



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

MARÍLIA DE SOUSA SILVA

**COMO VARIAÇÕES NOS ATRIBUTOS DO XILEMA EXPLICA A DISTRIBUIÇÃO
DE *Aspidosperma pyrifolium* NO SEMIÁRIDO BRASILEIRO?**

FORTALEZA

2018

MARÍLIA DE SOUSA SILVA

COMO VARIAÇÕES NOS ATRIBUTOS DO XILEMA EXPLICA A DISTRIBUIÇÃO DE
Aspidosperma pyriformium NO SEMIÁRIDO BRASILEIRO?

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal de Ceará como requisito parcial para obtenção do título de Mestre. Área de concentração: Ecologia e recursos naturais.

Orientadora: Profa. Dra. Arlete Aparecida Soares.

Coorientadora: Dra. Ellen Cristina Dantas Carvalho

FORTALEZA

2018

S581c

Silva, Marília de Sousa.

Como variações nos atributos do xilema explica a distribuição de *Aspidosperma pyrifolium* no semiárido brasileiro? / Marília de Sousa Silva. – 2018.

38 f. : il. color.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2018.

Orientação: Profa. Dra. Arlete Aparecida Soares.

Coorientação: Profa. Dra. Ellen Cristina Dantas Carvalho.

1. Anatomia da madeira. 2. Plasticidade do xilema. 3. Estratégia hidráulica. 4. Déficit hídrico. I. Título.

CDD 577

MARÍLIA DE SOUSA SILVA

COMO VARIAÇÕES NOS ATRIBUTOS DO XILEMA EXPLICA A DISTRIBUIÇÃO DE
Aspidosperma pyriforme NO SEMIÁRIDO BRASILEIRO?

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal de Ceará como requisito parcial para obtenção do título de Mestre. Área de concentração: Ecologia e recursos naturais.

Aprovada em: 26/02/2018.

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Arlete Aparecida Soares (Orientadora)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Profa. Dra. Roberta Boscaini Zandavalli (Examinadora externa)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Peter Stoltenborg Groenendyk (Examinador externo à instituição)
Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP)

AGRADECIMENTOS

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

Agradeço a Deus por ser a razão do meu viver e por seu cuidado diário.

À Universidade Federal do Ceará (UFC) e ao programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN) pela infraestrutura e oportunidade de cursar o Mestrado.

A minha orientadora Dra. Arlete Aparecida Soares por todo apoio e ensinamentos desde o período de monitoria até o desenvolvimento deste trabalho.

A Ellen Cristina Carvalho pela coorientação, indispensável para o desenvolvimento deste trabalho, pelos ensinamentos e por me incentivar a sempre buscar mais conhecimento.

Aos professores do PPGERN pelas disciplinas ministradas que contribuíram para minha formação.

Aos colegas de turma, Fermin Chamorro, Thor e Maria Katiane, pelo companheirismo e troca de conhecimento durante o mestrado. Em especial a Darciane Amorim pela amizade que foi além da sala de estudo.

A todos os colegas do laboratório de Anatomia Vegetal pelo companheirismo, especialmente a Clemir Candeia pela ajuda com coleta de campo, por compartilhar conhecimentos e pela disponibilidade em me ajudar durante o desenvolvimento deste trabalho.

As minhas amigas biólogas, Edilene Freitas, Lyndefânia Melo pela amizade e companheirismo e, especialmente, Eliêta Alves por compartilhar comigo sua paixão pela Ecologia, pela amizade e apoio.

As amigas do intercâmbio, Simone Zulpo e Aline Marinho, pelo apoio e amizade. Em especial, agradeço à Debora Brito pela amizade verdadeira que supera o tempo e a distância.

A toda minha família, em especial aos meus pais, Narcélio e Marinete, minhas irmãs, Rute e Marilene, e a meus avós, Marlene e Josias por todo amor, apoio e torcida. Agradeço, finalmente, ao Carlos Eduardo, por sua dedicação, paciência e pelo amor que me dedica.

RESUMO

Variações na disponibilidade hídrica pode afetar a distribuição de espécies lenhosas. A plasticidade do xilema permite ajustes no sistema hidráulico que pode favorecer a ocorrência de uma mesma espécie em ambientes com diferentes níveis de aridez. Objetivou-se investigar a hipótese de que a plasticidade do xilema permite a ocorrência de *Aspidosperma pyrifolium* ao longo do gradiente de aridez no semiárido brasileiro. Foram realizadas medidas de atributos anatômicos: densidade de vasos (N); diâmetro médio do vaso (d); área ocupada por vasos (Av), parênquima (Ap) e fibras (Af); diâmetro médio de pontoações (dpit); densidade de pontoações (Npit), e de propriedades hidráulicas relacionadas ao xilema: densidade da madeira (WD); quantidade de água saturada na madeira (WCsat); condutividade hidráulica potencial (Kp); índice de vulnerabilidade ao embolismo (VI) e resistência à implosão (Ri) de cinco populações distribuídas ao longo desse gradiente. Os resultados mostraram que *A. pyrifolium* possui características do xilema que são intrinsicamente seguras (alta densidade de vasos, pontoações guarnecidas e com diâmetro pequeno e fibras associadas aos vasos). Apesar das populações mostrarem-se pouco plásticas, foi encontrado que WCsat, d e Af apresentaram relação positiva com o aumento do déficit hídrico, enquanto que N e dpit diminuíram com o aumento do déficit hídrico. A plasticidade do xilema permite o transporte hidráulico nos indivíduos de *A. pyrifolium* ao longo do gradiente de aridez, o que pode explicar sua ampla distribuição no semiárido brasileiro. Os resultados deste trabalho contribuem para compreensão de como as estratégias adaptativas do xilema podem refletir na distribuição de espécies em ambientes semiáridos.

Palavras-chave: Plasticidade do xilema; anatomia da madeira; estratégia hidráulica; déficit hídrico; gradiente de aridez.

ABSTRACT

Water availability variation may affect wood species distribution. Xylem plasticity allows adjustments in the hydraulic system that can favor the occurrence of the same species across environments with different aridity levels. Our goal was to verify the hypotheses that xylem plasticity may contribute to explain *Aspidosperma pyriformium* distribution along an aridity gradient in the Brazilian semi-arid. We examined anatomic traits: vessel density (N); vessel diameter (d) area occupied by vessels (A_v), parenchyma (A_p), and fibers (A_f); pit diameter (dpit); pit density (N_{pit}), and hydraulic properties related to xylem: wood density (WD); saturated water content of wood (WC_{sat}); potential hydraulic conductivity (K_p); vulnerability index (VI); implosion resistance (R_i) of five populations across this gradient. Our results showed that *A. pyriformium* has xylem traits that are intrinsically safe (high vessel density, vestured pits with small diameter, and fiber associated to vessels). Although plasticity was low among populations, WC_{sat}, d, and A_f showed positive relationship with increasing water deficit. N and dpit decreased with increasing water deficit. Xylem plasticity allows the hydraulic transport of *A. pyriformium* individuals along the aridity gradient, which may explain its wide distribution in the Brazilian semi-arid. These results contribute to understand how adaptive xylem strategies may reflect on the distribution of species in semi-arid environments.

Keywords: Xylem plasticity; wood anatomy; hydraulic strategy; water deficit; aridity gradient.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	7
2	MANUSCRITO	12
2.1	Introdução	14
2.2	Material e métodos	17
2.2.1	<i>Áreas de estudo</i>	17
2.2.2	<i>Espécie modelo e coleta do material botânico</i>	18
2.2.3	<i>Densidade da madeira e quantidade de água saturada</i>	18
2.2.4	<i>Anatomia do xilema</i>	19
2.2.5	<i>Atributos funcionais do xilema</i>	20
2.2.6	<i>Análise de dados</i>	20
2.3	Resultados	21
2.3.1	<i>Descrição anatômica e relações entre os atributos hidráulicos do xilema</i>	21
2.3.2	<i>Atributos hidráulicos em função do gradiente de aridez</i>	22
2.3.3	<i>Plasticidade dos atributos hidráulicos</i>	22
2.4	Discussão	23
	REFERÊNCIAS	28
	APÊNDICE A – TABELAS	34
	APÊNDICE B – FIGURAS	37

1 INTRODUÇÃO GERAL

Compreender os mecanismos que determinam os padrões de distribuição das espécies continua sendo um dos principais objetivos da Ecologia (Kreft; Jetz, 2007, Stein *et al.*, 2014). A distribuição de espécies vegetais é determinada pelos limites de dispersão (Hubbel, 2001) em combinação com os filtros abióticos (luz, água, umidade) e bióticos (competição, predação, facilitação) (Pullian, 2000; Kneitel; Chase, 2004). Em regiões semiáridas, a água, além de ser um recurso limitante que pode determinar a competição entre as espécies (Craine; Dyzinski, 2013), é um dos principais filtros abióticos em comunidades vegetais (Engelbrecht, *et al.*, 2007, Engelbrecht, 2012). Além disso, o semiárido abrange áreas com diferentes níveis de aridez (UNESCO, 1979), o que pode favorecer a distribuição das espécies que possuem estratégias que as permitam se ajustar a essas diferentes condições (Markestijn; Poorter, 2009).

Uma importante estratégia que permite as plantas se ajustarem às diferenças na disponibilidade hídrica é a plasticidade dos caracteres relacionados ao uso e transporte de água. A capacidade do genótipo expressar diferentes fenótipos em resposta às alterações ambientais (Sultan, 2000) é conhecida como plasticidade fenotípica. A plasticidade do xilema, tecido responsável pela condução de água na planta, tem sido usada para explicar a sobrevivência e o padrão de distribuição de espécies lenhosas em ambientes heterogêneos (Villar-Salvador *et al.*, 1997, Gea-Izquierdo *et al.*, 2013, Schuldt *et al.*, 2016). Alguns estudos encontraram plasticidade nos caracteres do xilema e relacionaram com a distribuição de plantas em ambientes com diferenças na disponibilidade hídrica (Schuldt *et al.*, 2016, Gea-Izquierdo *et al.*, 2013). Assim, em ambientes semiáridos, onde a disponibilidade hídrica é variável no tempo e no espaço, a plasticidade dos caracteres do xilema pode ser uma estratégia que permite as espécies ocuparem maiores faixas de distribuição (Nicrota *et al.*, 2010, Gea-Izquierdo *et al.*, 2013, Lande, 2015).

O xilema é constituído por elementos traqueais (traqueídes ou elementos de vasos) que conduzem água e sais minerais, fibras que conferem suporte mecânico, e células parenquimáticas que transportam e armazenam nutrientes (Carlquist, 1988, Ziemińska, 2013). Em resposta às diferenças na disponibilidade hídrica, a proporção e as dimensões das células no xilema podem variar entre indivíduos da mesma espécie, (Carlquist 1977, Anderegg, Meinzer, 2015, Schuldt *et al.*, 2016), permitindo que estes mantenham a integridade do transporte hidráulico (Gea-Izquierdo *et al.*, 2013). Deste

modo, a estrutura do xilema tem uma explicação adaptativa e funcional e está diretamente relacionada ao habitat da planta e à disponibilidade de água no ambiente (Carlquist, 1977, Dickison, 2000).

A estrutura do xilema tende a maximizar o balanço entre segurança contra o embolismo (quebra da coluna d'água no vaso) e a eficiência no transporte de água (Zanne *et al.*, 2010, Fonti; Jansen, 2012, Gleason *et al.*, 2016). Por exemplo, vasos mais largos são mais eficientes em conduzir água (Zimmerman, 1983, Hacke; Sperry, 2001), enquanto que vasos em maior densidade no tecido conferem maior segurança contra falha hidráulica, pois o transporte é garantido mesmo que outros vasos estejam embolizados (Sperry *et al.*, 1994, Hacke; Sperry, 2001). A alta quantidade de fibras associadas aos vasos também promove maior resistência à seca, pois as fibras reforçam as paredes dos vasos, evitando implosão dos mesmos (Jacobsen *et al.*, 2005; 2007). A estrutura das pontoações é outro fator importante na segurança hidráulica (Sperry; Hacke, 2004, Venturas *et al.*, 2017). Como a cavitação ocorre pela entrada de ar através das pontoações, aquelas menos porosas e com menor diâmetro proporcionam menor vulnerabilidade à cavitação (Markesteyn *et al.*, 2011; Manzoni *et al.*, 2013, Venturas *et al.*, 2017). Portanto, o ajuste de caracteres do xilema pode ajudar a explicar como as espécies conseguem ocorrer ao longo do gradiente de aridez e, assim, contribuir para explicar o padrão de distribuição de plantas em ambientes com variação na disponibilidade de água, como é o semiárido brasileiro.

Uma das espécies amplamente distribuídas no semiárido brasileiro é *Aspidosperma pyrifolium* Mart (Apocynaceae), espécie lenhosa, fanerófita decídua, que ocorre ao longo do gradiente de aridez do semiárido (Flora do Brasil 2020 em construção, 2017). De acordo com o estudo de Moro *et al.* (2014), onde foi realizado um compilado dos registros florísticos e fitossociológicos desenvolvidos nas SDTF (Seasonally Dry Tropical Forests), *A. pyrifolium* foi a espécie mais ocorrente nessa maior ecorregião do semiárido da América Latina (Pennington *et al.* 2000, Moro *et al.*, 2014). Isso sugere que essa espécie pode sobreviver a flutuações temporais e espaciais na disponibilidade de água no semiárido. Diante disso, *A. pyrifolium* foi escolhida como espécie modelo para determinar se a anatomia do xilema e as propriedades hidráulicas derivadas desta podem contribuir para explicar o padrão de distribuição dessa espécie no semiárido brasileiro.

Deste modo, este trabalho tem como principal objetivo compreender como as estratégias hidráulicas do xilema contribuem para explicar a distribuição de *A.*

pyrifolium em áreas com diferentes níveis de aridez no semiárido brasileiro. Os objetivos específicos foram: i) conhecer a anatomia ecológica da espécie modelo; ii) investigar a plasticidade dos atributos relacionados à arquitetura hidráulica ao longo de um gradiente de aridez e iii) verificar se a distribuição de plantas lenhosas pode ser explicada pela plasticidade dos caracteres do xilema. Deste modo, este estudo poderá contribuir para a compreensão das estratégias adaptativas do xilema de espécies lenhosas, além de auxiliar para explicar como essas estratégias podem refletir na distribuição dessas espécies em regiões semiáridas.

REFERÊNCIAS

ANDEREGG, W. R. I.; MEINZER, F. C. Wood anatomy and plant hydraulics in a changing climate. *In: Functional and ecological xylem anatomy*. (Hacke, U. ed.) Springer International Publishing Switzerland. 2015. p. 235-253.

Aspidosperma in Flora do Brasil 2020 em construção. **Jardim Botânico do Rio de Janeiro**. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB4520>>. Acesso em: 17 Jan. 2018

CARLQUIST, S. J. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. **American Journal of Botany**, Saint Louis, v 64, n. 7, p. 887-896, 1977.

CHAVES, M. M. *et al.* How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. **Annals of Botany**, v 89, n. 7, p. 907-916, 2002.

CRAINE, J. M.; DYBZINSKI, R. Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. **Functional Ecology**, v. 27, n. 4, p. 833–840, 2013.

ENGELBRECHT, B. M. J. et al. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. **Nature**, v. 447, n. 7140, p. 80–82, 2007.

ENGELBRECHT, B. M. J. Forests on the brink. **Nature**, v. 491, n. 7426, p. 675–676, 2012.

FONTI, P.; JANSEN, S. Xylem plasticity in response to climate. **New Phytologist**, Lancaster, v. 195, n. 4, p. 734–736, 2012.

GEA-IZQUIERDO, G. et al. Xylem Adjustment in Erica Arborea to Temperature and Moisture Availability in Contrasting Climates. **IAWA Journal**, v. 34, n. 2, p. 109–126, 2013.

GLEASON, S. M. et al. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world’s woody plant species. **New Phytologist**, Lancaster, v. 209, n. 1, p. 123–136, 2015.

HACKE, U. G.; SPERRY, J. S. Functional and ecological xylem anatomy. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 4, n. 2, p. 97–115, 2001.

HUBBELL, S.P. **The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography**. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 2001.

KNEITEL, J. M.; CHASE, J. M. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. **Ecology Letters**, v. 7, n. 1, p. 69–80, 2004.

KREFT, H.; JETZ, W. Global patterns and determinants of vascular plant diversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 14, p. 5925–5930, 2007.

LANDE, R. Evolution of phenotypic plasticity in colonizing species. **Molecular Ecology**, v. 24, n. 9, p. 2038–2045, 2015.

MARKESTEIJN, L.; POORTER, L. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. **Journal of Ecology**, v. 97, n. 2, p. 311–325, 2009.

MARTÍNEZ-CABRERA, H. I. et al. Wood anatomy and wood density in shrubs: Responses to varying aridity along transcontinental transects. **American Journal of Botany**, Saint Louis, v. 96, n. 8, p. 1388–1398, 2009.

MCDOWELL, N. et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? **New Phytologist**, Lancaster, v. 178, n. 4, p. 719–739, 2008.

STEIN, A.; GERSTNER, K.; KREFT, H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. **Ecology Letters**, v. 17, n. 7, p. 866–880, 2014.

MORO, M. F. *et al.* A catalogue of the vascular plants of the Caatinga Phytogeographical Domain: a synthesis of floristic and phytosociological surveys. **Phytotaxa**, v. 160, n. 1, p. 001–118. 2014.

NICOTRA, A. B. et al. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. **Trends in Plant Science**, v. 15, n. 12, p. 684–692, 2010.

PENNINGTON, R. T.; LAVIN, M.; OLIVEIRA-FILHO, A. Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 40, n. 1, p. 437–457, 2009.

PULLIAM, H. R. On the relationship between niche and distribution. **Ecology Letters**, v. 3, n. 4, p. 349–361, 2000.

SCHULDT, B. et al. How adaptable is the hydraulic system of European beech in the face of climate change-related precipitation reduction? **New Phytologist**, Lancaster, v. 210, n. 2, p. 443–458, 2015.

SPERRY, J. S. et al. Xylem Embolism in Ring-Porous, Diffuse-Porous, and Coniferous Trees of Northern Utah and Interior Alaska. **Ecology**, v. 75, n. 6, p. 1736–1752, 1994.

SPERRY, J. S.; MEINZER, F. C.; MCCULLOH, K. A. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. **Plant, Cell & Environment**, v. 31, n. 5, p. 632–645, 2008.

SULTAN, S. E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. **Trends in Plant Science**, v. 5, n. 12, p. 537–542, 2000.

TYREE, M. T. et al. Desiccation Tolerance of Five Tropical Seedlings in Panama. Relationship to a Field Assessment of Drought Performance. **Plant Physiology**, v. 132, n. 3, p. 1439–1447, 2003.

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

VILAGROSA, A. *et al.* Xylem Cavitation and Embolism in Plants Living in Water-Limited Ecosystems. *In: Plant responses to drought stress*. Aroca, R. ed. Berlin/Heidelberg: Springer, 2012. p. 63-109

VILLAR-SALVADOR, P. et al. Stem xylem features in three *Quercus* (Fagaceae) species along a climatic gradient in NE Spain. **Trees**, v. 12, n. 2, p. 90–96, 1997.

VON ARX, G.; ARCHER, S. R.; HUGHES, M. K. Long-term functional plasticity in plant hydraulic architecture in response to supplemental moisture. **Annals of Botany**, v. 109, n. 6, p. 1091–1100, 2012.

ZANNE, A. E.; FALSTER, D. S. Plant functional traits - linkages among stem anatomy, plant performance and life history. **New Phytologist**, Lancaster, v. 185, n. 2, p. 348–351, 18 dez. 2009.

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

ZIMMERMANN, M.H. **Xylem structure and the ascent of sap**. Berlin: Springer-Verlag. 1983.

2 MANUSCRITO

O presente manuscrito será enviado para submissão para o periódico *Annals of Botany* após defesa e aprovação pela banca examinadora

PLASTICIDADE DO XILEMA EXPLICA A DISTRIBUIÇÃO DE *Aspidosperma pyriforme*
NO SEMIÁRIDO BRASILEIRO

Marília de Sousa Silva ^{1*}, Ellen Cristina Dantas Carvalho¹, Clemir Candeia Oliveira¹, Celli Rodrigues Muniz², Francisca Soares Araújo³, Arlete Aparecida Soares³

¹Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Departamento de Biologia, Universidade Federal do Ceará, Avenida Humberto Monte s/n, 60440-900, Pici, Fortaleza, Ceará, Brasil.

²Embrapa Tropical Agroindustry, Rua Dra Sara Mesquita 2270, Planalto do Pici, CEP 60511-110 Fortaleza, Ceará, Brazil

³ Departamento de Biologia, Universidade Federal do Ceará (UFC), Avenida Humberto Monte s/n, CEP 60440-900, Pici, Fortaleza, Ceará, Brasil

Runnig Title: Xylem plasticity explains *Aspidosperma pyriforme* distribution

*Corresponding author: marilia_sousack@hotmail.com

2.1 Introdução

Entender os padrões de distribuição das espécies vem sendo uma das questões centrais em ecologia (Kreft e Jetz, 2007; Stein *et al.*, 2014; Cosme *et al.*, 2017). A distribuição das espécies vegetais é resultante das respostas aos fatores abióticos e bióticos em combinação com os limites de dispersão (Pullian, 2000; Hubbel, 2001; Kneitel e Chase, 2004). A disponibilidade hídrica pode afetar diretamente a distribuição local e regional das plantas, pois a água é um recurso importante para o crescimento e sobrevivência desses organismos (Engelbrecht, *et al.*, 2007; von Arx *et al.*, 2012). As regiões semiáridas são ambientes sazonalmente secos com ampla variação no nível de aridez (UNESCO, 1979), o que pode refletir na distribuição das plantas. No entanto, entender as estratégias que permitem os organismos se ajustarem a esta variação e ocuparem extensas faixas de distribuição ainda é uma questão a ser respondida.

Uma das estratégias que pode explicar a distribuição de espécies em ambientes heterogêneos é a plasticidade fenotípica (Nicrota *et al.*, 201; von Arx, *et al.*, 2012; Lande, 2015), definida como a capacidade do genótipo expressar diferentes fenótipos em resposta às alterações ambientais (Sultan, 2000). Diversos estudos encontraram plasticidade em traços (morfológicos, anatômicos e fisiológicos) de importância ecológica em plantas (Sultan, 2000; Valladares *et al.*, 2007). Organismos plásticos conseguem sobreviver e persistir em ambientes variáveis, enquanto os que não possuem respostas plásticas podem ter o fitness reduzido ou serem extintos nesses ambientes (DeWitt e Scheiner, 2004). No caso do semiárido, onde o principal filtro é a disponibilidade hídrica, a plasticidade dos caracteres relacionados ao transporte e uso de água nas plantas, pode ser uma estratégia que permite os indivíduos se ajustarem aos diferentes ambientes com relação à disponibilidade de água (Arx, *et al.*, 2012) e ocuparem amplas faixas de distribuição (Dickison, 2000).

O sistema de transporte de água na planta é conhecido como arquitetura hidráulica (Tyree e Ewers, 1991), que é composta por elementos traqueais (traqueídes ou elementos de vasos), fibras e células parenquimáticas (Carlquist, 1988). O transporte ascendente ocorre devido à pressão negativa gerada na folha pela perda d'água no processo de transpiração (Hacke e Sperry, 2001; Venturas *et al.*, 2017). Em condições severas de estresse hídrico, a pressão negativa no xilema torna-se maior, podendo levar à cavitação do vaso (Venturas *et al.*, 2017). A hipótese “*air-seeding*” explica que a cavitação induzida pela seca acontece quando bolhas de ar penetram nos vasos por meio das pontoações, estruturas na parede secundária dos vasos que permite a conexão do sistema hidráulico (Hacke e Sperry, 2001; Sperry *et al.*,

2008). Quando a cavitação ocorre, a coluna de água pode ser rompida, tornando o vaso embolizado e não funcional (Tyree e Ewers, 1991; Venturas *et al.*, 2017). Portanto, as propriedades hidráulicas do xilema influenciam diretamente no transporte e uso de água pela planta, tendo assim, papel fundamental na sua sobrevivência (Martínez-Vilalta *et al.*, 2002).

Características do xilema refletem o *trade off* entre eficiência no transporte de água e segurança contra falha hidráulica (Fonti e Jansen, 2012; Gleason *et al.*, 2016; Venturas, *et al.*, 2017). Por exemplo, a alta densidade de vasos no tecido implica em maior segurança hidráulica, pois a grande frequência de vasos assegura o transporte de água independente se outros vasos estão embolizados (Carlquist, 1975; De Micco e Aronne, 2012). Por outro lado, vasos mais largos conduzem mais água, proporcionando maior eficiência hidráulica (Tyree e Zimmerman, 2002). A alta proporção de fibras não vivas associadas aos vasos promove maior resistência ao estresse hídrico, pois as fibras reforçam as paredes dos vasos, evitando implosão dos mesmos (Jacobsen *et al.*, 2005; 2007). As características das pontoações também são importantes para esse *trade off*, pois pontoações menos porosas e de menor diâmetro são menos vulneráveis à cavitação (Markesteyn *et al.*, 2011; Manzoni *et al.*, 2013,), enquanto que a alta densidade de pontoações no vaso implica em maior eficiência (Tyree e Zimmerman, 2002).

Outras características associadas às estratégias hidráulicas são a densidade da madeira e a quantidade de água saturada (Chave *et al.*, 2009; Ziemińska *et al.*, 2013). Espécies que apresentam maior densidade de madeira tendem a ser mais resistentes ao embolismo (Hacke *et al.* 2001; Jacobsen *et al.*, 2005; Ziemińska *et al.*, 2013) e acumular menos água comparadas com espécies de baixa densidade (Dias e Marengo, 2015). A quantidade de água saturada é uma característica importante para resistência à seca, pois quando a taxa de saída de água pelos estômatos torna-se maior do que a taxa de água que entra pelas raízes, a água acumulada é liberada para manter a transpiração (Borchert, 1994; Pineda-Garcia *et al.*, 2013; Hartzell, 2017). Desta forma, a estrutura do xilema tem uma função adaptativa diretamente relacionada ao habitat da planta e à disponibilidade de água no ambiente, tendo assim grande influência na distribuição geográfica de espécies lenhosas (Dickison, 2000; Zhu *et al.*, 2017).

Embora os caracteres anatômicos do xilema sejam determinados geneticamente (Carlquist, 2001), a arquitetura do xilema de populações da mesma espécie pode apresentar respostas plásticas de acordo com as condições do ambiente (Carlquist 1977; Venturas *et al.*, 2013, Anderegg e Meinzer, 2015; Pfautsch *et al.*, 2016). Alguns estudos confirmaram variações intraespecíficas nos caracteres do xilema e as relacionaram com a distribuição de plantas em ambientes com diferenças na disponibilidade hídrica (Schuldt *et al.*, 2016, Gea-Izquierdo *et*

al., 2013). Schuldt *et al.* (2016) observaram que os caracteres do xilema de *Fagus sylvatica* apresentaram plasticidade ao longo de um gradiente de precipitação em resposta ao estresse hídrico. Em populações de *Erica arborea* de ambientes seco e úmido foi observado um aumento da resistência ao embolismo com a intensificação da aridez (Gea-Izquierdo *et al.*, 2013). Por outro lado, outros trabalhos não encontraram plasticidade nos caracteres do xilema, mostrando que este tecido foi bastante conservador (Liu e Noshiro, 2003; Scholz *et al.*, 2014, Pfautsch *et al.*, 2016), o que indica que algumas espécies apresentam variação na estrutura do xilema e outras não (Liu e Noshiro, 2003). Portanto, isso mostra que as variações dos caracteres do xilema ainda são pouco exploradas e que estudos que relacionem a plasticidade do xilema à distribuição de espécies ainda são escassos, especialmente no semiárido, onde certas espécies conseguem ocorrer ao longo do gradiente de aridez.

Diante disso, além do estudo de plasticidade fenotípica contribuir para explicar os padrões de distribuição de plantas no semiárido, entender a variação intraespecífica dos caracteres do xilema é importante também devido às mudanças climáticas (Skelton *et al.*, 2015; Schuldt *et al.*, 2016; Grossiord *et al.*, 2016). Diversas pesquisas preveem mudanças nos padrões de precipitação em escala global (Allen *et al.*, 2010; Engelbrecht, 2012; IPCC, 2013). No semiárido, isso pode agravar as secas, aumentando o estresse hídrico e consequentemente, a mortalidade de plantas (Anderegg e Meinzer, 2015). Assim, o estudo da arquitetura hidráulica pode auxiliar também na compreensão das respostas das plantas frente às previsões climáticas de aumento das temperaturas e diminuição da precipitação nessas regiões.

Deste modo, para entender como a arquitetura hidráulica pode contribuir para explicar a distribuição de espécies lenhosas no semiárido, *Aspidosperma pyriforme* Mart (Apocynaceae) foi escolhida como modelo. Essa espécie é amplamente distribuída ao longo do gradiente de aridez que abrange o semiárido brasileiro (Flora do Brasil 2020 em construção, 2017). Os objetivos específicos foram: i) conhecer a anatomia ecológica da espécie modelo; ii) compreender as relações entre os atributos hidráulicos xilema de *A. pyriforme*, iii) investigar a plasticidade dos atributos relacionados à arquitetura hidráulica ao longo de um gradiente de aridez e iv) verificar se a distribuição de *A. pyriforme* pode ser explicada pela plasticidade dos caracteres do xilema. A hipótese do trabalho é de que a plasticidade anatômica do xilema permite a ocorrência de uma mesma espécie em áreas com diferentes níveis de aridez no semiárido. É esperado que ao longo de um gradiente de aridez, os indivíduos devam apresentar atributos do xilema voltados para segurança hidráulica, tais como: aumento da densidade da madeira; maior proporção de fibras; maior densidade de vasos; diminuição dos diâmetros dos vasos e de suas das pontuações; vasos com maior

resistência ao embolismo e à implosão dos vasos; e redução da condutividade hidráulica potencial. Os resultados deste estudo contribuirão para a compreensão das estratégias adaptativas e funcionais do xilema de plantas de regiões semiáridas e de como essas estratégias podem refletir na distribuição de espécies nesses ambientes.

2.1 Material e métodos

2.1.1 Áreas de estudo

Para representar a ampla faixa de aridez do semiárido do Nordeste do Brasil, foram selecionadas cinco sites: Sobral/CE (3°70'15"S, 40°34'97"W), Pentecoste/CE (3°47'34,45"S, 39°16'10,61"W), Jaguaribe/CE (5°29'61"S, 38°50'31"W), Tauá/CE (6°00'77"S, 4°02'93,5" W) e Irauçuba/CE (3°44'40,89"S, 39°46'50,70"W). Os sites estão sob domínio fitogeográfico da Caatinga (*Seasonally dry tropical plant formation*), e o clima é considerado BSh - semiárido seco, de acordo com o sistema de classificação de Köppen-Geiger. Esta região é caracterizada pela sazonalidade, com chuvas concentradas em períodos de três a cinco meses consecutivos, seguida por um longo período de seca (Pennington *et al.*, 2009), podendo, por vezes, ocorrer veranicos em que as chuvas são interrompidas (Salgado *et al.*, 2015). De acordo com o balanço hídrico climático (BHídrico GD 4.0 – 2004; D'Angiolella e Vasconcellos, 2004) calculado para os sites (Figura 1), foi determinado um gradiente de aridez de Sobral (site menos árido) à Irauçuba (site mais árido).

O índice de aridez (IA) foi determinado pela razão entre a precipitação média anual (Pr, mm) e a evapotranspiração potencial de referência média anual (ETP, mm) (UNESCO, 1979). A ETP foi estimada pelo método de Hargreaves e Samani (1985), por meio da equação: $ET_0 = 0,0023 Q_0 (T_{\text{máx}} - T_{\text{mín}})^{0,5} (T_{\text{med}} + 17,8)$, onde ET_0 é a evapotranspiração de referência (mm); Q_0 representa a radiação extraterrestre (mm); $T_{\text{máx}}$ é temperatura máxima (°C), $T_{\text{mín}}$ é a temperatura mínima (°C) e T_{med} , temperatura média diária (°C). Todos os pontos de coleta foram em solo com embasamento cristalino, sendo este caracterizado como rasos e pedregosos, com baixa capacidade de retenção hídrica (Moro *et al.*, 2015).

2.1.2 Espécie modelo e coleta de material botânico

Com base em levantamentos florísticos prévios, a espécie *Aspidosperma pyrifolium*, Mart, pertencente família Apocynaceae foi escolhida como modelo, pois é

abundante e de ampla distribuição na Caatinga (Moro *et al.*, 2014, Rodrigues *et al.*, 2015). Esta é uma espécie lenhosa, fanerófita decídua, ocorrente em vários estados do Brasil em domínios de Amazônia, Caatinga e Cerrado (Flora do Brasil 2020 em construção, 2017).

A coleta foi realizada em fragmentos conservados de Caatinga, que foram determinados por meio de imagens do banco de imagens da Plataforma Landsat, disponível no Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE, 2015) e em *United States Geological Survey* (USGS, 2015). Foram escolhidos cinco indivíduos adultos com altura similar de acordo com o critério proposto por Rodal (1992) (diâmetro do caule $\geq 3\text{cm}$ e altura $\geq 1\text{m}$). Deste, foram coletadas amostras (3) do caule principal na altura entre 1,30 e 2 m do solo. Após coleta, as amostras foram fixadas em FAA 70% (formaldeído, ácido acético e etanol) por 72 horas e, em seguida, acondicionadas em álcool 70%. Foi realizada também coleta do material reprodutivo, para a identificação da espécie no Herbário Prisco Bezerra da Universidade Federal do Ceará, onde as exsicatas foram depositadas.

2.1.3 Densidade da madeira e quantidade de água saturada

Para determinar a densidade da madeira ($WD \text{ g cm}^{-3}$) e a quantidade de água saturada (WCSat %) foram selecionados três discos de caule (3 cm x 2 cm) por indivíduo dos mesmos caules onde foram extraídas as amostras para as análises anatômicas. Os discos tiveram sua casca retirada e foram submersos em água por cinco dias para completa saturação (Trugilho *et al.* 1990, Ziemińska *et al.*, 2015). O volume da madeira foi calculado de acordo com o princípio de Arquimedes. Foi utilizado um béquer graduado com capacidade de 100 ml com água destilada sobre uma balança de precisão (Micronal B 600) tarada. A amostra saturada foi imersa na água com o auxílio de um alfinete, de forma que não tocasse o recipiente. O peso registrado corresponde ao volume da amostra, ou ao volume de água deslocada no béquer, pois a densidade da água é igual a 1 g.cm^3 . Em seguida, as amostras foram colocadas em estufa a $105 \text{ }^\circ\text{C}$ para secar por pelo menos 48 horas. Depois de atingir o peso seco constante, as amostras foram pesadas. A densidade da madeira foi calculada pela divisão da massa seca pelo volume (g cm^{-3}) (Trugilho *et al.* 1990, Ziemińska *et al.*, 2015). A quantidade de água saturada foi calculada de acordo com a fórmula: $\text{WCSat (\%)} = 100 \times (\text{massa saturada} - \text{massa seca}) / \text{massa seca}$ (Borchert, 1994).

2.1.4 Anatomia do xilema

As amostras de caule coletadas foram amolecidas por cozimento em solução de água destilada e glicerina PA (1:1) por cerca de 40 horas (von Arx *et al.*, 2016). Posteriormente, secções transversais e longitudinais (30-35 μm) foram realizadas com o uso de micrótomo de deslize (Zeiss Hyrax S50). As secções foram clarificadas com hipoclorito de sódio (2%), lavadas em água destilada, coradas com safrablue (safranina 1% e azul de astra 1%) (Gerlach 1984), desidratadas em série etílica crescente e montadas em lâminas histológicas em verniz acrílico geral. Com auxílio do microscópio óptico (Leica DM400), acoplado com sistema de captura de imagem (câmera digital Leica DFC29) foram obtidas imagens das secções transversais (10x, 40x aumento) e longitudinais (100x aumento) para as análises da arquitetura hidráulica e atributos funcionais do xilema.

A descrição da arquitetura hidráulica da espécie foi baseada na *International Association of Wood Anatomists* (IAWA, 2007), os atributos hidráulicos foram mensurados utilizando o software *Image J* 1.44 (<http://rsb.info.nih.gov/ij>). As imagens das secções transversais foram usadas para calcular a densidade de vasos (N) por mm^2 , diâmetro médio dos vasos (d), área ocupada por parênquima (Ap), fibras (Af), vasos (Av) por mm^2 e índice de agrupamento dos vasos segundo Carlquist (1989), onde o número de grupos de vasos é dividido pelo número de vasos. O índice igual a 1 indica vasos exclusivamente solitários; quanto maior o índice, maior o grau de agrupamento de vasos. Medidas da densidade (Npit) e do diâmetro das pontoações (dpit) foram obtidas por meio das imagens de secções longitudinais.

2.1.5 Atributos funcionais do xilema

Para analisar a eficiência hidráulica do xilema foi calculada a condutividade hidráulica potencial (Kp), com base na lei de Hagen-Poiseuille (Zimmermann, 2002; Sterck *et al.*, 2008): $Kp = (\pi\rho w / 128\eta) \times VD \times D_h^4$, onde Kp representa a condutividade hidráulica potencial ($\text{Kg MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$), ρw é a densidade da água a 20°C (998.2 kg m^{-3}), η é a viscosidade da água a 20°C ($1.002 \cdot 10^{-3} \text{ pa s}^{-1}$), VD é a densidade do vaso e D_h é o diâmetro do vaso (m). Segundo Pooter *et al.* (2010), o diâmetro do vaso não corresponde a um círculo perfeito, então, foi necessário calcular o diâmetro de cada vaso e utilizar suas médias. O D_h foi calculado por meio da seguinte fórmula: $D_h = [(1/n) \sum_{i=1}^n d^4]^{1/4}$, onde n é o número de vasos e d representa o diâmetro dos vasos.

Para avaliar a segurança hidráulica do xilema foi calculada a resistência à implosão do vaso (Hacke e Sperry, 2001) e o índice de vulnerabilidade de ocorrência de embolismo (Carlquist, 1977). A resistência à implosão do vaso foi calculada por meio da fórmula: $R_i = (t/b)^2$, onde t representa a soma da espessura de parede de dois vasos adjacentes e b , o diâmetro máximo do vaso (Hacke e Sperry, 2001; Jacobsen *et al.*, 2007).

O índice de vulnerabilidade de ocorrência do embolismo foi calculado por meio da equação: $VI = DV/VD$, onde DV é o diâmetro médio do lúmen dos vasos (μm) e VD representa a densidade dos vasos (mm^2) (Carlquist, 1977; Reyes-Santamaria *et al.*, 2002).

2.1.6 Análises dos dados

Para verificar se os atributos hidráulicos diferiram entre as populações, foram realizadas análises de variância (Anova one-way) após testarmos a normalidade dos dados (teste Shapiro-Wilk) ou homoscedasticidade (teste de Levene). Para medir a plasticidade fenotípica dos traços foi calculado o índice de distância relativa de plasticidade (RDPI), proposto por Valladares *et al.* (2006). Para cada caractere foi construída uma matriz retangular (x_{ij}), onde i (linha) representa os tratamentos ambientais (cinco ambientes) e j (coluna) representa o número de indivíduos (5). Primeiramente, foi calculada a distância relativa ($d_{ij \rightarrow i'j'}$) entre os valores dos caracteres para cada par de indivíduos, onde i é diferente de i' (indivíduos em diferentes níveis de aridez). A distância relativa é dada por meio da diferença entre os valores absolutos ($x_{i'j'} - x_{ij}$) dividido pela soma desses valores ($x_{i'j'} + x_{ij}$).

$$RDPI = \sum(d_{ij \rightarrow i'j'} / (x_{i'j'} + x_{ij})) / n$$

n representa o número total de distância (5). Antes de montar a matriz, os pares de indivíduos foram randomizados. O RDPI varia de 0 (sem plasticidade) a 1 (plasticidade máxima).

Para testar se a plasticidade dos atributos hidráulicos foi explicada pelas variáveis ambientais relacionadas à disponibilidade de água, primeiro foi montada uma matriz de distância euclidiana com as variáveis Pr, ETP, Def, Um e IA das cinco áreas, cujos valores foram anteriormente padronizados por meio do Escore Z. Os valores das distâncias euclidianas representam a dissimilaridade abiótica entre os sites. Foram realizadas regressões para verificar qual modelo melhor explica a variação dos caracteres do xilema em função da dissimilaridade do ambiente. Foram realizadas regressões lineares simples quando os dados possuíam distribuição normal e regressões polinomiais para variáveis cujos dados não possuíam distribuição normal e os resíduos não apresentavam variação constante.

Foram realizadas análises de correlações para testar a relação entre as variáveis ambientais e os atributos hidráulicos. Antes foi testado a colinearidade entre as variáveis ambientais (Pr, ETP, Def, Um, IA) por meio de correlação de Spearman ($r_s \geq |0.7|$). Das variáveis colineares, foram mantidas as que possuem maior valor ecológico no que diz respeito ao estresse hídrico. A variável Pr apresentou colinearidade com Ia e a Um com o Def. Assim, foram escolhidas as variáveis IA, ETP e Def. Foram realizadas correlação de *Pearson* para dados com distribuição normal e de *Spearman* para não possuíam distribuição normal. As análises estatísticas foram realizadas nos *softwares* Past (Versão 3) e no R (Versão 3.1.0).

2.2 Resultados

2.2.1 Descrição anatômica e relações entre os atributos hidráulicos do xilema

O xilema secundário de *Aspidosperma pyrifolium* apresenta anéis de crescimento com limites distintos (marcados por uma ou duas camadas de parênquima axial) e porosidade difusa (Figura 2a). Os vasos apresentam-se, geralmente, solitários ou em grupos de dois ou três (Figura 2a), com índice de agrupamento dos vasos de 1.34. O parênquima axial é escasso, apresentando-se em faixas de uma ou duas camadas (Figura 2a). O parênquima radial é exclusivamente unisseriado (Figura 2b). As fibras apresentam-se associadas aos vasos e são do tipo libriformes (Figura 2b). Os vasos possuem pontoações guarnecidas (Figura 2c) e placa de perfuração simples (Figura 2d).

As análises de correlação entre os atributos hidráulicos do xilema de *A. pyrifolium* mostraram que WD apresentou relação negativa com a WCsat, Av, d e Kp, e relação positiva com Ri. WCsat foi positivamente relacionada com Av e Kp. Av teve relação positiva com d, kp e com dpit, e relação negativa com Af. Ap teve relação positiva com N e negativa Af. d apresentou relação negativa com N e positiva com Av. dpit foi negativamente relacionada com Af. Desconsideremos as correlações significativas entre variáveis dependentes, tais como Kp, d, N e VI. As análises de correlação entre os atributos hidráulicos do xilema de *A. pyrifolium* estão sumarizados na Tabela 1.

2.2.2 Atributos hidráulicos em função do gradiente de aridez

De acordo com as análises de variância, apenas um dos atributos analisados mostraram-se diferente entre as populações de *A. pyrifolium* do estudo. As populações não

apresentaram diferença quanto à WD ($F= 1.501$, $p>0.05$). A WCsat diferiu entre as populações, sendo os indivíduos do sítio mais árido os que apresentaram maior WCsat ($F= 13.19$, $p<0.001$), comparada aos de sítios menos árido. A proporção de vasos e fibras no tecido manteve-se constante entre as populações, pois não houve diferença na Av ($F=0.576$, $p>0.05$), Af ($F=0.576$, $p>0.05$) e Ap ($F=1.923$, $p>0.05$). Com relação às características de vasos, N e d não diferiram entre as populações do estudo. Apesar disso, os resultados apontam que existe uma tendência onde os indivíduos do site mais árido possuem maior d ($F= 1.137$, $p>0.05$). Não houve diferença também nos caracteres de pontoações: Npit ($F= 0.491$, $p>0.05$) e dpit ($F= 0.946$, $p>0.05$). Embora, não haja diferença significativa, os resultados apontam que existe uma tendência onde os indivíduos do site mais árido apresentam maior Kp ($F=1.257$, $p>0.05$). Os resultados mostraram que também não houve diferença quanto aos atributos que refletem segurança hidráulica, pois VI ($F=1.33$, $p>0.05$) e Ri ($F=0.373$, $p>0.05$) das populações foram semelhantes. Os valores médios dos atributos hidráulicos para as populações de cada área estão representados na Tabela 2.

Dos atributos hidráulicos analisados, seis apresentaram correlação com as variáveis abióticas IA, ETP e Def (Tabela 3). A WCsat apresentou relação negativa com o IA, e positiva com o Def, indicando que em regiões mais áridas, os indivíduos possuem maior quantidade de água saturada na madeira. Com o aumento de ETP, houve declínio de N e dpit e aumento de d e VI (Tabela 3). A Af apresentou relação positiva com o aumento do Def (Tabela 3).

2.2.3 Plasticidade dos atributos hidráulicos

Os IDPRs para os atributos do xilema analisados variaram de 0.08 a 0.21, mostrando que as populações foram pouco plásticas ao longo do gradiente de aridez (Tabela 4). O Kp foi o atributo que apresentou maior resposta plástica (0.21) enquanto a WD foi o atributo mais conservado (0.03), seguido do dpit (0.08).

A relação entre a plasticidade das características do xilema e às diferenças abióticas (IA, ETP, Prec, Um e Def) dos sites analisados, ocorreu apenas para Ri ($r^2= 0.48$, $p< 0.05$), evidenciando que quanto maior a distância abiótica entre as áreas, maior a plasticidade. As relações entre o índice de plasticidade dos demais atributos e a distância abiótica entre as áreas não foram significativas (Figura 3).

2.3 Discussão

O estudo da arquitetura hidráulica de *Aspidosperma pyrifolium* nos permite afirmar que as características intrínsecas do xilema (alta densidade de vasos, pontoações guarnecidas e com diâmetro pequeno e fibras associadas aos vasos) lhes confere um sistema hidráulico voltado para segurança. Nossos resultados indicaram que para essa espécie, os atributos do xilema possuem baixa plasticidade, sendo que apenas a plasticidade de Ri aumentou de acordo com o aumento da dissimilaridade abiótica. Todavia, pequenas diferenças evidenciadas na densidade (N) e no diâmetro dos vasos (d), no diâmetro das pontoações dos vasos (dpit), na área de fibra (Af), no índice de vulnerabilidade ao embolismo (VI) e no conteúdo saturado de água na madeira (WCsat) em relação as variações na disponibilidade hídrica (IA, ETP e Def), podem ser determinantes para os indivíduos lidarem com as demandas conflitantes entre segurança e eficiência hidráulica e, assim, favorecer a distribuição de *A. pyrifolium* ao longo do gradiente de aridez.

Com relação aos vasos, evidenciamos que o d aumentou e a N diminuiu com o gradiente de aridez. Outros estudos também encontraram variação em características dos vasos em resposta à disponibilidade de água. Para *Fagus sylvatica*, espécie comum nas florestas naturais da Europa Central, Schuldt *et al.* (2016) encontraram que o diâmetro médio do vaso diminuiu conforme aumento do nível de aridez, diferente do que observamos para *A. pyrifolium* no semiárido brasileiro. Por outro lado, para a espécie *Erica arborea* foi verificado a diminuição da densidade de vasos com a intensificação da aridez (Gea-Izquierdo *et al.*, 2013), corroborando com os nossos resultados. De modo geral, a presença de vasos mais largos propicia um aumento na condutividade hidráulica potencial (Kp) (Hacke e Sperry, 2001; Carvalho *et al.* 2015), necessária para manter a crescente demanda por água nas áreas com maior ETP. Embora a densidade dos vasos de *A. Pyrifolium* tenha diminuído com o aumento da aridez, essa espécie ainda mantém elevado número de vasos equiparando-se às ocorrentes em desertos da Austrália (Pr – 200 mm), como *Casuarina pinaster* C. A. Gardn. e *Eremophila latrobei* F. Muell (Carlquist, 1977). Essa característica pode aumentar a segurança hidráulica (Hacke e Sperry, 2001; Pfautsch, 2016), pois o grande número de vasos pode garantir a condução de água, mesmo se houver falha em parte destes (Carlquist 1975, De Micco e Aronne, 2012) em decorrência do aumento de aridez e diminuição da disponibilidade de água.

Adicionalmente ao d e a N de vasos, podemos assumir que o aumento da área de fibras nos indivíduos de *A. pyrifolium*, ocorrentes em áreas com maior déficit hídrico,

aumenta a segurança hidráulica da espécie. Essas fibras associadas aos vasos reforçam suas paredes aumentando a resistência mecânica e impedindo a implosão devido às pressões negativas (Jacobsen *et al.*, 2005; Jacobsen *et al.*, 2007). O baixo índice de vulnerabilidade apresentado por *A. pyrifolium* confirma a presença de um sistema hidráulico seguro, equiparando-se às plantas submetidas à seca extrema no deserto da Austrália, como *Hybarnhus auianiiacus* (F. Muell.) (Carlquist, 1977). Deste modo, as características do xilema discutidas acima confirmam a alta segurança no transporte de água em *A. pyrifolium*, o que permite suportar altas pressões negativas e manter a condução de água mesmo em áreas onde a disponibilidade de água é baixa e o índice de aridez se aproxima aos de desertos.

Ainda associado ao transporte e à segurança hidráulica, a presença de pontoações guarnecidas e extremamente estreitas nos vasos como observado em *A. Pyrifolium* pode lhe conferir aumento na segurança hidráulica. Vasos com pontoações guarnecidas e com pequeno diâmetro conferem maior segurança por possuir proteção contra estresses mecânicos e gerar menor risco de entrada de bolhas de ar nos vasos - cavitação (Zimmerman, 1983; Carlquist, 1988; Venturas *et al.*, 2017). Nosso estudo demonstrou que o diâmetro das pontoações diminui de acordo com o aumento do estresse hídrico, o que segundo Tyree e Sperry (1989) assegura àqueles indivíduos de regiões mais secas o transporte de água com menor risco de embolismo. Diante disso, considerando que o embolismo pela seca está diretamente associado às pontoações (Tyree e Sperry, 1989; Jansen *et al.*, 2009; Gleason *et al.*, 2016), podemos inferir que as características das pontoações de *A. Pyrifolium* e a variação no diâmetro dessas estruturas garantem a segurança no transporte de água nos indivíduos ao longo do gradiente de aridez.

Ao contrário do que esperávamos, evidenciamos que indivíduos de *A. pyrifolium* ocorrentes em áreas com maior ETP apresentaram características mais relacionadas com eficiência do que segurança hidráulica, tais como vasos mais largos e em menor densidade e maiores VI. Portanto, essas tênues alterações no xilema de *A. pyrifolium*, ao longo do gradiente de aridez, podem gerar maior eficiência no uso de água durante os curtos pulsos hídricos no semiárido. No entanto, alguns autores quando discutem o trade-off entre eficiência e segurança hidráulica propõem que características relacionadas à eficiência, tais como vasos mais largos poderiam comprometer a segurança hidráulica (Hacke e Sperry, 2001; Martinez-Vilalta *et al.*, 2012; Schuldt *et al.*, 2016). Todavia, o embolismo causado pela seca está relacionado com características das pontoações e não diretamente com as dimensões dos vasos (Zimmerman, 1983, Tyree e Sperry, 1989; Jansen *et al.*, 2009; Gleason *et al.*, 2016). Diante disso, sugere-se que o aumento da eficiência no transporte de água, conferido pelo

aumento do diâmetro do vaso, ocorre sem diminuir fortemente a segurança hidráulica. Corroborando esse pensamento, nossos dados mostraram que o aumento do diâmetro dos vasos de *A. pyriforme* foi associado à presença de pontuações extremamente estreitas e maiores áreas de fibras, características que conferem segurança (Tyree e Sperry, 1989; Jacobsen *et al.*, 2005). Além disso, de acordo com Gleason *et al.* (2016) em determinado nível de segurança, é esperado que a eficiência na condução de água seja maximizada a fim de aumentar o fitness da planta.

A alta Wcsat nos indivíduos de *A. pyriforme* das áreas mais secas demonstra maior acúmulo de água nas células do xilema, principalmente nos vasos, que pode contribuir para resistência ao embolismo e condutividade, mantendo a função do xilema mesmo sob condições de baixa disponibilidade de água no solo. Esse atributo tem importante papel na resistência ao embolismo, pois quando a disponibilidade hidráulica é baixa, a água acumulada é utilizada para manter as taxas de transpiração (Borchert, 1994; Scholz *et al.*, 2011; Hartzell, 2017) e minimizar as flutuações diárias da tensão no xilema (Goldstein *et al.*, 1998; Scholz *et al.*, 2011). Pineda-Garcia *et al.* (2013) e Oliveira *et al.* (2015) demonstraram que espécies com maior WCsat foram capazes de manter o potencial hídrico com menor variação mesmo com a redução de água no solo. Todavia, para um entendimento acurado sobre o papel da WCsat estudos sobre a capacitância hidráulica devem ser conduzidos.

Além das estratégias hidráulicas discutidas, *A. Pyriforme* é uma espécie decídua Oliveira *et al.* (2015) e a perda foliar é outra estratégia de resistência à seca que diminui a perda d'água por evapotranspiração e auxilia na sobrevivência de plantas durante o estresse hídrico (Scholz *et al.*, 2014; Pfautsch *et al.*, 2016). Diante disso, sugerimos que os ajustes no xilema anteriormente discutidos acoplado à deciduidade são essenciais para que essa espécie suporte altas pressões negativas e mantenha o transporte de água de forma segura independente do nível de aridez. Villar-Salvador *et al.* (1997) demonstraram que *Quercus ilex* apresentou estratégias de resistência semelhantes ao encontrado no nosso trabalho, em que variações do xilema e redução da área foliar determinaram o sucesso de distribuição dessa espécie ao longo de um gradiente de precipitação. Assim, propomos que ambas as estratégias, variações dos atributos do xilema e deciduidade, são importantes para explicar o padrão de distribuição de *A. Pyriforme* ao longo do gradiente de aridez no semiárido.

Adicionalmente às características do sistema hidráulico, a plasticidade de outros atributos morfológicos e/ou fisiológicos relacionadas ao uso de água, não abordadas nesse trabalho, poderia contribuir para explicar a resistência contra seca de plantas de regiões áridas e semiáridas. Por exemplo, características morfológicas, tais como área foliar e sistemas

subterrâneos podem contribuir para entender as respostas das plantas em função do déficit hídrico (DeLucia *et al.*, 2000; Padilha *et al.*, 2013; Rita *et al.*, 2016). Além disso, Grime e Mackey (2002) discutem que a plasticidade de características fisiológicas possui menor custo e proporcionam respostas mais rápidas. Assim, sugerimos futuras pesquisas que busquem investigar, de forma acoplada à anatomia do xilema, características morfológicas e fisiológicas relacionadas ao uso de água para melhor explicar o padrão de distribuição de espécies de regiões secas.

Em conclusão, as sutis alterações do xilema encontradas para *A. pyrifolium* são importantes para os indivíduos lidarem com o *trade-off* entre segurança e eficiência hidráulica e, assim, favorecer a distribuição dessa espécie ao longo do gradiente de aridez no semiárido brasileiro. Curiosamente, com o aumento da aridez, *A. pyrifolium* não investiu somente em características de segurança hidráulica, mas também em eficiência no transporte para maior proveito dos curtos pulsos hídricos característicos dessa região. Dessa forma, a compreensão das estratégias plásticas do xilema pode contribuir para o estudo da distribuição de espécies de ambientes semiáridos.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida a Silva M.S. e o Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPQ) pela bolsa de produtividade em Pesquisa concedida a Soares A.A. e Araújo F.S.

REFERÊNCIAS

- ALLEN, C. D. et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. **Forest Ecology and Management**, [s.l.], v. 259, n. 4, p. 660–684, fev. 2010.
- ANDEREGG, W. R.I., MEINZER, F. C. Wood anatomy and plant hydraulics in a changing climate. *In: Functional and ecological xylem anatomy*. Hacke, U. ed. Springer International Publishing: Switzerland. p. 235-253. 2015
- BEIKIRCHER, B.; MAYR, S. Intraspecific differences in drought tolerance and acclimation in hydraulics of *Ligustrum vulgare* and *Viburnum lantana*. **Tree Physiology**. [s.l.] v. 29, n. 6, p. 765–775, 2009.
- BORCHERT, R. Soil and Stem Water Storage Determine Phenology and Distribution of Tropical Dry Forest Trees. **Ecology**, [s.l.], v. 75, n. 5, p. 1437–1449, 1994.
- CARLQUIST, S. J. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. **American Journal of Botany**, Saint Louis, v. 64, n. 7, p. 887-896, 1977.
- CARLQUIST, S. J. **Comparative wood anatomy: systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood**. New York: Springer, 1988.
- CARLQUIST, S. How wood evolves: a new synthesis. **Botany**, [s.l.], v. 90, n. 10, p. 901–940, 2012.
- CARVALHO, E. C. D. et al. Hydraulic architecture of lianas in a semiarid climate: efficiency or safety? **Acta Botanica Brasilica**, Brasília, v. 29, n. 2, p. 198–206, 2015.
- CHAVE, J. et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, [s.l.], v. 12, n. 4, p. 351–366, 2009.
- COSME, L. H. M. et al. The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. **New Phytologist**, Lancaster, v. 215, n. 1, p. 113–125, 29 mar. 2017.
- D'ANGIOLELLA, G.L. B, VASCONCELOS VLD. BHÍDRICO GD 4.0-2004: planilha eletrônica para cálculo do balanço hídrico climatológico. **Revista Bahia Agrícola**, Bahia, v. 6, p. 14-16, 2004.
- DELUCIA, E. H.; MAHERALI, H.; CAREY, E. V. Climate-driven changes in biomass allocation in pines. **Global Change Biology**, [s.l.], v. 6, n. 5, p. 587–593, 2000.
- DEWITT, T.J., SCHEINER, S. M. **Phenotypic Plasticity: Functional and Conceptual Approaches**. Oxford Univ. Press: Oxford, 2004.
- DIAS, D.; MARENCO, R. Tree growth, wood and bark water content of 28 Amazonian tree species in response to variations in rainfall and wood density. **iForest - Biogeosciences and Forestry**, [s.l.], v. 9, n. 3, p. 445–451, 2016.

- DICKISON, W. **Integrative Plant Anatomy**. 1 ed. New York: Academic Press, 2000.
- ENGELBRECHT, B. M. J. et al. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. **Nature**, [s.l.], v. 447, n. 7140, p. 80–82, 2007.
- ENGELBRECHT, B. M. J. Forests on the brink, [s.l.], 491, n. 7426, p. 675–676, 2012.
- FONTI, P.; JANSEN, S. Xylem plasticity in response to climate. **New Phytologist**, Lancaster, v. 195, n. 4, p. 734–736, 2012.
- GERLACH, D. **Botanische Mikrotechnik**. Stuttgart, Georg Thieme Verlag. 1984.
- GEA-IZQUIERDO, G. et al. Xylem Adjustment in Erica Arborea to Temperature and Moisture Availability in Contrasting Climates. **IAWA Journal**, [s.l.], v. 34, n. 2, p. 109–126, 2013.
- GLEASON, S. M. et al. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. **New Phytologist**, Lancaster, v. 209, n. 1, p. 123–136, 2015.
- GRIME, J. P.; MACKEY, J. M. L. The role of plasticity in resource capture by plants. **Evolutionary Ecology**, [s.l.], v. 16, n. 3, p. 299–307, 2002.
- GROSSIORD, C. et al. Precipitation, not air temperature, drives functional responses of trees in semi-arid ecosystems. **Journal of Ecology**, [s.l.], v. 105, n. 1, p. 163–175, 2016.
- HACKE, U. G.; SPERRY, J. S. Functional and ecological xylem anatomy. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, [s.l.], v. 4, n. 2, p. 97–115, 2001.
- HARTZELL, S.; BARTLETT, M. S.; PORPORATO, A. The role of plant water storage and hydraulic strategies in relation to soil moisture availability. **Plant and Soil**, [s.l.], v. 419, n. 1–2, p. 503–521, 2017.
- IAWA Committe. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. **IAWA Bulletin**, [s.l.], v. 10, p. 219–332. 1989.
- IPCC, 2013: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1535 pp.
- JACOBSEN, A. L. et al. Do Xylem Fibers Affect Vessel Cavitation Resistance? **Plant Physiology**, [s.l.], v. 139, n. 1, p. 546–556, 2005.
- JACOBSEN, A. L. et al. CAVITATION RESISTANCE AMONG 26 CHAPARRAL SPECIES OF SOUTHERN CALIFORNIA. **Ecological Monographs**, [s.l.], v. 77, n. 1, p. 99–115, 2007.

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

JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique**. McGrawHill Book Co. Inc., New York, 523p. 1940.

KREFT, H.; JETZ, W. Global patterns and determinants of vascular plant diversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [s.l.], v. 104, n. 14, p. 5925–5930, 2007.

LANDE, R. Evolution of phenotypic plasticity in colonizing species. **Molecular Ecology**, [s.l.], v. 24, n. 9, p. 2038–2045, 2015.

LI, S. et al. Intervessel pit membrane thickness as a key determinant of embolism resistance in angiosperm xylem. **IAWA Journal**, [s.l.], v. 37, n. 2, p. 152–171, 2016.

LIU, J.; NOSHIRO, S. Lack of latitudinal trends in wood anatomy of *Dodonaea viscosa* (Sapindaceae), a species with a worldwide distribution. **American Journal of Botany**, Saint Louis, v. 90, n. 4, p. 532–539, 2003.

MANZONI, S. et al. Hydraulic limits on maximum plant transpiration and the emergence of the safety-efficiency trade-off. **New Phytologist**, Lancaster, v. 198, n. 1, p. 169–178, 2013.

MARKESTEIJN, L.; POORTER, L. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. **Journal of Ecology**, [s.l.], v. 97, n. 2, p. 311–325, 2009.

MARKESTEIJN, L. et al. Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. **Plant, Cell & Environment**, [s.l.], v. 34, n. 1, p. 137–148, 2010.

MARTÍNEZ-VILALTA, J. et al. Xylem hydraulic properties of roots and stems of nine Mediterranean woody species. **Oecologia**, [s.l.], v. 133, n. 1, p. 19–29, 2002.

MCDOWELL, N. et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? **New Phytologist**, Lancaster, v. 178, n. 4, p. 719–739, 2008.

MORO, M. F. et al. A catalogue of the vascular plants of the Caatinga Phytogeographical Domain: a synthesis of floristic and phytosociological surveys. **Phytotaxa**, Auckland, v. 160, n. 1, p. 1, 2014.

MORO, M. F. et al. The Role of Edaphic Environment and Climate in Structuring Phylogenetic Pattern in Seasonally Dry Tropical Plant Communities. **PLOS ONE**, San Francisco, v. 10, n. 3, p. e0119166, 2015.

NICOTRA, A. B. et al. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. **Trends in Plant Science**, [s.l.], v. 15, n. 12, p. 684–692, 2010.

PENNINGTON, R. T.; LAVIN, M.; OLIVEIRA-FILHO, A. Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, [s.l.], v. 40, n. 1, p. 437–457, 2009.

PFAUTSCH, S. et al. Climate determines vascular traits in the ecologically diverse genus *Eucalyptus*. **Ecology Letters**, [s.l.], v. 19, n. 3, p. 240–248, 2016.

PINEDA-GARCÍA, F.; PAZ, H.; MEINZER, F. C. Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. **Plant, Cell & Environment**, [s.l.], v. 36, n. 2, p. 405–418, 2012.

POORTER, L. et al. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. **New Phytologist**, Lancaster, v. 185, n. 2, p. 481–492, 2009.

PULLIAM, H. R. On the relationship between niche and distribution. **Ecology Letters**, [s.l.], v. 3, n. 4, p. 349–361, 2000.

REYES-SANTAMARÍA, I. et al. Xylem conductivity and vulnerability in cultivars and races of avocado. **Scientia Horticulturae**, [s.l.], v. 92, n. 2, p. 97–105, 2002.

RITA, A. et al. Interpreting the Climatic Effects on Xylem Functional Traits in Two Mediterranean Oak Species: The Role of Extreme Climatic Events. **Frontiers in Plant Science**, [s.l.], v. 7, 2016.

RODAL, M.J.N. **Fitosociologia da vegetação arbustivo-arbórea em quatro áreas de caatinga em Pernambuco**. 1992. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 1992.

RODRIGUES, P. et al. Climate change effects on the geographic distribution of specialist tree species of the Brazilian tropical dry forests. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 75, n. 3, p. 679–684, 2015.

SALGADO, E. V. et al. Rainfall patterns and the contribution of litter in the caatinga dry tropical forest. **Revista Ciência Agronômica**, Fortaleza, v. 46, n. 2, 2015.

SCHOLZ, F.G., et al. Hydraulic Capacitance: Biophysics and Functional Significance of Internal Water Sources in Relation to Tree Size. In: Meinzer FC et al. (eds.), **Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function**, *Tree Physiology* 4. Springer, 2011

SCHOLZ, A. et al. How drought and deciduousness shape xylem plasticity in three Costa Rican woody plant species. **IAWA Journal**, [s.l.], v. 35, n. 4, p. 337–355, 2014.

SCHULDT, B. et al. How adaptable is the hydraulic system of European beech in the face of climate change-related precipitation reduction? **New Phytologist**, Lancaster, v. 210, n. 2, p. 443–458, 2015.

SKELTON, R. P.; WEST, A. G.; DAWSON, T. E. Predicting plant vulnerability to drought in biodiverse regions using functional traits. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [s.l.], v. 112, n. 18, p. 5744–5749, 2015.

SPERRY, J. S.; HACKE, U. G. Analysis of circular bordered pit function I. Angiosperm vessels with homogenous pit membranes. **American Journal of Botany**, Saint Louis, v. 91, n. 3, p. 369–2004.

SPERRY, J. S.; MEINZER, F. C.; MCCULLOH, K. A. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. **Plant, Cell & Environment**, [s.l.], v. 31, n. 5, p. 632–645, 2008.

STERCK, F. J. et al. Persisting soil drought reduces leaf specific conductivity in Scots pine (*Pinus sylvestris*) and pubescent oak (*Quercus pubescens*). **Tree Physiology**, [s.l.], v. 28, n. 4, p. 529–536, 2008.

SULTAN, S. E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. **Trends in Plant Science**, [s.l.], v. 5, n. 12, p. 537–542, 2000.

TYREE, M. T.; EWERS, F. W. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. **New Phytologist**, Lancaster, v. 119, n. 3, p. 345–360, 1991.

TYREE, M.T., ZIMMERMANN, M.H. **Xylem structure and the ascent of sap**, 2nd ed. Berlin: Springer, 2002.

TRUGILHO, P. F. et al. Comparação de métodos de determinação da densidade básica em Madeira. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 20, n. 0, p. 307–319, 1990.

UNEP. United Nations Environment Programme. **World Atlas of Desertification**. Londres: UNEP/Edward Arnold, 1992.

United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO). **Map of the world distribution of arid regions: Map at scale 1:25,000,000 with explanatory note**. MAB Technical Notes 7, UNESCO, Paris. 1979.

VALLADARES, F.; GIANOLI, E.; GÓMEZ, J. M. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. **New Phytologist**, Lancaster, v. 176, n. 4, p. 749–763, 2007.

SANCHEZ-GOMEZ, D.; VALLADARES, F.; ZAVALA, M. A. Functional traits and plasticity in response to light in seedlings of four Iberian forest tree species. **Tree Physiology**, [s.l.], v. 26, n. 11, p. 1425–1433, 2006.

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

VILLAR-SALVADOR, P. et al. Stem xylem features in three *Quercus* (Fagaceae) species along a climatic gradient in NE Spain. **Trees**, [s.l.], v. 12, n. 2, p. 90–96, 1997.

VON ARX, G.; ARCHER, S. R.; HUGHES, M. K. Long-term functional plasticity in plant hydraulic architecture in response to supplemental moisture. **Annals of Botany**, [s.l.], v. 109, n. 6, p. 1091–1100, 2012.

VON ARX, G. et al. Quantitative Wood Anatomy—Practical Guidelines. **Frontiers in Plant Science**, [s.l.], v. 7, 2016.

WELLSTEIN, C. et al. Intraspecific phenotypic variability of plant functional traits in contrasting mountain grasslands habitats. **Biodiversity and Conservation**, [s.l.], v. 22, n. 10, p. 2353–2374, 2013.

ZIEMIŃSKA, K. et al. Fibre wall and lumen fractions drive wood density variation across 24 Australian angiosperms. **AoB PLANTS**, [s.l.], v. 5, 2013.

ZIMMERMANN, U. et al. What are the driving forces for water lifting in the xylem conduit? **Physiologia Plantarum**, [s.l.], v. 114, n. 3, p. 327–335, 2002.

ZHU, S.-D. et al. Different hydraulic traits of woody plants from tropical forests with contrasting soil water availability. **Tree Physiology**, [s.l.], v. 37, n. 11, p. 1469–1477, 2017.

APÊNDICE A – TABELAS

Tabela 1. Correlações de Pearson entre os atributos hidráulicos de *Aspidosperma pyrifolium*. Densidade da madeira (WD), Quantidade de água saturada (WCsat), área de vasos (Av), área de fibras (Af), área de parênquima (Ap), densidade de vasos (N), diâmetro médio do vaso por mm² (d), densidade de pontoações (Npit), diâmetro médio das pontoações por mm² (dpit), condutividade hidráulica potencial (Kp), índice de vulnerabilidade (VI), resistência à implosão do vaso (Ri). Foram realizadas correlações de *Spearman* entre VI e os demais atributos. Asteriscos representam nível de significância (* p<0.05, ** p <0.001). ns = não significativo.

	WD	WCsat	Av	Ap	Af	N	d	Npit	dpit	Kp	VI
WCsat	-0.611*										
Av	-0.518**	0.479*									
Ap	-0.050 ^{ns}	0.031 ^{ns}	-0.001 ^{ns}								
Af	0.239 ^{ns}	0.061 ^{ns}	-0.581**	-0.599**							
N	0.161 ^{ns}	0.003 ^{ns}	0.015 ^{ns}	0.466*	-0.313 ^{ns}						
d	-0.420*	0.298 ^{ns}	0.718**	-0.368 ^{ns}	-0.192 ^{ns}	-0.642**					
Npit	0.061 ^{ns}	0.049 ^{ns}	-0.013 ^{ns}	-0.240 ^{ns}	0.126 ^{ns}	-0.154 ^{ns}	0.145 ^{ns}				
dpit	-0.095 ^{ns}	0.183 ^{ns}	0.475*	0.227 ^{ns}	-0.443*	0.265 ^{ns}	0.189 ^{ns}	-0.363 ^{ns}			
Kp	-0.513**	0.416*	0.768**	-0.201 ^{ns}	-0.214 ^{ns}	-0.423*	0.862**	0.112 ^{ns}	0.070 ^{ns}		
VI	-0.360 ^{ns}	0.163 ^{ns}	0.352 ^{ns}	-0.275 ^{ns}	-0.096 ^{ns}	-0.857**	0.860**	0.055 ^{ns}	-0.020 ^{ns}	0.607**	
Ri	0.413	-0.314 ^{ns}	-0.164 ^{ns}	-0.135 ^{ns}	0.067 ^{ns}	0.161 ^{ns}	-0.027 ^{ns}	0.153 ^{ns}	0.022 ^{ns}	-0.182 ^{ns}	-0.110 ^{ns}

Fonte: elaborado pelo autor.

Tabela 2. Atributos hidráulicos de *Aspidosperma pyrifolium* por área. Densidade da madeira (WD), Quantidade de água saturada (WCsat), área de vasos (Av), área de fibras (Af), área de parêquima (Ap), densidade de vasos (N), diâmetro médio do vaso por mm² (d), densidade de pontoações (Npit), diâmetro médio das pontoações por mm² (dpit), condutividade hidráulica potencial (Kp), índice de vulnerabilidade (VI), resistência à implosão do vaso (Ri). ± (desvio padrão). F= valor do teste da análise de variância. Nível de significância = p<0.05

Atributos hidráulicos	Sobral	Pentecoste	Jaguaribe	Tauá	Irauçuba	F	P
WD (g cm ⁻³)	0.66 ± 0.02	0.67 ± 0.04	0.65 ± 0.02	0.69 ± 0.05	0.64 ± 0.05	1.50	0.239
WCsat (%)	53.05±2.51	63.11±10.66	76.05±5.16	63.74±9.60	90.40±12.32	13.19	>0.0001
Av (%)	21.7±2.9	21.2± 3.8	22.9 ± 3.7	22.3 ± 4.6	24.5 ± 3.4	0.576	0.683
Ap (%)	10.3 ± 2.3	9.2 ± 1.4	11.3 ± 1.3	12.3 ± 2.4	10.1 ± 2.1	1.923	0.145
Af (%)	54.9 ± 4.3	60.9 ± 2.6	54.7 ± 5.4	53.8 ± 6.7	59.3 ± 5.9	1.883	0.152
N (mm ⁻²)	250.9±37.7	323.6± 25.3	299.6 ±29.9	331.4±63.1	281.0 ± 57.2	2.622	0.065
d (µm)	31.9 ± 3.7	28.5± 3.3	30.2 ± 3.2	28.4 ± 3.9	31.7 ± 3.2	1.137	0.367
Npit (mm ⁻²)	59700.0 ± 20813.5	52791.9 ± 7727.1	58911.8 ± 10021.0	62614.5± 16050.1	63718.5± 8739.2	0.50	0.742
dpit (µm)	2.88 ± 0.16	3.1 ± 0.06	3.08 ± 0.36	3.11 ± 0.17	3.03 ± 0.21	0.94	0.458
Kp (Kgm ⁻¹ s ⁻¹)	10.3 ± 3.5	7.4 ± 3.0	7.7 ± 1.1	8.6 ± 4.4	11.4 ± 4.2	1.257	0.319
VI	0.13 ± 0.04	0.09 ± 0.01	0.12 ± 0.06	0.09 ± 0.03	0.12 ± 0.03	1.33	0.293
Ri	0.03 ± 0.01	0.02 ± 0.01	0.03 ± 0.00	0.03 ± 0.01	0.02 ± 0.004	0.373	0.824

Fonte: elaborada pelo autor

Tabela 3. Correlações de *Pearson* entre as variáveis abióticas IA (Índice de aridez), ETP (evapotranspiração) e Def (déficit hídrico) e os atributos hidráulicos de *Aspidosperma pyrifolium*. Densidade da madeira (WD), Quantidade de água saturada (WCsat), área de vasos (Av), área de fibras (Af), área de parênquima (Ap), densidade de vasos (N), diâmetro médio do vaso por mm² (d), densidade de pontoações (Npit), diâmetro médio das pontoações por mm² (dpit), condutividade hidráulica potencial (Kp), índice de vulnerabilidade (VI), resistência à implosão do vaso (Ri). Para as correlações entre ETP e os atributos hidráulicos foram realizados teste de correlação de *Spearman*. Nível de significância = p<0.05.

Atributos Hidráulicos	IA		ETP		Def	
	r	P	r	p	R	P
WD (g cm ⁻³)	0.04	0.87	-0.36	0.08	-0.20	0.31
WCsat (%)	-0.70	< 0.0001	0.02	0.91	0.59	<0.001
Av (%)	-0.23	0.27	0.06	0.77	-0.37	0.06
Af (%)	-0.05	0.79	0.22	0.28	0.44	<0.05
Ap (%)	-0.16	0.43	-0.20	0.33	-0.37	0.07
N (mm ⁻²)	-0.14	0.48	-0.70	<0.001	-0.15	0.48
d (µm)	-0.01	0.97	0.43	<0.05	0.13	0.52
Npit (mm ⁻²)	-0.29	0.16	-0.01	0.95	0.05	0.80
dpit (µm)	-0.23	0.26	-0.42	<0.05	0.05	0.80
Kp (Kg m ⁻¹ s ⁻¹)	-0.10	0.60	0.17	0.40	0.12	0.53
VI	0.02	0.93	0.49	<0.05	0.05	0.79
Ri	-0.01	0.97	-0.14	0.50	-0.25	0.22

Fonte: elaborada pelo autor.

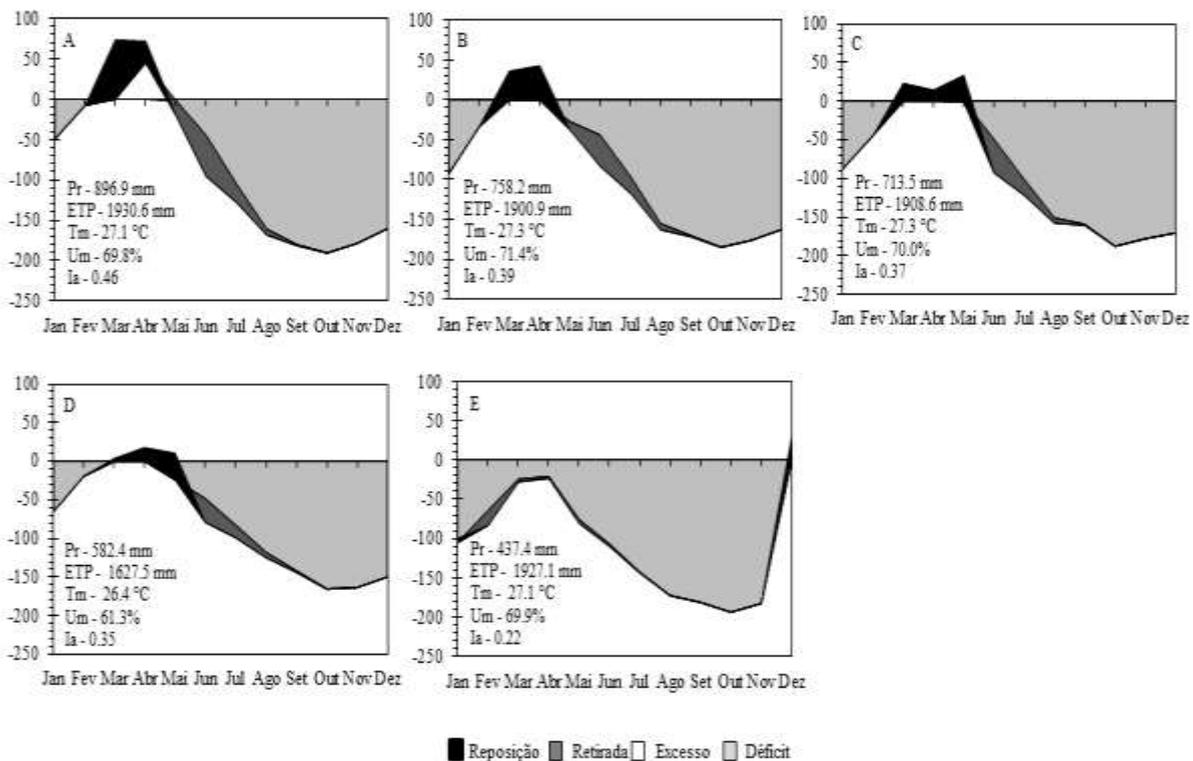
Tabela 4. Índice de distância relativa de plasticidade (RDPI) dos atributos hidráulicos de *Aspidosperma pyrifolium*. Densidade da madeira (WD), Quantidade de água saturada (WCsat), área de vasos (Av), área de fibras (Af), área de parênquima (Ap), densidade de vasos (N), diâmetro médio do vaso por mm² (d), densidade de pontoações (Npit), diâmetro médio das pontoações por mm² (dpit), condutividade hidráulica potencial (Kp), índice de vulnerabilidade (VI), resistência à implosão do vaso (Ri).

Atributo Anatômico	RDPI
WD (g cm ⁻³)	0.03
WCsat (%)	0.13
Av (%)	0.09
Ap (%)	0.11
Af (%)	0.06
N (mm ⁻²)	0.09
d (µm)	0.07
Npit (mm ⁻²)	0.13
dpit (µm)	0.08
Kp (Kg m ⁻¹ s ⁻¹)	0.21
VI	0.17
Ri	0.12

Fonte: elaborada pelo autor

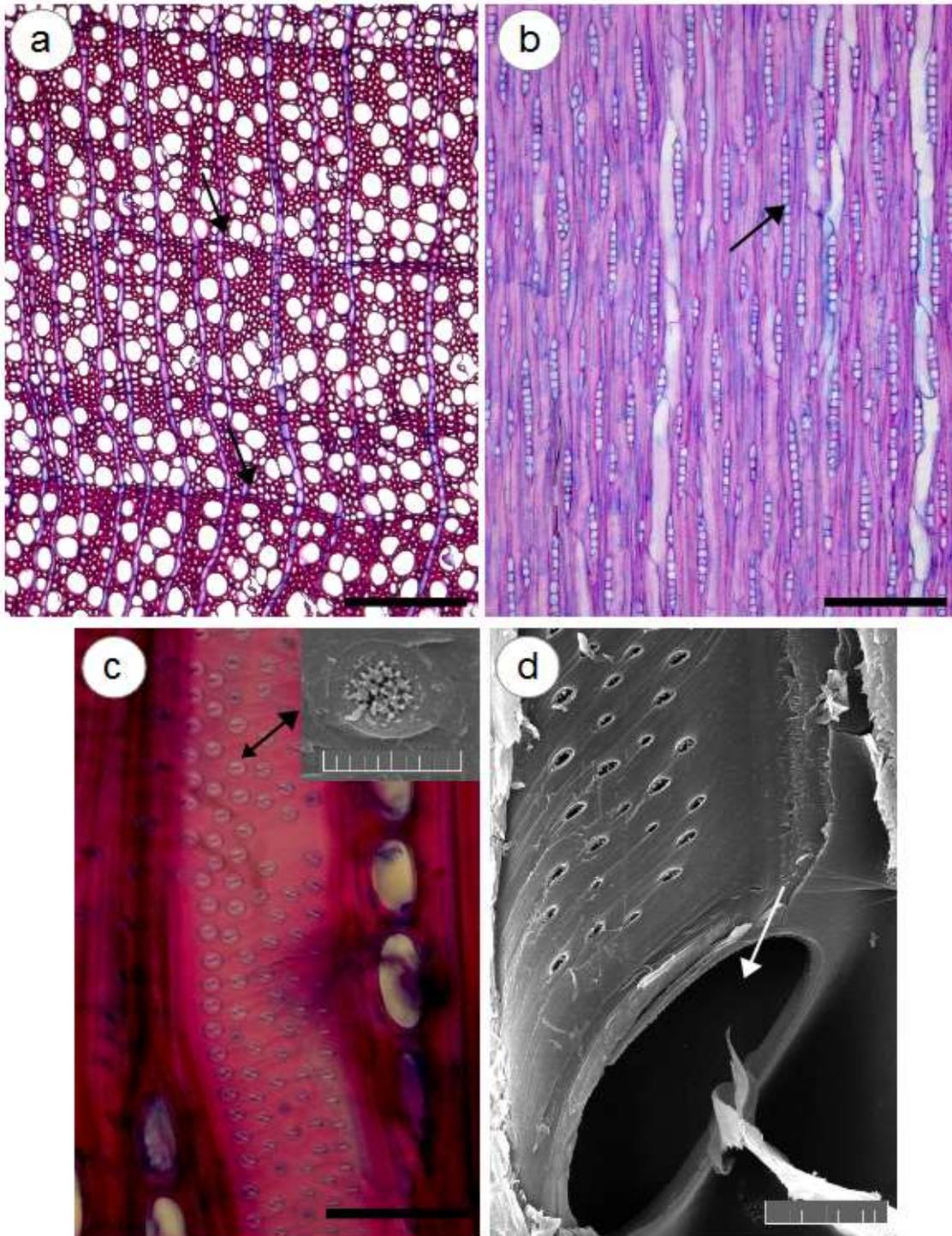
APÊNDICE B – FIGURAS

Figura 1 Balanço hídrico climático das áreas do estudo: a) Sobral-CE, b) Pentecoste-CE, c) Jaguaribe-CE, d) Tauá-CE, e) Irauçuba-CE. Pr – Precipitação total anual, ETP – Evapotranspiração anual, TM – Temperatura média anual, Um – Umidade relativa do ar, IA – índice de aridez. Dados históricos de 1974 a 2016, oriundos da FUNCEME (Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos). (BHídrico GD 4.0 – 2004; D'Angiolella and Vasconcellos, 2004).



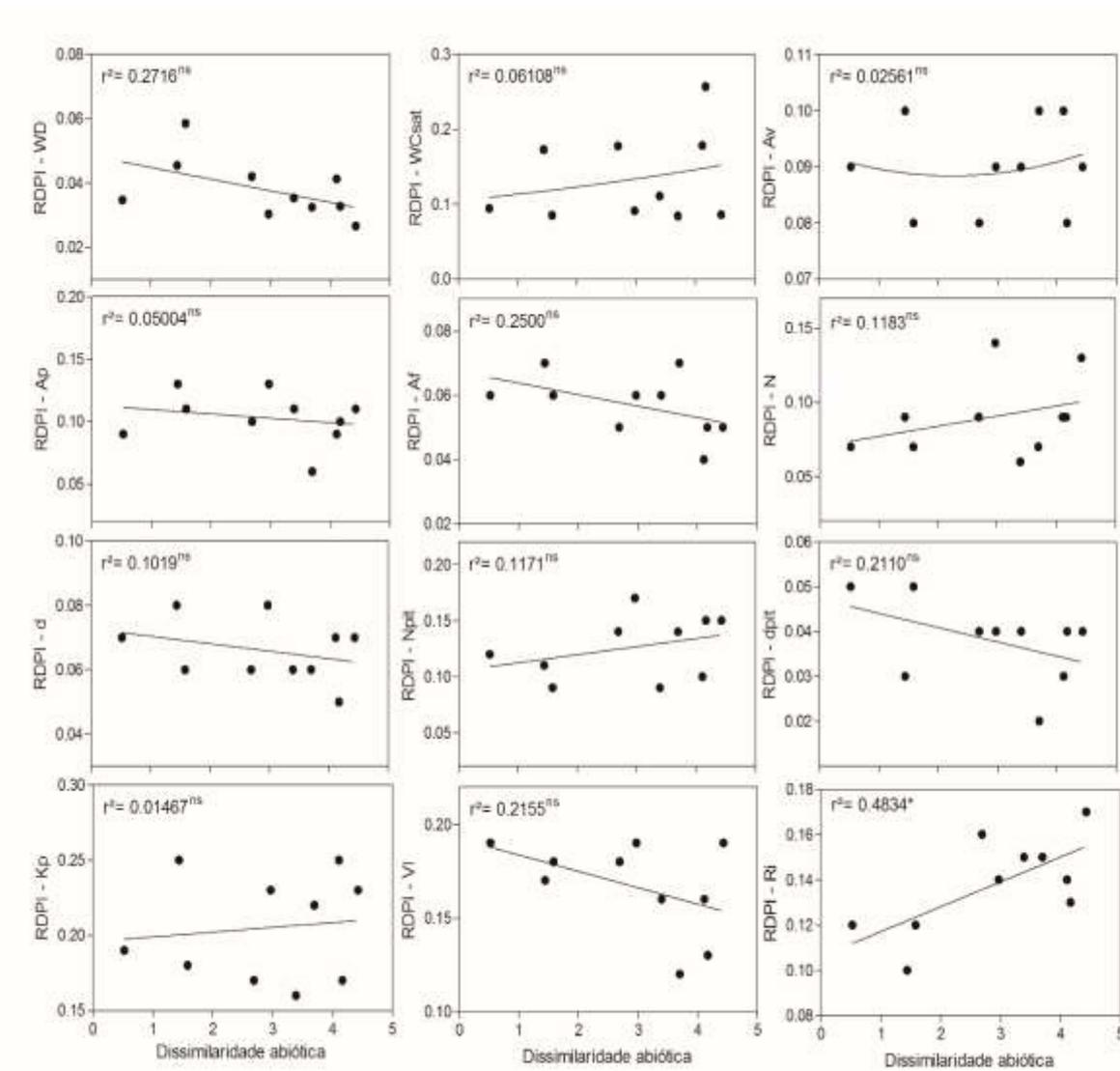
Fonte: elaborada pelo autor

Figura 2. Xilema secundário de *Aspidosperma pyriformium*, a) secção transversal evidenciando os anéis de crescimento (setas) e porosidade difusa, b) secção longitudinal mostrando raios unisseriados (seta), c) secção longitudinal do vaso com detalhe da pontuação guarnecida no canto direito (seta), d) vaso com placa de perfuração simples (seta branca). Barra = 250 μm (a e b); 25 μm (c - detalhe = 5 μm); 10 μm (d).



Fonte: elaborada pelo autor

Figura 3. Análises de regressão entre a plasticidade dos atributos hidráulicos de *A.pyrifolium* e a dissimilaridade entre as variáveis abióticas dos sites. RDPI - Índice de distância relativa de plasticidade. Densidade da madeira (WD), Quantidade de água saturada (WCsat), área de vasos (Av), área de fibras (Af), área de parênquima (Ap), densidade de vasos (N), diâmetro médio do vaso por mm² (d), densidade de pontoações (Npit), diâmetro médio das pontoações por mm² (dpit), condutividade hidráulica potencial (Kp), índice de vulnerabilidade (VI), resistência à implosão do vaso (Ri).



Fonte: elaborada pelo autor.