**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**

**Crescimento, anatomia, microdensidade e propriedades hidráulicas do
lenho de árvores de *Eucalyptus grandis* ao longo de uma rotação de 8 anos:
correlações com o clima e ciclos do carbono e da água**

Manolo Trindade Quintilhan

Dissertação apresentada para obtenção do título de Mestre
em Ciências, Programa: Recursos Florestais. Opção:
Tecnologia de Produtos Florestais

**Piracicaba
2019**

Manolo Trindade Quintilhan
Engenheiro Florestal

**Crescimento, anatomia, microdensidade e propriedades hidráulicas do lenho de
árvores de *Eucalyptus grandis* ao longo de uma rotação de 8 anos: correlações
com o clima e ciclos do carbono e da água**

versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011

Orientador:
Prof. Dr. **MARIO TOMMASIELLO FILHO**

Dissertação apresentada para obtenção do título de Mestre
em Ciências, Programa: Recursos Florestais. Opção:
Tecnologia de Produtos Florestais

Piracicaba
2019

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA – DIBD/ESALQ/USP

Quintilhan, Manolo Trindade

Crescimento, anatomia, microdensidade e propriedades hidráulicas do lenho de árvores de *Eucalyptus grandis* ao longo de uma rotação de 8 anos: correlações com o clima e ciclos do carbono e da água / Manolo Trindade Quintilhan. - - versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011. - - Piracicaba, 2019.

117 p.

Dissertação (Mestrado) - - USP / Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”.

1. Anatomia quantitativa 2. Propriedades físicas do lenho 3. Ciclos biogeoquímicos I. Título

DEDICATÓRIA

À minha parceira de vida, Kheyti Lopes e ao meu filho Josué, pela família, amor e sacrifício

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente ao Pai Celestial, pelo dom da vida, saúde e minha família. Por permitir-me sempre avançar, crescer e me rodear das melhores pessoas possíveis.

A minha família e aos meus pais Ruth de Sousa Trindade e Manoel C. Quintilhan Neto, pelo amor e dedicação, pelos ensinamentos, mostrando-me desde o berço o valor que o ensino tem. Principalmente à minha mãe, que nunca poupou esforços para me proporcionar as melhores condições e por me ensinar sobre a luta da vida e suas conquistas. Como também a minha irmã Melissa Trindade Quintilhan, pelo amor e amizade.

Aos meus avós Carmosina e Inocêncio, pelo amor e zelo, sendo um dos principais pilares da minha formação e vida, sempre estando de prontidão e me apoiando independentemente do nível da dificuldade.

Agradeço ao meu mestre Daniel Padilha e amigos de tatame, que por meio da arte suave permitiram renovar minhas energias diariamente. Pela amizade, porrada e perseverança, pois na luta, quanto pior a situação, mais calmo e claro devemos pensar, para melhor reagir.

Aos grandes amigos e colegas de laboratório que fiz nesses anos em Piracicaba, Ricardo Ortega, Roger Legoas, Alci Albiero Jr., Cláudio Anholetto Jr, Alejandro Venegas, Rosane Oliveira, Mariana Cogo, Luciana Sousa, Fernanda Guedes, Alinne Santos, Francisco Figueiredo, Júlia Lobo, Renato Oliveira e ao meu irmão Luiz Santini Jr. Como também a Gabriella Hita, meu braço direito durante todo o desenvolvimento da dissertação.

Ao meu orientador Mario Tommasiello Filho, pela paciência, dedicação e exemplo. Por prestar apoio e sempre gerar as condições necessárias para que essa pesquisa fosse realizada.

Agradeço ao Joannès Guillemot, pela amizade, orientação e paciência. Sempre disposto para uma nova conversa e, assim, novos avanços.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio financeiro. Ao Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais (IPEF), Centro Francês de Pesquisa Agrícola para o Desenvolvimento Internacional (CIRAD), as empresas ArcelorMittal, Cenibra, Copener, Duratex, Fibria, International Paper, Klabin, Suzano e Vallourec Florestal pela possibilidade em desenvolver parte dos resultados do Projeto EUCFLUX fase 1.

Ao Rildo Moreira e ao pessoal da Estação Experimental de Ciências Florestais de Itatinga, pelo suporte e condicionamento durante minha estadia, como também ao Eder Silva, pelo apoio em campo.

A Escola Superior Agrícola “Luiz de Queiroz” e ao Departamento de Ciências Florestais, pela estrutura, condição e apoio, nesses dois anos de mestrado. Por meio do LAIM, RUCAS e Biblioteca Central, onde tive ótimas condições de desenvolver meus trabalhos.

E, principalmente, a minha parceira de vida Kheyti Lopes, por ser o principal alicerce da nossa família, pelo carinho, amor, dedicação e exemplo, me presenteando com a luz de nossas vidas, nosso filho Josué.

Desejo que você

Não tenha medo da vida, tenha medo de não vivê-la.

Não há céu sem tempestades, nem caminhos sem acidentes.

Só é digno do pódio quem usa as derrotas para alcançá-lo.

Só é digno da sabedoria quem usa as lágrimas para irrigá-la.

Os frágeis usam a força; os fortes, a inteligência.

Seja um sonhador, mas una seus sonhos com disciplina,

Pois sonhos sem disciplina produzem pessoas frustradas.

Seja um debatedor de ideias.

Lute pelo que você ama.

Augusto Cury

SUMÁRIO

RESUMO.....	9
ABSTRACT.....	11
1. INTRODUÇÃO.....	13
REFERÊNCIAS.....	16
2. TÉCNICAS PARA DELIMITAÇÃO DE ANÉIS DE CRESCIMENTO DE <i>EUCALYPTUS GRANDIS</i> E APLICAÇÕES DE LONGOS CORTES HISTOLÓGICOS EM ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS	29
RESUMO.....	29
ABSTRACT	29
2.1. INTRODUÇÃO.....	30
2.2. MATERIAL E MÉTODOS.....	32
2.2.1. Material e preparação preliminar.....	32
2.2.2. Uso do micrótomo de deslize.....	32
2.2.3. Estudo de caso: anéis de crescimento de <i>Eucalyptus grandis</i>	33
2.2.4. Análise da microdensidade da madeira	33
2.2.5. Anatomia quantitativa da madeira.....	34
2.3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	34
2.3.1. Protocolo	34
2.3.1.1. Passo 1, ajustes no micrótomo de deslize	34
2.3.1.2. Passo 2, obtenção dos cortes histológicos de longo comprimento.....	35
2.3.1.3. Passo 3, obtenção e avaliação de imagens da anatomia microscópica.....	37
2.3.2. Estudo de caso: anéis de crescimento de <i>Eucalyptus grandis</i>	38
2.3.3. Avaliação das camadas de crescimento do lenho de espécies arbóreas tropicais	39
2.4. CONSIDERAÇÕES FINAIS	45
REFERÊNCIAS.....	46
3. CORRELAÇÃO ENTRE OS CICLOS BIOGEOQUÍMICOS, ANÉIS DE CRESCIMENTO E CRESCIMENTO EM ALTURA DE ÁRVORES DE <i>EUCALYPTUS GRANDIS</i> AO LONGO DE UMA ROTAÇÃO DE 8 ANOS.....	55
RESUMO.....	55
ABSTRACT	56
3.1. INTRODUÇÃO	57
3.2. MATERIAL E MÉTODOS.....	59
3.2.1. Caracterização da área experimental.....	59
3.2.2. Implantação do experimento, variáveis climáticas e fluxos de carbono e água registrados pela torre de fluxo.....	60
3.2.3. Crescimento e avaliação do tronco das árvores de <i>E. grandis</i>	61
3.2.4. Determinação da densidade básica do lenho	63

3.2.5. Determinação da % de cerne e alburno do lenho	63
3.2.6. Determinação dos perfis de microdensidade.....	64
3.2.7. Caracterização e quantificação da estrutura anatômica microscópica e condutividade hidráulica potencial do xilema	65
3.2.8. Delimitação da variação inter e intra-anual das camadas de crescimento.....	66
3.2.9. Correlação entre atributos funcionais, propriedades quantitativas do lenho e ciclos biogeoquímicos	67
3.2.10. Análises estatísticas	67
3.3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	68
3.3.1. Crescimento do tronco das árvores de <i>E. grandis</i>	68
3.3.2. Caracterização do tronco das 45 árvores de <i>E. grandis</i> : diâmetro, altura, casca, volume, densidade básica e % de cerne e alburno	70
3.3.3. Perfis de microdensidade do lenho nas diferentes posições longitudinais do tronco de árvores de <i>E. grandis</i>	75
3.3.4. Correlação entre as variáveis climáticas, fluxos de carbono e água e propriedades quantitativas do lenho das árvores de <i>E. grandis</i>	78
3.3.5. Correlação entre o crescimento em altura e as propriedades quantitativas do lenho das árvores de <i>E. grandis</i>	86
3.4. CONCLUSÕES	94
REFERÊNCIAS.....	93
4. CONSIDERAÇÕES FINAIS E CONCLUSÃO GERAL	107
APÊNDICES.....	109

RESUMO

Crescimento, anatomia, microdensidade e propriedades hidráulicas do lenho de árvores de *Eucalyptus grandis* ao longo de uma rotação de 8 anos: correlações com o clima e ciclos do carbono e da água

O crescimento e o desenvolvimento de ecossistemas florestais são fortemente influenciados pelas flutuações do clima. Sendo assim, espera-se que florestas de eucalipto de rápido crescimento sejam amplamente afetadas pelas mudanças climáticas. A utilização de métodos que possibilitem a avaliação e comparação dos atributos funcionais do xilema das árvores sob a dinâmica dos ciclos biogeoquímicos são necessários, a fim de antecipar e mitigar as consequências das mudanças climáticas no funcionamento das plantações. A análise do crescimento, anatomia, microdensidade e propriedades hidráulicas do xilema podem trazer importantes conhecimentos sobre a fisiologia das árvores. A avaliação dessas propriedades, contudo, ocorre geralmente em algumas regiões do xilema do tronco, ou ramos, sendo sua avaliação ao longo de todo o histórico das árvores um desafio. Assim, a relação entre as propriedades e atributos funcionais das árvores com os ciclos da água e do carbono no nível do ecossistema ainda não está claro. Em março de 2008, instalou-se em área localizada próxima do município de Itatinga-SP, a torre de fluxo do Projeto EucFlux. O projeto tem como objetivo avaliar os fluxos de carbono e água (*eddy covariance*) ao longo do crescimento e desenvolvimento de árvores de eucalipto. Isso, permite avaliar as dinâmicas biogeoquímicas sobre o ecossistema florestal, buscando prever sua produtividade sob diferentes condições climáticas. Em novembro de 2009, mudas de *Eucalyptus grandis* foram plantadas na área experimental de 90 ha, sendo avaliadas (diâmetro, altura, volume, etc.) até maio de 2018 (final da rotação). Com o corte das árvores, uma análise retrospectiva das propriedades e atributos funcionais do xilema do tronco de árvores de *E. grandis* foi realizada. Buscando compreender as relações dessas propriedades com as variações inter-intrasezonais das variáveis climáticas e ciclos do carbono e da água registrados pela torre de fluxo. Os métodos, resultados e avanços do presente estudo são descritos em dois capítulos. No **Capítulo I**, utilizou-se amostras do lenho de *Eucalyptus grandis*, *Tectona grandis* e *Cedrela fissilis*, para a descrição de um protocolo para obtenção de cortes histológicos longos e seus potenciais usos para avaliação de anéis de crescimento de árvores de eucalipto e espécies arbóreas tropicais, em uma abordagem conjunta de anatomia microscópica, perfis de microdensidade e anatomia quantitativa. Para o **Capítulo II**, avaliou-se árvores de *E. grandis*, seus anéis de crescimento (classes dominantes e codominantes), relacionando o crescimento radial e as propriedades do lenho do seu tronco (anatomia e microdensidade conforme capítulo I) com os ciclos biogeoquímicos (torre de fluxo, *eddy covariance*) em um período de 8 anos e em resolução inter-intrasezonal. Como também a relação da formação do xilema com o crescimento em altura das árvores no mesmo período e resolução. Observou-se diferenças significativas entre o crescimento e as propriedades do lenho das três classes de dominância, onde as dominantes, seguidas pelas codominantes e dominadas, apresentaram maiores dimensões e densidade do lenho. As variáveis climáticas e fluxos de carbono e água apresentaram forte correlação com as propriedades e atributos funcionais do lenho, onde maior temperatura média e disponibilidade de água, resultaram em maior crescimento do tronco, menor densidade do lenho e vasos de maior diâmetro e, assim, maior condutividade potencial do xilema. A evapotranspiração do ecossistema apresentou correlação significativa com todas as variáveis estudadas, sendo forte indício das

flutuações das variáveis climáticas e, assim, regulador da formação do xilema e funcionamento das árvores. Observou-se correlação entre os fluxos de carbono e crescimento, onde valores mais negativos de C (maior sequestro) resultaram em maior crescimento. O evento de estresse hídrico de 2014 teve forte efeito sobre os ciclos do carbono e da água, alterando assim, as propriedades do lenho das árvores. Ainda, o crescimento em altura teve forte correlação com as propriedades do lenho, onde maior altura resultou em vasos de maior dimensão e, assim, um sistema hidráulico com maior potencial de condução, contudo, com maior risco de cavitação e falha hidráulica. Os resultados integrados apontam o forte potencial da utilização de cortes histológicos longos para espécies tropicais, aprimorando a delimitação das camadas de crescimento anuais e permitindo a quantificação de variáveis anatômicas em conjunto com perfis de microdensidade, fundamentais para estudos fisiológicos das árvores. Assim, a relação das propriedades do lenho, com as flutuações das variáveis climáticas e ciclos do carbono e da água ao longo de todo o histórico de uma rotação de eucalipto em resolução inter-intrínica tornou-se possível, indicando importantes novas possibilidades para os estudos de dendrocronologia e ciências florestais.

Palavras-chave: Anatomia quantitativa do lenho; Propriedades físicas do lenho; Condutividade do xilema; Fluxos de carbono e água

ABSTRACT

Growth, anatomy, microdensity and hydraulic properties of the *Eucalyptus grandis* tree wood over an 8-year rotation: correlations with climate and carbon and water cycles

Growth and development of forest ecosystems are strongly influenced by climate fluctuations. Thus, fast-growing eucalyptus forests are expected to be largely affected by climate change. The use of methods that allow the evaluation and comparison of the functional traits of the tree xylem under the dynamics of the biogeochemical cycles are necessary in order to anticipate and mitigate the consequences of climate change on the functioning of plantations. The analysis of the growth, anatomy, microdensity and hydraulic properties of the xylem can bring important knowledge about the physiology of the trees. The evaluation of these properties, however, usually occurs in some regions of the trunk xylem, or branches, and their evaluation throughout the entire tree history is a challenge. Thus, the relationship between the properties and functional traits of trees with water and carbon cycles at the ecosystem level is still unclear. In March 2008, the flux tower of the EucFlux Project was installed in an area located near of Itatinga-SP. The project aims to evaluate the flux of carbon and water (eddy covariance) along the growth and development of eucalyptus trees. This allows to evaluate the biogeochemical dynamics on the forest ecosystem, seeking to predict its productivity under different climate conditions. In November 2009, seedlings of *Eucalyptus grandis* were planted in the experimental area of 90 ha, being evaluated (diameter, height, volume, etc.) until May 2018 (end of rotation). With the cut of the trees, a retrospective analysis of the properties and functional traits of the trunk xylem of *E. grandis* trees was performed. Seeking to understand the relationships of these properties with inter and intra annual variations of the climate variables and cycles of carbon and water, recorded by flux tower. The methods, results and advances of the present study are described in two chapters. In **Chapter I**, samples of *Eucalyptus grandis*, *Tectona grandis* and *Cedrela fissilis* wood, were used to describe a protocol for obtaining long histological sections and their potential uses for evaluation of growth rings of eucalyptus trees and tropical tree species, in a joint approach of microscopic anatomy, microdensity profiles and quantitative wood anatomy. For **Chapter II**, it was evaluated *E. grandis* trees, their growth rings (dominant and codominant classes), relating the radial growth and the wood properties of their trunk (anatomy and microdensity according to chapter I) to the biogeochemical cycles (flux tower, eddy covariance) over a period of 8 years in inter and intra annual resolution. As also, the relation of the xylem formation with the growth in height of the trees in the same period and resolution. Significant differences were observed between growth and wood properties of the three dominance classes, where dominant, followed by codominant and dominated, had larger wood dimensions and density. The climate variables and carbon and water fluxes showed a strong correlation with the properties and functional attributes of the wood, where higher mean temperature and water availability resulted in higher trunk growth, lower wood density and larger diameter vessels, greater potential conductivity of the xylem. The evapotranspiration of the ecosystem showed a significant correlation with all the studied variables, being a strong indication of the climate variables fluctuations and, therefore, regulator of xylem formation and tree functioning. There was a correlation between carbon fluxes and growth, where more negative values of C (higher sequestration) resulted in higher growth. The water stress event of 2014 had a strong effect on the carbon and water cycles, thus altering the wood properties of the trees. Also, the growth in height had a strong correlation

with the properties of the wood, where higher height resulted in larger vessels and, thus, a hydraulic system with greater potential of conduction, however, with greater risk of cavitation and hydraulic failure. The integrated results point to the strong potential of using long histological sections for tropical species, improving the delimitation of the annual growth layers and allowing the quantification of anatomical variables together with microdensity profiles, fundamental for physiological studies of the trees. Thus, the relationship of wood properties with fluctuations in climate variables and cycles of carbon and water throughout the history of an inter-intranasal eucalyptus rotation became possible, indicating important new possibilities for the studies dendrochronology and forest sciences.

Keywords: Quantitative wood anatomy; Physical properties of the wood; Conductivity of xylem; Carbon and water fluxes

1. INTRODUÇÃO

Ecossistemas florestais possuem alta relação com as flutuações ambientais, estando assim, sujeitos aos efeitos das mudanças climáticas (Dale et al., 2001; Gómez-Guerrero and Doane, 2018). Entre eles, as plantações de eucalipto são uma das mais afetadas, visto sua ampla utilização mundial, tendo área plantada total superior a 20 milhões de hectares, em mais de 90 países (Booth, 2013). O gênero *Eucalyptus* é a principal fonte de madeira na atualidade, devido sua ampla adaptabilidade edafoclimática e fácil manejo (Turnbull, 1999; Myburg et al., 2007; Gomes et al., 2015). É a matéria-prima básica de diversas indústrias, como a de papel e celulose, serrados, madeira projetada e carvão vegetal (Hein et al., 2016), sendo a madeira mais utilizada no mundo (Fao, 2006). Somente no Brasil, em 2016, existiam plantadas 5,7 milhões de hectares, sendo a cultura florestal mais implantada no país (Ibá, 2017).

Devido à alta importância do *Eucalyptus* no cenário florestal e industrial, diversos estudos sobre o gênero vêm sendo realizados. Parte deles, visam relacionar o desenvolvimento do gênero *Eucalyptus*, no contexto das variações climáticas, por meio das avaliações dos ciclos do carbono e da água, avaliando o efeito dessas variações no desenvolvimento, crescimento e produtividade das árvores do gênero *Eucalyptus* (Busby et al., 1988; Bennet et al., 1991; Hughes et al., 1996; Booth, 2013; Battie-Laclau et al., 2014a; Battie-Laclau et al., 2014b; Christina et al., 2017; Nouvellon et al., 2018). Tecnologias e métodos vêm sendo desenvolvidos para que os ciclos biogeoquímicos e variáveis climáticas de ecossistemas florestais possam ser devidamente avaliados e relacionados (Guillemot et al., 2017). Por meio da Covariância de Turbilhões ou *Eddy Covariance*, técnica utilizada pelas torres de fluxo, é possível monitorar os fluxos de carbono, água e energia que ocorre entre o solo, vegetação e atmosfera de diferentes ecossistemas (Pita et al., 2013). O método possui alta acurácia, com avaliações em ampla resolução temporal e espacial (Masseroni et al., 2013).

Por meio de uma cooperação entre Brasil e França, criou-se o Programa Cooperativo EucFlux, que viabilizou a instalação de uma torre de fluxo dentro de uma plantação comercial de *Eucalyptus grandis*, próxima da Estação Experimental de Ciências Florestais de Itatinga-SP da ESALQ-USP (Ipef, 2012; Christina et al., 2017; Nouvellon et al., 2018). O projeto tem como objetivo avaliar as relações existentes entre o uso do solo e manejo florestal na regulação dos ciclos biogeoquímicos. A vazão, evapotranspiração e as trocas de CO₂ entre o ecossistema florestal e a atmosfera são avaliados, assim, o carbono assimilado pela floresta, sua produtividade primária bruta e líquida e os balanços hídricos do sistema são obtidos em múltiplas escalas temporais e espaciais (Andréassian, 2004; Sun et al., 2008; Battie-Laclau et al., 2014a; Campioli et

al., 2016; Christina et al., 2017; Nouvellon et al., 2018). Além disso, é possível avaliar o efeito das mudanças climáticas nos ciclos biogeoquímicos desses ecossistemas e, assim, sua vulnerabilidade a eventos extremos (Pita et al., 2013). Finalmente, qual a relação existente entre o crescimento das árvores, as propriedades e características funcionais do seu lenho, e a flutuação das variáveis climáticas e fluxos de carbono e água (Hacke and Sperry, 2001; Tyree and Zimmermann, 2002).

A formação do lenho das árvores é regulada pelas interações que ocorrem entre as condições ambientais, idade das árvores e sua expressão genética (Schweingruber, 2007). Por meio da atividade cambial, o lenho é marcado pelas relações entre o clima e o crescimento das árvores, refletindo em adaptações funcionais, diferentes propriedades físicas e características anatômicas (Fonti et al., 2010; von Arx et al., 2017; Barotto et al., 2017). Nesse sentido, o estudo conjunto da anatomia e densidade, possibilita a avaliação de processos importantes ligados a fisiologia das árvores, como a condutividade hidráulica potencial do xilema (Fonti et al., 2010) e o seu risco em sofrer processos de cavitação e embolismo (Dalla-Salda et al., 2009). Dessa forma, a determinação das principais variáveis envolvidas na eficiência, segurança e adaptação do xilema é fundamental (Schuldt et al., 2016; Sevanto et al., 2014 ; Hacke and Sperry, 2001). Assim, alterações que estejam relacionadas com mudanças no metabolismo das árvores, devem ser avaliadas em escala temporal, a fim de avaliar seu efeito ao longo do tempo (Islam et al., 2018a). O crescimento em altura e dimensão das árvores, por exemplo, é uma das principais adaptações das árvores em função do gradiente ambiental, tendo forte relação com seus processos fisiológicos (Prendin et al., 2018; Liu et al., 2019).

O crescimento em altura das árvores é benéfico, à medida que durante esse processo há maior exposição da copa à luz solar (Rijkers et al., 2000). Por outro lado, o aumento da altura implica em maiores custos de manutenção da massa corporal viva (Woodruff and Meinzer, 2011). Podendo, inclusive, induzir algumas restrições importantes relacionadas à altura, como o transporte de água e nutrientes, com consequências negativas para as trocas gasosas e o balanço de carbono das árvores (Prendin et al., 2018). Assim sendo, o sistema hidráulico das árvores à medida que crescem em altura, está sujeito a uma maior tensão negativa e, assim, maiores são os riscos de cavitação, embolismo e falha hidráulica (Gleason et al., 2016). Isso é potencializado, principalmente quando eventos de seca extrema ocorrem, sendo a falha hidráulica induzida por alto estresse hídrico uma das principais causas da mortalidade das árvores (Rowland et al., 2015; Blackman et al., 2016; Choat et al., 2018). Estudos que avaliem a relação entre o crescimento em altura das árvores, com as propriedades e características dos anéis de crescimento anuais para espécies arbóreas tropicais são escassos (Rosell et al., 2017), parte disso ocorre devido as

dificuldades na visualização e delimitação dos seus anéis de crescimento (Godoy-Veiga et al., 2019), dificultando que séries longas sejam realizadas e avaliadas (Islam et al., 2019a).

Espécies arbóreas de regiões tropicais apresentam maiores dificuldades na observação dos seus anéis de crescimento anuais, devido as baixas flutuações das variáveis climáticas (Fritts, 1976). Árvores de *Eucalyptus* são cultivadas principalmente em clima tropical e subtropical, visto sua maior produtividade e tolerância nessas condições (Fao, 2006). Isto, junto as características intrínsecas da anatomia do lenho de árvores de *Eucalyptus*, classificam suas espécie como de difícil delimitação dos anéis de crescimento (Brookhouse, 2006). Apesar disso, as dificuldades na visualização dos anéis de crescimento anuais, ocorrem muitas vezes pela má qualidade na visualização da estrutura anatômica, e não pela inexistência de atividade cambial anual (Worbes, 2002; Worbes and Fichtler, 2011; Islam et al., 2018). Recentemente, um importante método para visualização das camadas de crescimento foi desenvolvido, onde cortes histológicos de longo comprimento são utilizados (Gärtner and Nievergelt, 2010). Contudo, seu uso e aplicação foi pouco explorado para espécies tropicais, que devem apresentar grande potencial. Devido às dificuldades em observação da estrutura anatômica de espécies tropicais, a construção de séries longas de variáveis anatômicas é um desafio (Islam et al., 2019a). Assim sendo, o objetivo geral do presente estudo é analisar árvores de diferentes classes de dominância de *Eucalyptus grandis*, avaliando seu crescimento radial e em altura, além das propriedades físicas e hidráulicas do lenho do seu tronco, relacionando-as com as flutuações inter-intrasezonais das variáveis climáticas e ciclos do carbono e da água registrados pela torre de fluxo (*eddy covariance*). Para isso, dois capítulos foram feitos:

1. **Técnicas para delimitação de anéis de crescimento de *Eucalyptus grandis* e aplicações de longos cortes histológicos em espécies arbóreas tropicais.** O presente capítulo, apresenta um protocolo para delimitação dos anéis de crescimento anuais de árvores de *Eucalyptus grandis*, além da obtenção de longos cortes histológicos para espécies arbóreas tropicais de diferentes densidades, indicando seu uso potencial, pela combinação de diferentes *proxies* (características dos anéis de crescimento), como largura, microdensidade e perfis de variáveis anatômicas (densidade e diâmetro dos vasos) das camadas de crescimento. Assim, objetiva: (i) descrever um protocolo para obtenção de cortes histológicos longos para três espécies tropicais com diferentes densidades e tipos de marcação de anel de crescimento (*Eucalyptus grandis*, *Tectona grandis* e *Cedrela fissilis*), (ii) realizar um estudo de caso, onde anéis de crescimento anuais pouco visíveis de *E. grandis* são delimitados e avaliados e (iii) avaliar as camadas de crescimento de espécies tropicais

arbóreas por meio da combinação exploratória de diferentes *proxies*, como largura do anel, microdensidade e características anatômicas quantitativas (diâmetro e densidade dos vasos) para inferências ecofisiológicas.

2. Correlação entre os ciclos biogeoquímicos, anéis de crescimento e crescimento em altura de árvores de *Eucalyptus grandis* ao longo de uma rotação de 8 anos.

Esse capítulo aborda a relação dos ciclos biogeoquímicos com as propriedades físicas, anatômicas e hidráulicas do xilema, além da relação entre o ajuste da formação do xilema com o crescimento em altura das árvores ao longo de 8 anos e em resolução inter-anual. Tendo assim, como objetivo: (i) avaliar o crescimento das árvores de *E. grandis* ao longo de uma rotação de 8 anos (ii) caracterizar o tronco de 45 árvores de eucalipto de 8 anos de 3 classes de dominância em diferentes posições longitudinais do tronco; (iii) quantificar a estrutura anatômica microscópica do lenho e determinar suas propriedades hidráulicas e (iv) correlacionar as propriedades avaliadas do lenho e os ciclos biogeoquímicos registrados pela torre de fluxo (*eddy covariance*) em resolução inter-anual ao longo de 8 anos.

REFERÊNCIAS

- Alzate, S.B.A., Tomazello Filho, M., De Piedade, S.M.S., 2005. Variação longitudinal da densidade básica da madeira de clones de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden, E. saligna Sm. e *E. grandis* x *urophylla*. *Sci. For.* 87–95.
- Anderegg, W.R.L., Trugman, A.T., Bowling, D.R., Salvucci, G., Tuttle, S.E., 2019. Plant functional traits and climate influence drought intensification and land-atmosphere feedbacks. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 116, 14071–14076. <https://doi.org/10.1073/pnas.1904747116>
- Andréassian, V., 2004. Waters and forests: from historical controversy to scientific debate. *J. Hydrol.* 291, 1–27. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2003.12.015>
- Babst, F., Bouriaud, O., Papale, D., Gielen, B., Janssens, I.A., Nikinmaa, E., Ibrom, A., Wu, J., Bernhofer, C., Köstner, B., Grünwald, T., Seufert, G., Ciais, P., Frank, D., 2014. Above-ground woody carbon sequestration measured from tree rings is coherent with net ecosystem productivity at five eddy-covariance sites. *New Phytol.* 201, 1289–1303. <https://doi.org/10.1111/nph.12589>
- Barotto, A.J., Monteoliva, S., Gyenge, J., Martínez-Meier, A., Tesón, N., Fernández, M., Eena, 2017. Wood density and anatomy of three *Eucalyptus* species: implications for hydraulic conductivity. *For. Syst.* 26, 1–11. <https://doi.org/10.5424/fs/2017261-10446>

- Battie-Laclau, P., Laclau, J.-P., Domec, J.-C., Christina, M., Bouillet, J.-P., de Cassia Piccolo, M., de Moraes Gonçalves, J.L., Moreira, R.M. e, Krusche, A.V., Bouvet, J.-M., Nouvellon, Y., 2014a. Effects of potassium and sodium supply on drought-adaptive mechanisms in *Eucalyptus grandis* plantations. *New Phytol.* 203, 401–413. <https://doi.org/10.1111/nph.12810>
- Battie-Laclau, P., Laclau, J.P., Beri, C., Mietton, L., Muniz, M.R.A., Arenque, B.C., De Cassia Piccolo, M., Jordan-Meille, L., Bouillet, J.P., Nouvellon, Y., 2014b. Photosynthetic and anatomical responses of *Eucalyptus grandis* leaves to potassium and sodium supply in a field experiment. *Plant, Cell Environ.* 37, 70–81. <https://doi.org/10.1111/pce.12131>
- Bhat, K.M., Bhat, K. V., Dhamodaran, T.K., 1990. Wood density and fiber length of *Eucalyptus grandis* grown in Kerala, India. *Wood Fiber Sci.* 1, 54–61.
- Blackman, C.J., Pfautsch, S., Choat, B., Delzon, S., Gleason, S.M., Duursma, R.A., 2016. Toward an index of desiccation time to tree mortality under drought. <https://doi.org/10.1111/pce.12758>
- Boninsegna, J.A., Villalba, R., Amarilla, L., Ocampo, J., 1989. Studies on Tree Rings, Growth Rates and Age-Size Relationships of Tropical Tree Species in Misiones, Argentina. *IAWA J.* 10, 161–169. <https://doi.org/https://doi.org/10.1163/22941932-90000484>
- Booth, T.H., 2013. Eucalypt plantations and climate change. *For. Ecol. Manage.* 301, 28–34. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2012.04.004>
- Böttcher, H., Verkerk, P.J., Gusti, M., Havlík, P., Grassi, G., 2012. Projection of the future EU forest CO₂ sink as affected by recent bioenergy policies using two advanced forest management models. *GCB Bioenergy* 4, 773–783. <https://doi.org/10.1111/j.1757-1707.2011.01152.x>
- Bradley, R.S., Fritts, H.C., 1978. Tree Rings and Climate. *Arct. Alp. Res.* 10, 144. <https://doi.org/10.2307/1550667>
- Brookhouse, M., 2006. Eucalypt dendrochronology : past , present and potential 435–449.
- Brookhouse, M., Lindesay, J., Brack, C., 2008. The Potential of Tree Rings in *Eucalyptus pauciflora* for Climatological and Hydrological Reconstruction 46, 421–434. <https://doi.org/10.1111/j.1745-5871.2008.00535.x>
- Butterfield, B.G., 1993. The structure of wood: an overview, in: *Primary Wood Processing*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 1–22. https://doi.org/10.1007/978-94-015-8110-3_1
- Campioli, M., Malhi, Y., Vicca, S., Luyssaert, S., Papale, D., Peñuelas, J., Reichstein, M., Migliavacca, M., Arain, M.A., Janssens, I.A., 2016. Evaluating the convergence between eddy-covariance and biometric methods for assessing carbon budgets of forests. *Nat.*

- Commun. 7, 13717. <https://doi.org/10.1038/ncomms13717>
- Chambi-Legoas, R., Chaix, G., Tomazello Filho, M., 2019. Effects of potassium / sodium fertilization and throughfall exclusion on growth patterns of *Eucalyptus grandis* W . Hill ex Maiden during extreme drought periods. *New For.* 1–20. <https://doi.org/10.1007/s11056-019-09716-x>
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G., Zanne, A.E., 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol. Lett.* 12, 351–366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- Choat, B., Brodribb, T.J., Brodersen, C.R., Duursma, R.A., López, R., Medlyn, B.E., 2018. Triggers of tree mortality under drought. *Nature* 558, 531–539. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0240-x>
- Christina, M., Nouvellon, Y., Laclau, J.-P., Stape, J.L., Bouillet, J.-P., Lambais, G.R., le Maire, G., 2017. Importance of deep water uptake in tropical eucalypt forest. *Funct. Ecol.* 31, 509–519. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12727>
- Cierner, C., Boers, N., Hirota, M., Kurths, J., Müller-Hansen, F., Oliveira, R.S., Winkelmann, R., 2019. Higher resilience to climatic disturbances in tropical vegetation exposed to more variable rainfall. *Nat. Geosci.* 12, 174–179. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0312-z>
- Cochard, H., 2006. Cavitation in trees. *Comptes Rendus Phys.* 7, 1018–1026. <https://doi.org/10.1016/j.crhy.2006.10.012>
- Coelho, C.A.S., Cardoso, D.H.F., Firpo, M.A.F., 2016a. Precipitation diagnostics of an exceptionally dry event in São Paulo, Brazil. *Theor. Appl. Climatol.* 125, 769–784. <https://doi.org/10.1007/s00704-015-1540-9>
- Coelho, C.A.S., de Oliveira, C.P., Ambrizzi, T., Reboita, M.S., Carpenedo, C.B., Campos, J.L.P.S., Tomaziello, A.C.N., Pampuch, L.A., Custódio, M. de S., Dutra, L.M.M., Da Rocha, R.P., Rehbein, A., 2016b. The 2014 southeast Brazil austral summer drought: regional scale mechanisms and teleconnections. *Clim. Dyn.* 46, 3737–3752. <https://doi.org/10.1007/s00382-015-2800-1>
- Cosme, L.H.M., Schiatti, J., Costa, F.R.C., Oliveira, R.S., 2017. The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. *New Phytol.* 215, 113–125. <https://doi.org/10.1111/nph.14508>

- Dale, V.H., Joyce, L.A., McNulty, S., Neilson, R.P., Ayres, M.P., Flannigan, M.D., Hanson, P.J., Irland, L.C., Lugo, A.E., Peterson, C.J., Simberloff, D., Swanson, F.J., Stocks, B.J., Wotton, B.M., 2001. Climate Change and Forest Disturbances Climate change can affect forests by altering the frequency, intensity, duration, and timing of fire, drought, introduced species, insect and pathogen outbreaks, hurricanes, windstorms, ice storms, or landslides. *Bioscience* 51, 723–734. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0723:ccafd\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0723:ccafd]2.0.co;2)
- Dalla-Salda, G., Martinez-Meier, A., Cochard, H., Rozenberg, P., 2009. Variation of wood density and hydraulic properties of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) clones related to a heat and drought wave in France. *For. Ecol. Manage.* 257, 182–189. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.08.019>
- Fonti, P., Jansen, S., 2012. Xylem plasticity in response to climate. *New Phytol.* 195, 734–736. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04252.x>
- Fonti, P., Von Arx, G., García-González, I., Eilmann, B., Sass-Klaassen, U., Gärtner, H., Eckstein, D., 2010. Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytol.* <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03030.x>
- Forrester, D.I., Elms, S.R., Baker, T.G., 2013. Tree growth-competition relationships in thinned Eucalyptus plantations vary with stand structure and site quality. *Eur. J. For. Res.* 132, 241–252. <https://doi.org/10.1007/s10342-012-0671-0>
- Forrester, D.I., Medhurst, J.L., Wood, M., Beadle, C.L., Valencia, J.C., 2010. Growth and physiological responses to silviculture for producing solid-wood products from Eucalyptus plantations: An Australian perspective. *For. Ecol. Manage.* <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.08.029>
- Fritts, H.C., 1976. Tree rings and climate. Academic Press.
- Gärtner, H., Nievergelt, D., 2010. The core-microtome : A new tool for surface preparation on cores and time series analysis of varying cell parameters 28, 85–92. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2009.09.002>
- Gleason, S.M., Westoby, M., Jansen, S., Choat, B., Hacke, U.G., Pratt, R.B., Bhaskar, R., Brodribb, T.J., Bucci, S.J., Cao, K.-F., Cochard, H., Delzon, S., Domec, J.-C., Fan, Z.-X., Feild, T.S., Jacobsen, A.L., Johnson, D.M., Lens, F., Maherali, H., Martínez-Vilalta, J., Mayr, S., McCulloh, K.A., Mencuccini, M., Mitchell, P.J., Morris, H., Nardini, A., Pittermann, J., Plavcová, L., Schreiber, S.G., Sperry, J.S., Wright, I.J., Zanne, A.E., 2016. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytol.* 209, 123–136. <https://doi.org/10.1111/nph.13646>

- Godoy-Veiga, M., Slotta, F., Alecio, P.C., Ceccantini, G., Buckeridge, M.S., Locosselli, G.M., 2019. Improved tree-ring visualization using autofluorescence. *Dendrochronologia* 55, 33–42. <https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2019.03.003>
- Gomes, F.J.B., Colodette, J.L., Burnet, A., Batalha, L.A.R., Santos, F.A., Demuner, I.F., 2015. Thorough Characterization of Brazilian New Generation of Eucalypt Clones and Grass for Pulp Production. *Int. J. For. Res.* 2015, 1–10. <https://doi.org/10.1155/2015/814071>
- Gómez-Guerrero, A., Doane, T., 2018. The Response of Forest Ecosystems to Climate Change. *Dev. Soil Sci.* 35, 185–206. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63865-6.00007-7>
- Gonzalez, P., Neilson, R.P., Lenihan, J.M., Drapek, R.J., 2010. Global patterns in the vulnerability of ecosystems to vegetation shifts due to climate change. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19, 755–768. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00558.x>
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 4, 97–115. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-15783-2>
- Hein, P.R.G., Chaix, G., Clair, B., Brancheriau, L., Gril, J., 2016. Spatial variation of wood density, stiffness and microfibril angle along Eucalyptus trunks grown under contrasting growth conditions. *Trees* 30, 871–882. <https://doi.org/10.1007/s00468-015-1327-8>
- Helama, S., 2015. Expressing Tree-Ring Chronology as Age-Standardized Growth Measurements. *For. Sci.* 61, 817–828. <https://doi.org/10.5849/forsci.14-139>
- Helama, S., Melvin, T.M., Briffa, K.R., 2017. Regional curve standardization: State of the art. *The Holocene* 27, 172–177. <https://doi.org/10.1177/0959683616652709>
- Houghton, R.A., 2010. How well do we know the flux of CO₂ from land-use change? 62, 337–351. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0889.2010.00473.x>
- Islam, M., Rahman, M., Bräuning, A., 2019a. Long-term wood anatomical time series of two ecologically contrasting tropical tree species reveal differential hydraulic adjustment to climatic stress. *Agric. For. Meteorol.* 265, 412–423. <https://doi.org/10.1016/J.AGRFORMET.2018.11.037>
- Islam, M., Rahman, M., Bräuning, A., 2019b. Impact of extreme drought on tree-ring width and vessel anatomical features of *Chukrasia tabularis*. *Dendrochronologia* 53, 63–72. <https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2018.11.007>
- Islam, M., Rahman, M., Bräuning, A., 2018a. Long-Term Hydraulic Adjustment of Three Tropical Moist Forest Tree Species to Changing Climate. *Front. Plant Sci.* 9, 1761. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01761>

- Islam, M., Rahman, M., Bräuning, A., 2018b. Growth-Ring Boundary Anatomy and Dendrochronological Potential in a Moist Tropical Forest in Northeastern Bangladesh. *Tree-Ring Res.* 74, 76–93. <https://doi.org/10.3959/1536-1098-74.1.76>
- Kaczka, R.J., Spyt, B., Janecka, K., Beil, I., Büntgen, U., Scharnweber, T., Nievergelt, D., Wilmking, M., 2018. Different maximum latewood density and blue intensity measurements techniques reveal similar results. *Dendrochronologia* 49, 94–101. <https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2018.03.005>
- Korner, C., Asshoff, R., Bignucolo, O., Hättenschwiler, S., Keel, S.G., Peláez-Riedl, S., Pepin, S., Siegwolf, R.T.W., Zotz, G., 2005. Carbon Flux and Growth in Mature Deciduous Forest Trees Exposed to Elevated CO₂. *Science* (80-.). 309, 1360–1362. <https://doi.org/10.1126/science.1113977>
- Leal, S., Pereira, H., Grabner, M., Wimmer, R., 2003. Clonal and site variation of vessel in 7-year-old *Eucalyptus globulus*. *IAWA J.* 24, 185–195.
- Lima, W. de P., Jarvis, P., Rhizopoulou, S., 2003. Stomatal responses of *Eucalyptus* species to elevated CO₂ concentration and drought stress. *Sci. Agric.* 60, 231–238. <https://doi.org/10.1590/S0103-90162003000200005>
- Lisi, C.S., Tomazello-Filho, M., Botosso, P.C., Roig, F.A., Maria, V.R.B., Ferreira-fedele, L., Voigt, A.R.A., 2008. Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in southeast Brazil 29, 189–207.
- Liu, H., Gleason, S.M., Hao, G., Hua, L., He, P., Goldstein, G., Ye, Q., 2019. Hydraulic traits are coordinated with maximum plant height at the global scale. *Sci. Adv.* 5, eaav1332. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aav1332>
- Long, S.P., Ainsworth, E.A., Rogers, A., Ort, D.R., 2004. Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future. *Annu. Rev. Plant Biol.* 55, 591–628. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141610>
- Lungo, A. Del, Ball, J., Carle, J., 2006. Global planted forests thematic study: Results and analysis.
- Macfarlane, C., Bond, C., White, D.A., Grigg, A.H., Ogden, G.N., Silberstein, R., 2010. Transpiration and hydraulic traits of old and regrowth eucalypt forest in southwestern Australia. *For. Ecol. Manage.* 260, 96–105. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2010.04.005>
- Malan, F.S., 1991. Variation, Association and Inheritance of Juvenile Wood Properties of *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden with Special Reference to the Effect of Rate of Growth. *South African For. J.* 157, 16–23. <https://doi.org/10.1080/00382167.1991.9629094>

- Malan, F.S., Hoon, M., 1992. Effect of Initial Spacing and Thinning on Some Wood Properties of *Eucalyptus grandis*. South African For. J. 163, 13–20. <https://doi.org/10.1080/00382167.1992.9629362>
- Martins, F.B., Soares, C.P.B., Silva, G.F. da, 2014. Individual tree growth models for eucalyptus in northern Brazil. Sci. Agric. 71, 212–225. <https://doi.org/10.1590/S0103-90162014000300006>
- Masseroni, D., Corbari, C., Ceppi, A., Gandolfi, C., Mancini, M., 2013. Operative Use of Eddy Covariance Measurements: Are High Frequency Data Indispensable? Procedia Environ. Sci. 19, 293–302. <https://doi.org/10.1016/J.PROENV.2013.06.034>
- Muller, B., Pantin, F., Génard, M., Turc, O., Freixes, S., Piques, M., Gibon, Y., 2011. Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. J. Exp. Bot. 62, 1715–1729. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq438>
- Müller, I., Finger, C.A.G., Schneider, P.R., 2005. Forma de tronco e sortimento de madeira de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden, na região sudeste do Estado do Rio Grande do Sul. Ciência Florest. 15, 293–305. <https://doi.org/10.5902/198050981867>
- Myburg, A.A., Potts, B.M., Marques, C.M., Kirst, M., Gion, J.-M., Grattapaglia, D., Grima-Pettenatti, J., 2007. Eucalypts, in: Forest Trees. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 115–160. https://doi.org/10.1007/978-3-540-34541-1_4
- Nouvellon, Y., Stape, J.L., Le Maire, G., Bonnefond, J.-M., Guillemot, J., Christina, M., Bouillet, J.-P., Camargo Campoe, O., Laclau, J.-P., 2018. Full-rotation carbon, water and energy fluxes in a tropical eucalypt plantation, in: Eucalyptus 2018: Managing Eucalyptus Plantation under Global Changes. Abstracts Book. CIRAD.
- Oliveira, B.R.U. de, Latorraca, J.V. de F., Tomazello Filho, M., Garcia, R.A., Carvalho, A.M. de, 2011. Correlações dendroclimatológicas do *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden na região de Rio Claro, RJ. Ciência Florest. 21, 499–508. <https://doi.org/10.5902/198050983807>
- Oliveira, I.R. de, Chagas, M.P., Bouillet, J.-P., Longui, E.L., Lima, I.L. de, Bordron, B., Ferreira, A.B., Tomazello Filho, M., 2018. Effect of tree spacing on growth and wood density of 38-year-old *Cariniana legalis* trees in Brazil. South. For. a J. For. Sci. 80, 311–318. <https://doi.org/10.2989/20702620.2017.1393741>
- Ortega Rodriguez, D.R., Carvalho, H.W.P. de, Tomazello-Filho, M., 2018. Nutrient concentrations of 17-year-old *Pinus taeda* annual tree-rings analyzed by X-ray fluorescence microanalysis. Dendrochronologia 52, 67–79. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.09.009>

- Pandey, S., Carrer, M., Castagneri, D., Petit, G., 2018. Xylem anatomical responses to climate variability in Himalayan birch trees at one of the world's highest forest limit. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 33, 34–41. <https://doi.org/10.1016/J.PPEES.2018.05.004>
- Pereira, B.L.C., Oliveira, A.C., Carvalho, A.M.M.L., Carneiro, A. de C.O., Vital, B.R., Santos, L.C., 2013. Correlações entre a relação Cerne/Alburno da madeira de eucalipto, rendimento e propriedades do carvão vegetal. *Sci. For.* 41, 217–225.
- Petit, G., Pfautsch, S., Anfodillo, T., Adams, M.A., 2010. The challenge of tree height in *Eucalyptus regnans*: when xylem tapering overcomes hydraulic resistance. *New Phytol.* 187, 1146–1153. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03304.x>
- Pfautsch, S., Harbusch, M., Wesolowski, A., Smith, R., Macfarlane, C., Tjoelker, M.G., Reich, P.B., Adams, M.A., 2016. Climate determines vascular traits in the ecologically diverse genus *Eucalyptus*. *Ecol. Lett.* 19, 240–248. <https://doi.org/10.1111/ele.12559>
- Pita, G., Gielen, B., Zona, D., Rodrigues, A., Rambal, S., Janssens, I.A., Ceulemans, R., 2013. Carbon and water vapor fluxes over four forests in two contrasting climatic zones. *Agric. For. Meteorol.* 180, 211–224. <https://doi.org/10.1016/J.AGRFORMET.2013.06.003>
- Pittermann, J., Olson, M.E., 2018. Transport efficiency and cavitation resistance in developing shoots: a risk worth taking. *Tree Physiol.* 38, 1085–1087. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy094>
- Plomion, C., Leprovost, G., Stokes, A., 2001. Trees Wood Formation in Trees. *Plant Physiol.* 127. <https://doi.org/10.1104/pp.010816>
- Poorter, H., Nagel, O., 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Funct. Plant Biol.* 27, 1191. https://doi.org/10.1071/PP99173_CO
- Prendin, A.L., Mayr, S., Beikircher, B., von Arx, G., Petit, G., 2018. Xylem anatomical adjustments prioritize hydraulic efficiency over safety as Norway spruce trees grow taller. *Tree Physiol.* 38, 1088–1097. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy065>
- Programa Cooperativo sobre Torre de Fluxo [WWW Document], 2012. URL <http://www.ipef.br/eucflux/> (accessed 10.9.18).
- Quintilhan, M.T., Oliveira, W.C. de, Oliveira, A.C., Pereira, B.L.C., Môra, R., Pinto, A.A. de S., 2018. Deterioração da madeira de *Eucalyptus* e *Corymbia* em ensaio de campo. *Rev. Ciência da Madeira (Brazilian J. Wood Sci.)* 9. <https://doi.org/10.15210/ci.mad.v9i2.11911>
- Ram, S., Borgaonkar, H.P., Sikder, A.B., 2008. Tree-ring analysis of teak (*Tectona grandis* L.F.) in central India and its relationship with rainfall and moisture index. *J. Earth Syst. Sci.* 117, 637–645. <https://doi.org/10.1007/s12040-008-0058-2>

- Rezende, G.C. de, Suiter Filho, W., Mendes, C.J., Morais, T.S. de A., 1981. Novas técnicas de espaçamento para *Eucalyptus* spp. IPEF 1–8.
- Rico, C., Pittermann, J., Polley, H.W., Aspinwall, M.J., Fay, P.A., 2013. The effect of subambient to elevated atmospheric CO₂ concentration on vascular function in *Helianthus annuus*: implications for plant response to climate change. *New Phytol.* 199, 956–965. <https://doi.org/10.1111/nph.12339>
- Rijkers, T., Pons, T.L., Bongers, F., 2000. The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Funct. Ecol.* 14, 77–86. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2000.00395.x>
- Rocha, F.T., Florsheim, S.M.B., Couto, H.T.Z. do, 2004. Variação das dimensões dos elementos anatômicos da madeira de árvores de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden aos sete anos. *Rev. do Inst. Florest.* 16, 153–164.
- Rosado, B.H.P., Dias, A.T.C., De Mattos, E.A., 2013. Going Back to Basics: Importance of Ecophysiology when Choosing Functional Traits for Studying Communities and Ecosystems. *Brazilian J. Nat. Conserv. Essays Perspect. Nat. Conserv.* 11, 15–22. <https://doi.org/10.4322/natcon.2013.002>
- Rosell, J.A., Olson, M.E., Anfodillo, T., 2017. Scaling of Xylem Vessel Diameter with Plant Size: Causes, Predictions, and Outstanding Questions. *Curr. For. Reports.* <https://doi.org/10.1007/s40725-017-0049-0>
- Rowland, L., da Costa, A.C.L., Galbraith, D.R., Oliveira, R.S., Binks, O.J., Oliveira, A.A.R., Pullen, A.M., Doughty, C.E., Metcalfe, D.B., Vasconcelos, S.S., Ferreira, L. V., Malhi, Y., Grace, J., Mencuccini, M., Meir, P., 2015. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. *Nature* 528, 119. <https://doi.org/10.1038/nature15539>
- Santos, P.E.T. dos, Garcia, J.N., Geraldi, I.O.G., 2004. Posição da tora na árvore e sua relação com a qualidade da madeira serrada de *Eucalyptus grandis*. *Sci. For.* 142–151.
- Schuldt, B., Knutzen, F., Delzon, S., Jansen, S., Müller-Haubold, H., Burlett, R., Clough, Y., Leuschner, C., 2016. How adaptable is the hydraulic system of European beech in the face of climate change-related precipitation reduction? *New Phytol.* 210, 443–458. <https://doi.org/10.1111/nph.13798>
- Schuur, E.A.G., 2003. Productivity and global climate revisited: the sensitivity of tropical forest growth to precipitation. *Ecology* 84, 1165–1170. <https://doi.org/10.1890/0012-9658>
- Schweingruber, F.H., 2007. Wood structure and environment. Springer.

- Scolforo, H.F., McTague, J.P., Burkhart, H., Roise, J., Campoe, O., Stape, J.L., 2019. Eucalyptus growth and yield system: Linking individual-tree and stand-level growth models in clonal Eucalypt plantations in Brazil. *For. Ecol. Manage.* 432, 1–16. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2018.08.045>
- Sette Jr, C.R., Deus Jr, J.C., Tomazello Filho, M., Pádua, F.A. De, Calil, F.N., Laclau, J.P., 2014. Alterações na qualidade da madeira de *Eucalyptus grandis* causadas pela adubação mineral. *Cerne* 20, 251–258. <https://doi.org/10.1590/01047760.201420021499>
- Sette Jr, C.R., Oliveira, I.R. de, Tomazello Filho, M., Yamaji, F.M., Laclau, J.P., 2012. Efeito da idade e posição de amostragem na densidade e características anatômicas da madeira de *Eucalyptus grandis*. *Rev. Árvore* 36, 1183–1190. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622012000600019>
- Sette Jr, C.R., Tomazello Filho, M., Dias, C.T. dos S., Laclau, J.P., 2010. Crescimento em diâmetro do tronco das árvores de *Eucalyptus grandis* W. Hill. ex. Maiden e relação com as variáveis climáticas e fertilização mineral. *Rev. Árvore* 34, 979–990. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622010000600003>
- Sette Jr, C.R., Tomazello Filho, M., Lousada, J.L., Lopes, D., Laclau, J.P., 2016. Relationship between climate variables, trunk growth rate and wood density of *Eucalyptus grandis* W. Mill ex Maiden Trees. *Rev. Árvore* 40, 337–346. <https://doi.org/10.1590/0100-67622016000200016>
- Sevanto, S., McDowell, N.G., Dickman, L.T., Pangle, R., Pockman, W.T., 2014. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant. Cell Environ.* 37, 153–161. <https://doi.org/10.1111/pce.12141>
- Shoo, L.P., Hoffmann, A.A., Garnett, S., Pressey, R.L., Williams, Y.M., Taylor, M., Falconi, L., Yates, C.J., Scott, J.K., Alagador, D., Williams, S.E., 2013. Making decisions to conserve species under climate change. *Clim. Change* 119, 239–246. <https://doi.org/10.1007/s10584-013-0699-2>
- Silva, J. de C., Tomazello Filho, M., Oliveira, J.T. da S., Castro, V.R. de, 2007. Influência de idade e da posição radial nas dimensões das fibras e dos vasos da madeira de *Eucalyptus grandis* Hill ex. Maiden. *Rev. Árvore* 31, 1081–1090. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622007000600013>
- Souza, V.R. de, Carpin, M.A., Barrichelo, L.E.G., 1986. Densidade básica entre procedências, classes de diâmetro e posições em árvores de *Eucalyptus grandis* e *E. saligna*. *IPEF* 65–72.

- Sperry, J.S., Hacke, U.G., Oren, R., Comstock, J.P., 2002. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell Environ.* 25, 251–263. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00799.x>
- Sperry, J.S., Meinzer, F.C., McCulloh, K.A., 2008. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant. Cell Environ.* 31, 632–645. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01765.x>
- Sperry, J.S., Nichols, K.L., Sullivan, J.E.M., Eastlack, S.E., 1994. Xylem Embolism in Ring-Porous, Diffuse-Porous, and Coniferous Trees of Northern Utah and Interior, Ecology.
- Sun, G., Noormets, A., Chen, J., McNulty, S.G., 2008. Evapotranspiration estimates from eddy covariance towers and hydrologic modeling in managed forests in Northern Wisconsin, USA. *Agric. For. Meteorol.* 257–267. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2007.08.010>
- Thorpe, H.C., Astrup, R., Trowbridge, A., Coates, K.D., 2010. Competition and tree crowns: A neighborhood analysis of three boreal tree species. *For. Ecol. Manage.* 259, 1586–1596. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2010.01.035>
- Tomazello Filho, M., 1987. Variação radial da densidade básica e da estrutura anatômica da madeira do *Eucalyptus globulus*, *E. pellita* e *E. acmenioides*. *IPEF* 35–42.
- Tomazello Filho, M., 1985a. Variação radial da densidade básica e estrutura anatômica da madeira de *Eucalyptus gummifera*, *E. microcorys* e *E. pilularis*. *IPEF* 30, 45–54.
- Tomazello Filho, M., 1985b. Variação radial da densidade básica e da estrutura anatômica da madeira do *Eucalyptus saligna* e *E. grandis*. *IPEF* 37–45.
- Tomazello Filho, M., Brazolin, S., Chagas, M.P., Oliveira, J.T.S., Ballarin, A.W., Benjamin, C.A., 2008. Application of X-ray technique in nondestructive evaluation of eucalypt wood. *Maderas. Cienc. y Tecnol.* 10, 139–149. <https://doi.org/10.4067/S0718-221X2008000200006>
- Torres, C.M.M.E., Oliveira, A.C., Pereira, B.L., Javocine, L.A.G., Oliveira Neto, S.N. de, Carneiro, A. de C.O., Torres, C.M.M.E., 2016. Estimativas da produção e propriedades da madeira de eucalipto em Sistemas Agroflorestais. *Sci. For.* 44, 137–148. <https://doi.org/10.18671/scifor.v44n109.13>
- Turnbull, J.W., 1999. *New forests., New Forests.* Kluwer Academic Publishers.
- Tyree, M.T., Zimmermann, M.H., 2002a. *Xylem Structure and the Ascent of Sap*, Springer Series in Wood Science. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-04931-0>

- Tyree, M.T., Zimmermann, M.H., 2002b. Xylem Structure and the Ascent of Sap, Springer Series in Wood Science. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-04931-0>
- van der Sleen, P., Groenendijk, P., Vlam, M., Anten, N.P.R., Boom, A., Bongers, F., Pons, T.L., Terburg, G., Zuidema, P.A., 2015. No growth stimulation of tropical trees by 150 years of CO₂ fertilization but water-use efficiency increased. *Nat. Geosci.* 8, 24–28. <https://doi.org/10.1038/ngeo2313>
- von Arx, G., Arzac, A., Fonti, P., Frank, D., Zweifel, R., Rigling, A., Galiano, L., Gessler, A., Olano, J.M., 2017. Responses of sapwood ray parenchyma and non-structural carbohydrates of *Pinus sylvestris* to drought and long-term irrigation. *Funct. Ecol.* <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12860>
- von Arx, G., Arzac, A., Olano, J.M., Fonti, P., 2015. Assessing Conifer Ray Parenchyma for Ecological Studies: Pitfalls and Guidelines. *Front. Plant Sci.* <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01016>
- von Arx, G., Crivellaro, A., Prendin, A.L., Čufar, K., Carrer, M., 2016. Quantitative Wood Anatomy-Practical Guidelines. *Front. Plant Sci.* 7, 781. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00781>
- Wimmer, R., Downes, G.M., Evans, R., 2002. High-resolution analysis of radial growth and wood density in *Eucalyptus nitens*, grown under different irrigation regimes. *Ann. For. Sci.* 59, 519–524. <https://doi.org/10.1051/forest:2002036>
- Woodruff, D.R., Meinzer, F.C., 2011. Water stress, shoot growth and storage of non-structural carbohydrates along a tree height gradient in a tall conifer. *Plant. Cell Environ.* 34, 1920–1930. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02388.x>
- Worbes, M., 2002. One hundred years of tree-ring research in the tropics – a brief history and an outlook to future challenges. *Dendrochronologia* 20, 217–231. <https://doi.org/10.1078/1125-7865-00018>
- Worbes, M., Fichtler, E., 2011. Wood Anatomy and Tree-Ring Structure and Their Importance for Tropical Dendrochronology. https://doi.org/10.1007/978-90-481-8725-6_17

2.

3. TÉCNICAS PARA DELIMITAÇÃO DE ANÉIS DE CRESCIMENTO DE *EUCALYPTUS GRANDIS* E APLICAÇÕES DE LONGOS CORTES HISTOLÓGICOS EM ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS

RESUMO

As técnicas utilizadas na dendrocronologia evoluíram nos últimos anos e trouxeram novas perspectivas para a visualização da variação inter-intraseasonal dos anéis de crescimento. Um método chave possibilita a obtenção de longos cortes histológicos, abrangendo a variação anatômica ao longo de todo o plano transversal. No entanto, a maior parte das pesquisas neste sentido foi realizada com espécies de madeira macia, de regiões temperadas e mediterrâneas, devido à facilidade de se obter seções histológicas de madeira de baixa densidade. Neste sentido, o presente capítulo descreve um protocolo para obtenção de cortes histológicos longos de madeiras de diferente densidade, técnicas para delimitação de anéis de crescimento anuais de *Eucalyptus grandis* e o potencial na abordagem conjunta da anatomia macro e microscópica do lenho, análise de perfis de microdensidade e anatomia quantitativa de espécies arbóreas tropicais (*Eucalyptus grandis*, *Tectona grandis* e *Cedrela fissilis*). Melhorias na visualização, delimitação e caracterização dos anéis de crescimento em escala microscópica foram alcançadas. A delimitação de anéis de crescimento pouco visíveis de *E. grandis* foi possível. Além disso, foi possível visualizar o efeito de anomalias climáticas na formação celular do xilema. *Proxies* importantes relacionados à anatomia quantitativa da madeira (diâmetro e densidade de vasos) foram gerados a cada milímetro linear. A avaliação dos longos cortes histológicos pelos perfis de variáveis anatômicas e microdensidade, indicam uma abordagem *multi-proxy* de alto potencial. O método descrito neste capítulo, traz novas perspectivas promissoras para as diferentes linhas de pesquisa em dendrocronologia.

Palavras-chave: Dendrocronologia; Micrótomos de deslizamento; Anatomia da madeira; Limite dos anéis de crescimento

ABSTRACT

Techniques used in dendrochronology evolved in recent years and brought new perspectives for the visualization of inter and intra annual tree-ring variation. A key is the long histological sections, encompassing the anatomical variation along all the transverse plane. However, most of the work in this sense was carried out with softwood species from the temperate and Mediterranean regions, due to the ease of obtaining thin sections of low density wood. In this sense, we describe a protocol for obtaining long histological sections of wood of different densities, techniques for delimiting annual growth rings of *Eucalyptus grandis* and the potential in a joint approach of the macro and microscopic wood anatomy, analysis of microdensity profiles and quantitative wood anatomy of tropical tree species (*Eucalyptus grandis*, *Tectona grandis* and *Cedrela fissilis*). Improvements in the visualization, delimitation and characterization of growth rings on a microscopic scale were achieved. The delimitation of the difficult to visualize tree rings of *E. grandis* was possible. In addition, it was possible to visualize the effect of climate anomalies on the cell formation of xylem. Important proxies related to the quantitative wood anatomy (diameter and vessel density) were generated to each linear millimeter. The evaluation of the long histological sections by the profiles of anatomical variables and microdensity, indicates a high potential multi-proxy approach. The method described in this chapter brings promising new perspectives to the different lines of dendrochronology research.

Keywords: Dendrochronology; Core-microtome; Wood anatomy; Growth-ring boundaries

3.1. Introdução

A formação do xilema é regulada pelas condições ambientais, expressão genética e idade das árvores. Essas interações são arquivadas pela atividade da camada cambial, resultando em processos de divisão, crescimento e diferenciação celular (De Micco et al., 2014; Lupi et al., 2010; Schweingruber, 2007). A plasticidade do xilema registra o crescimento das plantas e sua interação com o clima, refletindo diferentes adaptações funcionais e estrutura anatômica (Fonti et al., 2010; von Arx et al., 2017). Nas regiões tropicais, a ampla variedade de anatomia do lenho é um reflexo da sua alta diversidade de espécies arbóreas (Mittelbach, 2017). A formação, arranjo e estrutura de suas células (Lisi et al., 2008) variam não apenas entre as espécies, mas também no nível de árvore individual (Plomion et al., 2001). Além disso, a formação celular nas florestas tropicais é estimulada por uma baixa flutuação ambiental, quando comparada com regiões temperadas (Fritts, 1976). Todos esses fatores em conjunto dificultam a visualização das camadas de crescimento formadas anualmente (Brienen et al., 2016; Brookhouse et al., 2008; de Lara et al., 2017; Worbes, 2002). Entretanto, isso não corresponde à falta de atividade cambial anual, mas, muitas vezes, dá baixa qualidade na observação da estrutura anatômica da madeira (Islam et al., 2018; Worbes e Fichtler, 2011; Worbes, 2002).

Diferentes abordagens em estudos dendrocronológicos têm sido desenvolvidas para visualizar e avaliar anéis de crescimento de árvores tropicais (Islam et al., 2018; Brienen et al., 2016; Worbes e Fichtler, 2011). Os métodos mais utilizados consistem no polimento da superfície transversal da madeira com papel abrasivo fino em diferentes granulometrias com posterior mensuração da largura do anel (Hoadley, 1990) e microdensidade (Martinez-Meier et al., 2008). Esses métodos apresentam vantagens como (i) simples e barata preparação das amostras (para largura de anel), (ii) comparação com várias pesquisas, (iii) estimativa de biomassa, (iv) reconstrução de crescimento, (v) manejo florestal e outros (Ortega-Rodriguez e Tomazello Filho, 2019; Speer, 2009; Worbes, 2002). Embora efetivo, tal procedimento encontra limitações, uma vez que, durante o polimento, ocorre a ruptura da parede de células mais delgadas, obstrução do lúmen e, conseqüentemente, dificuldades para visualizar camadas estreitas de crescimento (Gärtner e Nievergelt, 2010). Além do equipamento de alto custo, necessário para densitometria de raios X (Jacquin et al., 2017). Desta forma, a delimitação do anel de crescimento e a visualização das células que o compõem necessitam de alternativas e melhorias (Godoy-Veiga et al., 2019).

Atualmente, tratamentos para melhorar a visualização de elementos celulares (particularmente vasos) escurecendo a superfície da madeira com tinta e limpando as células do lúmen, seguido de obstrução com pó de giz branco podem ser realizados (Fonti et al., 2010;

Islam et al., 2018; Gärtner e Schweingruber, 2013). Esses avanços permitiram um maior uso de cronologias baseadas na composição dos vasos, esclarecendo características ambientais e fisiológicas (Fonti et al., 2010). Dessa maneira, uma visualização ideal da estrutura celular é essencial (Islam et al., 2019a; Pandey et al., 2018). A visualização de vasos, no entanto, apresenta algumas dificuldades (Schweingruber, 2007). Visto o reduzido tamanho de alguns vasos, caso, mal observados, podem ser confundidos com outros elementos celulares (e.g. parênquima axial) (Ewers e Carlquist, 2006). Outro viés, é a obstrução do lume por tilose (Pérez-de-Lis et al., 2018), comum a várias espécies (De Micco et al., 2016). Assim, uma melhor visualização dessas estruturas ainda é um desafio, uma vez que, mesmo visualizadas em alta resolução, apresentam limitações (Sinha et al., 2017). Especialmente para espécies tropicais, onde existe uma alta diversidade de estruturas anatômicas (Christoffersen et al., 2017).

O uso do micrótomo de deslize permite um bom polimento das amostras de madeira, com células abertas e desobstruídas e longos cortes histológicos, onde é possível delimitar com alta precisão as camadas de crescimento nos diferentes estágios da formação do xilema, em escala microscópica (Gärtner e Nievergelt, 2010). A visualização da estrutura celular formada ao longo do histórico da planta, em nível microscópico e em um único corte histológico é um dos principais avanços recentes na dendrocronologia (Fonti et al., 2010). Séries temporais de características anatômicas (especialmente diâmetro e densidade de vasos) podem ser usadas. Isso permite uma maior compreensão das principais variáveis anatômicas relacionadas à fisiologia, suporte e crescimento de plantas (Fonti e Jansen, 2012; Gärtner et al., 2014; Von Arx et al., 2012). Como também, a relação de atributos anatômicos funcionais no contexto das mudanças climáticas, sua relação com a alocação de carbono, eficiência intrínseca do uso da água e adaptação do sistema hidráulico em resposta à seca (Islam et al., 2019; Carrer et al., 2018; Pandey et al., 2018; Verheyden et al., 2005; Rezaie et al. 2018).

O uso de longos cortes histológicos apresenta alto potencial, contudo, é usado principalmente para espécies de madeira macia, de regiões boreais, mediterrâneas e temperadas (Gärtner e Nievergelt, 2010; Gärtner et al., 2015; Ivanova et al., 2015). Assim sendo, maiores descrições sobre seu uso para espécies tropicais são necessárias (Brienen et al., 2016; Fichtler e Worbes, 2012). Nesse contexto, objetivou-se (i) descrever um protocolo para obtenção de cortes histológicos longos para três espécies tropicais com diferentes densidades e tipos de marcação de anel de crescimento (*Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden, *Tectona grandis* Lf e *Cedrela fissilis* Vell.), (ii) realizar um estudo de caso, onde anéis de crescimento anuais pouco visíveis de *E. grandis* são delimitados e avaliados e (iii) avaliar as camadas de crescimento de espécies tropicais arbóreas por meio da combinação exploratória de diferentes *proxies*, como largura do anel, microdensidade e

características anatômicas quantitativas (diâmetro e densidade dos vasos) para inferências ecofisiológicas.

3.2. Material e métodos

3.2.1. Material e preparação preliminar

Para realização dos cortes histológicos de espécies com diferentes marcadores de anel de crescimento, foram utilizadas amostras da xiloteca do Laboratório de Anatomia da Madeira e Dendrocronologia da ESALQ (LAIM/ESALQ/USP), Piracicaba, Brasil. O material utilizado é proveniente de experimentos já realizados, ou em andamento no laboratório, conforme observado na Tabela 1. A partir de material obtido de discos ou baguetas, 1 amostra por espécie foi confeccionada com dimensão de 2,0 x 2,0 cm (altura x largura) e comprimento entre 8,5 e 12 cm, visando obter a maior extensão de um raio completo.

Tabela 1. Espécie, localização, densidade e marcação do anel de crescimento, das espécies usadas para avaliação de perfis de anatomia quantitativa do lenho e microdensidade. Visualização anual dos anéis (A: distinta; B: distinguível com dificuldade; C: indistinta ou ausente) (Lisi et al., 2008).

Espécie	Localização	Densidade (g/cm ³)	Marcação do anel de crescimento anual	Referência
<i>Eucalyptus grandis</i>	São Paulo, Brazil	0.596	Zona fibrosa (B)	(Brookhouse, 2006)
<i>Tectona grandis</i>	Mato Grosso, Brazil	0.557	Porosidade (A)	(Ram et al., 2008)
<i>Cedrela fissilis</i>	Pará, Brazil	0.473	Parênquima marginal e porosidade (A)	(Boninsegna et al., 1989)

Valor de densidade para *C. fissilis* baseada no Global Wood Density Database (Chave et al., 2009). Para *E. grandis* e *T. grandis*. por método de balança hidrostática (Alzate et al., 2005).

3.2.2. Uso do micrótomo de deslize

Para o preparo dos cortes histológicos longos, utilizou-se o micrótomo de deslize (WSL, Birmendorf, Suíça) (Gärtner e Nievergelt, 2010) (Figura 1). Para cada espécie, uma seção histológica por amostra foi obtida.

Figura 1. Micrótopo de deslize e seus componentes, descritos e indicados por seta.

3.2.3. Estudo de caso: anéis de crescimento de *Eucalyptus grandis*

Para o estudo de caso onde os anéis de crescimento anuais pouco visíveis de *Eucalyptus grandis* são avaliados, utilizou-se abordagem conjunta entre: (i) dados de inventário florestal contínuo de 15 árvores dominantes, (ii) perfis de microdensidade e (iii) cortes histológicos de longo comprimento para delimitação e avaliação das camadas de crescimento anuais.

3.2.4. Análise da microdensidade da madeira

Das amostras de discos e raios de madeira, foram cortadas amostras radiais; coladas em suporte de madeira e cortadas na direção transversal (serra circular de corte duplo, espessura 1,8 mm); condicionadas em uma sala a 20 °C e 60% de umidade relativa até atingir um teor de umidade estável de 12%; transferido para a câmara de irradiação Faxitron MX20-DC12 (Faxitron X-Ray, Illinois, EUA), junto a uma cunha de calibração (acetato de celulose). A imagem digital transversal da amostra e o acetato de celulose (.TIFF, resolução 513pp) foram analisados pelo software Windendro ® (Régent Instruments Inc.), determinando-se os perfis de microdensidade (intervalo de 0,0017 mm).

3.2.5. Anatomia quantitativa da madeira

Para avaliação das imagens microscópicas obtidas dos cortes histológicos utilizou-se software de análise de imagem ImageJ versão 1.52a (Schneider et al., 2012). A medição dos vasos ocorreu em regiões (áreas de interesse) de 2x1 mm, altura e comprimento, respectivamente. Áreas sequenciais desde a medula até a casca das imagens microscópicas. Previamente, as imagens microscópicas foram convertidas para o tipo 8 bits. Para delinear os vasos, aplicou-se limites de medição. As correções automáticas do delineamento dos vasos foram feitas com processos binários (*open*, *fill holes* e *watershed*) e, quando necessário, correções manuais de delimitações dos vasos foram realizadas. Em seguida, grades foram geradas em intervalos a cada 1 mm entre a medula e a casca. Feito isso, o diâmetro e a densidade de cada vaso, por cada grade (1 mm), foram medidos automaticamente e mesclados após o processamento, obtendo-se um arquivo txt. com medidas para cada recipiente, rotulado com a respectiva grade. Para a subdivisão e medição dos vasos foi aplicado um roteiro macro (Apêndice A). No processo de medição aplicou-se um filtro de tamanho (mínimo variável e máximo infinito) e circularidade (0,5 a 0,7) para um melhor reconhecimento de vasos.

3.3. Resultados e discussão

3.3.1. Protocolo

3.3.1.1. Passo 1, ajustes no micrótomo de deslize

Uso de lâmina não descartável

O primeiro ajuste feito para o micrótomo de deslize é relativo às suas navalhas descartáveis (Figura 2). Para madeiras de maior densidade, as navalhas NT-Cutter (originais do micrótomo) não possuem as características necessárias para uma boa seção histológica, pois são muito flexíveis. Nesse sentido, utilizou-se navalha de aço (Figura 2B), de forma que a densidade da madeira não fosse um fator limitante para os cortes.

Nota: A navalha deve estar muito afiada e sem riscos, para obtenção de bons cortes, homogêneos.

Ângulo horizontal da lâmina

O segundo ajuste refere-se ao ângulo horizontal da navalha de aço, para os melhores cortes, utilizou-se o ângulo na marca central, conforme apresentado na Figura 2D.

Figura 2. (A) Suporte da navalha, com as navalhas descartáveis NT-Cutter originais, e adaptação, (B) navalha de aço; (C) painéis de acrílico (8 mm, ideal para amostras de 2,0 cm); (D) ângulo (marca central) para realização dos cortes histológicos.

3.3.1.2. Passo 2, obtenção dos cortes histológicos de longo comprimento

Cozimento das amostras em água e glicerina (4: 1)

Cozimento de acordo com a densidade da madeira, as amostras podem ser cozidas por alguns minutos a várias horas. Isto será notado durante o nivelamento da amostra. Se a amostra mantiver-se de difícil corte, deve ser cozida por mais tempo. Este é um dos principais ajustes no método. Em outras pesquisas, onde há o uso de micrótomo de deslize para madeiras macias (Gärtner e Nievergelt, 2010), não há cozimento e não é recomendável essa etapa antes dos cortes histológicos, pois facilita o rompimento da estrutura celular (Gärtner et al., 2015). No entanto, para madeiras de maior densidade, cortes histológicos só são possíveis após este preparo (Figura

3). No presente trabalho, para *C. fissilis* houve cozimento por 30 minutos, *T. grandis*, 60 minutos e *E. grandis*, 90 minutos.

Encaixe das amostras, uso de painel de acrílico de 8 mm

Painéis de acrílico de diferentes espessuras são utilizados, de acordo com a largura das amostras (Figura 2C). Para amostras com largura de 5, 10 e 15-20 mm, os painéis de acrílicos ideais são 4, 8 e 14 mm, respectivamente (Gärtner e Nievergelt, 2010). Apesar disso, nossas amostras de 20 mm de largura foram melhor adequadas com o painel de 8 mm. Assim, deve-se testar os diferentes painéis, tendo como prioridade a completa imobilização da amostra.

Figura 3. (A) Corte histológico no momento inicial (B) intermediário e (C) final.

Figura 4. (A) Amostra com a superfície transversal polida pelo micrótomo e (B) lâmina histológica permanente; linha preta representando 1 cm.

Nivelamento das amostras

Para o nivelamento das amostras, a mesa do elevador deve ser ajustada através do botão de ajuste (Figura 1), de modo que a navalha quase toque a amostra. Na sequência, o movimento de corte completo deve ser repetido várias vezes, fazendo com que a navalha passe por toda a amostra. Simultaneamente, sempre que a navalha vai até o final do micrótomo e retorna à sua

posição inicial, a mesa do elevador será abaixada 10 μm (cada marca é equivalente a 10 μm). Esse procedimento deve ser repetido até a obtenção de uma superfície plana de amostra.

Nota: para obter todo o corte, é muito importante que a amostra esteja completamente estática. Os quatro parafusos ligados ao suporte das amostras (Figura 1) devem estar bem apertados.

Seções histológicas longas

Para obtenção dos cortes histológicos, passou-se uma fina camada de glicerina na amostra com um pincel, facilitando o deslizamento da navalha (Figura 3). Então, por meio do botão de ajuste, a espessura do corte final foi ajustada para um valor entre 15-20 μm . Os cortes foram realizados com essa espessura devido aos melhores ajustes. Seções espessas dificultam uma boa visualização da estrutura celular, enquanto seções mais delgadas se rompem com muita facilidade, visto o maior comprimento das cortes histológicos (Gärtner and Nievergelt, 2010).

Nota: nos casos em que há muitos vasos com parede rompida (comum a amostras muito cozidas), recomendamos o uso de uma fina camada de álcool 70% (ao invés de glicerina) na amostra antes do corte histológico.

Montagem de lâminas permanentes

Para a montagem das lâminas permanentes (Figura 4) as amostras foram preparadas e trabalhadas de acordo com as técnicas usuais em anatomia da madeira (Sass, 1951). Onde as seções foram: (i) despigmentadas em 3% de hipoclorito de sódio e lavadas em água destilada, (ii) coradas com safranina a 1% em etanol a 50%, (iii) desidratadas em série etanólica e acetato de butila e (iv) montadas permanentemente, por meio de resina sintética Entellan®.

3.3.1.3. Passo 3, obtenção e avaliação de imagens da anatomia microscópica

As imagens da anatomia microscópica na seção transversal foram obtidas utilizando o microscópio óptico com câmera digital acoplada e uso do software AxioVisionSE64® (Figura 5A e 5B, respectivamente). Fotos sequenciais foram realizadas no sentido medula-casca (modo panorâmica), ajustadas pelo controle do estágio do microscópio, para fotografar a seção transversal completa das lâminas, sendo posteriormente salvas em arquivo digital tipo .TIFF. Feito isso, as imagens obtidas foram avaliadas pelo software ImageJ versão 1.52a, onde sua anatomia quantitativa foi determinada.

Figura 5. (A) Microscópio óptico e câmera digital (acoplada) e (B) interface do AxioVisionSE64, com obtenção de fotos sequenciais no modo panorâmica.

3.3.2. Estudo de caso: anéis de crescimento de *Eucalyptus grandis*

Para as espécies de *Eucalyptus*, a delimitação dos anéis de crescimento anuais apresenta alta dificuldade, devido à sensível resposta do seu meristema cambial a fatores ambientais (Brookhouse, 2006). Assim, o crescimento anual das árvores de eucalipto é avaliado principalmente por inventários florestais contínuos, que apresentam erros, devido as diferentes contrações da casca (Lisi et al., 2008; Cargnelutti Filho et al., 2016). Nesse sentido, utilizou-se o crescimento radial dos dados de inventário anuais (descontando-se a casca) e os perfis de microdensidade com a anatomia observada em seus níveis macroscópico e microscópico, gerando um fino ajuste na delimitação dos anéis anuais de crescimento, conforme Tabela 2 e Figura 6. O método utilizado além de gerar longos cortes histológicos (estrutura microscópica), com alto potencial de utilização, produz um excelente polimento, com células abertas não obstruídas por pó (Gärtner and Nievergelt, 2010).

A delimitação correta dos anéis de crescimento anuais de *E. grandis* foi possível por meio da utilização conjunta dos 3 diferentes métodos. Contudo, o uso de (i) inventários e (ii) longos cortes histológicos (anatomia microscópica) são suficientes para uma correta delimitação. Mesmo havendo a necessidade de inventários florestais contínuos, devido a grande dificuldade na delimitação dos seus anéis anuais, a avaliação das camadas de crescimento gera novas informações das árvores. Por meio de avaliações dos anéis de crescimento como largura do anel, microdensidade, estrutura hidráulica do seu xilema, isópos estáveis de carbono (^{13}C), torna-se possível avaliar a performance (Pandey et al., 2018), alocação de carbono (Babst et al., 2014),

funcionamento (Islam et al., 2018a) e fisiologia (van der Sleen et al., 2015) das árvores. Isso, gera amplas informações sobre as árvores avaliadas, justificando o monitoramento do seu crescimento radial ao longo do tempo.

Tabela 2. Crescimento radial corrente anual (cm e %) obtido por dados de inventário e pela anatomia observada de 15 árvores de *Eucalyptus grandis*. Valores em parênteses indicando o desvio padrão das observações.

		2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018
cm	Inventário	1.87 (±0.59)	2.85 (±0.81)	1.57 (±0.53)	0.97 (±0.36)	0.36 (±0.15)	0.69 (±0.21)	0.62 (±0.22)	0.41 (±0.18)	0.31 (±0.36)
	Anatomia	1.70 (±0.55)	2.61 (±0.81)	1.59 (±0.56)	0.87 (±0.33)	0.53 (±0.18)	0.60 (±0.22)	0.54 (±0.20)	0.41 (±0.21)	0.14 (±0.08)
%	Inventário	20.65 (±6.24)	26.89 (±8.00)	14.65 (±4.44)	8.95 (±2.88)	3.37 (±1.20)	6.45 (±1.84)	5.78 (±1.83)	3.80 (±1.42)	1.96 (±1.01)
	Anatomia	17.32 (±5.22)	27.26 (±8.22)	16.53 (±5.34)	9.17 (±2.96)	5.24 (±1.64)	6.06 (±1.99)	5.50 (±2.01)	4.34 (±1.79)	1.37 (±0.68)

3.3.3. Avaliação das camadas de crescimento do lenho de espécies arbóreas tropicais

A delimitação dos anéis de crescimento em árvores tropicais, historicamente era tida como impossível, devido à ausência de sazonalidade climática bem definida (Schweingruber 1996). Contudo, atualmente, a formação de anéis de crescimento nestas regiões tem sido associada à ocorrência de períodos anuais de inundação (Schöngart et al. 2002), alterações do fotoperíodo (Borchert & Rivera 2001) além da variação sazonal na precipitação (Worbes & Junk 1999). Além disso, o déficit hídrico na estação seca é marcante, devido à redução ou mesmo interrupção do crescimento radial, com formação de um arranjo particular dos elementos anatômicos da madeira, como o aumento da espessura da parede celular, que facilitam a demarcação dos anéis (Worbes & Junk, 1999).

A delimitação por zona fibrosa, observado no presente estudo para *E. grandis* é um dos tipos mais relatados para espécies tropicais (Tomazello-Filho et al. 2004; Soliz-Gamboa et al., 2011; Lopez & Villalba, 2016). Por meio do aumento em espessura na parede das fibras do lenho tardio, que possuem lenho de tonalidade mais escura que o formado no início do crescimento, observa-se um contraste entre as camadas de crescimento facilitando a demarcação dos anéis (Bradley and Fritts, 1978). O método utilizado permite a observação dos anéis de crescimento anuais nas diferentes fases do desenvolvimento das árvores, possibilitando caracterizá-los e diferenciá-los. Essa delimitação é possível devido à mudança abrupta de suas características anatômicas, observadas entre o limite do lenho tardio e o início da madeira (Fritts, 1976). Para *E.*

grandis o lenho tardio apresentou vasos de menor densidade e diâmetro, isolados, com fibras de parede mais espessa, além de uma fina faixa de parênquima axial. Por outro lado, o lenho inicial apresentou vasos de maior calibre e densidade, frequentemente associados, e fibras de menor espessura de parede. A variação anatômica dentro dos limites dos anéis de crescimento é notável em todos os anos, com exceção do primeiro, devido ao desenvolvimento inicial do eucalipto, onde há menor restrição (Brookhouse, 2006).

Para as espécies *Tectona grandis* e *Cedrela fissilis* a marcação do anel de crescimento é diferente de *E. grandis*, com delimitação por anéis porosos e semiporosos, associado a parênquima marginal, respectivamente (Ram et al., 2008; Boninsegna et al., 1989). Em *T. grandis*, o limite dos anéis anuais verdadeiros está associado à redução drástica no diâmetro dos vasos, cuja última camada de células formada possui os menores diâmetros de vasos. Com o retorno da atividade cambial, observa-se a deposição de vasos de maior diâmetro nas primeiras camadas do crescimento (Figura 7). Isso é evidente, pela observação dos perfis de densidade, onde os picos de densidade, seguidos de quedas bruscas, indicam a separação entre lenho tardio e inicial (Tomazello Filho et al., 2008). A presença de falsos anéis de *T. grandis*, pode ser observada nos primeiros anos do crescimento, cuja formação de zona fibrosa mais escura entre o primeiro e segundo ano representa uma flutuação ambiental com baixa atividade cambial e formação de fibras com parede espessa e lúmen delgado, sem alta variação observada no perfil de microdensidade (Figura 7).

Para *C. fissilis*, o início do período mais ativo do câmbio (lenho inicial) também ocasionou a formação de vasos de maior diâmetro, em relação aos menores, formados no final do período de crescimento (lenho tardio) (Figura 8). No entanto, a redução no diâmetro destes elementos ocorre de forma gradual e pouco acentuada para formação dos anéis verdadeiros. Mesmo assim, ao observar os perfis de densidade, é evidente a diferença entre o final do lenho tardio (picos de densidade) e o início do lenho inicial (valores mínimos de densidade), visto a formação de parênquima axial marginal. Semelhante a *T. grandis*, os falsos anéis em *C. fissilis* são formados pelo espessamento da parede das fibras ao longo de algumas camadas, com menor variação da microdensidade, o que demonstra a sensibilidade da espécie às variações intranuais do clima (Figura 8). Em geral, a formação do lenho juvenil em *T. grandis* ocorre na estação chuvosa de abril e novembro, com um de pico de crescimento que vai de junho a setembro (Sudheendrakumar et al., 1993). A formação de vasos de maior diâmetro está associada à maior atividade do câmbio quando as árvores estão com folhagem madura e reduzem o diâmetro quando as folhas secam e a desfolha ocorre (Rao e Dave, 1981). Da mesma forma, a queda de folhas em *C. fissilis*, ocasionada pela sazonalidade climática é comumente relatada como fator

determinante para expressão genotípica da formação de anéis semiporosos na espécie (Pereira et al., 2018).

Ao observar os perfis de anatomia quantitativa para as três espécies avaliadas, de forma geral, (*E. grandis*, *T. grandis* e *C. fissilis*) notou-se sua forte associação com os perfis de microdensidade e o tipo de marcação dos anéis de crescimento (Figuras 6, 7 e 8). Vasos de maior diâmetro, apresentaram menor microdensidade do lenho, enquanto os de menor diâmetro, maior microdensidade, principalmente para *T. grandis*, onde a variação da formação dos vasos, é maior. Além disso, observa-se tendências nos perfis de anatomia quantitativa. Para todas as espécies, há uma tendência de acréscimo de diâmetro dos vasos (e menor densidade) à medida que as camadas de crescimento se afastam da medula. Isso, indica que a medida que as árvores envelhecem e aumentam suas dimensões, apresentam uma tendência de formação do sistema hidráulico voltado para maior eficiência no transporte de água e nutrientes (Tyree and Zimmermann, 2002b). Isso ocorre devido ao acréscimo da distância entre as raízes e a copa, resultando assim, em ajustes funcionais do xilema das árvores. Isso é confirmado para outras espécies tropicais avaliadas em longas séries temporais (Islam et al., 2018a). As informações contidas nos vasos e anatomia de espécies vasculares, possuem grande potencial para compreensão fisiológica das árvores e sua interação com as flutuações ambientais (Fonti et al., 2010), contudo, ainda são pouco exploradas, principalmente para espécies tropicais (Islam et al., 2019a).

Figura 6. Anatomia micro e macroscópica, raios X e perfis de microdensidade do lenho, utilizados para delimitação dos anéis de crescimento anuais. Na parte inferior da figura, os perfis de densidade e diâmetro dos vasos de *Eucalyptus grandis* são observados. Setas brancas indicando os anéis de crescimento anuais (2010-2017) e quadrados amarelos as regiões observadas no nível microscópico.

Figura 7. Anatomia micro e macroscópica, raios X e perfis de microdensidade do lenho, utilizados para delimitação dos anéis de crescimento anuais. Na parte inferior da figura, os perfis de densidade e diâmetro dos vasos de *Tectona grandis* são observados. Setas brancas indicando os anéis de crescimento anuais e quadrados amarelos as regiões observadas no nível microscópico.

Figura 8. Anatomia micro e macroscópica, raios X e perfis de microdensidade do lenho, utilizados para delimitação dos anéis de crescimento anuais. Na parte inferior da figura, os perfis de densidade e diâmetro dos vasos de *C. fissilis* são observados. Setas brancas indicando os anéis de crescimento anuais e quadrados amarelos as regiões observadas no nível microscópico.

3.4. Considerações finais

O método descrito apresenta alto potencial para o estudo e análise de anéis de crescimento de espécies arbóreas tropicais em sua variação inter e intra-anual. Comumente, estudos dendrocronológicos abordam aspectos macroscópicos medindo a largura dos anéis de crescimento, ou variação da densidade intra-anual (Gärtner e Nievergelt, 2010; Tomazello Filho et al., 2008). Contudo, o método apresentado permite a visualização das camadas de crescimento no nível microscópico e em toda a sua variação radial. Sendo ainda, potencializado pelo uso dos perfis de microdensidade, e variáveis anatômicas quantitativas, permitindo uma delimitação precisa e uma melhor caracterização dos anéis de crescimento anuais (von Arx et al., 2016). Essas abordagens são especialmente importantes em regiões tropicais, onde a estrutura anatômica é complexa e as técnicas de delimitação de anéis anuais de crescimento ainda são incipientes (Godoy-Veiga et al., 2019).

Os anéis de crescimento anuais de algumas espécies arbóreas tropicais, mesmo apresentando dificuldades na visualização, podem ser delimitados apenas pela avaliação da sua anatomia macroscópica (Lisi et al., 2008). Espécies com essa característica foram abordadas no presente estudo, como *T. grandis* e *C. fissilis*. A delimitação dos seus anéis de crescimento anuais mesmo podendo ser realizada por métodos mais simples, apresentam informações limitadas, visto comumente ser avaliada somente a largura do anel (Worbes, 2002). Além disso, a identificação de anéis de crescimento anuais falsos é mais dificultosa (Fritts, 1976). Dessa maneira, a utilização da presente abordagem é potencial mesmo para espécies com anéis mais visíveis, visto possibilitar a avaliação de outros importantes *proxies* dos anéis de crescimento, como anatomia quantitativa (especialmente vasos) (von Arx et al., 2016) e a alocação de carbono (microdensidade) (Babst et al., 2014). A utilização do método também facilita a identificação dos anéis de crescimento falsos, visto realizar um ótimo polimento do lenho (Gärtner and Nievergelt, 2010), possibilitar a caracterização dos perfis de microdensidade de diferentes anéis de crescimento (falsos e verdadeiros), além da avaliação anatômica microscópica dos anéis de crescimento em toda a sua variação radial por meio de longos cortes histológicos (Fonti et al., 2010).

Longos cortes histológicos para espécies arbóreas tropicais, devido à ampla aquisição de características anatômicas (como espessura da parede celular, porcentagem de tecido, tamanho e densidade de condutos) em alta resolução, devem auxiliar outras metodologias. Avaliações em que a delimitação de anéis de crescimento é uma das principais etapas, poderiam ser melhoradas, tais como avaliações químicas da madeira como μ -XRF (Ortega Rodriguez et al., 2018) e isótopos

estáveis de ^{13}C (Pellizzari et al., 2016). Novos *proxies*, abordando diferentes estruturas anatômicas podem ser testados para espécies tropicais, visto a grande qualidade na visualização da estrutura celular anatômica. Um exemplo, são as cronologias montadas usando o parênquima radial de *Juniperus thurifera* (Olano et al., 2013), abrindo novas possibilidades para esse tipo de *proxie*. Além disso, a quantificação e diferenciação celular da madeira de árvores em processo de biodeterioração foi melhorada recentemente (Kirker et al., 2017; Santini Jr. et al., 2019; Zelinka et al., 2018). Observar o efeito dessa deterioração na composição anatômica do lenho de uma árvore, ou mesmo dentro de uma série cronológica permitiria compreender parte das respostas fisiológicas das árvores às diferentes doenças e como elas se propagam no espaço.

O conhecimento sobre a estrutura anatômica das plantas vasculares ao longo da sua seção transversal fornece informações importantes sobre suas adaptações ecofisiológicas e o efeito das mudanças climáticas no seu desenvolvimento ao longo do tempo (Fonti et al., 2010; Islam et al., 2018). As células condutoras são especialmente importantes, pois são as respostas cambiais das árvores às flutuações do ambiente, tendo uma importante função fisiológica (Hacke e Sperry, 2001). É através delas que o equilíbrio entre eficiência/segurança no transporte de nutrientes e água ocorre (Schweingruber, 2007), formando assim, um xilema e sistema hidráulico (densidade, arranjo e tamanho do vaso) com maior, ou menor riscos de cavitação e embolismo (Sevanto et al., 2014; Gleason et al., 2016). E, ainda, se esses ajustes são suficientes quando ocorrem eventos extremos (Dalla-Salda et al., 2009) e se as falhas hidráulicas resultantes, podem alterar a mortalidade natural das árvores (Blackman et al., 2016; Sevanto et al., 2014) bem como a composição dos biomas onde ocorrem (Cosme et al., 2017; Pfautsch, 2016).

Regiões altamente vulneráveis às mudanças climáticas devem ser prioritariamente mais estudadas (Gonzalez et al., 2010). O efeito dos eventos de seca extrema, cada vez mais frequentes, podem ocasionar falhas hidráulicas mais fatais em árvores/regiões/biomas, não completamente adaptados a essas variações climáticas-ambientais (Ciemer et al., 2019). Devido à alta complexidade na formação e evolução do xilema das angiospermas, que não é totalmente compreendido (Gleason et al., 2016), novas pesquisas que abordem as características anatômicas funcionais de espécies vulneráveis, têm importante papel, devendo trazer avanços nas áreas de ecologia, conservação e manejo florestal (Rosado et al., 2013; Islam et al. 2019b). Agora, ao menos em parte, podem ser melhor avaliados, considerando os avanços na observação da estrutura microscópica do lenho das árvores tropicais.

O método combinado, mesmo com grande potencial, não está livre de dificuldades quanto ao seu uso. A principal dificuldade observada está relacionada à obtenção de fotos completas, que requererem muito tempo no processo. Outra lacuna é referente ao tempo gasto

para o tratamento das imagens, uma vez que é necessário corrigir partículas e parede de células rompidas, que se projetam para o lúmen das células (von Arx et al., 2016). Além disso, os equipamentos envolvidos na obtenção de perfis de microdensidade por raios X são caros e poucos laboratórios os possuem (Godoy-Veiga et al., 2019). No entanto, existem opções disponíveis. Uma boa opção para fotografias completas de cortes histológicos é a utilização de um sistema de controle automatizado de microscópio, agilizando o processo de obtenção das imagens (Edelstein et al., 2010). Outra opção, é o escaneamento digital de lâminas histológicas, mais comuns na área médica (devido seu alto custo) (Harris et al., 2001), que permite obter toda a área da amostra, de forma rápida e com alta qualidade de imagem. Para o tratamento das imagens, softwares como WinCELL, Image J e ROXAS possuem boas ferramentas para filtrar as células, otimizando o processo de medição (von Arx et al., 2016). Para os perfis de microdensidade, a medição da intensidade do azul é uma opção, uma vez que apenas amostras digitalizadas de alta resolução são necessárias. Contudo, a princípio, apenas espécies de anatomia simples apresentam bom potencial (Kaczka et al., 2018). O trabalho apresentado, até onde sabemos, é o primeiro que descreve um protocolo visando a obtenção de longos cortes histológicos (medula-casca) de espécies arbóreas tropicais de diferentes densidades. Sua utilização, combinada com os diferentes *proxies* já avaliados na literatura deve gerar importantes avanços e possibilidades nas diferentes áreas da dendrocronologia e ciências florestais.

REFERÊNCIAS

- Alzate, S.B.A., Tomazello Filho, M., De Piedade, S.M.S., 2005. Variação longitudinal da densidade básica da madeira de clones de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden, *E. saligna* Sm. e *E. grandis* x *urophylla*. *Sci. For.* 87–95.
- Blackman, C.J., Pfautsch, S., Choat, B., Delzon, S., Gleason, S.M., Duursma, R.A., 2016. Toward an index of desiccation time to tree mortality under drought. <https://doi.org/10.1111/pce.12758>
- Boninsegna, J.A., Villalba, R., Amarilla, L., Ocampo, J., 1989. Studies on Tree Rings, Growth Rates and Age-Size Relationships of Tropical Tree Species in Misiones, Argentina. *IAWA J.* 10, 161–169. <https://doi.org/https://doi.org/10.1163/22941932-90000484>
- Borchert R., Rivera G., 2001. Photoperiodic control of seasonal development and dormancy in tropical stem-succulent trees. *Tree Physiology* 21
- Brienen, R.J.W., Schöngart, J., Zuidema, P.A., 2016. Tree Rings in the Tropics: Insights into the Ecology and Climate Sensitivity of Tropical Trees. Springer, Cham, pp. 439–461. https://doi.org/10.1007/978-3-319-27422-5_20

- Brookhouse, M., 2006. Eucalypt dendrochronology : past , present and potential 435–449.
- Brookhouse, M., Lindesay, J., Brack, C., 2008. The Potential of Tree Rings in *Eucalyptus pauciflora* for Climatological and Hydrological Reconstruction 46, 421–434. <https://doi.org/10.1111/j.1745-5871.2008.00535.x>
- Cargnelutti Filho, A., Beltrame, R., Bisognin, D.A., Lazarotto, M., Haselein, C.R., Gatto, D.A., Santos, G.A. dos, Cargnelutti Filho, A., Beltrame, R., Bisognin, D.A., Lazarotto, M., Haselein, C.R., Gatto, D.A., Santos, G.A. dos, 2016. Sample size for estimating average trunk diameter and plant height in eucalyptus hybrids. *Ciência Rural* 46, 1192–1199. <https://doi.org/10.1590/0103-8478cr20140836>
- Carrer, M., Unterholzner, L., Castagneri, D., 2018. Wood anatomical traits highlight complex temperature influence on *Pinus cembra* at high elevation in the Eastern Alps. *Int. J. Biometeorol.* 62, 1745–1753. <https://doi.org/10.1007/s00484-018-1577-4>
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G., Zanne, A.E., 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol. Lett.* 12, 351–366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- Christoffersen, B., Meir, P., McDowell, N.G., 2017. Linking plant hydraulics and beta diversity in tropical forests. *New Phytol.* 215, 12–14.
- Coelho, C.A.S., de Oliveira, C.P., Ambrizzi, T., Reboita, M.S., Carpenedo, C.B., Campos, J.L.P.S., Tomaziello, A.C.N., Pampuch, L.A., Custódio, M. de S., Dutra, L.M.M., Da Rocha, R.P., Rehbein, A., 2016. The 2014 southeast Brazil austral summer drought: regional scale mechanisms and teleconnections. *Clim. Dyn.* 46, 3737–3752. <https://doi.org/10.1007/s00382-015-2800-1>
- Cosme, L.H.M., Schietti, J., Costa, F.R.C., Oliveira, R.S., 2017. The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. *New Phytol.* 215, 113–125. <https://doi.org/10.1111/nph.14508>
- Dalla-Salda, G., Martinez-Meier, A., Cochard, H., Rozenberg, P., 2009. Variation of wood density and hydraulic properties of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) clones related to a heat and drought wave in France. *For. Ecol. Manage.* 257, 182–189. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.08.019>
- de Lara, N.O.T., da Silva, M.R., Nogueira, A., Marcatti, C.R., 2017. Duration of cambial activity is determined by water availability while cambial stimulus is day-length dependent in a Neotropical evergreen species. *Environ. Exp. Bot.* 141, 50–59. <https://doi.org/10.1016/J.ENVEXPBOT.2017.07.001>

- De Micco, V., Balzano, A., Wheeler, E.A., Bass, P., 2016. Tyloses and gums: a review of structure, function and occurrence of vessel occlusions. *IAWA J.* 37, 186–205. <https://doi.org/https://doi.org/10.1163/22941932-20160130>
- De Micco, V., Battipaglia, G., Cherubini, P., Aronne, G., 2014. Comparing methods to analyse anatomical features of tree rings with and without intra-annual density fluctuations (IADFs). *Dendrochronologia* 32, 1–6. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2013.06.001>
- Edelstein, A., Amodaj, N., Hoover, K., Vale, R., Stuurman, N., 2010. Computer Control of Microscopes Using μ Manager. *Curr. Protoc. Mol. Biol.* 92, 14.20.1–14.20.17. <https://doi.org/10.1002/0471142727.mb1420s92>
- Ewers, F.W., Carlquist, S., 2006. Comparative Wood Anatomy: Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood. *Taxon*. <https://doi.org/10.2307/1223183>
- Fichtler, E., Worbes, M., 2012. Wood anatomical variables in tropical trees and their relation to site conditions and individual tree morphology. *IAWA J.* 33, 119–140. <https://doi.org/10.1163/22941932-90000084>
- Fontana, C., Pérez-de-Lis, G., Santini-Junior, L., Botosso, P.C., Nabais, C., Tomazello-Filho, M., Lousada, J.L.P.C., 2018. Wood anatomy and growth ring boundaries of *Copaifera lucens* (Fabaceae). *IAWA J.* 39, 395–405. <https://doi.org/10.1163/22941932-20170209>
- Fonti, P., Jansen, S., 2012. Xylem plasticity in response to climate. *New Phytol.* 195, 734–736. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04252.x>
- Fonti, P., Von Arx, G., García-González, I., Eilmann, B., Sass-Klaassen, U., Gärtner, H., Eckstein, D., 2010. Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytol.* <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03030.x>
- Forrester, D.I., Elms, S.R., Baker, T.G., 2013. Tree growth-competition relationships in thinned Eucalyptus plantations vary with stand structure and site quality. *Eur. J. For. Res.* 132, 241–252. <https://doi.org/10.1007/s10342-012-0671-0>
- Fritts, H.C., 1976. Tree rings and climate. Academic Press.
- Gärtner, H., Cherubini, P., Fonti, P., von Arx, G., Schneider, L., Nievergelt, D., Verstege, A., Bast, A., Schweingruber, F.H., Büntgen, U., 2015. A Technical Perspective in Modern Tree-ring Research - How to Overcome Dendroecological and Wood Anatomical Challenges. *J. Vis. Exp.* 1–10. <https://doi.org/10.3791/52337>
- Gärtner, H., Lucchinetti, S., Schweingruber, F.H., 2014. New perspectives for wood anatomical analysis in dendrosciences: The GSL1-microtome. *Dendrochronologia* 32, 47–51. <https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2013.07.002>

- Gärtner, H., Nievergelt, D., 2010. The core-microtome : A new tool for surface preparation on cores and time series analysis of varying cell parameters 28, 85–92. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2009.09.002>
- Gärtner, H., Schweingruber, F.H., 2013. Microscopic preparation techniques for plant stem analysis. Kessel.
- Gleason, S.M., Westoby, M., Jansen, S., Choat, B., Hacke, U.G., Pratt, R.B., Bhaskar, R., Brodribb, T.J., Bucci, S.J., Cao, K.-F., Cochard, H., Delzon, S., Domec, J.-C., Fan, Z.-X., Feild, T.S., Jacobsen, A.L., Johnson, D.M., Lens, F., Maherali, H., Martínez-Vilalta, J., Mayr, S., McCulloh, K.A., Mencuccini, M., Mitchell, P.J., Morris, H., Nardini, A., Pittermann, J., Plavcová, L., Schreiber, S.G., Sperry, J.S., Wright, I.J., Zanne, A.E., 2016. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytol.* 209, 123–136. <https://doi.org/10.1111/nph.13646>
- Godoy-Veiga, M., Slotta, F., Alecio, P.C., Ceccantini, G., Buckeridge, M.S., Locosselli, G.M., 2019. Improved tree-ring visualization using autofluorescence. *Dendrochronologia* 55, 33–42. <https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2019.03.003>
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 4, 97–115. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-15783-2>
- Harris, T., Leaven, T., Heidger, P., Kreiter, C., Duncan, J., Dick, F., 2001. Comparison of a virtual microscope laboratory to a regular microscope laboratory for teaching histology. *Anat. Rec.* 265, 10–14. <https://doi.org/10.1002/ar.1036>
- Hoadley, R.B., 1990. Identifying wood : accurate results with simple tools. Taunton Press.
- Islam, M., Rahman, M., Bräuning, A., 2019a. Long-term wood anatomical time series of two ecologically contrasting tropical tree species reveal differential hydraulic adjustment to climatic stress. *Agric. For. Meteorol.* 265, 412–423. <https://doi.org/10.1016/J.AGRFORMET.2018.11.037>
- Islam, M., Rahman, M., Bräuning, A., 2019b. Impact of extreme drought on tree-ring width and vessel anatomical features of *Chukrasia tabularis*. *Dendrochronologia* 53, 63–72. <https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2018.11.007>
- Islam, M., Rahman, M., Bräuning, A., 2018. Growth-Ring Boundary Anatomy and Dendrochronological Potential in a Moist Tropical Forest in Northeastern Bangladesh. *Tree-Ring Res.* 74, 76–93. <https://doi.org/10.3959/1536-1098-74.1.76>
- Ivanova, A., Dolezal, J., Gärtner, H., Schweingruber, F., 2015. Forty centimeter long transverse and radial sections cut from fresh increment cores. *IAWA J.* 36, 460–463. <https://doi.org/10.1163/22941932-20150115>

- Jacquín, P., Longuetaud, F., Leban, J.-M., Mothe, F., 2017. X-ray microdensitometry of wood: A review of existing principles and devices. *Dendrochronologia* 42, 42–50. <https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2017.01.004>
- Kirker, G., Zelinka, S., Gleber, S.-C., Vine, D., Finney, L., Chen, S., Hong, Y.P., Uyarte, O., Vogt, S., Jellison, J., Goodell, B., Jakes, J.E., 2017. Synchrotron-based X-ray fluorescence microscopy enables multiscale spatial visualization of ions involved in fungal lignocellulose deconstruction. *Sci. Rep.* 7, 41798. <https://doi.org/10.1038/srep41798>
- Lisi, C.S., Tomazello-Filho, M., Botosso, P.C., Roig, F.A., Maria, V.R.B., Ferreira-fedele, L., Voigt, A.R.A., 2008. Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in southeast Brazil, 189–207.
- Lopez, L., Villalba, R., 2016 An assessment of *Schinopsis brasiliensis* Engler (Anacardiaceae) for dendroclimatological applications in the tropical Cerrado and Chaco forests, Bolivia. *Dendrochronologia*, Verona, v. 40, p. 85–92.
- Lupi, C., Morin, H., Deslauriers, A., Rossi, S., 2010. Xylem phenology and wood production: resolving the chicken-or-egg dilemma. *Plant. Cell Environ.* 33, 1721–1730. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02176.x>
- Martinez-Meier, A., Sanchez, L., Pastorino, M., Gallo, L., Rozenberg, P., 2008. What is hot in tree rings? The wood density of surviving Douglas-firs to the 2003 drought and heat wave. *For. Ecol. Manage.* 256, 837–843. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.05.041>
- Mittelbach, G.G., 2017. A matter of time for tropical diversity. *Nature* 550, 51–52. <https://doi.org/10.1038/nature24142>
- Ogata, Y., Nobuchi, T., Fujita, M., Sahri, M.H., 2002. Asynchronous wood formation in young *Acacia mangium* planted in Malaysia. *J. Wood Sci.* 48, 89–94. <https://doi.org/10.1007/BF00767283>
- Olano, J.M., Arzac, A., García-Cervigón, A.I., von Arx, G., Rozas, V., 2013. New star on the stage: Amount of ray parenchyma in tree rings shows a link to climate. *New Phytol.* <https://doi.org/10.1111/nph.12113>
- Ortega-Rodriguez, D.R., Tomazello Filho, M., 2019. Clues to wood quality and production from analyzing ring width and density variabilities of fertilized *Pinus taeda* trees. *New For.* [https://doi.org/DOI: 10.1007/s11056-018-09702-9](https://doi.org/DOI:10.1007/s11056-018-09702-9)
- Ortega Rodriguez, D.R., Carvalho, H.W.P. de, Tomazello-Filho, M., 2018. Nutrient concentrations of 17- year-old *Pinus taeda* annual tree-rings analyzed by X-ray fluorescence microanalysis. *Dendrochronologia* 52, 67–79. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.09.009>

- Pandey, S., Carrer, M., Castagneri, D., Petit, G., 2018. Xylem anatomical responses to climate variability in Himalayan birch trees at one of the world's highest forest limit. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 33, 34–41. <https://doi.org/10.1016/J.PPEES.2018.05.004>
- Pellizzari, E., Camarero, J.J., Gazol, A., Sangüesa-Barreda, G., Carrer, M., 2016. Wood anatomy and carbon-isotope discrimination support long-term hydraulic deterioration as a major cause of drought-induced dieback. *Glob. Chang. Biol.* <https://doi.org/10.1111/gcb.13227>
- Pérez-de-Lis, G., Rozas, V., Vázquez-Ruiz, R.A., García-González, I., 2018. Do ring-porous oaks prioritize earlywood vessel efficiency over safety? Environmental effects on vessel diameter and tyloses formation. *Agric. For. Meteorol.* 248, 205–214. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.09.022>
- Pfautsch, S., 2016. Hydraulic Anatomy and Function of Trees—Basics and Critical Developments. *Curr. For. Reports* 2, 236–248. <https://doi.org/10.1007/s40725-016-0046-8>
- Plomion, C., Leprovost, G., Stokes, A., 2001. Trees Wood Formation in Trees. *Plant Physiol.* 127. <https://doi.org/10.1104/pp.010816>
- Ram, S., Borgaonkar, H.P., Sikder, A.B., 2008. Tree-ring analysis of teak (*Tectona grandis* L.F.) in central India and its relationship with rainfall and moisture index. *J. Earth Syst. Sci.* 117, 637–645. <https://doi.org/10.1007/s12040-008-0058-2>
- Ramírez, M., Rodríguez, J., Peredo, M., Valenzuela, S., Mendonça, R., 2009. Wood anatomy and biometric parameters variation of *Eucalyptus globulus* clones. *Wood Sci. Technol.* 43, 131–141. <https://doi.org/10.1007/s00226-008-0206-5>
- Rezaie, N., D'Andrea, E., Bräuning, A., Matteucci, G., Bombi, P., Lauteri, M., 2018. Do atmospheric CO₂ concentration increase, climate and forest management affect iWUE of common beech? Evidences from carbon isotope analyses in tree rings. *Tree Physiol.* 38, 1110–1126. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy025>
- Santini Jr., L., Ortega Rodriguez, D.R., Quintilhan, M.T., Brazolin, S., Tommasiello Filho, M., 2019. Evidence to wood biodeterioration of tropical species revealed by non-destructive techniques. *Sci. Total Environ.* 672, 357–369. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.03.429>
- Schmid, R., Schweingruber, F.H., 2006. Tree Rings and Environment: Dendroecology. *Taxon.* <https://doi.org/10.2307/1224418>
- Schweingruber, F.H., 2007. Wood structure and environment. Springer.
- Sevanto, S., McDowell, N.G., Dickman, L.T., Pangle, R., Pockman, W.T., 2014. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant. Cell Environ.* 37, 153–161. <https://doi.org/10.1111/pce.12141>

- Sinha, S.K., Rao, R.V., Deepak, M.S., 2017. Influence of climate on the total vessel lumen area in annual rings of teak (*Tectona grandis* L.f.) from Western Ghats of Central Karnataka, India. *Trop. Ecol.* 58, 167–175.
- Soliz-Gamboa, C. C., 2011. Evaluating the annual nature of juvenile rings in Bolivian tropical rainforest trees. *Trees*. February 2011, Volume 25, Issue 1, pp 17–27.
- Speer, J.H., 2009. Fundamentals of tree-ring research, University of Arizona Press. <https://doi.org/10.1002/gea.20357>
- Sudheendrakumar, V. V., Nair, K. S. S., Chacko, K. C., 1993. Phenology and seasonal growth trend of teak at Nilambur (Kerala). *India Annual Forest*, v. 1, p. 42-46.
- Tomazello Filho, M., 1985. Variação radial da densidade básica e estrutura anatômica da madeira de *Eucalyptus gummifera*, *E. microcorys* e *E. pilularis*. *IPEF* 30, 45–54.
- Tomazello Filho, M., Brazolin, S., Chagas, M.P., Oliveira, J.T.S., Ballarin, A.W., Benjamin, C.A., 2008. Application of X-ray technique in nondestructive evaluation of eucalypt wood. *Maderas. Cienc. y Tecnol.* 10, 139–149. <https://doi.org/10.4067/S0718-221X2008000200006>
- Tomazello Filho, M., Lisi, C.S., Hansen, N., Cury, G., 2004. Anatomical features of increment zones in different tree species in the state of São Paulo, Brazil. *Scientia Forestalis* 66:46-55.
- Tyree, M.T., Zimmermann, M.H., 2002. Xylem Structure and the Ascent of Sap, Springer Series in Wood Science. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-04931->
- Veenin, T., Fujita, M., Nobuchi, T., Siripatanadilok, S., 2005. Radial Variations of Anatomical Characteristics and Specific gravity in *Eucalyptus Camaldulensis* Clones. *IAWA J.* 26, 353–361. <https://doi.org/10.1163/22941932-90000120>
- Verheyden, A., De Ridder, F., Schmitz, N., Beeckman, H., Koedam, N., 2005. High-resolution time series of vessel density in Kenyan mangrove trees reveal a link with climate. *New Phytol.* 167, 425–435. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01415.x>
- von Arx, G., Arzac, A., Fonti, P., Frank, D., Zweifel, R., Rigling, A., Galiano, L., Gessler, A., Olano, J.M., 2017. Responses of sapwood ray parenchyma and non-structural carbohydrates of *Pinus sylvestris* to drought and long-term irrigation. *Funct. Ecol.* <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12860>
- von Arx, G., Crivellaro, A., Prendin, A.L., Čufar, K., Carrer, M., 2016. Quantitative Wood Anatomy-Practical Guidelines. *Front. Plant Sci.* 7, 781. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00781>

- Worbes, M., 2002. One hundred years of tree-ring research in the tropics – a brief history and an outlook to future challenges. *Dendrochronologia* 20, 217–231. <https://doi.org/10.1078/1125-7865-00018>
- Worbes, M., Fichtler, E., 2011. Wood Anatomy and Tree-Ring Structure and Their Importance for Tropical Dendrochronology. https://doi.org/10.1007/978-90-481-8725-6_17
- Worbes M., Junk W., 1999. How old are tropical trees? The persistence of a myth. *IAWA Journal* 20: 255-26
- Zelinka, S.L., Jakes, J.E., Tang, J., Ohno, K., Bishell, A., Finney, L., Maxey, E.R., Vogt, S., Kirker, G.T., 2018. Fungal–copper interactions in wood examined with large field of view synchrotron-based X-ray fluorescence microscopy. *Wood Mater. Sci. Eng.* 1–11. <https://doi.org/10.1080/17480272.2018.1458049>

4. CORRELAÇÃO ENTRE OS CICLOS BIOGEOQUÍMICOS, ANÉIS DE CRESCIMENTO E CRESCIMENTO EM ALTURA DE ÁRVORES DE *EUCALYPTUS GRANDIS* AO LONGO DE UMA ROTAÇÃO DE 8 ANOS

RESUMO

As flutuações do clima exercem forte influência no crescimento, formação e propriedades do xilema do tronco das árvores. Dessa forma, florestas de eucalipto de rápido crescimento devem ser amplamente afetadas pelas mudanças climáticas e eventos de seca extremos, cada vez mais frequentes. Em março de 2008, em área próxima da Estação Experimental de Ciências Florestais da ESALQ/USP, localizada no município de Itatinga, SP instalou-se a torre de fluxo do Projeto EucFlux. Por meio da torre avaliou-se os ciclos biogeoquímicos (carbono e água) (*eddy covariance*) ao longo do crescimento e desenvolvimento de árvores de *Eucalyptus grandis*. Em novembro de 2009, mudas de *E. grandis* foram plantadas na área experimental de 90 ha, sendo avaliadas (crescimento, altura, volume, etc.) até maio de 2018 (final da rotação). Em setembro de 2017 instalou-se dendrômetros de cinta em 45 árvores de eucalipto de 3 diferentes classes de dominância localizadas próximas da torre de fluxo. Com o corte das árvores, uma análise retrospectiva das propriedades e atributos funcionais do xilema do tronco foi realizada. Buscando compreender as relações dessas propriedades com as variações inter-intrasezonais das variáveis climáticas e ciclos do carbono e da água, registrados por sensores TDR e torre de fluxo. Das 45 árvores selecionadas foram feitas amostragens em diferentes % da posição longitudinal do tronco (0, DAP, 25, 50, 75 e 100%) tendo como objetivo avaliar seu crescimento e dimensões (diâmetro, altura, volume, etc), além das propriedades do seu lenho (densidade do lenho, anatomia, microdensidade e propriedades hidráulicas do xilema). Não houve a possibilidade de delimitação dos anéis de crescimento anuais de árvores dominadas, visto sua baixa taxa de crescimento anual. Observou-se diferenças significativas entre o crescimento e as propriedades do lenho das três classes de dominância, árvores mais dominantes, apresentaram maiores dimensões e maior densidade do lenho. As variáveis climáticas e fluxos de carbono e água apresentaram forte correlação com as propriedades e atributos funcionais do lenho, onde maior temperatura média e disponibilidade de água, resultaram em maior crescimento do tronco, menor densidade do lenho e vasos de maior diâmetro e, assim, maior condutividade potencial do xilema. A evapotranspiração do ecossistema apresentou correlação significativa com todas as variáveis estudadas, sendo forte indício das variações climáticas e, assim, regulador da formação do xilema e funcionamento das árvores; observou-se correlação entre os fluxos de carbono e crescimento, onde valores mais negativos de C (absorção) resultaram em maior crescimento, contudo, essa relação não se manteve durante toda a rotação, indicando a complexidade da relação entre fotossíntese e a alocação de carbono nas árvores. A forte seca de 2014 resultou numa baixa evapotranspiração e forte redução do sequestro de carbono (menor crescimento), gerando ainda, vasos extremamente reduzidos. O crescimento em altura também apresentou forte correlação com as propriedades do lenho, onde maiores dimensões, apresentaram um sistema hidráulico prioritariamente eficaz, contudo, com estabilização do aumento da condução na altura próxima de 15 m. Apesar disso, a tendência de crescimento em altura foi pouco alterada, indicando que outras partes das árvores, como raízes, ramos e folhas, desempenharam papel fundamental na regulação da condução de água e nutrientes para as árvores, permitindo seu crescimento contínuo. Os resultados apontam que a flutuação das variáveis climáticas, o crescimento em altura e os eventos de forte estresse hídrico na rotação, tiveram forte influência no ajuste dos atributos funcionais das árvores de eucalipto. Apesar disso, a fisiologia das árvores é altamente complexa,

assim, para uma avaliação mais adequada, todas as partes das árvores devem ser avaliadas em conjunto. O presente estudo aborda e elucidar diferentes ajustes funcionais das árvores de eucalipto monitoradas pela torre de fluxo em resolução intra anual, indicando novas possibilidades de estudos nas áreas de dendrocronologia e ecofisiologia.

Palavras-chave: Atributos funcionais; Densidade; Anatomia; Xilema; Densitometria de raios X; Fluxos ambientais; Mudanças climáticas

ABSTRACT

The environmental fluctuation exerts a strong influence on the growth and structural formation of the wood of the trees. Thus, fast-growing eucalyptus forests must be largely affected by extreme weather changes and extreme drought events. In March 2008, in an area near the Experimental Station of Forestry Sciences of ESALQ/USP, located in the municipality of Itatinga, SP the EucFlux Project flux tower was installed. Through the tower, carbon and water cycles (eddy covariance) were evaluated along the growth and development of *Eucalyptus grandis* trees. In November 2009, seedlings of *E. grandis* were planted in the experimental area of 90 ha, being evaluated (growth, height, volume, etc.) until May 2018 (end of rotation). In September 2017 bands dendrometers were installed in 45 eucalyptus trees of 3 different dominance classes located near of the flux tower. With the cut of the trees, a retrospective analysis of the properties and functional traits of the trunk xylem was performed. Seeking to understand the relationships of these properties with the inter and intra annual variations of the climate variables and cycles of carbon and water, recorded by TDR sensors flux tower. From the 45 trees selected, samples were taken in different of the longitudinal position (0, DAP, 25, 50, 75 and 100%) in order to assess their growth and dimensions (diameter, height, volume, etc.), and the properties of their wood (density of the wood anatomy, microdensity and hydraulic properties of the xylem). There was no possibility of delimiting the annual growth rings of dominated trees, given their low annual growth rate. Significant differences were observed between growth and wood properties of the three dominance classes, where dominants, followed by codominants and dominated, had larger wood dimensions and density. The climate variables and carbon and water fluxes showed a strong correlation with the properties and functional traits of the wood, where higher mean temperature and water availability resulted in higher trunk growth, lower wood density and larger diameter vessels, greater potential conductivity of the xylem. The evapotranspiration of the ecosystem showed a significant correlation with all the studied variables, being a strong indication of the environmental fluctuations and, therefore, regulator of xylem formation and tree functioning; it was observed a correlation between carbon fluxes and growth, where more negative values of C (absorption) resulted in higher growth, however, a trend was not observed, indicating the complexity of the relationship between photosynthesis and trunk growth. The strong drought of 2014 resulted in a low evapotranspiration and a strong reduction of the carbon sequestration (less growth), generating, also, extremely reduced vessels. Also, the growth in height had a strong correlation with the properties of the wood, where larger dimensions presented a hydraulic system primarily efficient, however, with stabilization of the increase of the conduction at a height of about 15 m. Nevertheless, the trend of height growth was little changed, indicating that other parts of the tree, such as roots, branches and leaves, played a fundamental role in the regulation of water and nutrient transport to the trees. The results indicate that fluctuation of climate variables, growth in height and events of strong water stress in the rotation, had a strong influence on the adjustment of the functional traits of eucalyptus trees. However, tree physiology is highly complex, so for a more adequate assessment, all parts of trees should be evaluated together. The present study addresses and elucidates different functional adjustments of eucalyptus trees monitored by flux tower in intra annual resolution, indicating new possibilities of studies in the areas of dendrochronology and ecophysiology.

Keywords: Functional traits; Density; Anatomy; Xylem; X-ray densitometry; Environmental fluxes; Climate change

4.1. INTRODUÇÃO

As árvores de *Eucalyptus* são pertencentes ao principal gênero utilizado no setor florestal global (Fao, 2006). Devido o rápido crescimento das suas árvores, curta rotação das suas plantações e ampla diversidade de espécies e híbridos (Turnbull, 1999; Myburg et al., 2007; Gomes et al., 2015), é o gênero florestal mais plantado no mundo (Booth, 2013) e no Brasil (Ibá, 2017). Possui alta importância econômica, visto sua madeira ser empregada em diferentes segmentos industriais, como o de papel e celulose, madeira tratada e biomassa (Gabrielle et al., 2016; Hein et al., 2016; Quintilhan et al., 2018). Em meio a isso, espera-se que as florestas de eucalipto sejam amplamente afetadas pelas mudanças climáticas, visto a forte relação existente entre clima e vegetação (Pita et al., 2013; Battie-Laclau et al., 2014; Booth, 2013).

Devido à alta importância das árvores de eucalipto no cenário global, diversos estudos vêm sendo realizados, a fim de compreender sua interação com as flutuações e mudanças climáticas (Brookhouse et al., 2008; Sette Jr et al., 2016; Chambi-Legoas et al., 2019). Por meio de torres de fluxo, onde a técnica de *eddy covariance* é utilizada, é possível monitorar os fluxos de carbono, água e energia de plantações florestais (Babst et al., 2014). Medições do teor de água do solo por sensores TDR, também são utilizados para uma melhor caracterização da variação da disponibilidade de água as raízes das árvores (Lara et al., 2017). Dessa forma, as flutuações das variáveis climáticas e ciclos biogeoquímicos podem ser avaliados em ampla resolução temporal e espacial, com alta acurácia de medições (Masseroni et al., 2013; Christina et al., 2017). Isso permite o monitoramento das condições ambientais, à medida que as árvores crescem e se desenvolvem, possibilitando entender as relações existentes entre o ambiente e a formação do lenho (Hacke and Sperry, 2001).

A formação do xilema é regulada pelas interações que ocorrem entre as condições ambientais e fatores intrínsecos das árvores (Schweingruber, 2007). Por meio da atividade cambial, o lenho é marcado pelas relações entre o clima, crescimento e idade das árvores, refletindo em uma ampla variação da sua estrutura anatômica e propriedades físicas (Oliveira et al., 2008). Por meio da densitometria de raios X é possível fazer uma fina avaliação da formação do lenho, avaliando tanto sua variação radial (Sette Jr et al., 2016), quanto radial-longitudinal (Oliveira et al., 2018). O estudo dessa variação é essencial para caracterização das propriedades do lenho das diferentes classes diamétricas (Arantes et al., 2016), possibilitando assim, uma avaliação de alta representatividade florestal. Dessa forma, o método descrito tem ampla utilidade para

caracterização das propriedades do lenho, podendo assim, ser utilizado para avaliação dos atributos funcionais das árvores.

O estudo conjunto das propriedades físicas do lenho, com a formação da estrutura anatômica do xilema das árvores, possibilita a avaliação de atributos funcionais importantes, como a condutividade hidráulica potencial (Hagen–Poiseuille) e diâmetro hidráulico dos condutos do xilema (Sperry et al., 1994). Indicando, então, seu risco em sofrer processos de cavitação e embolismo (Dalla-Salda et al., 2009). A compreensão dos atributos funcionais do xilema das árvores sob a dinâmica dos ciclos biogeoquímicos ainda não é clara, dessa forma, seu estudo é fundamental (Pfautsch, 2016). Avanços nesse sentido possibilitam antecipar e mitigar, ao menos em parte, as consequências das mudanças climáticas no funcionamento das plantações (Booth, 2013). Parte dessas adaptações podem ser observadas no crescimento em altura das árvores, e nos ajustes hidráulicos do seu xilema, à medida que aumentam suas dimensões (Petit et al., 2010). Assim, o ajuste funcional do tamanho das árvores é fundamental para compreender sua interação com o ambiente (Tyree and Zimmermann, 2002; Liu et al., 2019).

O aumento das dimensões das árvores favorece seu desenvolvimento, à medida que a copa passa a receber maior exposição solar (Rijkers et al., 2000). Por outro lado, esse aumento em altura implica em maiores custos de manutenção de biomassa viva, alterando as dinâmicas de troca de carbono da floresta, com a atmosfera (Woodruff and Meinzer, 2011; Prendin et al., 2018). Ao mesmo tempo, o crescimento em altura, resulta em uma maior tensão negativa no sistema hidráulica das árvores, dessa forma, maiores são os riscos de cavitação, embolismo e falha hidráulica (Gleason et al., 2016). Isso é potencializado, principalmente quando eventos de seca extrema ocorrem, sendo a falha hidráulica induzida por alto estresse hídrico uma das principais causas da mortalidade das árvores (Rowland et al., 2015; Blackman et al., 2016; Choat et al., 2018). Estudos que avaliem a relação entre o crescimento em altura das árvores, com as propriedades e características dos anéis de crescimento anuais em séries temporais são escassos, principalmente com espécies arbóreas localizadas em regiões tropicais (Rosell et al., 2017).

Dessa forma, a avaliação do crescimento das árvores de eucalipto, anatomia, microdensidade e propriedades hidráulicas do seu xilema, e sua relação com as flutuações das variáveis climáticas, ciclos do carbono e da água, estresses climáticos e crescimento em altura, em resolução intra anual, podem trazer importantes conhecimentos sobre a fisiologia das árvores. Para avaliações adequadas da relação entre o clima e as propriedades do xilema, padronizações estatísticas são necessárias, de forma a remover tendências pelo efeito da idade (Fritts, 1976). Contudo, para avaliação do efeito do crescimento em altura nas propriedades e formação do xilema, padronizações não são necessárias (Prendin et al., 2018). Nesse sentido, o objetivo geral

do presente capítulo é caracterizar o tronco das árvores de eucalipto de diferentes classes diamétricas, e relacionar as flutuações ambientais e o crescimento em altura com a formação do xilema e suas propriedades. Tendo assim, como objetivos específicos: (i) avaliar o crescimento das árvores de *E. grandis* ao longo de uma rotação de 8 anos (ii) caracterizar o tronco de 45 árvores de eucalipto de 8 anos (altura, diâmetro, volume, casca, densidade básica, microdensidade e % de cerne e alburno) de 3 classes de dominância em diferentes posições longitudinais do tronco (0, 25, 50, 75, 100% e DAP); (iii) quantificar a estrutura anatômica microscópica do lenho e determinar suas propriedades hidráulicas e (iv) correlacionar as propriedades avaliadas do lenho e os ciclos bioquímicos registrados pela torre de fluxo (*eddy covariance*) em resolução inter-anual ao longo de 8 anos.

4.2. MATERIAL E MÉTODOS

4.2.1. Caracterização da área experimental

O experimento do Projeto EucFlux foi instalado em área localizada no município de Itatinga, SP (coordenadas geográficas: 23° 10' S e 48° 40' O, 857 m altitude) e próxima da Estação Experimental de Itatinga do Departamento de Ciências Florestais da ESALQ/USP. O clima é caracterizado como mesotérmico úmido (Cwa); o solo é classificado como Latossolo Vermelho-Amarelo distrófico, de textura média (200 g kg⁻¹ de argila) e litologia composta por arenito, formação Marília, pertencente ao Grupo Bauru (Sette Jr et al., 2010). No período de novembro de 2009 à maio de 2018, correspondente à duração do experimento, a precipitação média anual foi de 1.655 mm e a temperatura média dos meses mais frios e mais quentes de 16,53 e 21,4 °C, respectivamente (Figura 1).

Figura 1. Caracterização área experimental: precipitação e temperatura média mensal (2009-2018).

4.2.2. Implantação do experimento, variáveis climáticas e fluxos de carbono e água registrados pela torre de fluxo

As mudas de *Eucalyptus grandis* foram plantadas na área experimental em novembro de 2009, no espaçamento de 3,0 x 2,0 m, em área de 90 ha (Ipef, 2012; Christina et al., 2017; Nouvellon et al., 2018). A torre de fluxo (*eddy covariance*) foi instalada em março de 2008, com o objetivo de avaliar os fluxos de carbono, água e energia ao longo do crescimento e desenvolvimento das árvores de eucalipto. Na torre de fluxo foram instalados diversos equipamentos, como o *open path CO₂/H₂O gas analyzer* LI 7500 e o 3-D *sonic anemometer*, para a avaliação dos fluxos de CO₂, vapor d'água, transpiração, velocidade e direção do vento, etc. A medição da covariância de turbilhões foi realizada na torre de fluxo 10 m acima do dossel das árvores, em função da ocorrência das turbulências atmosféricas (Masseroni et al., 2013), sendo ajustada à medida que a plantação florestal cresceu em altura. Na Figura 2, são apresentados os valores de evapotranspiração e fluxos de carbono diários da plantação de eucalipto ao longo da rotação (8 anos), em intervalos dos períodos de medição (seco e chuvoso).

Para as variações de temperatura do ar, umidade relativa, precipitação diária, entre outros, uma estação meteorológica instalada na torre, foi utilizada. Para o teor volumétrico de água no solo (AS) utilizou-se três sondas TDR (Trase Soilmoisture, Santa Bárbara, CA, EUA) instaladas nas profundidades de 15 e 1000 cm. Os sensores TDR foram calibrados por gravimetria do conteúdo de água no solo e medições de densidade. O conteúdo volumétrico de

água do solo foi medido semanalmente. Para as medições das variáveis climáticas e fluxos de carbono e água em nível diário, por período de medição, utilizou-se equação 1.

$$Vipd = \frac{V_{pi+1} - V_{pi}}{d} \quad (1)$$

Sendo: $Vipd$ = variável climática-ambiental de interesse (precipitação, evapotranspiração e fluxos de carbono) (und/dia); V_{pi} = valor total do período 1 (mm); V_{pi+1} = valor total do período seguinte (mm); d = intervalo entre os períodos de avaliação (dias).

Figura 2. Caracterização área experimental: fluxos de carbono e evapotranspiração da plantação (2010-2018). Linhas retas marcadas por círculos representando os fluxos de carbono (FC) e linhas pontilhadas marcadas por triângulos representando a evapotranspiração (TP) do ecossistema. Triângulos e círculos em branco, representando o período seco (maio-agosto); em azul, representando o período chuvoso (setembro-abril). Linha pontilhada cinza representando valor 0 da concentração do fluxo de carbono.

4.2.3. Crescimento e avaliação do tronco das árvores de *E. grandis*

As árvores de *E. grandis* foram plantadas em novembro de 2009, em uma área total de 90 ha, sendo demarcadas 4 parcelas de 500 m², constituídas por 84 árvores/parcela cujo diâmetro a altura do peito (DAP) e a altura do tronco foram mensuradas em intervalos de 2 e 4 meses, respectivamente, até o final da rotação (corte raso, maio de 2018). Em setembro de 2017, foram selecionadas 45 árvores de eucalipto de 3 classes de dominância pelo seu DAP, visto a relação direta entre diâmetro do tronco, altura das árvores e, assim, potencial competitivo (Thorpe et al., 2010) (Tabela 1). Nessa etapa, instalou-se no tronco das árvores dendrômetros de aço para o monitoramento quinzenal do seu crescimento em diâmetro (Figura 3).

No ajuste das curvas de crescimento do tronco das árvores utilizou-se análise de regressão com os parâmetros do modelo de Richards (Equação 2). Dessa forma, reconstruiu-se o valor do DAP e área basal do tronco das árvores/hectare para as diferentes classes diamétricas. Nessa etapa, foram excluídas as árvores com valores anômalos nos inventários, sendo avaliadas e ajustadas 320 árvores de eucalipto consistindo em uma área de 0,19 ha.

Para avaliação do tronco das árvores de *E. grandis*, durante o corte raso da rotação, 45 árvores de eucalipto (com dendrômetros de aço) previamente selecionadas foram derrubadas, sendo o seu tronco seccionado em 5 toretes de lenho (50 cm de comprimento) nas posições 0, 25, 50, 75 e 100% da altura total do fuste, e um torete de 100 cm no DAP (menores defeitos durante a secagem). Determinou-se, também a % de casca, a altura (total e comercial) e o volume (com e sem casca) do lenho (Smalian, Equação 3).

Tabela 1. Número de árvores, variação e amplitude do DAP e altura total de árvores de eucalipto de 3 classes de dominância.

Classes de dominância	N. de árvores	Variação DAP (cm)	Amplitude DAP (cm)	Altura total (m)
Dominada	15	0-13	13	32
Codominante	15	13,1-19	6	28
Dominante	15	19,1-27	8	12

$$Dt = a * (1 + (d - 1)e^{(-k(t-xc))^{1/(1-d)}}) \quad (2)$$

Sendo: Dt = DAP ajustado (cm); t = período (mês); a , d , k e xc = parâmetros.

$$V = \frac{[(Db^2 * \frac{\pi}{4}) + (Dt^2 * \frac{\pi}{4})]}{2} * L \quad (3)$$

Sendo: V = volume (m^3); Db , Dt = diâmetros da base e topo do tronco (m); L = comprimento (m).

Figura 3. (A) Torre de fluxo e (B) instalação de dendrômetro de aço, com mensuração do DAP e (C) mensuração da altura do tronco de árvore de eucalipto.

4.2.4. Determinação da densidade básica do lenho

Da altura do DAP e das 5 posições longitudinais do tronco (0, 25, 50, 75 e 100%) das 45 árvores de eucalipto das 3 classes de dominância, foram cortados discos na seção transversal do lenho (15,0 cm, espessura) para a determinação da densidade básica do lenho. Para sua determinação aplicou-se o método da balança hidrostática e norma NBR 11941 (ABNT, 2003). Os discos do lenho foram imersos em água (saturação completa, 30 dias), determinou-se o volume saturado do lenho (balança analítica, avaliação da massa de lenho saturada e imersa); determinou-se a massa seca do lenho (estufa, $105 \pm 2^\circ\text{C}$, 48 h, massa constante) e foi feito o cálculo da densidade básica do lenho (Equação 4).

$$Db = \frac{PS}{PU - PI} \quad (4)$$

Sendo: Db = densidade básica (g/cm^3); PS = massa seca (g); PU = massa úmida (g); PI = massa submersa (g)

4.2.5. Determinação da % de cerne e alburno do lenho

Do DAP do tronco das 45 árvores de eucalipto das 3 classes de dominância, utilizou-se discos, para diferenciação da região de cerne e o alburno. Realizou-se (i) polimento da seção transversal do lenho (lixadeira Mirka 5.0, lixas de granulometria 80-600 mesh); (ii) diferenciação da região de cerne e alburno pela cor e análise de tiloses obstruindo o lume dos vasos,

característicos do cerne; (iii) escaneamento (escâner Epson Expression 12000XL) e (iv) determinação da área e % da seção transversal dos discos do lenho do DAP (software Image Pro Plus).

4.2.6. Determinação dos perfis de microdensidade

Da altura do DAP e das 5 posições longitudinais do tronco (0, 25, 50, 75 e 100%) das 45 árvores de eucalipto das 3 classes de dominância, foram cortadas discos na seção transversal do lenho (15,0 cm, espessura) para a determinação da microdensidade do lenho. Para determinação do perfil radial da microdensidade do lenho (camadas de crescimento) utilizou-se metodologia descrita por Ferreira (2013) (Figuras 4). Dos discos obtidos nas diferentes posições longitudinais do tronco das árvores, foram cortadas amostras radiais (2,0 x 2,0 cm, largura x espessura, casca a casca); coladas em suporte de madeira e cortadas no sentido transversal (equipamento de dupla serra circular paralela, espessura, 1,8 mm); acondicionadas em câmara de climatização (24 h, 20 °C, 50% de UR; 12% de umidade); transferidas para a câmara de irradiação (equipamento Faxitron X Ray, modelo LX-60, 5,9 kV, 33 seg), com uma cunha de calibração (acetato de celulose). A imagem digital da seção transversal da amostra do lenho e cunha de calibração (alta resolução, TIFF, 513pp) foi analisada no software WinDENDRO© (Régent Instruments Inc.), determinando-se os valores da microdensidade do lenho (intervalo, 0,0017 mm). Os dados gerados foram transferidos para planilha (software Excel) e construiu-se os perfis radiais da microdensidade das camadas de crescimento.

Figura 4. Amostragem dos discos de lenho (i) em % do tronco das árvores de eucalipto, com o (ii) seccionamento de amostra diametral para a (iii) determinação da densidade e (iv) mensuração da estrutura anatômica microscópica do lenho. (Roque, 2005; Ferreira, 2013).

4.2.7. Caracterização e quantificação da estrutura anatômica microscópica e condutividade hidráulica potencial do xilema

Para caracterização microscópica do lenho, utilizou-se discos da região do DAP do tronco das 45 árvores de eucalipto, das 3 classes de dominância, tendo espessura de 15,0 cm. Dos discos do lenho do DAP do tronco foi selecionado 1 raio (medula-casca) para a confecção dos cortes histológicos (Capítulo 1). As amostras do lenho foram imersas em água fervente e glicerina e cortadas micro secções transversais do lenho em navalha de aço no micrótomo de deslizamento WSL. A medida que os cortes histológicos foram obtidos, as amostras utilizadas foram polidas, facilitando a observação da estrutura macroscópica do lenho. Obtido os cortes, as seções transversais do lenho foram coradas (safranina) e montadas lâminas provisórias com glicerina, sendo cobertas com lamínula. Imagens microscópicas digitais sequenciais da seção transversal do lenho foram coletadas em microscópio ótico (Zeiss Axio) acoplado com câmera digital e a avaliação quantitativa da estrutura anatômica do lenho/camadas de crescimento anuais e inter anuais foi realizada com o software WinCELL© (Régent Instruments Inc.). Para a condutividade hidráulica potencial do xilema do tronco (Kp ; $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$), cálculos foram realizados de acordo com a equação de Hagen–Poiseuille (Equação 5). Para a medição do diâmetro hidráulico, utilizou-se equação 6, de acordo com (Sperry et al., 1994).

$$Kp = \frac{\left(\frac{\pi \times \sum D^4}{128\eta}\right) \times p}{Axilema} \quad (5)$$

Sendo: Kp = condutividade hidráulica potencial ($\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$); DiV = diâmetro médio dos vasos (mm); η = viscosidade da água a 20°C ($1,002 \cdot 10^{-9} \text{MPa s}$); p = densidade da água ($998,2 \text{ kg m}^3$) a 20°C; e $Axilema$ = área do xilema analisada por período correspondente (mm^2).

$$DH = \left(\frac{DiV^5}{DiV^4}\right) \quad (6)$$

Sendo: DH = diâmetro hidráulico do xilema (mm); e DiV = diâmetro médio dos vasos (mm).

4.2.8. Delimitação da variação inter e intra-anual das camadas de crescimento

Para delimitação dos anéis de crescimento anuais observados na seção transversal do lenho, utilizou-se: (i) crescimento radial do tronco das árvores (inventários florestais contínuos, descontando-se a espessura da casca), (ii) perfis radiais de microdensidade do lenho (valores máximos e mínimos da microdensidade) e (iii) análise da estrutura macro e microscópica do lenho (presença de zonas fibrosas, parênquima marginal e alteração do diâmetro e frequência tangencial dos vasos). Para a delimitação intra-anual das camadas de crescimento, utilizou-se os valores de crescimento radial do tronco das árvores (descontando-se a casca), inventários florestais, nos períodos de interesse, (i) início do período chuvoso (final de setembro) e (ii) início do período seco (final de maio). Quando necessário, valores de inventário em datas próximas foram utilizados. Na tabela 2, os períodos em que as delimitações foram realizadas, e as variáveis climáticas e fluxos de carbono e água, com as propriedades do lenho relacionadas, são apresentadas.

Tabela 2. Períodos, datas e intervalos em dias, referentes ao intervalo de medições das variáveis climáticas e propriedades do lenho.

Períodos	Datas (mês/ano)	Intervalo (dias)
Plantio	11/2009	-
1	09/2010	306
2	05/2011	248
3	09/2011	122
4	05/2012	251
5	09/2012	117
6	06/2013	264
7	09/2013	109
8	06/2014	279
9	09/2014	87
10	05/2015	237
11	09/2015	134
12	06/2016	265
13	09/2016	81
14	05/2017	241
15	08/2017	90
16	05/2018	287

4.2.9. Correlação entre atributos funcionais, propriedades quantitativas do lenho e ciclos biogeoquímicos

Na Tabela 3, as variáveis utilizadas para a correlação entre atributos funcionais, propriedades quantitativas do lenho e ciclos biogeoquímicos são apresentadas.

Tabela 3. Variáveis utilizadas para as correlações entre atributos funcionais, propriedades quantitativas do lenho e variáveis climáticas, indicando sua abreviação e unidade.

Variável	Abreviação	Unidade
Altura total das árvores	H	(m)
Largura do anel de crescimento	LA	(cm)
Densidade aparente média do lenho	DM	(g/cm ³)
Número total de vasos	NV	(n)
Diâmetro dos vasos	DiV	(mm)
Densidade dos vasos	DeV	(n/mm ²)
Área proporcional de vasos	APV	(mm ² /mm ²)
Diâmetro hidráulico dos vasos	DH	(mm)
Condutividade hidráulica potencial	Kp	(kg m ⁻¹ MPa ⁻¹ s ⁻¹)
Precipitação	PP	(mm/dia)
Umidade relativa	UR	(%)
Temperatura média	T méd	(°C)
Temperatura mínima	T min	(°C)
Teor de água do solo na camada de 15 cm de profundidade	AS 15 cm	(m ³ /m ³)
Teor de água do solo na camada de 1000 cm de profundidade	AS 1000 cm	(m ³ /m ³)
Evapotranspiração	TP	(mm/dia)
Fluxo de carbono	FC	(gC/m ² /dia)

4.2.10. Análises estatísticas

Nas análises estatísticas dos resultados foi aplicada a análise de variância (ANVA), e no caso de diferenças significativas entre as variáveis, efetuou-se teste de comparação de médias (Teste de Tukey, $p < 0,05$) com o software SAS. Para a correlação entre as variáveis climáticas, fluxos de carbono e água e propriedades do lenho (Tabela 2), utilizou-se correlação de Spearman, com limites de significantes de $p < 0,05$; $< 0,01$ e $< 0,001$. Vinte e oito árvores (1 corte histológico/árvore), foram utilizadas para as correlações. As árvores da classe dominada foram excluídas, devido a impossibilidade da delimitação das camadas de crescimento. As curvas foram estimadas por meio de regressão local (loess) com parâmetro (span) igual a 1, utilizadas para facilitar a observação das tendências. Para as correlações utilizou-se tanto dados sem padronização, para avaliação do efeito da idade e crescimento em altura, sobre as variáveis de

interesse, como dados padronizados, onde tendências pelo efeito da idade e altura, foram removidos.

Para padronização das variáveis quantitativas do lenho utilizou-se sistema de classificação de idade referente (CIR), conforme (Helama, 2015; Helama et al., 2017; Ortega Rodriguez et al., 2018). Das variáveis climáticas, apenas temperatura e precipitação não foram padronizadas, por não sofrerem influência da idade e crescimento da floresta. No presente estudo, as transformações de classificação foram realizadas utilizando intervalos de 5 e 6 períodos; sendo de 1 a 5, 6 a 11 e 12 a 16. O CIR de referência escolhido foi o do período de 6 a 11, por apresentar menor influência da idade (a partir de análise de PCA). Em seguida, os valores observados dentro de cada período foram modelados para cada variável de interesse dentro do CIR. Finalmente, os valores de medição n-ranqueados dentro de cada período foram substituídos por seus valores de dados de n-rank modelados dentro do CIR. Após padronização, o número de observações para os fluxos de carbono e água (1 torre) foi ajustado com o CIR de referência (6 pontos).

4.3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.3.1. Crescimento do tronco das árvores de *E. grandis*

A amostragem das 45 árvores de eucalipto de diferentes classes diamétricas foi adequada, sendo possível observar sua relação, com a distribuição das 320 árvores inventariadas, conforme Figura 5A. As curvas de crescimento em diâmetro das 320 árvores avaliadas, ajustadas pelo modelo de Richards apresentaram bom ajuste (Figura 5, Tabela 4). Nas árvores da classe dominada com maior amplitude diamétrica (0-13 cm) verificou-se maior variabilidade dos valores observados, aferida pelo R^2 de 0,55. Para as árvores das classes codominante e dominante (13,1-19; 19,1-27 cm, respectivamente), menor variabilidade foi constatada. Verificou-se, assim, melhor ajuste pelo modelo de Richards para as maiores classes, com R^2 de 0,90 e 0,95. Com isso, modelou-se o crescimento em área basal/ha e suas respectivas curvas de incremento corrente anual (ICA) e médio anual (IMA), para toda a plantação ao longo da rotação (Apêndice B) e para as diferentes classes diamétricas (Apêndice C). Os dados brutos do crescimento também foram observados, por meio do incremento corrente periódico diário em área basal das diferentes classes diamétricas e as flutuações da precipitação total e temperatura média periódica diária (Apêndice D).

A modelagem de classes diamétricas, ou mesmo árvores individuais em povoamentos equiâneos é importante para observação da variação do crescimento, produtividade e balanços de

carbono e água ao longo do tempo (Sette Jr et al., 2010; Pita et al., 2013; Sette Jr et al., 2016), permitindo, assim, estimações e manejo adequado da plantação avaliada (Scolforo et al., 2019). O crescimento das árvores de eucalipto variou para as diferentes classes. As curvas de crescimento em diâmetro do tronco das árvores da classe dominada indicam redução e paralisação a partir do 2º semestre/2014; para as da classe codominante observa-se uma significativa redução do crescimento acumulado do tronco, com tendência à estagnação no 2º semestre/2016; e as dominantes com alta taxa de crescimento e tendência de contínuo incremento, mesmo reduzido, a partir de 2016. Assim, árvores de eucalipto de diferentes classes diamétricas, mesmo com indivíduos clonais e equiâneos, apresentam taxas diferentes de crescimento (Forrester et al., 2010). O maior potencial competitivo gerado por algumas árvores aumenta, à medida que estratos verticais vão sendo formados devido ao maior potencial de competição que árvores cada vez maiores possuem, em relação as de estratos inferiores, dominadas (Rezende et al., 1981; Forrester et al., 2013; Martins et al., 2014).

Figura 5. Frequência (curva) e amostragem (quadrados) das árvores de eucalipto (A) e seu crescimento em DAP para as diferentes classes de dominância: dominada (B), codominante (C) e dominante (D) ajustadas pelo modelo de Richards.

Tabela 4. Análise estatística e parâmetros do ajuste do crescimento em DAP do tronco (cm) das árvores de eucalipto.

Crescimento		Parâmetros				RMSE	R ² Ajustado
Classes	Variável (cm)	A	xc	d	k		
Dominada	DAP	10,12888 (<0,001)	2,46 ⁶ (<0,001)	5,09 ⁻⁸ (n.s)	0,00176 (<0,001)	1,8145	0,5466
Codominante	DAP	16,5472 (<0,001)	2,46 ⁶ (<0,001)	3,85 ⁻¹⁰ (n.s)	0,00135 (<0,001)	1,2013	0,90326
Dominante	DAP	21,42497 (<0,001)	2,46 ⁶ (<0,001)	1,78 ⁻⁸ (n.s)	0,00101 (<0,001)	1,2087	0,94748

Valores de significância da ANVA para os parâmetros em parênteses. RMSE (cm).

4.3.2. Caracterização do tronco das 45 árvores de *E. grandis*: diâmetro, altura, casca, volume, densidade básica e % de cerne e alburno

O diâmetro (DAP), altura (total e comercial), volume do lenho (com e sem casca) e % de casca do tronco das 45 árvores de eucalipto são apresentados na Figura 6 e Tabela 5. Os resultados observados apontam as árvores da classe (i) dominante, com maiores valores dendrométricos e menor % de casca; (ii) codominante, com valor dendrométrico intermediário, exceto para a altura comercial do tronco e % de casca (3,91% menor que as dominantes); (iii) dominada, com os menores valores dendrométricos e maior % de casca, em relação às demais classes.

As variações das características dendrométricas de árvores de *E. grandis* das 3 classes de dominância foram, da mesma forma, relatadas por Müller et al. (2005) para árvores de *E. grandis* de 8,0-74,0 cm de diâmetro do tronco. Indo de acordo com o presente estudo, Oliveira et al. (2009) verificaram para árvores de eucalipto valores de DAP e volume de lenho maiores para as classes dominante e codominante (similares entre si), sendo para a classe dominada volume menor. Trugilho et al. (2010) indicaram que as árvores de eucalipto de maior dominância têm características de maior diâmetro, altura do tronco, volume de lenho e sistema radicular mais desenvolvido e, desta forma, maior fluxo xilemático, maior taxa de fotossíntese e de biossíntese de seiva orgânica. Isso, justifica sua maior taxa de crescimento em detrimento a árvores de menores dimensões (Forrester et al., 2013).

Tabela 5. Diâmetro (DAP), altura (total e comercial), volume do lenho com casca e % de casca do tronco das árvores de eucalipto das 3 classes de dominância.

Classe	DAP (cm)	Hc (m)	Ht (m)	Vtc (m³)	Casca (%)
Dominante	22,21 a	26,52 a	32,02 a	1,213 a	4,35 b
Codominante	16,14 b	25,68 a	28,35 b	0,592 b	4,18 b
Dominada	9,82 c	12,16 b	17,91 c	0,135 c	4,84 a
Média	16,06 (±5,51)	21,74 (±7,13)	26,09 (±6,51)	0,647 (±0,48)	4,46 (±5,99)

Valores entre parênteses indicando o desvio padrão das observações. Médias seguidas pela mesma letra, na coluna, não diferem estatisticamente entre si ao nível de 0,05 de confiança pelo teste de Tukey.

Figura 6. Volume do lenho total médio sem casca do tronco das árvores de eucalipto das 3 classes de dominância. Médias seguidas pela mesma letra, não diferem estatisticamente entre si ao nível de 0,05 de confiança pelo teste de Tukey.

Os valores da densidade básica média do lenho e sua variação ao longo do tronco das árvores de eucalipto são apresentados na Tabela 6 e Figura 7, respectivamente. O maior valor da densidade básica do lenho foi determinado nas árvores de eucalipto da classe dominante e menor

nas dominadas, conforme observado no presente estudo e nos trabalhos de Pereira et al. (2013) e Santos et al. (2004).

Maior densidade básica do lenho é indicativo de maior disponibilidade de bioassimilados utilizados nos processos fisiológicos do crescimento secundário das árvores de eucalipto dominantes (Torres et al., 2016). Por possuir maior altura, exposição da copa a luz solar e raízes mais profundas, tais árvores crescem e absorvem mais carbono (Battie-Laclau et al., 2014; Pittermann and Olson, 2018). Segundo Trugilho et al., (2010), nas árvores dominantes essa situação resulta no incremento do crescimento do tronco e na maior densidade do lenho. Da mesma forma, Oliveira Neto et al. (2003) e Debell et al. (2001) observaram nas árvores de eucalipto com maior capacidade de absorção e transporte ascendente de água e sais minerais, lenho de maior densidade. O maior potencial de absorção de CO₂ utilizado na síntese dos componentes químicos da parede celular das fibras deve, da mesma forma, ser considerado (Souza et al., 2008). A premissa de que o aumento da densidade do lenho do tronco das árvores de eucalipto é sempre inversamente proporcional a sua taxa de crescimento, não foi confirmada por inúmeros trabalhos (Ferreira e Kageyama, 1978; Ferreira et al., 1979; Ribeiro e Zani Filho, 1993). Tais autores, observaram que o aumento da densidade do lenho deve-se, principalmente, à idade das árvores. Dessa forma, há grande variabilidade da densidade do lenho, inclusive, quando avaliada nas diferentes posições do tronco (Alzate et al., 2005).

Ao longo da direção longitudinal do tronco das árvores de eucalipto, observou-se maior densidade do lenho na sua base, diminuindo no DAP, aumentando até 75% e com tendência de diminuição até sua extremidade (Figura 7). Para as diferentes classes diamétricas, um padrão de variação da densidade característico foi observado. As árvores de eucalipto da classe dominante apresentaram na base tronco, densidade do lenho de 0,54 g/cm³, diminuindo e aumentando a cada nova posição longitudinal, tendo no DAP, valor de 0,58. Para as codominantes maior densidade do lenho na sua base (0,54), com diminuição a 25%, aumento até 50% e diminuição até sua extremidade; DAP com 0,54. Nas dominadas, maior densidade básica do lenho na base do tronco (0,48), diminuindo a 25%, com aumento até 75% e diminuição na extremidade; DAP de 0,47. Os valores médios de densidade básica do lenho são, da mesma forma, relatados em árvores de *E. grandis* por Ferreira (1972); Queiroz et al., (2004) e Brito et al. (2006), apresentando similaridade com o presente estudo. Souza et al. (1986) confirmaram diversos modelos de variação longitudinal da densidade básica do lenho no tronco das árvores de eucaliptos, sendo para *E. grandis* os maiores valores na base e na extremidade, e os menores nas regiões intermediárias (Ferreira, 1972; Alzate et al., 2005).

A literatura científica relata diversos modelos de variação da densidade básica do lenho no sentido longitudinal-radial das árvores de *E. grandis* (Barrichelo et al., 1983; Souza et al., 1986; Alzate et al., 2005), estando relacionados com a biomecânica e com os processos fisiológicos das árvores. Assim, a base e a extremidade do tronco das árvores de eucalipto apresentam, de modo geral, maior valor de densidade do lenho como resposta à função de sustentação, conforme indicado por Sette Jr. et al. (2012). O DAP para as diferentes classes diamétricas, apresentou baixa variabilidade no seu valor em densidade básica, diferente das outras posições 0-100% (Figura 7). Essa região por ser fixada a 1,30 m, e relativamente distante da base e topo das árvores, é menos influenciada por variações estruturais a nível de árvore. Além disso, sua variação esteve próxima dos valores médios de densidade das outras posições longitudinais do tronco. Apontando, assim, o DAP como melhor região do tronco para se realizar avaliações das propriedades do lenho entre árvores da mesma espécie/clone. Mesmo sendo natural que as propriedades do lenho variem entre árvores e diferentes regiões da mesma árvore (Plomion et al., 2001). Essa variação, pode ser avaliada de diversas formas, como a quantificação da % de cerne e alburno do lenho do tronco na sua seção transversal.

Tabela 6. Densidade básica do lenho das árvores de eucalipto das 3 classes de dominância.

Classe	Densidade básica (g/cm³)
Dominante	0,596 a
Codominante	0,565 b
Dominada	0,494 c
Média	0,552 (±0,06)

Valores entre parênteses indicando o desvio padrão das observações, Médias seguidas pela mesma letra, na coluna, não diferem estatisticamente entre si ao nível de 0,05 de confiança pelo teste de Tukey.

Figura 7. Variação longitudinal da densidade básica do lenho do tronco das árvores de eucalipto das 3 classes de dominância, com indicação do seu desvio padrão (linhas curtas horizontais). Ampla variabilidade da densidade básica nas diferentes posições longitudinais, porém, no DAP, lenho mais homogêneo (menor desvio padrão) com boa representatividade do restante da árvore.

O valor médio de cerne e alburno (%) do tronco das árvores de eucalipto nas 3 classes de dominância é observado na Tabela 7. Nela, observa-se maior valor de cerne nas classes dominante e codominante, enquanto na classe dominada, valor de alburno maior. Valores semelhantes de cerne e alburno foram encontrados por Pereira et al. (2013) e Santos et al. (2004). Os autores observaram valores similares para árvores de eucalipto, onde os menores valores de cerne, estiveram associados com as árvores de menor dimensão, conforme resultados obtidos no presente estudo. Além disso, a % de cerne e alburno das diferentes classes, quando observada em conjunto com a densidade, apresenta notável relação. À medida que a densidade é maior para as árvores dominantes, sua porcentagem de cerne é maior. Tal correlação foi encontrada por Pereira et al. (2013), sendo natural, visto maior obstrução do lenho por tiloses, apresentar menos espaços vazios e, assim, maior densidade (Butterfield, 1993).

Tabela 7. Cerne e alborno (%) do DAP do tronco das árvores de eucalipto das 3 classes de dominância.

Classe	Cerne (%)	Alborno (%)
Dominante	66,24 a	33,76 b
Codominante	65,38 a	34,62 b
Dominada	57,30 b	42,69 a
Média	62,97 ($\pm 5,62$)	37,02 ($\pm 5,62$)

Valores entre parênteses indicando o desvio padrão das observações, Médias seguidas pela mesma letra, na coluna, não diferem estatisticamente entre si ao nível de 0,05 de confiança pelo teste de Tukey.

4.3.3. Perfis de microdensidade do lenho nas diferentes posições longitudinais do tronco de árvores de *E. grandis*

Os perfis de microdensidade do lenho das três classes de dominância, nas diferentes posições longitudinais das árvores de *E. grandis*, são apresentadas na Figura 8 e Tabela 8. Na figura, observa-se a variação da microdensidade para cada uma das posições longitudinais do tronco; na tabela, os valores médios da densidade aparente para cada posição/classe. Entre as classes, para as diferentes alturas, observou-se maior valor da densidade aparente média sempre para as árvores dominantes e codominantes (exceto para as posições 75 e 100%, sendo a dominante maior), indo de acordo com os valores de densidade básica observados (Figura 7) e outros trabalhos que avaliaram a variação longitudinal da densidade de árvores de eucalipto (Alzate et al., 2005) em diferentes classes diamétricas (Souza et al., 1986).

Dentro de cada classe observou-se: (i) para as árvores dominantes maior valor de densidade na posição 75 e 50%, seguidos pela 0 e 25%, com os menores valores na posição 100% e DAP; (ii) árvores codominantes com maior densidade na base, 25 e 50%, seguidos pela posição 75% e DAP, com menor valor na posição final do fuste (100%); e (iii) dominadas com base mais densa e posição 100% com valor inferior as outras posições. Mesmo apresentando algumas diferenças com a densidade básica, devido a metodologia e o tipo de amostra utilizada (raio casca-casca), a variação da densidade nas diferentes posições/classes foi semelhante.

Para os perfis de microdensidade exploratórios, onde uma árvore por classe foi avaliada, observou-se diferenças marcantes. Os perfis de microdensidade apresentaram maior variabilidade para as árvores dominadas, seguidas pelas codominantes e dominantes (Figura 8). Contudo, os valores médios de densidade aparente indicam uma maior variabilidade nas árvores codominantes, seguidas das dominantes e dominadas (Tabela 8). Assim, o lenho das árvores dominadas, variou principalmente em função de uma pequena região do lenho formada nos

últimos períodos. Dessa forma, para uma melhor avaliação e caracterização do lenho, perfis exploratórios de microdensidade e valores médios de densidade aparente devem ser utilizados (Oliveira et al., 2018). Para as outras classes, contudo, uma menor variação foi observada, alterando assim, a qualidade de suas madeiras (Sette Jr et al., 2012), para as diferentes classes (Torres et al., 2016).

Nas diferentes posições longitudinais das classes, de forma geral, observou-se maior homogeneidade dos perfis de microdensidade na base, com tendências de maior variação nas posições superiores (principalmente na classe dominada) (Figura 8). Nas posições radiais, observou-se tendências de aumento da densidade no sentido medula-casca, sendo os maiores valores encontrados na região próxima da medula e da casca, comum a árvores de eucalipto (Tomazello Filho, 1985; 1987). A variação da microdensidade do lenho no sentido radial, para árvores de eucalipto é esperada. Diversos trabalhos apontam o aumento da densidade do lenho à medida que o lenho adulto passa a ser formado (Bhat et al., 1990; Wimmer et al., 2002; Sette Jr et al., 2014). Conforme constatado por Tomazello Filho (1985), a variação radial da densidade na seção transversal das árvores de eucalipto ocorre em função do aumento da espessura e comprimento das fibras, como resultado da atividade do meristema cambial. Isso ocorre, devido ao processo de envelhecimento das árvores de eucalipto, onde observa-se uma tendência de diminuição do crescimento do tronco e aumento da densidade do lenho, visto a formação de lenho adulto (Sette Jr et al., 2010; Oliveira et al., 2011; Sette Jr et al., 2012).

Tabela 8. Densidade aparente média de 45 árvores de *E. grandis* com idade de 8 anos, de acordo com a sua posição longitudinal (%) e classe de dominância.

Posição longitudinal (%)	Dominante		Codominante		dominada	
	Densidade aparente (g/cm³)					
0	0.745 (±0.03)	ABa	0.744 (±0.04)	Aa	0.713 (±0.06)	Aa
DAP	0.698 (±0.04)	Ba	0.692 (±0.05)	BCa	0.634 (±0.04)	Bb
25	0.736 (±0.03)	ABa	0.719 (±0.05)	ABa	0.623 (±0.04)	Bb
50	0.755 (±0.08)	Aa	0.709 (±0.03)	ABCa	0.626 (±0.04)	Bb
75	0.763 (±0.05)	Aa	0.697 (±0.04)	BCb	0.661 (±0.06)	Bb
100	0.705 (±0.03)	Ba	0.669 (±0.04)	Cb	0.615 (±0.04)	Bc

Valores entre parênteses indicando o desvio padrão das observações. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula, na coluna, e minúscula, na linha, não diferem estatisticamente entre si ao nível de 0,05 de confiança pelo teste de Tukey.

Figura 8. Perfis de microdensidade do lenho (casca-casca) para a árvore de classe (A) dominada, (B) codominante e (C) dominante, nas diferentes posições longitudinais do tronco (0, 25, 50, 75 e 100%).

4.3.4. Correlação entre as variáveis climáticas, fluxos de carbono e água e propriedades quantitativas do lenho das árvores de *E. grandis*

As flutuações das variáveis climáticas e fluxos de carbono e água, ao longo da rotação da plantação de *Eucalyptus grandis*, são apresentadas na Figura 9. Nela, observou-se variações marcantes entre os períodos de seca e chuva da área estudada. A medida que os períodos chuvosos ocorreram, houve maior precipitação (PP), temperatura média (T méd), umidade relativa média do ar (UR), teor de água do solo na camada de 15 cm de profundidade (AS 15) e evapotranspiração (TP), com alta diminuição dos seus valores, nos períodos secos. Entretanto, para outras variáveis, como temperatura mínima (T min), água do solo na camada de 1000 cm de profundidade (AS 1000) e fluxo de carbono (FC), mesmo associadas aos períodos de chuva e seca, uma flutuação padrão não foi observada.

Naturalmente, a precipitação é uma das principais variáveis que alteram as condições ambientais de uma floresta, visto a água ser responsável por grande parte do funcionamento de diferentes ecossistemas (Schoor, 2003). Em meio a isso, dois períodos se destacaram pela sua menor precipitação, e consequentes alterações ambientais. O período chuvoso de 09/2013 à 06/2014 (período 8), e seco de 06/2014 à 09/2014 (período 9), são, respectivamente, os de menor precipitação por estação no histórico da rotação (exceto pelo período seco de 2011). Na região onde o experimento foi conduzido, o ano de 2014 foi marcado por eventos de alto estresse hídrico, decorrentes dos efeitos das mudanças climáticas (Coelho et al., 2016a; Coelho et al., 2016b; Chambi-Legoas et al., 2019).

A ocorrência de eventos de estresse hídrico severo ocasiona fortes mudanças no funcionamento e desenvolvimento de ecossistemas florestais (Pandey et al., 2018; Hacke and Sperry, 2001). Ao observar as Figuras 2 e 9, notou-se a forte relação entre a disponibilidade de água, evapotranspiração e fluxos de carbono, especialmente nos eventos marcantes de 2014. A medida que a precipitação e a água do solo diminuíram, houve forte redução da evapotranspiração do ecossistema florestal e, naturalmente, uma menor absorção de CO₂, devido ao provável fechamento estomático das folhas (Lima et al., 2003). A fotossíntese e o transporte da água são regulados pela abertura dos estômatos, assim, para que ocorra a fixação de carbono, é necessário que o CO₂ atmosférico passe pelos estômatos foliares (Rico et al., 2013). Entretanto, nesse processo, há um custo de água (von Arx et al., 2015). Comumente, caso não haja reabastecimento de água pelo fluxo de seiva, os estômatos são fechados e a absorção de CO₂ é restringida (Pita et al., 2013), conforme indicado no presente estudo. As flutuações das variáveis climáticas, associadas com eventos extremos, alteram a dinâmica florestal e, consequentemente, as propriedades do lenho relacionadas com o seu funcionamento (Fonti and Jansen, 2012).

O conhecimento acerca da relação entre atributos funcionais do xilema das árvores, variáveis climáticas e ciclos biogeoquímicos é fundamental, visto sua estreita relação (Schweingruber, 2007). Por meio dessa relação, é possível avaliar a adaptação das árvores as flutuações ambientais e mudanças climáticas (Fonti et al., 2010). Assim sendo, na Figura 10, a correlação entre as propriedades quantitativas do lenho e as variáveis climáticas e fluxos de carbono e água é apresentada. Observou-se correlação positiva entre a precipitação (PP) e área proporcional de vasos (APV) ($p < 0,01$), sendo forte principalmente com o diâmetro dos vasos (DiV), número total de vasos (NV) e largura do anel de crescimento (LA) ($p < 0,001$); negativa com a densidade aparente média do lenho (DM) ($p < 0,001$) e não significativa com a condutividade hidráulica potencial (Kp) e densidade dos vasos (DeV). Para a temperatura média (T méd), forte correlação com DiV, NV e LA ($p < 0,001$); negativa com DM ($p < 0,001$) e não significativa com Kp, APV e DeV. Para o teor de água do solo na camada de 15 cm de profundidade (AS 15), forte correlação positiva com Kp, APV, DiV, NV e LA ($p < 0,001$); negativa com DM ($p < 0,001$) e não significativa com DeV. Forte correlação positiva da evapotranspiração (TP) com Kp, APV, DiV, NV e LA ($p < 0,001$); negativa com DeV e DM ($p < 0,001$), sendo significativa com todas as variáveis do lenho e climáticas (Apêndice E). Os fluxos de carbono (FC) apresentaram forte correlação positiva com DeV e DM ($p < 0,001$); negativa com APV e LA ($p < 0,05$), sendo mais forte com Kp e DiV ($p < 0,001$) e não significativa com NV.

De forma geral, o aumento da disponibilidade de água por precipitação e teor de água do solo associados a uma maior temperatura média, resultaram em uma maior evapotranspiração do ecossistema e valores mais negativos de fluxos de C (maior sequestro de C e crescimento florestal) (Figura 10). Essa dinâmica florestal é comum em florestas plantadas de rápido de crescimento, como as de eucalipto (Booth, 2013; Battie-Laclau et al., 2014b). A flutuação dessas variáveis (climáticas e fluxos de carbono e água) tiveram forte relação com a formação celular do xilema. Maior disponibilidade de água e temperatura média superior, resultaram em maior LA, NV, DiV, APV e Kp e menor DM; sem correlação com DeV. Tais características são específicas da formação de um xilema voltado para maior eficácia no transporte de água e nutrientes e, assim, com maiores riscos de falha hidráulica (Cochard, 2006; Gleason et al., 2016). A evapotranspiração e os fluxos de C também mostraram forte relação entre as propriedades quantitativas do lenho. Com o aumento da evapotranspiração do ecossistema florestal, maior foi a LA, NV, DiV, APV e Kp, e menor DM e DeV. No presente estudo, a TP foi a única variável que teve correlação significativa com todas as variáveis abordadas, sendo um forte indicativo do funcionamento florestal e sua relação com o clima e o ambiente (Macfarlane et al., 2010). Dessa

forma, a evapotranspiração refletiu na principal variável relacionada com a formação celular das propriedades funcionais do xilema. A atividade do meristema cambial respondeu ao funcionamento da floresta, onde a TP mostrou-se muito ligada com a capacidade de condução de água no xilema (alta correlação com DiV). Contudo, o mesmo não ocorreu para os fluxos de C, apresentando correlação menos forte que a TP, para as diferentes variáveis estudadas.

Os fluxos de C do ecossistema florestal apresentaram correlação significativa e positiva com DM e DeV, sendo negativa com LA, DiV, APV e Kp. Dessa forma, quanto mais negativo foram os valores de FC (maior absorção de C e crescimento florestal), maior foram os valores de LA, DiV, APV e Kp. Menor crescimento e maior densidade do lenho, estão associados a valores positivos de C (ou menos negativos) (Houghton, 2010; Böttcher et al., 2012), especialmente, para florestas de eucalipto de rápido crescimento (Booth, 2013). Apesar disso, nem sempre os valores negativos de FC estiveram associados com maior crescimento radial (LA) (Figura 10). O determinismo climático e da fotossíntese sobre o crescimento são complexos. O crescimento das árvores é resultante da integração de diversos mecanismos variáveis, sendo a fotossíntese, apenas um deles (Korner et al., 2005). Além disso, os mecanismos envolvidos nas respostas do CO₂ são os menos compreendidos (Long et al., 2004). Sendo assim, um padrão marcante entre os fluxos de carbono do ecossistema florestal, com o crescimento radial do tronco das árvores não deve ser sempre esperado, principalmente em condições de déficit hídrico (Muller et al., 2011). O processo de fotossíntese resulta no crescimento e desenvolvimento de outras partes das árvores, como folhas, raízes, ramos, entre outros, além da manutenção dos diferentes processos metabólicos das árvores (Poorter and Nagel, 2000; Booth, 2013). Dessa forma, as propriedades do lenho, devem ser avaliadas de diferentes formas.

A correlação entre as propriedades do lenho padronizadas é importante para caracterização da variação dos atributos funcionais das árvores em função da flutuação das variáveis climáticas. Isso, possibilita avaliar as estratégias das espécies no *tradeoff* (segurança x eficiência) da formação celular do xilema em uma determinada condição ambiental (Fonti et al., 2010). Dessa forma, na Figura 11, a correlação entre LA, DM, NV, DeV, DiV, APV e Kp é apresentada. LA apresentou forte correlação positiva com Kp, APV, DiV e NV ($p < 0,001$), e negativa com DeV ($p < 0,05$) e DM ($p < 0,001$). DM com correlação negativa com DeV ($p < 0,01$) e Kp, APV, DiV, NV e LA ($p < 0,001$). NV com correlação positiva com Kp, APV e DiV; negativa com LA e DM, sem significância com DeV. DeV com correlação positiva com APV, e negativa com LA ($p < 0,05$), DM ($p < 0,01$) e DiV ($p < 0,001$), sem significância com Kp e NV. Para APV, correlação positiva com LA, NV, DeV, DiV e Kp ($p < 0,001$) e negativa com DM ($p < 0,001$). E

Kp, com correlação positiva com LA, NV, DiV e APV; negativa com DM e sem significância com DeV.

O crescimento radial do tronco das árvores (LA) se relacionou com uma menor DM e DeV, apresentando tendências no aumento do diâmetro e número de vasos (DiV e NV), maior APV, e assim, maior Kp. De maneira geral, o crescimento foi a variável que respondeu com maior intensidade às flutuações das variáveis climáticas e ciclos do carbono e da água. Sendo assim, o principal ajuste cambial realizado pelas árvores, enquanto as demais propriedades do lenho, tiveram menor regulação. Contudo, entre as variáveis anatômicas-hidráulicas, o diâmetro dos vasos foi o mais ajustado pelas flutuações das variáveis climáticas, sendo ainda, o com correlação mais forte com os fluxos de carbono. Já a densidade dos vasos, foi a menos alterada por essas flutuações. Assim sendo, a flutuação das variáveis climáticas se relacionou principalmente com o ajuste do tamanho dos condutos do sistema hidráulico das árvores de *E. grandis* e não com a sua densidade (DeV). Os resultados apresentados, indicam, em parte, as estratégias das árvores de eucalipto na formação do xilema, decorrente das flutuações das variáveis climáticas e ciclos biogeoquímicos (carbono e água) ao longo de uma rotação de 8 anos.

Figura 9. Flutuação das variáveis climáticas e fluxos de carbono e água, com o crescimento em altura das árvores de *E. grandis*. Círculos em azul referentes aos períodos chuvosos, e em branco aos períodos secos. Anomalia climática marcante no período 09/2014 e sazonalidade definida entre os períodos, exceto para AS 1000 e FC.

Figura 10. Correlação entre as propriedades quantitativas do lenho das árvores de *E. grandis*, variáveis climáticas e fluxos de carbono e água padronizadas por CIR (exceto PP e T méd). Regiões sombreadas (smooth) próximas das curvas representam intervalos de confiança de 95%. (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$). Siglas: (LA= Largura do anel de crescimento; DM= Densidade aparente do lenho; NV= número de vasos; DeV= Densidade dos vasos; DiV= Diâmetro dos vasos; APV= Área proporcional de vasos; Kp= Condutividade hidráulica potencial; PP= Precipitação; T méd= Temperatura média; AS 15 cm= teor de água do solo na camada de 15 cm de profundidade; TP= Evapotranspiração; FC= Fluxo de carbono.

Figura 11. Correlação entre as propriedades quantitativas do lenho das árvores de *E. grandis* padronizadas por CIR. Regiões sombreadas (smooth) próximas das curvas representam intervalos de confiança de 95%. (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$).

4.3.5. Correlação entre o crescimento em altura e as propriedades quantitativas do lenho das árvores de *E. grandis*

A medida que as árvores crescem em altura as características anatômicas e propriedades hidráulicas do xilema são modificadas (Cosme et al., 2017). Esse ajuste hidráulico do xilema das árvores é esperado, devido a necessidade de um sistema hidráulico cada vez mais eficiente, à medida que a distância entre as raízes e a copa aumenta, sendo mais dificultoso o transporte de água e nutrientes (Prendin et al., 2018). Essa tendência de ajuste do sistema hidráulico, à medida que as árvores crescem em altura são observadas para gimnospermas (Pittermann and Olson, 2018; Prendin et al., 2018), angiospermas e árvores de eucalipto (Petit et al., 2010; Pfautsch et al., 2016; Barotto et al., 2017), como também em escala global (Liu et al., 2019). A possibilidade em avaliar a adaptabilidade do xilema em um amplo gradiente de altura e em uma série temporal de curto período (8 anos) traz informações pouco exploradas, mas fundamentais para compreensão do funcionamento das árvores.

Na Figura 12, a correlação entre altura total das árvores (H) e as propriedades quantitativas do lenho são apresentadas. Observou-se forte correlação entre H e todas as propriedades quantitativas do lenho. Com o crescimento em altura das árvores, há o aumento da DM, DiV, DH ($p < 0,001$) e do Kp ($p < 0,01$). Para outras variáveis, contudo, o contrário ocorre, onde a LA, NV, DeV e APV diminuem com o crescimento em altura ($p < 0,001$). Assim, para uma melhor compreensão dos mecanismos das árvores e ajustes estruturais do seu xilema, à medida que envelhecem e crescem em altura, a correlação entre as propriedades do seu lenho é fundamental (Figura 13). Observou-se correlação positiva de LA com DiV e Kp ($p < 0,01$), além de NV e DeV ($p < 0,001$); tendo correlação negativa com DM ($p < 0,001$). DM com forte correlação negativa com LA, NV, DeV, APV e Kp; não significativa com DiV. Para NV, correlação positiva com Kp ($p < 0,05$), principalmente DeV e APV ($p < 0,001$) e negativa com DiV, DeV, NV e DM ($p < 0,001$). Para DiV, correlação positiva com LA ($p < 0,01$), além de Kp e APV ($p < 0,001$); negativa com NV e DeV ($p < 0,01$) e não significativa com DM. E para Kp, correlação positiva com LA, NV, DiV e APV ($p < 0,001$); negativa com DM ($p < 0,001$) e não significativa com DeV. Para efeito de comparação, a correlação entre as variáveis sem padronização foi também realizada (Apêndices F e G).

A comparação entre as correlações de propriedades do lenho padronizadas (Figura 11) e não (Figura 14), permite avaliar o efeito da idade e crescimento em altura na formação celular. Comparando as correlações, observou-se um padrão semelhante entre as propriedades e suas relações. Contudo, para DeV, onde sua correlação não foi significativa com as outras propriedades (padronizadas por CIR, Figura 11), isso mudou. Ao observar DeV para os dados

sob efeito da idade (Figura 14), nota-se sua forte correlação com outras propriedades, indicando que a mudança na densidade de vasos ocorre, principalmente, em função do envelhecimento da árvore e do aumento das suas dimensões. Trabalhos que avaliaram a variação radial da densidade/frequência de vasos para árvores de eucalipto observaram relação similar (Tomazello Filho, 1987; Malan, 1991; Leal et al., 2003). Dessa maneira, à medida que a distância entre as raízes e as folhas da copa aumentaram, houve um forte ajuste na estrutura anatômica e sistema hidráulico do tronco. Com o aumento das dimensões das árvores, há um ganho principalmente na eficiência hidráulica, devido ao maior DiV, DH e Kp observados (Figura 13) (Sperry et al., 2008). Esse aumento na condutância potencial e eficiência do transporte de água e nutrientes gera, contudo, um maior risco de falha hidráulica no xilema das árvores, devido aos processos de cavitação e embolismo (Tyree and Zimmermann, 2002; Schuldt et al., 2016). Esse risco, é ainda maior pela composição celular de vasos de menor densidade (DeV) à medida que a árvore cresce (Islam et al., 2018a). Menor densidade de vasos, principalmente quando associados a vasos de grande dimensão, aumentam a vulnerabilidade do sistema hidráulico a cavitação e falhas por embolia (Sperry et al., 2008; Fonti et al., 2010; Islam et al., 2018b).

Com o crescimento em altura das árvores, o transporte de nutrientes e água se torna mais dificultoso, devido aos efeitos da gravidade e fricção (resultantes de condutos de maior comprimento) (Pittermann and Olson, 2018). Esse aumento da tensão negativa sobre o sistema hidráulico das árvores, altera seus processos metabólicos básicos (Prendin et al., 2018). A medida que ocorre o crescimento em altura, a copa das árvores é mais exposta a luz solar, e suas dimensões aumentam, elevando os custos energéticos para manutenção da massa das árvores (Woodruff and Meinzer, 2011). Isso, altera as dinâmicas relacionadas ao uso da água e balanço de carbono (Hacke and Sperry, 2001). Ao mesmo tempo, a interação das árvores com as variáveis climáticas e fluxos de carbono e água se altera com o crescimento em altura, de forma que os ajustes necessários no xilema ocorram, para o seu adequado funcionamento (Tyree and Zimmermann, 2002b). Esse ajuste é visível, principalmente na formação dos vasos, devido sua relação direta com a condução de seiva e nutrientes (Schweingruber, 2007).

A variação observada no diâmetro médio dos vasos das árvores de eucalipto, é, sem dúvidas, um dos sinais mais interessantes observados neste trabalho. A possibilidade em avaliar a adaptabilidade do xilema em um amplo gradiente de altura em uma série temporal de curto período de tempo (8 anos) traz informações pouco exploradas, mas fundamentais para compreensão do funcionamento das árvores. À medida que as árvores de eucalipto cresceram em altura, o diâmetro dos vasos apresentou forte tendência de aumento, contudo, até certo ponto, em torno de 15 m de altura (Figura 12). Além disso, a partir da altura de ~20 m (H), o diâmetro

dos vasos apresentou ampla variabilidade na formação desse traço funcional entre as árvores. Assim, ao mesmo tempo em que árvores formaram vasos maiores, voltados para uma ampla eficiência do transporte de água, outras, formaram vasos associados a uma alta segurança hidráulica (vasos de diâmetro $<50\ \mu\text{m}$). Isso, indica ajustes do xilema devido a uma maior competição e consequente heterogeneidade do tamanho das árvores, gerando assim, vasos de maior diâmetro, principalmente para as maiores árvores, em relação as menores. Dessa forma, com o aumento da competição entre as árvores, os indivíduos em condição de menor disponibilidade de luz solar (árvores menores) reduziram o tamanho dos seus vasos.

O diâmetro dos vasos tem forte correlação com todas as propriedades quantitativas do lenho, como também, o crescimento em altura das árvores, conforme observado (Figura 11 e 12). Sendo, inclusive, fortemente relacionados com as flutuações das variáveis climáticas e ciclos do carbono e da água (Figura 10). Apesar disso, o crescimento em altura e, sua tendência de aumento, não foram afetados, conforme observado na Figura 13. A condução de água e nutrientes nas árvores, não ocorre apenas no xilema do tronco (Sperry et al., 2008). Assim sendo, para que o crescimento em altura das árvores de eucalipto ocorresse de forma eficaz, foi preciso que a eficiência do transporte de água e nutrientes fosse favorecida pelos diferentes partes das árvores, como raízes, ramos e folhas ao longo do tempo (Tyree and Zimmermann, 2002; Sperry et al., 2002; Sperry et al., 2008).

A relação observada das folhas e ramos com as adaptações necessárias para condução de água e nutrientes de árvores de angiospermas foram indicadas em outros estudos (Schuldt et al., 2016). Por meio da regulação estomática das folhas é possível obter um maior controle da tensão negativa infligida no xilema das árvores, ocorrendo tanto para árvores de grandes dimensões, como em condições de maior seca (Sperry et al., 2008). Assim, é possível que, à medida que as árvores de eucalipto cresceram em altura, as folhas passaram a desempenhar um maior controle estomático, ajustando, em parte, a tensão negativa cada vez maior nos condutos de longo comprimento do seu xilema. Dessa maneira, mesmo o xilema explicando parte do funcionamento das árvores, sua estrutura deve ser avaliada de maneira integrada, avaliando ainda, outras partes da árvore, como raízes, ramos e folhas (Schuldt et al., 2016).

Ao observar a variação do diâmetro dos vasos ao longo do crescimento em altura e histórico da rotação, observou-se os valores mínimos de diâmetro, justamente quando as árvores já apresentavam grandes dimensões ($\sim 20\ \text{m}$). A formação dos vasos nesse período, coincidiu com os eventos climáticos de forte estresse hídrico da rotação, ocorridos em 2014 (Chambi-Legoas et al., 2019), sendo, inclusive, a seca mais severa registrada desde 1961 (Coelho et al., 2016b). Esse evento extremo é também plasticamente caracterizado pela alta regulação

estomática e fotossintética (menor absorção de carbono) da floresta de eucalipto do presente estudo (evapotranspiração x fluxos de carbono, Figura 2). Sabe-se, que a medida que a disponibilidade de água é menor, a atividade cambial das árvores prioriza a formação de uma estrutura celular do xilema mais segura (vasos menores) (Schweingruber, 2007). Isso ocorre, devido ao aumento da tensão negativa no sistema hidráulico, decorrente do déficit hídrico principalmente nas folhas dos ramos e copa (Sperry et al., 2002). Dessa forma, espera-se que ocorra ajustes nos atributos funcionais das árvores em situação de menor disponibilidade de água (Hacke and Sperry, 2001; Pandey et al., 2018), especialmente em condições atípicas, decorrentes de alterações por mudanças climáticas (Fonti et al., 2010).

O efeito do estresse hídrico de 2014, gerou fortes alterações nos atributos funcionais e propriedades hidráulicas das árvores de eucalipto, ocorrendo a formação de vasos extremamente reduzidos (diâmetro médio mínimo de 31 μm), com forte diminuição do crescimento do seu tronco (Chambi-Legoas et al., 2019). Contudo, nos períodos após a seca, uma ampla variabilidade do tamanho dos vasos foi observada. Parte das árvores formaram vasos de maiores dimensões (diâmetro médio de $>120 \mu\text{m}$), enquanto outras, bem reduzidos ($<50 \mu\text{m}$), gerando um equilíbrio na condutividade do xilema a nível de ecossistema. Assim, mesmo com o aumento em altura, foi possível manter um K_p quase constante entre as árvores, caracterizado por uma forte diminuição da densidade dos vasos e um ligeiro aumento do seu diâmetro. Essas características formam um xilema com maiores riscos de cavitação e falha hidráulica, principalmente nas árvores de grandes dimensões, visto a comum formação de um xilema voltado para a eficiência do transporte de água e nutrientes, porém, de menor segurança (Rosell et al., 2017). Assim, o estudo da variabilidade radial das propriedades hidráulicas das árvores geram importantes informações dos seus ajustes funcionais ao longo do tempo (Islam et al., 2018a).

O estudo da variação radial da formação de vasos na seção transversal do tronco de árvores de *Eucalyptus grandis* foi realizado por diversos autores (Tomazello Filho, 1985; Malan, 1991; Malan and Hoon, 1992; Rocha et al., 2004; Silva et al., 2007). Neles, observou-se, de forma geral, um aumento do diâmetro dos vasos e redução da sua frequência/densidade, à medida que o lenho formado era mais próximo da casca, indo, em parte, de acordo com o presente estudo. Apesar disso, as avaliações não foram feitas em uma série temporal, não sendo possível avaliar como essas tendências variam ao longo do tempo e qual o efeito das variáveis climáticas na sua formação. Apesar disso, para *E. globulus* avaliado ao longo de 7 anos, observou-se variação do tamanho dos vasos, porém, reduzida, e sem tendências de alta variabilidade à medida que as camadas de crescimento avaliadas, eram próximas da casca (Leal et al., 2003), não apresentando similaridade com o presente estudo. Já para 28 espécies de eucalipto avaliadas em diferentes

gradientes de precipitação, uma ampla variabilidade do tamanho de vasos ocorreu, principalmente nas regiões com maior disponibilidade hídrica (Pfautsch et al., 2016). Contudo, não foram avaliadas ao longo do tempo e nem para *E. grandis*, dificultando a observação de possíveis tendências e comparações com o presente estudo. Dessa forma, é notável a complexa relação das características intrínsecas das árvores com os diferentes gradientes ambientais e a variabilidade climática ao longo do tempo, como também, a carência de informações. Estudos que visem a avaliação do efeito integrado dessas interações, devem trazer importantes entendimentos sobre o funcionamento, riscos e adaptação das árvores.

A adaptabilidade dos atributos funcionais do xilema sob condições de alto déficit hídrico é essencial no contexto das mudanças climáticas. Conforme relatado (IPCC 2014), o efeito de maiores concentrações de CO₂ atmosférico, tem indicado aumento da temperatura global, com maior variação dos períodos de precipitação e, assim, secas em períodos atípicos e de maior intensidade devem ocorrer em um futuro próximo (Chambi-Legoas et al., 2019). Um importante e recente trabalho, apontou que regiões de floresta tropical, com maior variabilidade de precipitação, apresentou maior resiliência aos efeitos de mudanças climáticas (Ciemer et al., 2019). Parte da resiliência de ecossistemas florestais ocorre pela maior segurança no transporte de água e nutrientes (Pandey et al., 2018), evitando assim, a mortalidade das árvores por falha hidráulica decorrente de secas (Rowland et al., 2015; Blackman et al., 2016; Choat et al., 2018).

Novos estudos devem ser realizados, para que as propriedades hidráulicas e adaptações fisiológicas das árvores nos trópicos possam ser melhor compreendidas a médio e longo prazo (Islam et al., 2018a). Levando em conta as maiores séries temporais possíveis, e resolução intranual (Islam et al., 2019b). Como a variação da eficiência do uso da água é alterado, para um maior número de árvores/espécies, de diferentes idades e classes diamétricas (van der Sleen et al., 2015). E qual a dinâmica que ocorre entre a formação de propriedades do xilema, estruturais e funcionais, com os elementos disponíveis em diferentes condições de nutrição do solo (Ortega Rodriguez et al., 2018), permitindo, assim, avaliar os ciclos biogeoquímicos que ocorrem em diferentes ecossistemas. Avanços nesse sentido, permitirão avaliar como será o desenvolvimento das árvores e florestas em um cenário de mudanças climáticas (van der Sleen et al., 2015), quais os riscos de falha do seu sistema hidráulico, além do funcionamento e mortalidade diante dessas mudanças (Choat et al., 2018). Ainda, quais estratégias e medidas de mitigação poderão ser utilizadas para conservação das diferentes espécies arbóreas (Shoo et al., 2013), levando em conta que modelos preditivos deverão utilizar informações mecanísticas do funcionamento das árvores (Anderegg et al., 2019).

l
tura (H) e p-
vres de *E.*
grandis. Regiões sombreadas (smooth) próximas das curvas representam intervalos de confiança de 95%. (* $p < 0,05$;
** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$).

Figura 13. Crescimento em altura (H) das árvores de *E. grandis* ao longo dos 8 anos da rotação. Período seco e chuvoso, bolas brancas e azuis, respectivamente.

Figura 14. Correlação entre as propriedades quantitativas do lenho das árvores de *E. grandis* sem padronização. Regiões sombreadas (smooth) próximas das curvas representam intervalos de confiança de 95%. (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$).

4.4. CONCLUSÕES

As classes de dominância de *Eucalyptus grandis* apresentaram diferenças significativas, tendo a classe dominante maior crescimento em diâmetro e altura, maior volume, densidade e % de cerne, seguido da classe codominante e dominada.

A flutuação das variáveis climáticas e fluxos de carbono e água, apresentaram alta correlação com as propriedades quantitativas do lenho. Maior disponibilidade de água com temperatura média mais elevada, indicaram a formação de um xilema mais eficaz no transporte de água e nutrientes, com vasos maiores, mais numerosos e de menor densidade.

A evapotranspiração foi a variável avaliada que apresentou maior correlação com as propriedades quantitativas do lenho e demais variáveis estudadas, sendo forte indício da regulação, formação e adaptação do xilema do tronco das árvores.

O evento de alto estresse hídrico de 2014 teve forte efeito nos ciclos do carbono e da água, resultando numa forte diminuição da água disponível no ecossistema, menor evapotranspiração e diminuição do sequestro de carbono pelas árvores de eucalipto. Resultando assim, numa forte diminuição do crescimento radial do tronco e formação de vasos extremamente reduzidos.

O crescimento em altura das árvores de *Eucalyptus grandis* proporcionou ajustes nas propriedades do lenho e condutância potencial do xilema, com a formação preferencial de um sistema hidráulico de maior condução (vasos maiores), tendo assim, maiores riscos de cavitação e falha hidráulica. Mesmo com a estabilização da condução do xilema do tronco a partir da altura de ~15 m, o crescimento em altura não fortemente afetado, indicando que outras partes das árvores, como raízes, ramos e folhas, desempenharam papel fundamental na condução e regulação do transporte de água e nutrientes. Ainda, próximo da altura de 20 m, devido a competição entre as árvores de *E. grandis*, observou-se vasos de maior dimensão para as árvores mais dominantes.

REFERÊNCIAS

- Alzate, S.B.A., Tomazello Filho, M., De Piedade, S.M.S., 2005. Variação longitudinal da densidade básica da madeira de clones de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden, *E. saligna* Sm. e *E. grandis* x *urophylla*. *Sci. For.* 87–95.
- Anderegg, W.R.L., Trugman, A.T., Bowling, D.R., Salvucci, G., Tuttle, S.E., 2019. Plant functional traits and climate influence drought intensification and land-atmosphere feedbacks. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 116, 14071–14076. <https://doi.org/10.1073/pnas.1904747116>

- Andréassian, V., 2004. Waters and forests: from historical controversy to scientific debate. *J. Hydrol.* 291, 1–27. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2003.12.015>
- Babst, F., Bouriaud, O., Papale, D., Gielen, B., Janssens, I.A., Nikinmaa, E., Ibrom, A., Wu, J., Bernhofer, C., Köstner, B., Grünwald, T., Seufert, G., Ciais, P., Frank, D., 2014. Above-ground woody carbon sequestration measured from tree rings is coherent with net ecosystem productivity at five eddy-covariance sites. *New Phytol.* 201, 1289–1303. <https://doi.org/10.1111/nph.12589>
- Barotto, A.J., Monteoliva, S., Gyenge, J., Martínez-Meier, A., Tesón, N., Fernández, M. eEena, 2017. Wood density and anatomy of three *Eucalyptus* species: implications for hydraulic conductivity. *For. Syst.* 26, 1–11. <https://doi.org/10.5424/fs/2017261-10446>
- Battie-Laclau, P., Laclau, J.-P., Domec, J.-C., Christina, M., Bouillet, J.-P., de Cassia Piccolo, M., de Moraes Gonçalves, J.L., Moreira, R.M. e, Krusche, A.V., Bouvet, J.-M., Nouvellon, Y., 2014a. Effects of potassium and sodium supply on drought-adaptive mechanisms in *Eucalyptus grandis* plantations. *New Phytol.* 203, 401–413. <https://doi.org/10.1111/nph.12810>
- Battie-Laclau, P., Laclau, J.P., Beri, C., Mietton, L., Muniz, M.R.A., Arenque, B.C., De Cassia Piccolo, M., Jordan-Meille, L., Bouillet, J.P., Nouvellon, Y., 2014b. Photosynthetic and anatomical responses of *Eucalyptus grandis* leaves to potassium and sodium supply in a field experiment. *Plant, Cell Environ.* 37, 70–81. <https://doi.org/10.1111/pce.12131>
- Bhat, K.M., Bhat, K. V., Dhamodaran, T.K., 1990. Wood density and fiber length of *Eucalyptus grandis* grown in Kerala, India. *Wood Fiber Sci.* 1, 54–61.
- Blackman, C.J., Pfautsch, S., Choat, B., Delzon, S., Gleason, S.M., Duursma, R.A., 2016. Toward an index of desiccation time to tree mortality under drought. <https://doi.org/10.1111/pce.12758>
- Boninsegna, J.A., Villalba, R., Amarilla, L., Ocampo, J., 1989. Studies on Tree Rings, Growth Rates and Age-Size Relationships of Tropical Tree Species in Misiones, Argentina. *IAWA J.* 10, 161–169. <https://doi.org/https://doi.org/10.1163/22941932-90000484>
- Booth, T.H., 2013. Eucalypt plantations and climate change. *For. Ecol. Manage.* 301, 28–34. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2012.04.004>
- Böttcher, H., Verkerk, P.J., Gusti, M., Havlík, P., Grassi, G., 2012. Projection of the future EU forest CO₂ sink as affected by recent bioenergy policies using two advanced forest management models. *GCB Bioenergy* 4, 773–783. <https://doi.org/10.1111/j.1757-1707.2011.01152.x>

- Bradley, R.S., Fritts, H.C., 1978. Tree Rings and Climate. *Arct. Alp. Res.* 10, 144.
<https://doi.org/10.2307/1550667>
- Brookhouse, M., 2006. Eucalypt dendrochronology : past , present and potential 435–449.
- Brookhouse, M., Lindesay, J., Brack, C., 2008. The Potential of Tree Rings in Eucalyptus pauciflora for Climatological and Hydrological Reconstruction 46, 421–434.
<https://doi.org/10.1111/j.1745-5871.2008.00535.x>
- Butterfield, B.G., 1993. The structure of wood: an overview, in: Primary Wood Processing. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 1–22. https://doi.org/10.1007/978-94-015-8110-3_1
- Campioli, M., Malhi, Y., Vicca, S., Luyssaert, S., Papale, D., Peñuelas, J., Reichstein, M., Migliavacca, M., Arain, M.A., Janssens, I.A., 2016. Evaluating the convergence between eddy-covariance and biometric methods for assessing carbon budgets of forests. *Nat. Commun.* 7, 13717. <https://doi.org/10.1038/ncomms13717>
- Chambi-Legoas, R., Chaix, G., Tomazello Filho, M., 2019. Effects of potassium / sodium fertilization and throughfall exclusion on growth patterns of Eucalyptus grandis W . Hill ex Maiden during extreme drought periods. *New For.* 1–20. <https://doi.org/10.1007/s11056-019-09716-x>
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G., Zanne, A.E., 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol. Lett.* 12, 351–366.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- Choat, B., Brodribb, T.J., Brodersen, C.R., Duursma, R.A., López, R., Medlyn, B.E., 2018. Triggers of tree mortality under drought. *Nature* 558, 531–539.
<https://doi.org/10.1038/s41586-018-0240-x>
- Christina, M., Nouvellon, Y., Laclau, J.-P., Stape, J.L., Bouillet, J.-P., Lambais, G.R., le Maire, G., 2017. Importance of deep water uptake in tropical eucalypt forest. *Funct. Ecol.* 31, 509–519.
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.12727>
- Cierner, C., Boers, N., Hirota, M., Kurths, J., Müller-Hansen, F., Oliveira, R.S., Winkelmann, R., 2019. Higher resilience to climatic disturbances in tropical vegetation exposed to more variable rainfall. *Nat. Geosci.* 12, 174–179. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0312-z>
- Cochard, H., 2006. Cavitation in trees. *Comptes Rendus Phys.* 7, 1018–1026.
<https://doi.org/10.1016/j.crhy.2006.10.012>
- Coelho, C.A.S., Cardoso, D.H.F., Firpo, M.A.F., 2016a. Precipitation diagnostics of an exceptionally dry event in São Paulo, Brazil. *Theor. Appl. Climatol.* 125, 769–784.
<https://doi.org/10.1007/s00704-015-1540-9>

- Coelho, C.A.S., de Oliveira, C.P., Ambrizzi, T., Reboita, M.S., Carpenedo, C.B., Campos, J.L.P.S., Tomaziello, A.C.N., Pampuch, L.A., Custódio, M. de S., Dutra, L.M.M., Da Rocha, R.P., Rehbein, A., 2016b. The 2014 southeast Brazil austral summer drought: regional scale mechanisms and teleconnections. *Clim. Dyn.* 46, 3737–3752. <https://doi.org/10.1007/s00382-015-2800-1>
- Cosme, L.H.M., Schietti, J., Costa, F.R.C., Oliveira, R.S., 2017. The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. *New Phytol.* 215, 113–125. <https://doi.org/10.1111/nph.14508>
- Dale, V.H., Joyce, L.A., McNulty, S., Neilson, R.P., Ayres, M.P., Flannigan, M.D., Hanson, P.J., Irland, L.C., Lugo, A.E., Peterson, C.J., Simberloff, D., Swanson, F.J., Stocks, B.J., Wotton, B.M., 2001. Climate Change and Forest Disturbances Climate change can affect forests by altering the frequency, intensity, duration, and timing of fire, drought, introduced species, insect and pathogen outbreaks, hurricanes, windstorms, ice storms, or landslides. *Bioscience* 51, 723–734. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0723:ccafd\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0723:ccafd]2.0.co;2)
- Dalla-Salda, G., Martinez-Meier, A., Cochard, H., Rozenberg, P., 2009. Variation of wood density and hydraulic properties of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) clones related to a heat and drought wave in France. *For. Ecol. Manage.* 257, 182–189. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.08.019>
- Fonti, P., Jansen, S., 2012. Xylem plasticity in response to climate. *New Phytol.* 195, 734–736. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04252.x>
- Fonti, P., Von Arx, G., García-González, I., Eilmann, B., Sass-Klaassen, U., Gärtner, H., Eckstein, D., 2010. Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytol.* <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03030.x>
- Forrester, D.I., Elms, S.R., Baker, T.G., 2013. Tree growth-competition relationships in thinned Eucalyptus plantations vary with stand structure and site quality. *Eur. J. For. Res.* 132, 241–252. <https://doi.org/10.1007/s10342-012-0671-0>
- Forrester, D.I., Medhurst, J.L., Wood, M., Beadle, C.L., Valencia, J.C., 2010. Growth and physiological responses to silviculture for producing solid-wood products from Eucalyptus plantations: An Australian perspective. *For. Ecol. Manage.* <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.08.029>
- Fritts, H.C., 1976. Tree rings and climate. Academic Press.

- Gärtner, H., Nievergelt, D., 2010. The core-microtome : A new tool for surface preparation on cores and time series analysis of varying cell parameters 28, 85–92. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2009.09.002>
- Gleason, S.M., Westoby, M., Jansen, S., Choat, B., Hacke, U.G., Pratt, R.B., Bhaskar, R., Brodribb, T.J., Bucci, S.J., Cao, K.-F., Cochard, H., Delzon, S., Domec, J.-C., Fan, Z.-X., Feild, T.S., Jacobsen, A.L., Johnson, D.M., Lens, F., Maherali, H., Martínez-Vilalta, J., Mayr, S., McCulloh, K.A., Mencuccini, M., Mitchell, P.J., Morris, H., Nardini, A., Pittermann, J., Plavcová, L., Schreiber, S.G., Sperry, J.S., Wright, I.J., Zanne, A.E., 2016. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytol.* 209, 123–136. <https://doi.org/10.1111/nph.13646>
- Godoy-Veiga, M., Slotta, F., Alecio, P.C., Ceccantini, G., Buckeridge, M.S., Locosselli, G.M., 2019. Improved tree-ring visualization using autofluorescence. *Dendrochronologia* 55, 33–42. <https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2019.03.003>
- Gomes, F.J.B., Colodette, J.L., Burnet, A., Batalha, L.A.R., Santos, F.A., Demuner, I.F., 2015. Thorough Characterization of Brazilian New Generation of Eucalypt Clones and Grass for Pulp Production. *Int. J. For. Res.* 2015, 1–10. <https://doi.org/10.1155/2015/814071>
- Gómez-Guerrero, A., Doane, T., 2018. The Response of Forest Ecosystems to Climate Change. *Dev. Soil Sci.* 35, 185–206. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63865-6.00007-7>
- Gonzalez, P., Neilson, R.P., Lenihan, J.M., Drapek, R.J., 2010. Global patterns in the vulnerability of ecosystems to vegetation shifts due to climate change. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19, 755–768. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00558.x>
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 4, 97–115. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-15783-2>
- Hein, P.R.G., Chaix, G., Clair, B., Brancheriau, L., Gril, J., 2016. Spatial variation of wood density, stiffness and microfibril angle along Eucalyptus trunks grown under contrasting growth conditions. *Trees* 30, 871–882. <https://doi.org/10.1007/s00468-015-1327-8>
- Helama, S., 2015. Expressing Tree-Ring Chronology as Age-Standardized Growth Measurements. *For. Sci.* 61, 817–828. <https://doi.org/10.5849/forsci.14-139>
- Helama, S., Melvin, T.M., Briffa, K.R., 2017. Regional curve standardization: State of the art. *The Holocene* 27, 172–177. <https://doi.org/10.1177/0959683616652709>
- Houghton, R.A., 2010. How well do we know the flux of CO₂ from land-use change? 62, 337–351. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0889.2010.00473.x>

- Islam, M., Rahman, M., Bräuning, A., 2019a. Long-term wood anatomical time series of two ecologically contrasting tropical tree species reveal differential hydraulic adjustment to climatic stress. *Agric. For. Meteorol.* 265, 412–423. <https://doi.org/10.1016/J.AGRFORMET.2018.11.037>
- Islam, M., Rahman, M., Bräuning, A., 2019b. Impact of extreme drought on tree-ring width and vessel anatomical features of *Chukrasia tabularis*. *Dendrochronologia* 53, 63–72. <https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2018.11.007>
- Islam, M., Rahman, M., Bräuning, A., 2018a. Long-Term Hydraulic Adjustment of Three Tropical Moist Forest Tree Species to Changing Climate. *Front. Plant Sci.* 9, 1761. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01761>
- Islam, M., Rahman, M., Bräuning, A., 2018b. Growth-Ring Boundary Anatomy and Dendrochronological Potential in a Moist Tropical Forest in Northeastern Bangladesh. *Tree-Ring Res.* 74, 76–93. <https://doi.org/10.3959/1536-1098-74.1.76>
- Kaczka, R.J., Spyt, B., Janecka, K., Beil, I., Büntgen, U., Scharnweber, T., Nievergelt, D., Wilmking, M., 2018. Different maximum latewood density and blue intensity measurements techniques reveal similar results. *Dendrochronologia* 49, 94–101. <https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2018.03.005>
- Korner, C., Asshoff, R., Bignucolo, O., Hättenschwiler, S., Keel, S.G., Peláez-Riedl, S., Pepin, S., Siegwolf, R.T.W., Zotz, G., 2005. Carbon Flux and Growth in Mature Deciduous Forest Trees Exposed to Elevated CO₂. *Science* (80-.). 309, 1360–1362. <https://doi.org/10.1126/science.1113977>
- Leal, S., Pereira, H., Grabner, M., Wimmer, R., 2003. Clonal and site variation of vessel in 7-year-old *Eucalyptus globulus*. *IAWA J.* 24, 185–195.
- Lima, W. de P., Jarvis, P., Rhizopoulou, S., 2003. Stomatal responses of *Eucalyptus* species to elevated CO₂ concentration and drought stress. *Sci. Agric.* 60, 231–238. <https://doi.org/10.1590/S0103-90162003000200005>
- Lisi, C.S., Tomazello-Filho, M., Botosso, P.C., Roig, F.A., Maria, V.R.B., Ferreira-fedele, L., Voigt, A.R.A., 2008. Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in southeast Brazil 29, 189–207.
- Liu, H., Gleason, S.M., Hao, G., Hua, L., He, P., Goldstein, G., Ye, Q., 2019. Hydraulic traits are coordinated with maximum plant height at the global scale. *Sci. Adv.* 5, eaav1332. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aav1332>

- Long, S.P., Ainsworth, E.A., Rogers, A., Ort, D.R., 2004. Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future. *Annu. Rev. Plant Biol.* 55, 591–628. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141610>
- Lungo, A. Del, Ball, J., Carle, J., 2006. Global planted forests thematic study: Results and analysis.
- Macfarlane, C., Bond, C., White, D.A., Grigg, A.H., Ogden, G.N., Silberstein, R., 2010. Transpiration and hydraulic traits of old and regrowth eucalypt forest in southwestern Australia. *For. Ecol. Manage.* 260, 96–105. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2010.04.005>
- Malan, F.S., 1991. Variation, Association and Inheritance of Juvenile Wood Properties of *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden with Special Reference to the Effect of Rate of Growth. *South African For. J.* 157, 16–23. <https://doi.org/10.1080/00382167.1991.9629094>
- Malan, F.S., Hoon, M., 1992. Effect of Initial Spacing and Thinning on Some Wood Properties of *Eucalyptus grandis*. *South African For. J.* 163, 13–20. <https://doi.org/10.1080/00382167.1992.9629362>
- Martins, F.B., Soares, C.P.B., Silva, G.F. da, 2014. Individual tree growth models for eucalyptus in northern Brazil. *Sci. Agric.* 71, 212–225. <https://doi.org/10.1590/S0103-90162014000300006>
- Masseroni, D., Corbari, C., Ceppi, A., Gandolfi, C., Mancini, M., 2013. Operative Use of Eddy Covariance Measurements: Are High Frequency Data Indispensable? *Procedia Environ. Sci.* 19, 293–302. <https://doi.org/10.1016/J.PROENV.2013.06.034>
- Muller, B., Pantin, F., Génard, M., Turc, O., Freixes, S., Piques, M., Gibon, Y., 2011. Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. *J. Exp. Bot.* 62, 1715–1729. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq438>
- Müller, I., Finger, C.A.G., Schneider, P.R., 2005. Forma de tronco e sortimento de madeira de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden, na região sudeste do Estado do Rio Grande do Sul. *Ciência Florest.* 15, 293–305. <https://doi.org/10.5902/198050981867>
- Myburg, A.A., Potts, B.M., Marques, C.M., Kirst, M., Gion, J.-M., Grattapaglia, D., Grima-Pettenatti, J., 2007. Eucalypts, in: *Forest Trees*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 115–160. https://doi.org/10.1007/978-3-540-34541-1_4
- Nouvellon, Y., Stape, J.L., Le Maire, G., Bonnefond, J.-M., Guillemot, J., Christina, M., Bouillet, J.-P., Camargo Campoe, O., Laclau, J.-P., 2018. Full-rotation carbon, water and energy fluxes in a tropical eucalypt plantation, in: *Eucalyptus 2018: Managing Eucalyptus Plantation under Global Changes*. Abstracts Book. CIRAD.

- Oliveira, B.R.U. de, Latorraca, J.V. de F., Tomazello Filho, M., Garcia, R.A., Carvalho, A.M. de, 2011. Correlações dendroclimatológicas do *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden na região de Rio Claro, RJ. *Ciência Florest.* 21, 499–508. <https://doi.org/10.5902/198050983807>
- Oliveira, I.R. de, Chagas, M.P., Bouillet, J.-P., Longui, E.L., Lima, I.L. de, Bordron, B., Ferreira, A.B., Tomazello Filho, M., 2018. Effect of tree spacing on growth and wood density of 38-year-old *Cariniana legalis* trees in Brazil. *South. For. a J. For. Sci.* 80, 311–318. <https://doi.org/10.2989/20702620.2017.1393741>
- Ortega Rodriguez, D.R., Carvalho, H.W.P. de, Tomazello-Filho, M., 2018. Nutrient concentrations of 17-year-old *Pinus taeda* annual tree-rings analyzed by X-ray fluorescence microanalysis. *Dendrochronologia* 52, 67–79. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.09.009>
- Pandey, S., Carrer, M., Castagneri, D., Petit, G., 2018. Xylem anatomical responses to climate variability in Himalayan birch trees at one of the world's highest forest limit. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 33, 34–41. <https://doi.org/10.1016/J.PPEES.2018.05.004>
- Pereira, B.L.C., Oliveira, A.C., Carvalho, A.M.M.L., Carneiro, A. de C.O., Vital, B.R., Santos, L.C., 2013. Correlações entre a relação Cerne/Alburno da madeira de eucalipto, rendimento e propriedades do carvão vegetal. *Sci. For.* 41, 217–225.
- Petit, G., Pfautsch, S., Anfodillo, T., Adams, M.A., 2010. The challenge of tree height in *Eucalyptus regnans*: when xylem tapering overcomes hydraulic resistance. *New Phytol.* 187, 1146–1153. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03304.x>
- Pfautsch, S., Harbusch, M., Wesolowski, A., Smith, R., Macfarlane, C., Tjoelker, M.G., Reich, P.B., Adams, M.A., 2016. Climate determines vascular traits in the ecologically diverse genus *Eucalyptus*. *Ecol. Lett.* 19, 240–248. <https://doi.org/10.1111/ele.12559>
- Pita, G., Gielen, B., Zona, D., Rodrigues, A., Rambal, S., Janssens, I.A., Ceulemans, R., 2013. Carbon and water vapor fluxes over four forests in two contrasting climatic zones. *Agric. For. Meteorol.* 180, 211–224. <https://doi.org/10.1016/J.AGRFORMET.2013.06.003>
- Pittermann, J., Olson, M.E., 2018. Transport efficiency and cavitation resistance in developing shoots: a risk worth taking. *Tree Physiol.* 38, 1085–1087. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy094>
- Plomion, C., Leprovost, G., Stokes, A., 2001. Trees Wood Formation in Trees. *Plant Physiol.* 127. <https://doi.org/10.1104/pp.010816>
- Poorter, H., Nagel, O., 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Funct. Plant Biol.* 27, 1191. https://doi.org/10.1071/PP99173_CO

- Prendin, A.L., Mayr, S., Beikircher, B., von Arx, G., Petit, G., 2018. Xylem anatomical adjustments prioritize hydraulic efficiency over safety as Norway spruce trees grow taller. *Tree Physiol.* 38, 1088–1097. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy065>
- Programa Cooperativo sobre Torre de Fluxo [WWW Document], 2012. URL <http://www.ipef.br/eucflux/> (accessed 10.9.18).
- Quintilhan, M.T., Oliveira, W.C. de, Oliveira, A.C., Pereira, B.L.C., Môra, R., Pinto, A.A. de S., 2018. Deterioração da madeira de *Eucalyptus* e *Corymbia* em ensaio de campo. *Rev. Ciência da Madeira (Brazilian J. Wood Sci.* 9. <https://doi.org/10.15210/ci.mad.v9i2.11911>
- Ram, S., Borgaonkar, H.P., Sikder, A.B., 2008. Tree-ring analysis of teak (*Tectona grandis* L.F.) in central India and its relationship with rainfall and moisture index. *J. Earth Syst. Sci.* 117, 637–645. <https://doi.org/10.1007/s12040-008-0058-2>
- Rezende, G.C. de, Suiter Filho, W., Mendes, C.J., Morais, T.S. de A., 1981. Novas técnicas de espaçamento para *Eucalyptus* spp. IPEF 1–8.
- Rico, C., Pittermann, J., Polley, H.W., Aspinwall, M.J., Fay, P.A., 2013. The effect of subambient to elevated atmospheric CO₂ concentration on vascular function in *Helianthus annuus*: implications for plant response to climate change. *New Phytol.* 199, 956–965. <https://doi.org/10.1111/nph.12339>
- Rijkers, T., Pons, T.L., Bongers, F., 2000. The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Funct. Ecol.* 14, 77–86. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2000.00395.x>
- Rocha, F.T., Florsheim, S.M.B., Couto, H.T.Z. do, 2004. Variação das dimensões dos elementos anatômicos da madeira de árvores de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden aos sete anos. *Rev. do Inst. Florest.* 16, 153–164.
- Rosado, B.H.P., Dias, A.T.C., De Mattos, E.A., 2013. Going Back to Basics: Importance of Ecophysiology when Choosing Functional Traits for Studying Communities and Ecosystems. *Brazilian J. Nat. Conserv. Essays Perspect. Nat. Conserv.* 11, 15–22. <https://doi.org/10.4322/natcon.2013.002>
- Rosell, J.A., Olson, M.E., Anfodillo, T., 2017. Scaling of Xylem Vessel Diameter with Plant Size: Causes, Predictions, and Outstanding Questions. *Curr. For. Reports.* <https://doi.org/10.1007/s40725-017-0049-0>
- Rowland, L., da Costa, A.C.L., Galbraith, D.R., Oliveira, R.S., Binks, O.J., Oliveira, A.A.R., Pullen, A.M., Doughty, C.E., Metcalfe, D.B., Vasconcelos, S.S., Ferreira, L. V., Malhi, Y., Grace, J., Mencuccini, M., Meir, P., 2015. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. *Nature* 528, 119. <https://doi.org/10.1038/nature15539>

- Santos, P.E.T. dos, Garcia, J.N., Geraldi, I.O.G., 2004. Posição da tora na árvore e sua relação com a qualidade da madeira serrada de *Eucalyptus grandis*. *Sci. For.* 142–151.
- Schuldt, B., Knutzen, F., Delzon, S., Jansen, S., Müller-Haubold, H., Burlett, R., Clough, Y., Leuschner, C., 2016. How adaptable is the hydraulic system of European beech in the face of climate change-related precipitation reduction? *New Phytol.* 210, 443–458. <https://doi.org/10.1111/nph.13798>
- Schuur, E.A.G., 2003. Productivity and global climate revisited: the sensitivity of tropical forest growth to precipitation. *Ecology* 84, 1165–1170. <https://doi.org/10.1890/0012-9658>
- Schweingruber, F.H., 2007. Wood structure and environment. Springer.
- Scolforo, H.F., McTague, J.P., Burkhart, H., Roise, J., Campoe, O., Stape, J.L., 2019. Eucalyptus growth and yield system: Linking individual-tree and stand-level growth models in clonal Eucalypt plantations in Brazil. *For. Ecol. Manage.* 432, 1–16. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2018.08.045>
- Sette Jr, C.R., Deus Jr, J.C., Tomazello Filho, M., Pádua, F.A. De, Calil, F.N., Laclau, J.P., 2014. Alterações na qualidade da madeira de *Eucalyptus grandis* causadas pela adubação mineral. *Cerne* 20, 251–258. <https://doi.org/10.1590/01047760.201420021499>
- Sette Jr, C.R., Oliveira, I.R. de, Tomazello Filho, M., Yamaji, F.M., Laclau, J.P., 2012. Efeito da idade e posição de amostragem na densidade e características anatômicas da madeira de *Eucalyptus grandis*. *Rev. Árvore* 36, 1183–1190. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622012000600019>
- Sette Jr, C.R., Tomazello Filho, M., Dias, C.T. dos S., Laclau, J.P., 2010. Crescimento em diâmetro do tronco das árvores de *Eucalyptus grandis* W. Hill. ex. Maiden e relação com as variáveis climáticas e fertilização mineral. *Rev. Árvore* 34, 979–990. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622010000600003>
- Sette Jr, C.R., Tomazello Filho, M., Lousada, J.L., Lopes, D., Laclau, J.P., 2016. Relationship between climate variables, trunk growth rate and wood density of *Eucalyptus grandis* W. Mill ex Maiden Trees. *Rev. Árvore* 40, 337–346. <https://doi.org/10.1590/0100-67622016000200016>
- Sevanto, S., McDowell, N.G., Dickman, L.T., Pangle, R., Pockman, W.T., 2014. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant. Cell Environ.* 37, 153–161. <https://doi.org/10.1111/pce.12141>

- Shoo, L.P., Hoffmann, A.A., Garnett, S., Pressey, R.L., Williams, Y.M., Taylor, M., Falconi, L., Yates, C.J., Scott, J.K., Alagador, D., Williams, S.E., 2013. Making decisions to conserve species under climate change. *Clim. Change* 119, 239–246. <https://doi.org/10.1007/s10584-013-0699-2>
- Silva, J. de C., Tomazello Filho, M., Oliveira, J.T. da S., Castro, V.R. de, 2007. Influência de idade e da posição radial nas dimensões das fibras e dos vasos da madeira de *Eucalyptus grandis* Hill ex. Maiden. *Rev. Árvore* 31, 1081–1090. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622007000600013>
- Souza, V.R. de, Carpin, M.A., Barrichelo, L.E.G., 1986. Densidade básica entre procedências, classes de diâmetro e posições em árvores de *Eucalyptus grandis* e *E. saligna*. *IPEF* 65–72.
- Sperry, J.S., Hacke, U.G., Oren, R., Comstock, J.P., 2002. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell Environ.* 25, 251–263. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00799.x>
- Sperry, J.S., Meinzer, F.C., McCulloh, K.A., 2008. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant. Cell Environ.* 31, 632–645. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01765.x>
- Sperry, J.S., Nichols, K.L., Sullivan, J.E.M., Eastlack, S.E., 1994. Xylem Embolism in Ring-Porous, Diffuse-Porous, and Coniferous Trees of Northern Utah and Interior, Ecology.
- Sun, G., Noormets, A., Chen, J., McNulty, S.G., 2008. Evapotranspiration estimates from eddy covariance towers and hydrologic modeling in managed forests in Northern Wisconsin, USA. *Agric. For. Meteorol.* 257–267. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2007.08.010>
- Thorpe, H.C., Astrup, R., Trowbridge, A., Coates, K.D., 2010. Competition and tree crowns: A neighborhood analysis of three boreal tree species. *For. Ecol. Manage.* 259, 1586–1596. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2010.01.035>
- Tomazello Filho, M., 1987. Variação radial da densidade básica e da estrutura anatômica da madeira do *Eucalyptus globulus*, *E. pellita* e *E. acmenioides*. *IPEF* 35–42.
- Tomazello Filho, M., 1985a. Variação radial da densidade básica e estrutura anatômica da madeira de *Eucalyptus gummiifera*, *E. microcorys* e *E. pilularis*. *IPEF* 30, 45–54.
- Tomazello Filho, M., 1985b. Variação radial da densidade básica e da estrutura anatômica da madeira do *Eucalyptus saligna* e *E. grandis*. *IPEF* 37–45.
- Tomazello Filho, M., Brazolin, S., Chagas, M.P., Oliveira, J.T.S., Ballarin, A.W., Benjamin, C.A., 2008. Application of X-ray technique in nondestructive evaluation of eucalypt wood. *Maderas. Cienc. y Tecnol.* 10, 139–149. <https://doi.org/10.4067/S0718-221X2008000200006>

- Torres, C.M.M.E., Oliveira, A.C., Pereira, B.L., Javocine, L.A.G., Oliveira Neto, S.N. de, Carneiro, A. de C.O., Torres, C.M.M.E., 2016. Estimativas da produção e propriedades da madeira de eucalipto em Sistemas Agroflorestais. *Sci. For.* 44, 137–148. <https://doi.org/10.18671/scifor.v44n109.13>
- Turnbull, J.W., 1999. *New forests.*, New Forests. Kluwer Academic Publishers.
- Tyree, M.T., Zimmermann, M.H., 2002a. *Xylem Structure and the Ascent of Sap*, Springer Series in Wood Science. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-04931-0>
- Tyree, M.T., Zimmermann, M.H., 2002b. *Xylem Structure and the Ascent of Sap*, Springer Series in Wood Science. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-04931-0>
- van der Sleen, P., Groenendijk, P., Vlam, M., Anten, N.P.R., Boom, A., Bongers, F., Pons, T.L., Terburg, G., Zuidema, P.A., 2015. No growth stimulation of tropical trees by 150 years of CO₂ fertilization but water-use efficiency increased. *Nat. Geosci.* 8, 24–28. <https://doi.org/10.1038/ngeo2313>
- von Arx, G., Arzac, A., Fonti, P., Frank, D., Zweifel, R., Rigling, A., Galiano, L., Gessler, A., Olano, J.M., 2017. Responses of sapwood ray parenchyma and non-structural carbohydrates of *Pinus sylvestris* to drought and long-term irrigation. *Funct. Ecol.* <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12860>
- von Arx, G., Arzac, A., Olano, J.M., Fonti, P., 2015. Assessing Conifer Ray Parenchyma for Ecological Studies: Pitfalls and Guidelines. *Front. Plant Sci.* <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01016>
- von Arx, G., Crivellaro, A., Prendin, A.L., Čufar, K., Carrer, M., 2016. Quantitative Wood Anatomy-Practical Guidelines. *Front. Plant Sci.* 7, 781. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00781>
- Wimmer, R., Downes, G.M., Evans, R., 2002. High-resolution analysis of radial growth and wood density in *Eucalyptus nitens*, grown under different irrigation regimes. *Ann. For. Sci.* 59, 519–524. <https://doi.org/10.1051/forest:2002036>
- Woodruff, D.R., Meinzer, F.C., 2011. Water stress, shoot growth and storage of non-structural carbohydrates along a tree height gradient in a tall conifer. *Plant. Cell Environ.* 34, 1920–1930. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02388.x>
- Worbes, M., 2002. One hundred years of tree-ring research in the tropics – a brief history and an outlook to future challenges. *Dendrochronologia* 20, 217–231. <https://doi.org/10.1078/1125-7865-00018>

Worbes, M., Fichtler, E., 2011. Wood Anatomy and Tree-Ring Structure and Their Importance for Tropical Dendrochronology. https://doi.org/10.1007/978-90-481-8725-6_17

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS E CONCLUSÃO GERAL

O estudo da formação do xilema de espécies florestais derivado das flutuações ambientais e das novas condições climáticas (enriquecimento de CO₂ atmosférico) é fundamental para compreensão de como as árvores se ajustarão a essas mudanças no futuro. O capítulo I dessa dissertação, aponta a possibilidade em se utilizar diferentes *proxies* para avaliação da formação da estrutura anatômica, biomassa, como também uma precisa delimitação dos anéis de crescimento para espécies arbóreas tropicais. Isso possibilita a geração de longas séries cronológicas de atributos funcionais, onde tendências poderão ser observadas e modelos poderão ser ajustados, simulando as condições ambientais futuras, levando em conta os mecanismos envolvidos nas respostas das árvores às essas mudanças.

Parte dessas novas possibilidades de avaliação em árvores tropicais, foram aplicadas para as árvores de *Eucalyptus grandis*, monitoradas pela torre de fluxo (*eddy covariance*) (capítulo II). Por meio das avaliações realizadas, pôde-se observar a estreita relação entre as variáveis climáticas, formação do lenho e atributos funcionais das árvores. O ajuste do xilema das árvores de eucalipto ocorreu tanto em função das variáveis climáticas, como do crescimento em altura das árvores. Com o aumento das suas dimensões, as árvores priorizaram a formação de um xilema do tronco preferencialmente de maior condução e menos seguro na condução, indicando maiores riscos em sofrer processos de cavitação, embolismo e falha hidráulica. Ainda, como sinal marcante, o evento de estresse hídrico de 2014, gerou forte diminuição da evapotranspiração e sequestro de carbono da plantação, associados a um menor crescimento radial do tronco, acréscimo de densidade do lenho e formação de vasos extremamente reduzidos. A relação entre clima, eventos de anomalia climática e características intrínsecas das árvores de *E. grandis* são abordadas no contexto das adaptações do xilema em uma série temporal intra anual de 8 anos. Apesar disso, a interação entre essas variáveis na formação do xilema, como também o papel de outras partes das árvores na regulação da condução de seiva e funcionamento das árvores não foram abordadas, carecendo de novas informações. Assim, novos estudos nesse sentido, devem ser realizados.

O estudo dos processos fisiológicos das árvores e sua interação com o ambiente é altamente complexo. Dessa forma, para avaliações mais precisas é fundamental que as diferentes partes das árvores sejam avaliadas integralmente. Além disso, para uma maior compreensão dos atributos funcionais das árvores com a sazonalidade ambiental e eventos de anomalia climática, é necessário o monitoramento tanto dos ciclos biogeoquímicos ambientais, como os funcionais e fisiológicos relacionados as árvores, em uma ampla resolução espacial e temporal. Pesquisas

direcionadas nesse sentido deverão trazer importantes esclarecimentos de como as árvores se adequarão as mudanças climáticas. Indicando, assim, quais medidas poderão ser tomadas para que os efeitos dessas mudanças sobre a biodiversidade possam ser, ao menos em parte, mitigados.

APÊNDICES

Apêndice A. Código macro para subdivisão da imagem e medição dos vasos no Image J.

```
// Delimitação da região mensurada (2 mm, largura)
// Unidades definidas em pixel
x = 100;
y = 1400;
largura = 807;
altura = 125500;
espaçamento = 0;
numRow = 1;
numCol = 1;

for(i = 0; i < numRow; i++)
{
    for(j = 0; j < numCol; j++)
    {
        xOffset = j * (largura + espaçamento);
        yOffset = i * (altura + espaçamento);
        makeRectangle(x + xOffset, y + yOffset, largura, altura);
        roiManager("Add");
    }
}
```

```
// Construção das grades (2mm x 1mm)
// Unidades definidas em pixel
x = 105;
y = 1200;
largura = 787;
altura = 394;
espaçamento = 0;
numRow = 319;
numCol = 1;

for(i = 0; i < numRow; i++)
{
    for(j = 0; j < numCol; j++)
    {
        xOffset = j * (largura + espaçamento);
```

```
        yOffset = i * (altura + espaçamento);
        makeRectangle(x + xOffset, y + yOffset, largura, altura);
        roiManager("Add");
    }
}

// Medições dos vasos para cada grade
id = getImageID();
run("Clear Results");
for (i=0 ; i<roiManager("count"); i++) {
    selectImage(id);
    roiManager("select", i);
    run("Analyze Particles...", "size=5000-Infinity circularity=0.6-1.00 show=Nothing display");
}
```

Apêndice B. Incremento Corrente Anual (ICA) e Incremento Médio Anual (IMA) em área basal do lenho/ha de eucalipto ajustados pelo modelo de Richards. Asterisco demarca encontro das curvas.

Apêndice C. Incremento Corrente Anual (ICA) e Incremento Médio Anual (IMA) em área basal do lenho/ha das árvores de eucalipto (d) dominada; (C) codominante e D (dominante) ajustados pelo modelo de Richards. Asterisco demarcando encontro das curvas.

Apêndice D. Incremento corrente periódico diário (ICPd) em área basal/ha das árvores de *E. grandis* ($\text{m}^2/\text{ha}/\text{dia}$), precipitação total periódica diária (mm/dia) e temperatura média periódica ($^{\circ}\text{C}$).

Apêndice E. Correlação entre altura, propriedades quantitativas do lenho, variáveis climáticas e fluxos de carbono e água padronizadas por CIR.

	H	DM	LA	AS 15	AS 1000	DH	NV	DeV	DiV	T méd	T min	UR	PP	FC	TP	Kp	APV
H	1																
DM	0.41	1															
LA	-0.43	-0.50	1														
AS 15	-0.35	-0.44	0.64	1													
AS 1000	-0.26	-0.33	0.67	0.61	1												
DH	<i>0.12</i>	-0.24	0.22	0.08	0.01	1											
NV	-0.49	-0.52	0.88	0.65	0.64	0.14	1										
DeV	-0.09	<u>-0.14</u>	<i>-0.12</i>	0.07	0.04	-0.27	0.07	1									
DiV	0.04	-0.27	0.38	0.30	0.16	0.72	0.26	-0.29	1								
T méd	-0.02	-0.30	0.64	0.56	0.77	0.01	0.55	-0.02	0.18	1							
T min	0.19	-0.06	0.28	0.22	0.30	0.01	0.23	-0.01	<i>0.11</i>	0.57	1						
UR	-0.37	-0.39	0.67	0.71	0.49	0.16	0.64	-0.07	0.34	0.57	0.43	1					
PP	-0.20	-0.42	0.72	0.73	0.66	0.01	0.64	-0.03	0.24	0.86	0.32	0.65	1				
FC	0.37	0.16	<i>-0.10</i>	<i>-0.12</i>	0.22	-0.24	-0.08	0.22	-0.28	0.25	0.20	-0.40	0.06	1			
TP	0.01	-0.31	0.61	0.61	0.46	0.24	0.51	-0.16	0.50	0.63	0.29	0.72	0.74	-0.33	1		
Kp	0.09	-0.34	0.26	0.17	0.05	0.83	0.22	-0.04	0.80	0.06	0.04	0.23	0.09	-0.26	0.35	1	
APV	<u>-0.14</u>	-0.47	0.32	0.27	0.19	0.52	0.37	0.26	0.61	0.09	0.02	0.24	<u>0.14</u>	<i>-0.12</i>	0.25	0.77	1

Valores em negrito ($p < 0,001$); sublinhado ($p < 0,01$) e itálico ($p < 0,05$).

Apêndice F. Correlação entre altura, propriedades quantitativas do lenho, variáveis climáticas e fluxos de carbono e água sem padronização.

	H	DM	LA	AS 15	AS 1000	DH	NV	DeV	DiV	T méd	T min	UR	PP	FC	TP	Kp	APV
H	1																
DM	0.71	1															
LA	-0.75	-0.77	1														
AS 15	<u>0.12</u>	-0.19	0.30	1													
AS 1000	-0.40	-0.47	0.38	0.18	1												
DH	0.37	<i>0.10</i>	-0.07	0.09	-0.21	1											
NV	-0.81	-0.80	0.97	0.25	0.43	<u>-0.15</u>	1										
DeV	-0.52	-0.43	0.28	-0.03	0.50	-0.53	0.44	1									
DiV	0.25	-0.05	<u>0.12</u>	0.25	-0.09	0.83	0.02	-0.51	1								
T méd	0.02	-0.16	0.39	0.54	-0.16	0.01	0.29	-0.09	0.19	1							
T min	-0.42	-0.30	0.44	<i>-0.10</i>	-0.22	-0.18	0.41	<i>0.11</i>	-0.05	0.57	1						
UR	-0.39	-0.43	0.61	0.42	-0.18	<i>0.10</i>	0.56	-0.02	0.27	0.57	0.43	1					
PP	0.02	-0.24	0.44	0.76	-0.03	0.06	0.35	-0.08	0.28	0.86	0.32	0.65	1				
FC	0.27	<u>0.15</u>	-0.16	0.25	<u>0.12</u>	-0.27	-0.18	0.13	-0.28	0.26	<i>-0.10</i>	-0.41	0.21	1			
TP	0.23	-0.05	0.23	0.61	-0.16	0.36	<u>0.14</u>	-0.34	0.52	0.61	0.07	0.63	0.77	-0.28	1		
Kp	<u>0.13</u>	-0.17	<u>0.15</u>	0.16	0.08	0.83	<i>0.11</i>	<u>-0.13</u>	0.83	0.07	-0.09	0.19	<u>0.14</u>	-0.26	0.35	1	
APV	-0.44	-0.61	0.54	0.16	0.53	0.25	0.58	0.46	0.40	0.03	0.08	0.23	<u>0.12</u>	<u>-0.13</u>	0.04	0.68	1

Valores em negrito ($p < 0,001$); sublinhado ($p < 0,01$) e itálico ($p < 0,05$).

Apêndice G. Correlação entre propriedades quantitativas do lenho, variáveis climáticas e fluxos de carbono e água não padronizadas.