceis um pouco mais leves.

A minha família que sempre me apoiou e deu forças para superar todos os obstáculos.

Sumário

| | |
|---|----|
| Página pré-artigo | 12 |
| Efeito do ambiente na estrutura do lenho de clones de <i>Eucalyptus urophylla</i> S.T. Blake e <i>Eucalyptus grandis</i> Hill ex Maiden x <i>Eucalyptus urophylla</i> plantados em regiões microclimáticas distintas..... | 13 |
| Resumo..... | 13 |
| Effect of environment on wood structure of <i>Eucalyptus urophylla</i> S.T. Blake and <i>Eucalyptus grandis</i> Hill ex Maiden x <i>Eucalyptus urophylla</i> planted in distinct microclimate regions .. | 14 |
| Summary | 14 |
| Introdução | 15 |
| Material e Métodos | 17 |
| Resultados | 20 |
| Discussão | 28 |
| Conclusão..... | 30 |
| Agradecimentos | 30 |
| Contribuições do Autor..... | 30 |
| Referências..... | 30 |
| Material suplementar..... | 37 |

1 **Página pré-artigo**

2 O manuscrito com os dados provenientes desta dissertação será submetido na revista
3 *New Phytologist*.

4 Instrução para autores:

5 <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/hub/journal/14698137/about/author-guidelines>

6 **Efeito do ambiente na estrutura do lenho de clones de *Eucalyptus urophylla* S.T. Blake**
7 **e *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden x *Eucalyptus urophylla* plantados em regiões**
8 **microclimáticas distintas**

9 Debora Porfiria Furtado de Lima Maidana¹, Jane Rodrigues da Silva³, Augusto Cesar de
10 Aquino Ribas² e Edna Scremin-Dias¹

11 ¹Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Instituto de Biociências, Universidade
12 Federal de Mato Grosso do Sul, Avenida Costa e Silva, s/nº, Bairro Universitário, 79070-900,
13 Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brasil

14 ²Agência de Tecnologia da Informação e Comunicação, Universidade Federal de Mato Grosso
15 do Sul, Avenida Costa e Silva, s/nº, Bairro Universitário, 79070-900, Campo Grande, Mato
16 Grosso do Sul, Brasil

17 ³Laboratório de Anatomia Vegetal, Instituto de Biociências (Inbio), Universidade Federal de
18 Mato Grosso do Sul, Avenida Costa e Silva, s/nº, Bairro Universitário, 79070-900, Campo
19 Grande, Mato Grosso do Sul, Brasil

20 **Resumo**

- 21 ● Precipitação é um fator chave para a variabilidade intraespecífica nos traços
22 funcionais das plantas. Entretanto, pouco se sabe acerca dos efeitos da precipitação
23 no crescimento e nas características do lenho e foliares em árvores do mesmo clone.
24 Neste trabalho, investigamos o efeito da precipitação no crescimento das árvores, nas
25 características do lenho e foliares em clones de *Eucalyptus urophylla* e *Eucalyptus*
26 *grandis* x *Eucalyptus urophylla*.
- 27 ● Avaliamos o crescimento das árvores, as características do lenho e foliares em 20
28 árvores com seis anos de idade do mesmo clone de cada uma das espécies. Aplicamos
29 modelos lineares para verificar a variabilidade nestas características para ambos os
30 clones em dois plantios.
- 31 ● Encontramos lenho com vasos mais largos, menos densos, com maior condutividade
32 hidráulica potencial, raios mais altos e mais largos, maior fração de vasos e
33 parênquima e menor fração de fibras no plantio com menor precipitação. Além disso,
34 as árvores tiveram menor área foliar específica e maior teor de matéria seca foliar no
35 plantio com menor precipitação.
- 36 ● Nossos resultados mostram que as características do lenho e foliares em clones são
37 plásticas, fator essencial para as plantas lidarem com a variabilidade na precipitação
38 e garantir sua sobrevivência.

39 **Palavras chave:** Anatomia ecológica; crescimento secundário; plasticidade fenotípica; área
40 foliar específica; teor de matéria seca foliar.

41 **Effect of environment on wood structure of *Eucalyptus urophylla* S.T. Blake and**
 42 ***Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden x *Eucalyptus urophylla* planted in distinct**
 43 **microclimate regions**

44 Debora Porfiria Furtado de Lima Maidana¹, Jane Rodrigues da Silva³, Augusto Cesar de
 45 Aquino Ribas² e Edna Scremin-Dias¹

46 ¹Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Instituto de Biociências, Universidade
 47 Federal de Mato Grosso do Sul, Avenida Costa e Silva, s/n°, Bairro Universitário, 79070-900,
 48 Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brasil

49 ²Agência de Tecnologia da Informação e Comunicação, Universidade Federal de Mato Grosso
 50 do Sul, Avenida Costa e Silva, s/n°, Bairro Universitário, 79070-900, Campo Grande, Mato
 51 Grosso do Sul, Brasil

52 ³Laboratório de Anatomia Vegetal, Instituto de Biociências (Inbio), Universidade Federal de
 53 Mato Grosso do Sul, Avenida Costa e Silva, s/n°, Bairro Universitário, 79070-900, Campo
 54 Grande, Mato Grosso do Sul, Brasil

55 **Summary**

- 56 • Precipitation is a key factor to intraspecific variability in plant functional traits.
 57 However, little is known about the effects of precipitation in the growth and wood
 58 and leaves features on trees of the same clone. In this study, we investigated the effect
 59 of precipitation in the tree growth and the wood and leaves features in clones of
 60 *Eucalyptus urophylla* and *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla*.
- 61 • We evaluated the tree growth and the wood and leaves features in 20 trees with six
 62 years old from the same clone of each species. We applied linear models to verify the
 63 variability in these characteristics for both clones in two plantations.
- 64 • Wood with wider vessels and in lower density, higher potential hydraulic
 65 conductivity, taller and wider rays, higher fraction of vessels and parenchyma and
 66 lower fraction of fibers were found in trees from site with lower precipitation.
 67 Moreover, the trees had lower specific leaf area and higher leaf dry matter content in
 68 site with lower precipitation.
- 69 • Our results show that the wood and leaves features in clones are plastic, essential
 70 factor for plants to deal with variability in precipitation and ensure their survival.

71 **Keywords:** Ecological anatomy; leaf dry matter content; phenotypic plasticity; secondary
 72 growth; specific leaf area.

73 **Introdução**

74 No Brasil, o cultivo de árvores de *Eucalyptus* (Myrtaceae) se apresenta em ampla
75 expansão, com adequações tecnológicas e inovação nos processos produtivos, visando o
76 melhoramento na qualidade da madeira e aumento na produtividade. O melhoramento
77 genético em árvores de *Eucalyptus* tem como objetivo a seleção de clones com alta
78 produtividade para a extração de celulose (Jardim *et al.*, 2017) e produção de carvão
79 (Campos, 2008). Para suprir a alta demanda da indústria madeireira no Brasil, clones de
80 *Eucalyptus* são plantados em extensas áreas com ampla variabilidade ambiental (Oliveira *et*
81 *al.*, 2012), principalmente na precipitação, as quais podem alterar o crescimento de suas
82 árvores e as características do lenho e foliares.

83 As plantas, mediante pressões ambientais ao longo do curso evolutivo, adquiriram
84 mecanismos adaptativos que lhes permitiram ajustar às diferentes condições ambientais
85 (Kramer & Kolowski, 1972). Por exemplo, variação nas características físico-químicas do
86 solo e quantidade de precipitação são fatores que interferem na disponibilidade de água para
87 as plantas, os quais induzem a mudanças na estrutura anatômica do lenho. Estudos
88 comparativos do lenho têm mostrado que as variações ambientais são, em geral, refletidas no
89 diâmetro, densidade e na espessura da parede dos vasos, no comprimento e na espessura da
90 parede das fibras, e na largura, altura e no número de raios por mm linear (Dickison, 1975;
91 Leal *et al.*, 2003; Longui *et al.*, 2011). Os vasos são responsáveis pelo transporte de água e
92 minerais, ou solutos, a longas distâncias nas plantas e, portanto, cruciais para sua
93 sobrevivência e crescimento (Fonti *et al.*, 2010). Estudos interespecíficos têm demonstrado
94 que plantas de ambientes secos apresentam vasos geralmente estreitos, mais numerosos, com
95 paredes mais espessas e mais agrupados quando comparados às plantas de ambientes úmidos
96 (Barajas-Morales, 1985). Tais características são estruturalmente vantajosas em condições
97 de menor disponibilidade hídrica, pois podem prevenir o colapso dos vasos quando em altas
98 tensões (Baas, 1976; Barajas-Morales, 1985; Anderegg, 2015). Além disso, variações no
99 diâmetro dos vasos foram observadas em indivíduos clonais de *Eucalyptus grandis* (Oliveira
100 *et al.*, 2012), onde indivíduos em local com maior precipitação tiveram vasos mais estreitos
101 quando comparados a indivíduos em local com menor precipitação.

102 Variações estruturais também podem se estender para outras células que compõem
103 o lenho: as células parenquimáticas, raios e parênquima axial (Plavcová & Jansen, 2015;
104 Morris *et al.*, 2016; Spicer, 2016), são responsáveis por armazenar e transportar substâncias
105 de reserva (Magel, 2001; Alves & Angyalossy-Alfonso, 2002). Além disso, os raios
106 interligam o xilema secundário e o floema secundário, influenciando a condutância hidráulica

107 no lenho (Morris *et al.*, 2016). As células do parênquima axial variam em quantidade em
108 decorrência do aumento da temperatura (Morris *et al.*, 2016). Os raios também respondem
109 às alterações ambientais (Pfautsch *et al.*, 2016; Spicer, 2016), onde raios mais altos e mais
110 largos ocorrem em ambientes com menor precipitação (Dória *et al.*, 2016). Em conjunto com
111 essas células, as fibras presentes no lenho são células igualmente importantes, por conferir
112 suporte mecânico ao lenho (Baas *et al.*, 2004), proporcionando maior sustentação aos vasos
113 sob baixa pressão de transporte de água (Hacke & Sperry, 2001). Além disso, quando em
114 ambientes com alta precipitação há relato de que as fibras apresentam maior comprimento
115 (Jesus *et al.*, 2019) e maior diâmetro (Moya & Tomazello Filho, 2008).

116 Os traços foliares, tais como a área foliar específica e o teor de matéria seca foliar,
117 e o crescimento das plantas também respondem à variabilidade do ambiente. A área foliar
118 específica diminui em ambiente com menor quantidade de água (Fonseca *et al.*, 2000) e o
119 teor de matéria seca foliar aumenta em ambiente com menor quantidade de água (Meng *et al.*,
120 2015). Área foliar específica está relacionada positivamente com o potencial relativo de
121 crescimento (Cornelissen *et al.*, 2003), enquanto que o teor de matéria seca foliar está
122 relacionado negativamente com a taxa de crescimento (Cornelissen *et al.*, 2003). De modo
123 geral, o crescimento das plantas aumenta em local com maior quantidade de água (Givnish
124 *et al.*, 2014).

125 Nosso atual conhecimento acerca da variabilidade no crescimento das plantas e nas
126 características do lenho e foliares são baseados, principalmente, em estudos interespecíficos
127 e intraespecíficos. Estudos com indivíduos clonais demonstram que as variações dos traços
128 funcionais das plantas em diferentes condições ambientais devem-se à plasticidade
129 (Wortemann *et al.*, 2011; Plavcová & Hacke, 2012; Barbosa *et al.*, 2019). A plasticidade é a
130 habilidade de organismos geneticamente semelhantes ou mesmo clones em expressar
131 diferenças visíveis ou não, se fisiológicas, em seus órgãos e tecidos em resposta às alterações
132 ambientais (Bradshaw, 1965; Scheiner, 1993; Novoplansky, 2002). Diante do cenário atual
133 do clima do planeta, em que o aumento nos períodos de seca e de temperatura estão sendo
134 mais comuns, estudos focados na variação de traços funcionais em clones de espécies
135 cultivadas de interesse econômico mostram-se importantes para avaliar os efeitos dos fatores
136 ambientais no crescimento das árvores e na produtividade da madeira (Plavcová & Hacke,
137 2012; Eilmann *et al.*, 2014; Schreiber *et al.*, 2015).

138 Desse modo, o nosso objetivo foi testar se o crescimento das árvores, as
139 características do lenho e foliares variam entre árvores do mesmo clone de *Eucalyptus*
140 *urophylla* S.T. Blake e *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden x *Eucalyptus urophylla* em dois

141 plantios com diferença na precipitação. Hipotetizamos que árvores em local com maior
142 precipitação são mais altas, com lenho mais eficiente no transporte de água e com
143 características foliares voltados para a conservação de nutrientes (baixa área foliar específica
144 e alto teor de matéria seca foliar).

145 **Material e Métodos**

146 **Área de estudo**

147 Coletamos as amostras do lenho e folhas de um clone de *Eucalyptus urophylla* e de
148 um clone de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla*, cada clone com seis anos de idade,
149 em dois plantios nos municípios de Água Clara (20°34'04.08"S 52°31'01.32"O) e Ribas do
150 Rio Pardo (20°28'32.11"S 52°55'46.73"O), estado de Mato Grosso do Sul, Brasil. Ambos os
151 plantios são gerenciados pela Empresa Eldorado Brasil de Celulose.

152 O plantio localizado no município de Água Clara tem precipitação média anual de
153 1370 mm e temperatura média anual de 24.4 °C. O plantio do município de Ribas do Rio
154 Pardo experimenta precipitação média anual de 1425 mm e temperatura média anual de 24.1
155 °C. O clima destes municípios, segundo a classificação de Köppen-Geiger, é classificado
156 como *Aw*, de clima tropical com estação seca no inverno (Alvares *et al.*, 2013) e estação
157 chuvosa durante a primavera e verão (Coutinho, 2002). Os dados de precipitação e
158 temperatura média foram obtidos no *site* Climate-data.org (<https://pt.climate-data.org/>).

159

160 **Amostragem e procedimentos anatômicos do lenho**

161 Coletamos amostras do lenho de clones de *E. urophylla* e *E. grandis* x *E.*
162 *urophylla* pelo método destrutivo em ambos os plantios avaliados. Seleccionamos para ambas
163 as espécies, 10 árvores em cada plantio, totalizando 40 árvores. De cada árvore, mensuramos
164 o diâmetro à altura do peito (DAP) e a altura do caule. Após o desbaste das árvores, retiramos
165 um disco de madeira do caule principal a 1,30 m do solo. De cada disco de madeira coletado,
166 separamos amostras de lenho da porção mais próxima da casca para avaliar a anatomia em
167 microscopia de luz e a densidade da madeira.

168 Fixamos as amostras de lenho em FAA₅₀ (10% de formaldeído, 5% ácido acético
169 glacial e 50% etanol) por 48h. Em seguida as amostras foram armazenadas em etanol 70%
170 (Johansen, 1940). Para a confecção de laminário para estudo histológico, reduzimos os
171 corpos de prova a aproximadamente 3 cm³. Realizamos cortes histológicos nos três planos
172 convencionais do xilema secundário (transversal, longitudinal radial e longitudinal
173 tangencial) em micrótomo de deslizamento *Leica* SM2000 R. A espessura dos cortes
174 histológicos variou de 14 a 18 µm. Em seguida, clarificamos os cortes histológicos em

175 hipoclorito de sódio 50% e lavamos em água destilada. Coramos os cortes histológicos em
 176 Azul de Astra aquoso a 1% (Roeser, 1972) e em Safranina aquosa a 1% (Bukatsch, 1972).
 177 Para a montagem das lâminas permanentes, desidratamos os cortes histológicos em uma série
 178 gradual de álcoois (10% a 100%), fixamos o corante em acetato de butila e montamos em
 179 resina sintética Permount®.

180 Dissociamos o conteúdo do lenho segundo as especificações de Franklin (1945)
 181 modificado por Kraus e Arduin (1997). De cada amostra, separamos previamente o material
 182 utilizado para a dissociação, retirando fragmentos de xilema secundário que foram
 183 depositados em frascos contendo solução de ácido acético glacial e peróxido de hidrogênio
 184 (1:1 25/25 ml). Vedamos os frascos e os levamos a estufa a uma temperatura de 60°C por um
 185 período de 24 horas. Posteriormente, lavamos o material em água destilada, desidratamos em
 186 álcool 50% e coramos com safranina etanólica para realizar a montagem de lâminas
 187 semipermanentes em glicerina 50%.

188

189 **Dados quantitativos do lenho**

190 Calculamos o diâmetro equivalente dos vasos (De) baseado na área do lúmen dos
 191 vasos pela seguinte fórmula:

$$192 \quad De = \sqrt{4A/\pi}$$

193 , o qual A corresponde a área do lúmen dos vasos em mm (Scholz *et al.*, 2013). A
 194 área do lúmen dos vasos foi mensurada em 50 vasos por árvore.

195 A partir do diâmetro equivalente dos vasos determinamos a condutividade
 196 hidráulica potencial por intermédio da fórmula de Hagen-Poiseuille em cada árvore
 197 amostrada (Poorter *et al.*, 2010). Primeiramente calculamos o diâmetro dos vasos
 198 hidraulicamente ponderado (Dh):

$$199 \quad Dh = \left(\sum \frac{d^4}{N} \right) 0.25$$

200 , onde d é o diâmetro equivalente dos vasos (mm) e N é o número de vasos mensurados. Com
 201 o resultado de Dh e da densidade dos vasos (DV) obtivemos a condutividade hidráulica
 202 potencial (Kp em $\text{kgm}^{-1}\text{Mpa}^{-1}\text{s}^{-1}$):

$$203 \quad Kp = \left(\frac{\pi\rho_w}{128n} \right) \cdot DV \cdot Dh^4$$

204 , o qual ρ_w é a densidade da água a 20 °C (998.2 kgm^{-3}), n é a viscosidade da água a 20 °C
 205 ($1.002 \cdot 10^{-9} \text{ MPa}$), DV é a densidade dos vasos (vasos/ mm^2) e o Dh é o diâmetro do vaso
 206 hidraulicamente ponderado (mm).

207 Calculamos a porcentagem de área transversal ocupada por vasos, fibras e
208 parênquima (raios + parênquima axial). A partir de uma área pré-definida de 1 mm²
209 mensuramos a área ocupada pelos vasos e pelas fibras. Mensuramos cinco áreas de 1 mm²
210 no lenho de cada árvore. Posteriormente, para obter a porcentagem de área ocupada pelo
211 parênquima, subtraímos da soma da área ocupada pelos vasos e pelas fibras.

212 Além disso, mensuramos o comprimento dos elementos de vasos, o comprimento e
213 o diâmetro das fibras, a altura, a largura e o número de raios por mm/linear. Mensuramos 30
214 células por indivíduo para comprimento dos elementos de vaso, comprimento das fibras,
215 diâmetro das fibras, altura dos raios e largura dos raios. Para obter o número de raios por mm
216 linear traçamos uma linha de 1 mm de comprimento e contamos todos os raios que tocavam
217 esta linha. Para cada árvore amostrada, amostramos um total de 15 linhas. Para quantificar a
218 densidade de vasos (número de vasos/área), utilizamos uma área preestabelecida de 1 mm² e
219 para cada árvore amostrada, contamos os vasos em 15 áreas de 1 mm².

220 As mensurações do lenho foram feitas com o software de imagem *ImageJ* versão
221 1.6.0 (<https://imagej.nih.gov/ij/download.html>) em imagens do lenho obtidas por câmera
222 digital *Moticam Pro 252B* acoplada ao microscópio de luz.

223

224 **Densidade da Madeira**

225 Para a densidade da madeira utilizamos o método de deslocamento da coluna d'água
226 (Williamson & Wiemann, 2010). Amostras de lenho foram colocadas em béquer com água
227 sob balança de precisão para mensurar o volume fresco (*Vd*). Posteriormente, as amostras
228 foram levadas à estufa a 75 C° por 96h e pesadas novamente para obtenção da massa seca. A
229 fórmula utilizada para a verificação da densidade da madeira foi:

$$230 \quad D = Ms/Vd$$

231 , onde *D* corresponde à densidade (g/cm³), *Ms* corresponde a massa seca e *Vd* corresponde
232 ao volume deslocado.

233

234 **Características funcionais da folha**

235 Para o cálculo da área foliar específica (AFE) e teor de matéria seca (TMS),
236 coletamos 20 folhas totalmente expandidas de ramos expostos ao sol de cada árvore
237 amostrada. Para obter a massa fresca (g), as folhas frescas foram pesadas separadamente.
238 Posteriormente, mensuramos a área foliar (cm) com o auxílio do software de imagem *ImageJ*
239 versão 1.6.0. Em seguida, secamos as folhas em estufa a 50 – 55 °C pelo período de 96h e,

240 para obter a massa seca (g) das folhas, as pesamos novamente cada folha (Cornelissen *et al.*,
241 2003).

242 O valor da área foliar específica (AFE em $\text{m}^2\text{kg}^{-1}/\text{mm}^2\text{mg}^{-1}$) foi obtido a partir de:

$$243 \quad AFE = \frac{af}{ms}$$

244 , onde *af* corresponde a área foliar da folha fresca e *ms* corresponde a massa seca da folha.

245 O teor de matéria seca foliar (TMS em mg g^{-1}) foi calculado a partir de:

$$246 \quad TMS = \frac{ms}{mf}$$

247 , onde *ms* corresponde a massa seca da folha e *mf* corresponde a massa fresca da folha.

248

249 **Análise dos dados**

250 Para verificar se existiam diferenças no crescimento das árvores e nas características
251 do lenho e foliares em clones de *Eucalyptus urophylla* e *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus*
252 *urophylla* crescidos em dois plantios com diferença na precipitação empregamos modelos
253 lineares. Para a altura do caule, diâmetro do caule a altura do peito, condutividade hidráulica
254 potencial e densidade da madeira aplicamos modelo linear (ML) com distribuição normal.
255 Utilizamos um modelo linear misto (MLM) com medidas repetidas nos indivíduo e
256 distribuição normal para o diâmetro equivalente dos vasos, comprimento dos elementos de
257 vasos, comprimento das fibras, diâmetro das fibras, altura dos raios, largura dos raios,
258 porcentagem de área ocupada por vasos, fibras e parênquima (raio + parênquima axial), área
259 foliar específica e teor de matéria seca foliar. Para a densidade dos vasos, com medidas
260 repetidas nos indivíduos, utilizamos o modelo linear generalizado misto (MLGM), com
261 distribuição probabilística de Poisson. Para o número de raios, que também possui medidas
262 repetidas nos indivíduos, utilizamos o modelo linear generalizado (MLG), com distribuição
263 probabilística de Poisson. Realizamos todas as análises pelo programa R (R Core Team,
264 2019) e seus pacotes adicionais “*lme4*” (Bates *et al.*, 2015) e “*car*” (Fox & Weisberg, 2019).

265 **Resultados**

266 Encontramos variação em 12 características do lenho e nas características foliares
267 (área foliar específica e teor de matéria seca) em árvores *E. urophylla* e de *E. grandis* x *E.*
268 *urophylla*. O diâmetro equivalente dos vasos, a condutividade hidráulica potencial, a
269 densidade de vasos, o comprimento dos elementos de vaso, a altura e largura dos raios, o
270 diâmetro das fibras, a porcentagem de área ocupada por vasos, fibras e parênquima (raios +

271 parênquima axial) e as características foliares variaram entre as árvores de *E. urophylla* e *E.*
272 *grandis* x *E. urophylla* (Tabela 1).

273 As árvores de *E. urophylla* no local com menor precipitação tiveram vasos mais
274 largos e menos numerosos, maior condutividade hidráulica potencial, menor comprimento
275 dos elementos de vaso e maior porcentagem de área ocupada por vasos do que as árvores no
276 plantio de maior precipitação (Figura 2; Figura 4 a,b; Tabela 2, material suplementar).
277 Quanto aos raios, as árvores de *E. urophylla* no plantio com menor precipitação apresentaram
278 raios mais altos e mais largos e maior porcentagem de área ocupada por parênquima (raios +
279 parênquima axial) do que no plantio com maior precipitação (Figura 2; Tabela 2, material
280 suplementar). As árvores de *E. urophylla* no plantio com menor precipitação apresentaram
281 menor diâmetro de fibras e menor porcentagem de área ocupada por fibras do que as árvores
282 no plantio com maior precipitação (Figura 2; Tabela 2, material suplementar). Em relação às
283 características foliares, as árvores do plantio com menor precipitação tiveram menor área
284 foliar específica e maior teor de matéria seca do que as árvores do plantio com maior
285 precipitação (Figura 3; Tabela 2, material suplementar).

286 As árvores de *E. grandis* x *E. urophylla* no plantio com menor precipitação tiveram
287 vasos mais largos e menos numeroso, com maior condutividade hidráulica potencial, com
288 elementos de vaso mais longos e com vasos ocupando maior porcentagem de área do que no
289 plantio com maior precipitação (Figura 2; Figura 4 c,d; Tabela 2, material suplementar). Em
290 relação aos raios, as árvores de *E. grandis* x *E. urophylla* tiveram raios mais altos e mais
291 largos e com maior porcentagem de área ocupada por parênquima (raios + parênquima axial)
292 no plantio de menor precipitação do que no plantio de maior precipitação (Figura 2; Tabela
293 2, material suplementar). O plantio com maior precipitação apresentou árvores de *E. grandis*
294 x *E. urophylla* com fibras de maior diâmetro e abrangendo maior porcentagem de área
295 ocupada pelas fibras do que no plantio com menor precipitação (Figura 2; Tabela 2, material
296 suplementar). As árvores de *E. grandis* x *E. urophylla* tiveram menor área foliar específica e
297 maior teor de matéria seca no plantio com menor precipitação (Figura 3; Tabela 2, material
298 suplementar).

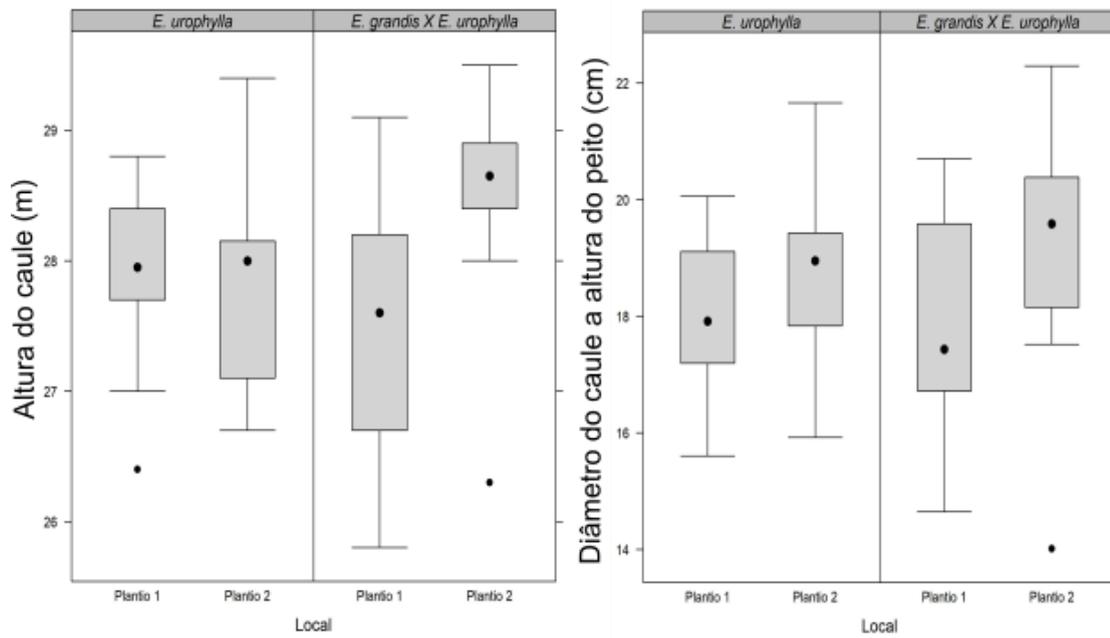
299 O diâmetro equivalente dos vasos, a condutividade hidráulica potencial, o diâmetro
300 das fibras, a porcentagem de área ocupada por fibras e a área foliar específica apresentaram
301 interação plantios x espécies (Tabela 1). A altura do caule (fig.1), o diâmetro do caule à altura
302 do peito (fig.1), o número de raios (fig.2), o comprimento das fibras (fig.2) e a densidade da
303 madeira (fig.2) das árvores de *E. urophylla* e *E. grandis* x *E. urophylla* não variaram entre os
304 plantios (Tabela 1).

305 Tabela 1. Modelos lineares utilizados para o crescimento das plantas (altura e diâmetro do caule altura do peito), características do lenho e foliares
 306 (área foliar específica e teor de matéria seca) de clones de *Eucalyptus urophylla* S.T. Blake e *E. grandis* x *E. urophylla* em locais com diferença na
 307 precipitação. Consideramos como efeitos fixos os plantios, as espécies e a interação dos plantios com as espécies. Valores significativos ($p \leq 0,05$)
 308 estão em negrito. ML = modelo linear; MLM = modelo linear misto; MLG = modelo linear generalizado; MLGM =
 309 modelo linear generalizado misto; DP = desvio padrão; EP = erro padrão; n = número de amostras analisadas para cada
 310 característica.

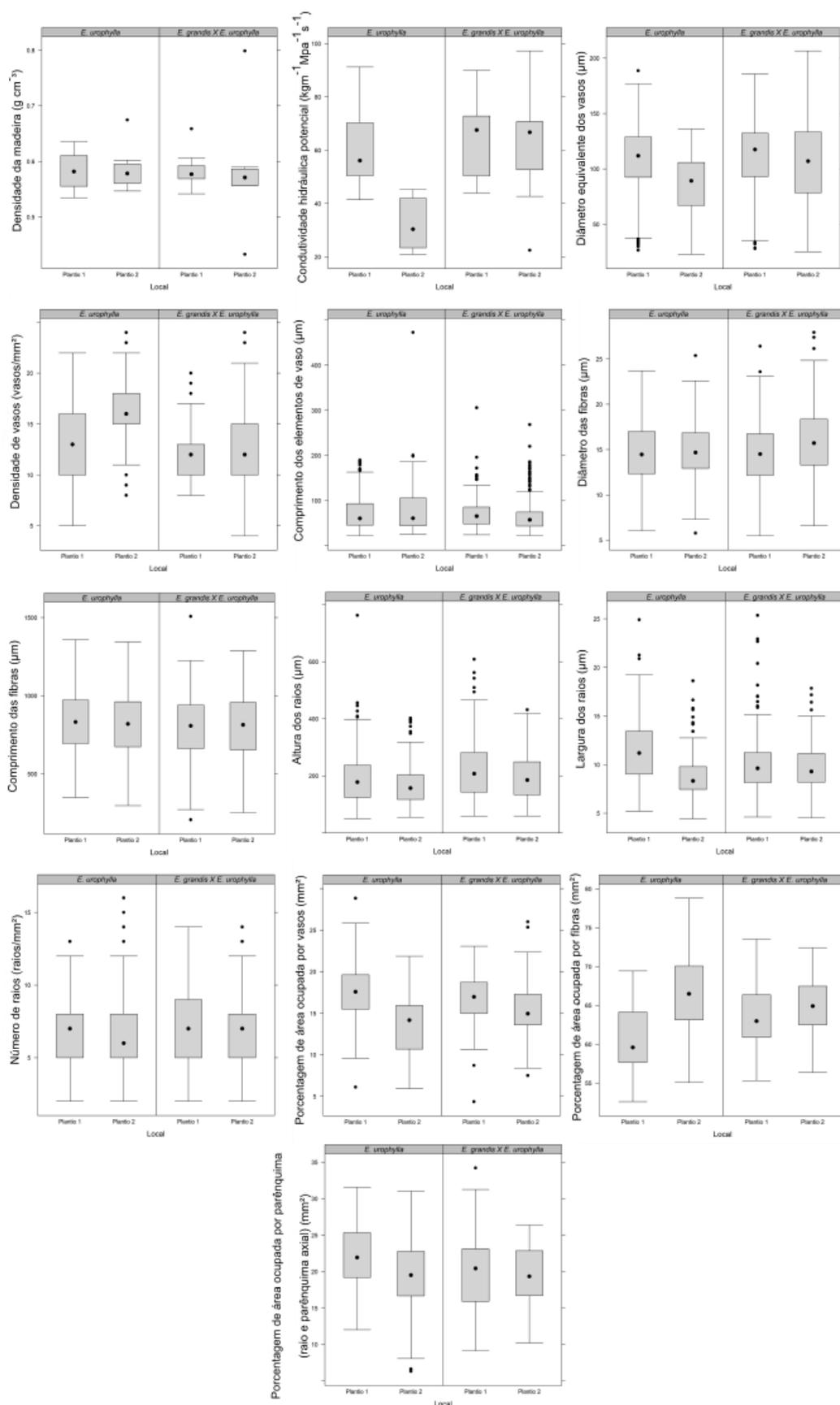
| Caraterísticas | Modelos | Distribuição | Efeitos | | Estimativa | DP/EP* | z/t** | p | n |
|---|---------|--------------|--------------------|------------|------------|--------|--------|---------------|------|
| | | | Fixos | Aleatórios | | | | | |
| Densidade da madeira (g/cm ³) | ML | Normal | Plantios | | 0.004 | 0.02 | 0.15 | 0.88 | 40 |
| | | | Espécies | - | 0.002 | 0.02 | 0.07 | 0.95 | 40 |
| | | | Plantio x Espécie | | -0.01 | 0.03 | -0.17 | 0.87 | 40 |
| Condutividade hidráulica potencial (kgm ⁻¹ Mpa ⁻¹ s ⁻¹) | ML | Normal | Plantios | | -28.44 | 6.94 | -4.07 | 0.0002 | 40 |
| | | | Espécies | - | 4.29 | 6.94 | 0.62 | 0.54 | 40 |
| | | | Plantio x Espécie | | 26.42 | 9.88 | 2.68 | 0.01 | 40 |
| Diâmetro equivalente dos vasos (µm) | MLM | Normal | Plantios | | -23.93 | 4.66 | -5.13 | 0.0001 | 2000 |
| | | | Espécies | árvores | 1.38 | 4.66 | 0.30 | 0.001 | 2000 |
| | | | Plantio x Espécie | | 19.19 | 6.60 | 2.91 | 0.004 | 2000 |
| Densidade de vasos (vasos/mm ²) | MLGM | Poisson | Plantios | | 0.23 | 0.07 | 3.26 | 0.001 | 600 |
| | | | Espécies | árvores | -0.07 | 0.07 | -0.96 | 0.34 | 600 |
| | | | Plantio x Espécie | | -0.18 | 0.11 | -1.19 | 0.07 | 600 |
| Comprimento dos elementos de vaso (µm) | MLM | Normal | Plantios | | 5.54 | 4.48 | 1.24 | 0.88 | 1200 |
| | | | Espécies | árvores | -1.85 | 4.48 | -0.41 | 0.03 | 1200 |
| | | | Plantio x Espécie | | -10.17 | 6.34 | -1.60 | 0.11 | 1200 |
| Diâmetro das fibras (µm) | MLM | Normal | Plantios | | 0.04 | 0.47 | 0.08 | 0.02 | 1200 |
| | | | Espécies | árvores | -0.20 | 0.47 | -0.43 | 0.13 | 1200 |
| | | | Plantio x Espécies | | 1.42 | 0.67 | 2.13 | 0.03 | 1200 |
| Comprimento das fibras (µm) | MLM | Normal | Plantio | | -29.25 | 20.63 | -1.42 | 0.33 | 1200 |
| | | | Espécies | árvores | -39.22 | 20.63 | -1.90 | 0.10 | 1200 |
| | | | Plantio x Espécie | | 29.87 | 29.18 | 1.02 | 0.31 | 1200 |
| Altura dos raios (µm) | MLM | Normal | Plantios | | -21.70 | 12.55 | -1.728 | 0.006 | 1200 |
| | | | Espécies | árvores | 32.53 | 12.55 | 2.592 | 0.0008 | 1200 |
| | | | Plantio x Espécie | | -5.60 | 17.75 | -0.351 | 0.75 | 1200 |
| Largura dos raios (µm) | MLG | Poisson | Plantios | | -2.65 | 0.83 | -3.18 | 0.01 | 1200 |
| | | | Espécies | árvores | -1.50 | 0.83 | -1.80 | 0.51 | 1200 |
| | | | Plantio x Espécie | | 2.23 | 1.18 | 1.90 | 0.06 | 1200 |

| | | | | | | | | | |
|--|-----|--------|-------------------|---------|--------|-------|-------|----------------|-----|
| Número de raios (raios/mm ²) | MLM | Normal | Plantios | | -0.02 | 0.04 | -0.42 | 0.67 | 600 |
| | | | Espécies | árvores | 0.07 | 0.04 | 1.52 | 0.13 | 600 |
| | | | Plantio x Espécie | | -0.06 | 0.06 | -0.09 | 0.37 | 600 |
| Porcentagem de área ocupada por vasos (%) | MLM | Normal | Plantios | | -3.74 | 0.96 | -3.90 | 0.0002 | 200 |
| | | | Espécies | árvores | -0.61 | 0.96 | -0.64 | 0.39 | 200 |
| | | | Plantio x Espécie | | 2.38 | 1.36 | 1.75 | 0.08 | 200 |
| Porcentagem de área ocupada por fibras (%) | MLM | Normal | Plantios | | 6.47 | 1.23 | 5.24 | < 0.001 | 200 |
| | | | Espécies | árvores | 2.88 | 1.23 | 2.33 | 0.55 | 200 |
| | | | Plantio x Espécie | | -4.71 | 1.74 | -2.70 | 0.007 | 200 |
| Porcentagem de área ocupada por parênquima (raio e parênquima axial) (%) | MLM | Normal | Plantios | | -2.73 | 1.14 | -2.40 | 0.05 | 200 |
| | | | Espécies | | -2.27 | 1.14 | -2.00 | 0.17 | 200 |
| | | | Plantio x Espécie | árvores | 2.33 | 1.61 | 1.45 | 0.15 | 200 |
| Altura do caule (m) | ML | Normal | Plantios | | 0.03 | 0.39 | 0.07 | 0.95 | 40 |
| | | | Espécies | - | -0.37 | 0.39 | -0.96 | 0.35 | 40 |
| | | | Plantio x Espécie | | 1.01 | 0.55 | 1.84 | 0.07 | 40 |
| Diâmetro do caule a altura do peito (cm) | ML | Normal | Plantios | | 0.75 | 0.82 | 0.91 | 0.37 | 40 |
| | | | Espécies | - | -0.06 | 0.82 | -0.08 | 0.94 | 40 |
| | | | Plantio x Espécie | | 0.51 | 1.16 | 0.44 | 0.66 | 40 |
| Área foliar específica (m ² kg ⁻¹ /mm ² mg ⁻¹) | MLM | Normal | Plantios | | 0.43 | 2.16 | 0.20 | 0.005 | 800 |
| | | | Espécies | árvores | -0.22 | 2.16 | -0.10 | 0.02 | 800 |
| | | | Plantio x Espécie | | 7.74 | 3.06 | 2.53 | 0.01 | 800 |
| Teor de matéria seca foliar (mg g ⁻¹) | MLM | Normal | Plantios | | -24.98 | 8.39 | -2.98 | 0.0001 | 800 |
| | | | Espécies | árvores | 18.83 | 8.39 | 2.25 | 0.06 | 800 |
| | | | Plantio x Espécie | | -15.60 | 11.86 | -1.32 | 0.19 | 800 |

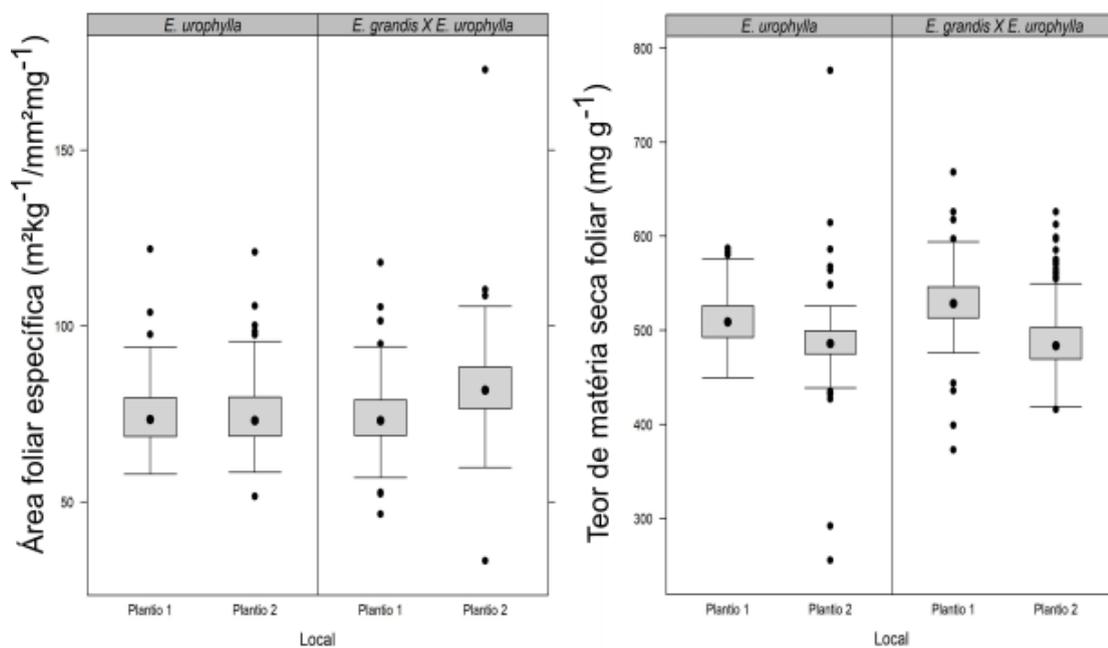
311 *DP para efeitos fixos de contagem e EP para efeitos randômicos. **z para MLGM e MLG e t para ML e MLM



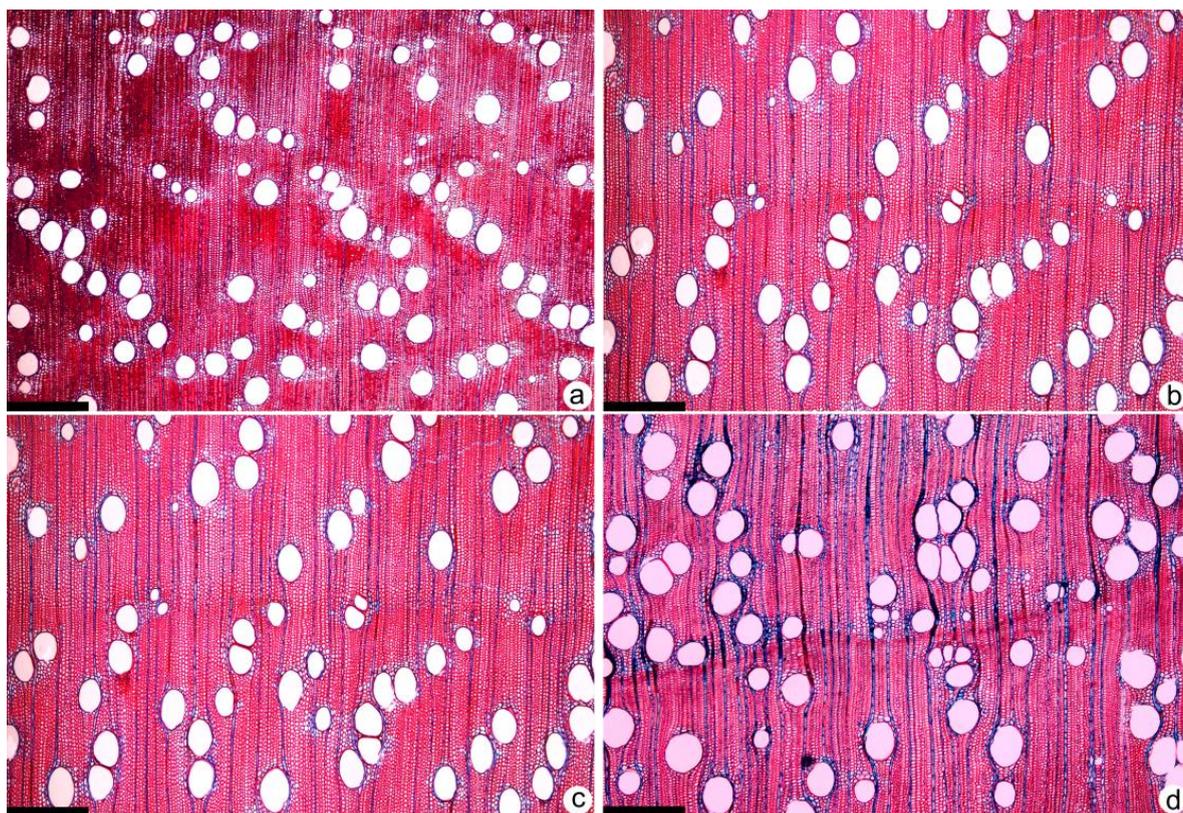
312 Figura 1. Crescimento em árvores de clones de *Eucalyptus urophylla* S.T. Blake e *E. grandis x E. urophylla*
 313 em locais com diferença na precipitação. O plantio 1 apresenta menor precipitação do que o plantio 2.



314 Figura 2. Características do lenho em árvores clones de seis anos de idade de *Eucalyptus urophylla* S.T.
 315 Blake e *E. grandis* x *E. urophylla* em locais com diferença na precipitação. O plantio 1 apresenta menor
 316 precipitação do que o plantio 2.



317 Figura 3. Características foliares funcionais estudadas em árvores de seis anos de idade de clones de *Eucalyptus*
 318 *urophylla* S.T. Blake e *E. grandis* x *E. urophylla* em locais com diferença na precipitação. O plantio 1 apresenta menor
 319 precipitação do que o plantio 2.



320 Figura 4. Secções transversais do lenho de clones de seis anos de idade de *Eucalyptus urophylla* S.T. Blake
321 e *E. grandis* x *E. urophylla* em locais com diferença na precipitação. (a) Árvores de *Eucalyptus urophylla*
322 crescidos no local de menor precipitação e (b) no local com maior precipitação. (c) Árvores de *E. grandis*
323 x *E. urophylla* crescidos no local de menor precipitação e (d) no local de maior precipitação. Escala: a-d =
324 100 μ m.

325 **Discussão**

326 Neste estudo investigamos se árvores de seis anos de idade de um clone de
327 *Eucalyptus urophylla* e de um clone de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla*
328 apresentariam variação no crescimento das árvores, nas características do lenho e foliares em
329 decorrência da diferença na precipitação. Hipotetizamos que árvores crescidas em local com
330 menor precipitação apresentariam lenho com vasos mais estreitos, mais numerosos e menos
331 eficientes na condução de água do que árvores em local com maior precipitação. Entretanto,
332 as árvores de *E. urophylla* e de *E. grandis* x *E. urophylla* em plantio com menor precipitação
333 tiveram vasos mais largos, menos numerosos e com maior condutividade hidráulica
334 potencial, quando comparado às árvores em plantio com maior precipitação. Plantas com
335 vasos mais largos são mais eficientes na condução de água (Hacke *et al.*, 2006; Scholz *et al.*,
336 2013), porém, mais propensos à cavitação induzida pela seca, especialmente, em locais com
337 menor precipitação. Além disso, menor densidade de vasos reduz os possíveis caminhos no
338 transporte de água os quais poderiam ser vantajosos para evitar embolismo, ocasionados em
339 eventos de seca (Tyree & Zimmermann, 2002). Portanto, a combinação de vasos mais largos
340 e menos numerosos parece ser desvantajoso para o crescimento e sobrevivência de árvores
341 em locais com menor precipitação.

342 A maior fração de parênquima foi encontrado nas árvores no plantio com menor
343 precipitação para os dois clones, com maior porcentagem de parênquima em *E. urophylla*. É
344 esperado que espécies em ambientes mais secos apresentem maior quantidade de parênquima
345 (raios + parênquima axial) (Morris *et al.*, 2016). Essa maior porcentagem de parênquima no
346 local de menor quantidade de água pode estar relacionada a possível relação das células de
347 parênquima no processo de reabastecimento de conduítes embolisados através da liberação
348 de açúcares e água (Bucci *et al.*, 2004; Brodersen *et al.*, 2010; Brodersen & McElrone, 2013).
349 A associação de maior quantidade de parênquima com vasos ocorrendo em local com menor
350 quantidade de precipitação é de extrema importância, pois o parênquima pode desempenhar
351 um papel na reversão do embolismo.

352 Árvores de *E. urophylla* e de *E. grandis* x *E. urophylla* no plantio com menor
353 precipitação apresentaram maior porcentagem de área ocupada por vasos e parênquima do
354 que as árvores no local com maior precipitação. Entretanto, no local com maior precipitação,
355 a porcentagem de área ocupada por fibras foi maior tanto para as árvores de *E. urophylla*
356 quanto para as árvores de *E. grandis* x *E. urophylla*. A porcentagem área ocupada por vasos
357 de cerca de 17% para as árvores de *E. urophylla* e de 16% para as árvores de *E. grandis* x *E.*

358 *urophylla* no plantio com menor precipitação é considerada o ideal em termos de
359 produtividade para clones de *Eucalyptus* (Foelkel, 2007). Elevada porcentagem de área
360 ocupada por fibras mesmo em um local com maior precipitação pode garantir maior
361 rendimento de celulose para os dois clones, uma vez que as fibras são essenciais na produção
362 da celulose (Nisgoski *et al.*, 2012).

363 Hipotetizamos que as características foliares em árvores de *E. urophylla* e *E. grandis*
364 x *E. urophylla* crescidas em local com maior quantidade de precipitação estariam mais
365 voltadas para a conservação de nutrientes do que no local com menor precipitação. De fato,
366 encontramos menor área foliar específica e maior teor de matéria seca foliar no local com
367 menor precipitação no para os dois clones. A área foliar específica está correlacionada
368 positivamente com a taxa fotossintética máxima e, negativamente, com o aumento da vida
369 útil das folhas (Cornelissen *et al.*, 2003). Por outro lado, o alto teor de matéria seca foliar
370 encontrados em local com menor precipitação evidenciam folhas mais duras e resistentes
371 (Cornelissen *et al.*, 2003). Além disso, maior teor de matéria seca foliar aumenta a vida útil
372 das folhas (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Menor área foliar específica e maior teor de
373 matéria seca foliar em clones de *E. urophylla* e *E. grandis* x *E. urophylla* crescidos em local
374 com menor precipitação sugere maior investimento no tempo de vida útil de suas folhas.

375 Esperávamos que as árvores tivessem caule mais altos com diâmetro mais largo e
376 lenho com menor densidade em local com maior quantidade de água. Entretanto não
377 encontramos variação significativa na altura e no diâmetro à altura do peito das árvores e na
378 densidade do lenho. Tem sido proposto que a altura das árvores é o principal fator para a
379 variação no diâmetro dos vasos (Olson *et al.*, 2014), contudo, encontramos que a variação no
380 diâmetro dos vasos não influencia o crescimento do caule em *E. urophylla* e de *E. grandis* x
381 *E. urophylla*. A densidade da madeira é uma característica com alta herdabilidade, com pouco
382 ou nenhum efeito da variabilidade ambiental (Trugilho *et al.*, 2007; Fernandes *et al.*, 2011;
383 Jesus *et al.*, 2019).

384 As diferenças encontradas para os clones *E. urophylla* e *E. grandis* x *E. urophylla*
385 nos plantios está relacionada à plasticidade fenotípica. A plasticidade fenotípica é a
386 capacidade dos organismos em alterar algumas características morfoanatômicas e
387 fisiológicas para melhor se adequar às condições do ambiente (Sultan, 2000). Variação no
388 diâmetro dos vasos em híbrido de *Populus trichocarpa* x *Populus deltoides* em condições
389 experimentais também foram relacionadas a plasticidade fenotípica (Plavcová & Hacke,
390 2012), demonstrando que os vasos são células altamente plástica. Do ponto de vista
391 ecológico, a variação nas características do lenho e foliares em clones é positiva, pois tais

392 clones podem ajustar suas características hidráulicas e foliares durante períodos de secas
393 extremas ocasionados pelo aquecimento climático. Por outro lado, do ponto de vista
394 econômico, a variação nas características anatômicas do lenho pode ser negativa devido a
395 alterações no tamanho das células que pode afetar, principalmente, a qualidade da celulose.

396 **Conclusão**

397 Ao comparar o crescimento das árvores e as características do lenho e foliares do
398 mesmo clone de *E. urophylla* e de *E. grandis* x *E. urophylla* crescidos em ambiente com
399 variabilidade na precipitação, observamos plasticidade fenotípica nas características do lenho
400 e foliares, sugerindo que as plantas são altamente sensíveis a condição do ambiente. No
401 contexto econômico, as árvores de *E. urophylla* e de *E. grandis* x *E. urophylla* crescidas no
402 local com maior precipitação podem ser consideradas mais produtivas em questão de
403 celulose, pois apresentaram maior porcentagem de área ocupada por fibras.

404 **Agradecimentos**

405 Gostaríamos de agradecer a Empresa Eldorado de Celulose que aceitou a parceria e
406 disponibilizou o objeto de estudo deste trabalho; ao financiamento parcial da bolsa de estudos
407 concedido pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e
408 a Universidade Federal de Mato Grosso do Sul.

409 **Contribuições do Autor**

410 D.P.F.L.M, J.R.S e E.S.D planejaram a pesquisa. D.P.F.L.M, J.R.S e E.S.D coletaram
411 os dados. D.P.F.L.M, J.R.S e A.C.A.R analisaram os dados. D.P.F.L.M escreveu o
412 manuscrito com auxílio e revisões de J.R.S e E.S.D.

413 **Referências**

- 414 **Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, De Moraes Gonçalves JL, Sparovek G. 2013.**
415 Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* **22**: 711–
416 728.
- 417 **Alves ES, Angyalossy-Alfonso V. 2002.** Ecological trends in the wood natomy of some
418 brazilian species. 1. Growth rings and vessels. *IAWA Journal* **23**: 391–418.
- 419 **Anderegg WRL. 2015.** Spatial and temporal variation in plant hydraulic traits and their
420 relevance for climate change impacts on vegetation. *New Phytologist* **205**: 1008–
421 1014.

- 422 **Baas P. 1976.** Some functional and adaptive aspects of vessel member morphology. *Leiden*
423 *Botanical Series*: 157–181.
- 424 **Baas P, Ewers FW, Davis SD, Wheeler E. 2004.** Evolution of xylem physiology. In:
425 Hemley AR & Poole I (eds.). *The evolution of plant physiology*. Amsterdam, Elsevier
426 Academic Press.
- 427 **Barajas-Morales J. 1985.** Wood structural differences between trees of two tropical forests
428 in Mexico. *IAWA Journal* **6**: 355–364.
- 429 **Barbosa TL, Oliveira JT da S, Rocha SMG, Câmara AP, Vidaurre GB, Rosado AM,**
430 **Leite FP. 2019.** Influence of site in the wood quality of *Eucalyptus* in plantations in
431 Brazil. *Southern Forests* **2620**.
- 432 **Bates D, Machler M, Bolker BM, Walker SC. 2015.** Fitting Linear Mixed-Effects Models
433 Using lme4. *Journal of Statistical Software* **67**: 1–48.
- 434 **Bradshaw AD. 1965.** Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity in Plants. *Advances*
435 *in Genetics* **13**: 115–155.
- 436 **Brodersen CR, McElrone AJ. 2013.** Maintenance of xylem network transport capacity: a
437 review of embolism repair in vascular plants. *Frontiers in Plant Science* **4**: 1–12.
- 438 **Brodersen CR, McElrone AJ, Choat B, Matthews MA, Shackel KA. 2010.** The dynamics
439 of embolism repair in xylem: In vivo visualizations using high-resolution computed
440 tomography. *Plant Physiology* **154**: 1088–1095.
- 441 **Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Scholz FG, Franco AC, Bustamante M. 2004.**
442 Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical
443 savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology* **24**: 891–899.
- 444 **Bukatsch F. 1972.** Bemerkungen zur doppelfärbung astrablau-safranin. *Mikrokosmos* **61**:
445 33–36.
- 446 **Campos ACM. 2008.** *Carvão de Eucalyptus: efeito dos parâmetros da pirólise sobre a*
447 *madeira e seus componentes químicos e predição da qualidade pela espectroscopia*
448 *NIR*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Lavras, Lavras, Brasil.
- 449 **Cornelissen JHCA, Lavorel SB, Garnier EB, Díaz SC, Buchmann ND, Gurvich DEC,**

- 450 **Reich PBE, Steege HF, Morgan HDG, A MGAVDH, et al. 2003.** A handbook of
451 protocols for standardised and easy measurement of functional traits worldwide.
452 *Australian Journal of Botany* **51**: 335–380.
- 453 **Coutinho LM. 2002.** O bioma do cerrado. In: Klein AL. ed. *Eugen Warming e o Cerrado*
454 *Brasileiro*. UNESP, Imprensa Oficial do Estado, 77-92.
- 455 **Dickison WC. 1975.** The Bases of Angiosperm Phylogeny : Vegetative Anatomy. *Annals of*
456 *the Missouri Botanical Garden* **62**: 590–620.
- 457 **Dória LC, Podadera DS, Batalha MA, Lima RS, Marcati CR. 2016.** Do woody plants of
458 the Caatinga show a higher degree of xeromorphism than in the Cerrado? *Flora* **224**:
459 244–251.
- 460 **Eilmann B, Sterck F, Wegner L, De Vries SMG, Von Arx G, Mohren GMJ, Den Ouden**
461 **J, Sass-Klaassen U. 2014.** Wood structural differences between northern and
462 southern beech provenances growing at a moderate site. *Tree Physiology* **34**: 882–
463 893.
- 464 **Fernandes DE, Gomide JL, Colodette JL, Ferreira MZ. 2011.** Influência da produtividade
465 de clones híbridos de eucalipto na densidade da madeira e na polpação Kraft. *Tempo*
466 **39**: 143–150.
- 467 **Foelkel C. 2007.** Elementos de vaso e celuloses de eucalipto. *Associação Brasileira Técnica*
468 *de Celulose e Papel*: 1–78.
- 469 **Fonseca CR, Overton JM, Collins B, Westoby M. 2000.** Shifts in Trait-Combinations
470 along Rainfall and Phosphorus Gradients. *Journal of Ecology* **88**: 964–977.
- 471 **Fonti P, von Arx G, García-González I, Eilmann B, Sass-Klaassen U, Gärtner H,**
472 **Eckstein D. 2010.** Studying global change through investigation of the plastic
473 responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytologist* **185**: 42–53.
- 474 **Fox J, Weisberg S. 2019.** An {R} Companion to Applied Regression, Third Edition.
475 Thousand Oaks CA: Sage. URL
476 <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>
- 477 **Franklin G. 1945.** Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resins

- 478 composites, and a new macerating method for wood. *Nature* **155**: 51 – 55.
- 479 **Givnish TJ, Wong SC, Stuart-Williams H, Holloway-Phillips M, Farquhar GD. 2014.**
480 Determinants of maximum tree height in *Eucalyptus* species along a rainfall gradient
481 in Victoria, Australia. *Ecology* **95**: 2991–3007.
- 482 **Hacke UG, Sperry JS. 2001.** Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in*
483 *Plant Ecology, Evolution and Systematics* **4**: 97–115.
- 484 **Hacke UG, Sperry JS, Wheeler JK, Castro L. 2006.** Scaling of angiosperm xylem
485 structure with safety and efficiency. *Tree Physiology* **26**: 689–701.
- 486 **Jardim JM, Gomes FJB, Colodette J Luiz, Brahim BP. 2017.** Avaliação da qualidade e
487 desempenho de clones de eucalipto na produção de celulose. *O Papel* **78**: 122–129.
- 488 **Jesus DS de, Borges RN, Silva JS. 2019.** Densidade básica e dimensões de fibra de um
489 clone de eucalipto cultivado em diferentes locais. *Cadernos de Ciência & Tecnologia*
490 **36**: 1–7.
- 491 **Johansen DA. 1940.** *Plant microtechnique*. New York, McGraw-Hill Book Company.
- 492 **Kramer JP, Kozlowski T. 1972.** *Fisiologia das Árvores*. Lisboa, Fundação Calouste
493 Gulbenkian.
- 494 **Kraus JE & Arduin M. 1997.** *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. Rio de
495 Janeiro, EDUR, Seropédica.
- 496 **Leal S, Pereira H, Grabner M, Wimmer R. 2003.** Clonal and site variation of vessels in 7-
497 year-old *Eucalyptus globulus*. *IAWA Journal* **24**: 185–195.
- 498 **Longui EL, De Lima IL, Andrade IM, Freitas MLM, Florsheim SMB, Zanatto ACS, da**
499 **Silva FG. 2011.** Seed provenance influences the wood structure of *Gallesia*
500 *integrifolia*. *IAWA Journal* **32**: 361–374.
- 501 **Magel E. 2001.** Physiology of cambial growth, storage of reserves and heartwood formation.
502 In: Huttunen S, Heikkilä H, Bucher J, Sundberg B, Jarvis P, Matyssek R, eds. *Trends*
503 *in European Forest Tree Physiology Research*. Dordrecht: Springer, 19–32.
- 504 **Meng TT, Wang H, Harrison SP, Prentice IC, Ni J, Wang G. 2015.** Responses of leaf

- 505 traits to climatic gradients: adaptive variation versus compositional shifts.
506 *Biogeosciences* **12**: 5339–5352.
- 507 **Morris H, Plavcová L, Cvecko P, Fichtler E, Gillingham MAF, Martínez-Cabrera HI,**
508 **McGlenn DJ, Wheeler E, Zheng J, Ziemińska K, et al. 2016.** A global analysis of
509 parenchyma tissue fractions in secondary xylem of seed plants. *New Phytologist* **209**:
510 1553–1565.
- 511 **Moya R, Tomazello Filho M. 2008.** Radial variation of the wood anatomical structure of
512 *Gmelina arborea* trees from different climatic and management conditions in Costa
513 Rica. *Revista de Biología Tropical* **56**: 689–704.
- 514 **Nisgoski S, de Muñoz GIB, Trianoski R, de Matos JLM, Venson I. 2012.** Características
515 anatômicas da madeira e índices de resistência do papel de *Schizolobium parahyba*
516 (Vell.) Blake proveniente de plantio experimental. *Scientia Forestalis* **40**: 203–211.
- 517 **Novoplansky A. 2002.** Developmental plasticity in plants: Implications of non-cognitive
518 behavior. *Evolutionary Ecology* **16**: 177–188.
- 519 **Oliveira JGL de, Oliveira JT da S, Abad JIM, Silva AG da, Fiedler NC, Vidaure GB.**
520 **2012.** Parâmetros quantitativos da anatomia da madeira de eucalipto que cresceu em
521 diferentes locais. *Revista Arvore* **36**: 559–567.
- 522 **Olson ME, Anfodillo T, Rosell JA, Petit G, Crivellaro A, Isnard S, León-Gómez C,**
523 **Alvarado-Cárdenas LO, Castorena M. 2014.** Universal hydraulics of the flowering
524 plants: Vessel diameter scales with stem length across angiosperm lineages, habits
525 and climates. *Ecology Letters* **17**: 988–997.
- 526 **Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P,**
527 **Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, et al. 2013.** New
528 handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide.
529 *Australian Journal of Botany* **61**: 167–234.
- 530 **Pfautsch S, Harbusch M, Wesolowski A, Smith R, Macfarlane C, Tjoelker MG, Reich**
531 **PB, Adams MA. 2016.** Climate determines vascular traits in the ecologically diverse
532 genus *Eucalyptus*. *Ecology Letters* **19**: 240–248.
- 533 **Plavcová L, Hacke UG. 2012.** Phenotypic and developmental plasticity of xylem in hybrid

- 534 poplar saplings subjected to experimental drought, nitrogen fertilization, and shading.
535 *Journal of Experimental Botany* **63**: 6481–6491.
- 536 **Plavcová L, Jansen S. 2015.** The role of xylem parenchyma in the storage and utilization of
537 nonstructural carbohydrates. In: Hacke UG, ed. *Functional and Ecological Xylem*
538 *Anatomy*. Switzerland: Springer, Cham, 209–234.
- 539 **Poorter L, McDonald I, Alarcón A, Fichtler E, Licona JC, Peña-Claros M, Sterck F,**
540 **Villegas Z, Sass-Klaassen U. 2010.** The importance of wood traits and hydraulic
541 conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree
542 species. *New Phytologist* **185**: 481–492.
- 543 **Roeser K. 1972.** Die nadel der schwarzkiefer. massenprodukt und kunstwerk der Natur.
544 *Mikrokosmos* 61: 33–36.
- 545 **Scheiner SM. 1993.** Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of*
546 *Ecology and Systematics* **24**: 35–68.
- 547 **Scholz A, Klepsch M, Karimi Z, Jansen S. 2013.** How to quantify conduits in wood?
548 *Frontiers in Plant Science* **4**: 1–11.
- 549 **Schreiber SG, Hacke UG, Hamann A. 2015.** Variation of xylem vessel diameters across a
550 climate gradient: Insight from a reciprocal transplant experiment with a widespread
551 boreal tree. *Functional Ecology* **29**: 1392–1401.
- 552 **Spicer R. 2016.** Variation in angiosperm wood structure and its physiological and
553 evolutionary significance. In: Groover A, Cronk Q, eds. *Comparative and*
554 *Evolutionary Genomics of Angiosperm Trees*. Springer, Cham, 19–60.
- 555 **Sultan SE. 2000.** Phenotypic plasticity for plant development, function and life history.
556 *Trends in plant science* **5**: 537–542.
- 557 **Trugilho PF, Bianchi ML, Da Silva Rosado SC, Lima JT. 2007.** Qualidade da madeira de
558 clones de espécies e híbridos naturais de *Eucalyptus*. *Scientia Forestalis/Forest*
559 *Sciences*: 55–62.
- 560 **Tyree MT, Zimmermann MH. 2002.** *Xylem structure and the ascent of sap*. Heidelberg:
561 Springer.

- 562 **Williamson GB, Wiemann MC. 2010.** Measuring wood specific gravity...correctly.
563 *American Journal of Botany* **97**: 519–524.
- 564 **Wortemann R, Herbette S, Barigah TS, Fumanal B, Alia R, Ducousso A, Gomory D,**
565 **Roeckel-Drevet P, Cochard H. 2011.** Genotypic variability and phenotypic
566 plasticity of cavitation resistance in *Fagus sylvatica* L. across Europe. *Tree*
567 *Physiology* **31**: 1175–1182.
- 568

Material suplementar

Tabela 2. Valores obtidos de parâmetros quantitativos do lenho, altura do caule, diâmetro do caule a altura do peito e características foliares de clones de *Eucalyptus urophylla* e *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla* em dois plantios de seis anos em duas áreas distintas. Amostras do lenho provenientes da secção à altura do peito. Valores representados pela média \pm desvio padrão.

| Espécies | Parâmetros | Plantios | |
|---|---|---------------------|---------------------|
| | | Menor precipitação | Maior precipitação |
| <i>E. urophylla</i> | Densidade da madeira (g cm ⁻³) | 0.58 \pm 0.03 | 0.58 \pm 0.03 |
| | Condutividade hidráulica potencial (kgm ⁻¹ Mpa ⁻¹ s ⁻¹) | 60.58 \pm 11.92 | 32.14 \pm 9.00 |
| | Diâmetro equivalente dos vasos (μ m) | 109.11 \pm 30.54 | 85.25 \pm 26.05 |
| | Densidade de vasos (vasos/mm ²) | 13.06 \pm 3.90 | 16.29 \pm 3.02 |
| | Comprimento dos elementos de vaso (μ m) | 72.83 \pm 37.88 | 78.37 \pm 47.77 |
| | Diâmetro das fibras (μ m) | 14.73 \pm 3.41 | 14.77 \pm 3.25 |
| | Comprimento das fibras (μ m) | 841.04 \pm 196.54 | 811.79 \pm 208.79 |
| | Altura dos raios (μ m) | 188.92 \pm 87.47 | 167.23 \pm 68.15 |
| | Largura dos raios (μ m) | 11.52 \pm 3.28 | 8.87 \pm 2.30 |
| | Número de raios (raios/mm ²) | 6.81 \pm 2.58 | 6.68 \pm 2.61 |
| | Porcentagem de área ocupada por vasos (%) | 17.38 \pm 4.02 | 13.65 \pm 3.23 |
| | Porcentagem de área ocupada por fibras (%) | 60.45 \pm 4.02 | 66.92 \pm 5.59 |
| | Porcentagem de área ocupada por parênquima (raio e parênquima axial) (%) | 22.17 \pm 4.18 | 19.44 \pm 5.87 |
| | Altura do caule (m) | 27.85 \pm 0.70 | 27.87 \pm 0.83 |
| | Diâmetro do caule a altura do peito (cm) | 17.94 \pm 1.44 | 18.69 \pm 1.62 |
| | Área foliar específica (m ² kg ⁻¹ /mm ² mg ⁻¹) | 74.68 \pm 8.57 | 75.11 \pm 9.57 |
| Teor de matéria seca foliar (mg g ⁻¹) | 511.01 \pm 26.58 | 486.03 \pm 38.57 | |
| <i>E. urophylla</i> x <i>E. grandis</i> | Densidade da madeira (g cm ⁻³) | 0.58 \pm 0.03 | 0.58 \pm 0.08 |
| | Condutividade hidráulica potencial (kgm ⁻¹ Mpa ⁻¹ s ⁻¹) | 64.87 \pm 15.18 | 62.85 \pm 21.07 |
| | Diâmetro equivalente dos vasos (μ m) | 110.75 \pm 32.23 | 105.99 \pm 35.89 |
| | Densidade de vasos (vasos/mm ²) | 12 \pm 2.24 | 12.8 \pm 3.95 |

| | | |
|---|---------------------|---------------------|
| Comprimento dos elementos de vaso (μm) | 70.98 ± 32.02 | 66.35 ± 34.87 |
| Diâmetro das fibras (μm) | 14.53 ± 3.54 | 15.98 ± 3.77 |
| Comprimento das fibras (μm) | 801.82 ± 196.88 | 802.44 ± 214.13 |
| Altura dos raios (μm) | 221.46 ± 97.80 | 194.16 ± 77.46 |
| Largura dos raios (μm) | 10.02 ± 3.01 | 9.61 ± 2.15 |
| Número de raios (raios/ mm^2) | 7.27 ± 2.73 | 6.75 ± 2.48 |
| Porcentagem de área ocupada por vasos (%) | 16.77 ± 3.70 | 15.41 ± 3.92 |
| Porcentagem de área ocupada por fibras (%) | 63.33 ± 7.12 | 65.08 ± 3.88 |
| Porcentagem de área ocupada por parênquima (raio e parênquima axial) (%) | 19.90 ± 5.15 | 19.50 ± 4.03 |
| Altura do caule (m) | 27.48 ± 0.99 | 28.51 ± 0.89 |
| Diâmetro a altura do peito (cm) | 17.88 ± 1.93 | 19.14 ± 2.23 |
| Área foliar específica ($\text{m}^2\text{kg}^{-1}/\text{mm}^2\text{mg}^{-1}$) | 74.46 ± 8.95 | 82.65 ± 11.57 |
| Teor de matéria seca foliar (mg g^{-1}) | 529.83 ± 32.33 | 489.25 ± 36.40 |