



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”

Campus de Botucatu

ÍCARO RENÃ ALVES MOUREIRA NERY

**EFEITO DA DISPONIBILIDADE DE ÁGUA NO XILEMA SECUNDÁRIO E
LATICÍFEROS EM PLANTAS JOVENS DE SERINGUEIRA [*Hevea brasiliensis*
(Willd. ex A. Juss.) Müell. Arg.]**

Botucatu

2020

ÍCARO RENÃ ALVES MOUREIRA NERY

**EFEITO DA DISPONIBILIDADE DE ÁGUA NO XILEMA SECUNDÁRIO E
LATICÍFEROS EM PLANTAS JOVENS DE SERINGUEIRA [*Hevea brasiliensis*
(Willd. ex A. Juss.) Müell. Arg.]**

Dissertação apresentada à Faculdade de Ciências Agronômicas da Unesp Campus de Botucatu, para obtenção do título de Mestre em Ciência Florestal.

Orientador: Carmen Regina Marcati

Coorientador: Matheus Peres Chagas

Botucatu

2020

N456e

Nery, Ícaro Renã Alves Moureira

Efeito da disponibilidade de água no xilema secundário e laticíferos em plantas jovens de seringueira [*Hevea brasiliensis* (Wild. ex A. Juss.) Müell. Arg.] / Ícaro Renã Alves Moureira Nery. -- Botucatu, 2020
65 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),
Faculdade de Ciências Agrônômicas, Botucatu

Orientadora: Carmen Regina Marcati

Coorientador: Matheus Peres Chagas

1. Anatomia Vegetal. 2. Madeira Anatomia. 3. Seringueira. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca da Faculdade de Ciências Agrônômicas, Botucatu. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

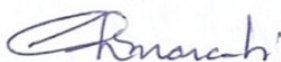
TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: EFEITO DA DISPONIBILIDADE DE ÁGUA NO XILEMA SECUNDÁRIO E LATICÍFEROS EM PLANTAS JOVENS DE SERINGUEIRA [*Hevea brasiliensis* (Wild. ex Adr. de Juss.) Muell Arg.]

AUTOR: ÍCARO RENÃ ALVES MOUREIRA NERY

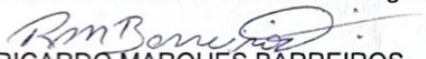
ORIENTADORA: CARMEN REGINA MARCATI

COORDENADOR: MATHEUS PERES CHAGAS

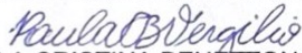
Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre em CIÊNCIA FLORESTAL, pela Comissão Examinadora:



Prof.^a Dr.^a CARMEN REGINA MARCATI
Ciência Florestal / Faculdade de Ciências Agrônômicas de Botucatu - UNESP



Prof. Dr. RICARDO MARQUES BARREIROS
Coordenadoria Executiva / UNESP - Campus de Itapeva



Dr.^a PAULA CRISTINA BENÉTTON VERGILIO
Bauru/SP / .

Botucatu, 31 de janeiro de 2020

Agradecimentos

À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudos concedida.

À Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), em especial ao Departamento de Ciências Florestais e ao Laboratório de Anatomia da Madeira, pela estrutura física que permitiu o desenvolvimento desta pesquisa.

À Professora Dra. Carmen Regina Marcati, que me acolheu em um momento difícil e me orientou durante esta caminhada. *Carmen, serei sempre grato, meu mais sincero obrigado!*

Ao Professor Dr. Matheus Peres Chagas, da Universidade Federal de Goiás, que coorientou este trabalho e sanou várias dúvidas. *Muito obrigado!*

Ao Professor Dr. Rafael Tassinari, da Universidade Federal de Goiás, que auxiliou na parte estatística deste trabalho. *Agradeço!*

Aos meus pais, Altamiro e Dalcy, pela força, suporte e amor incondicionais.

Aos meus irmãos, Glauber e Lucas.

Ao Lucas B. Viégas, pelas plantas utilizadas neste estudo.

À Liliane, técnica do Laboratório de Anatomia da Madeira, pelos ensinamentos durante o processamento do material e confecção das lâminas histológicas.

Aos amigos que o Laboratório de Anatomia me trouxe e que tanto me ajudaram. *Ricardo e Paula, sem vocês tudo teria sido mais difícil. Muito obrigado pelos ensinamentos, pela paciência e pelo companheirismo.*

Aos amigos que a cidade de Botucatu me deu: Cristiane, Laryssa, Jéssica, Letícia e Danielle. Obrigado por cada momento em que estivemos juntos.

À minha mais que amiga, Anny Mery, a quem conheci em 2014 nos Estados Unidos, e nos reencontramos novamente em 2017, como estudantes de pós-graduação na mesma universidade. *Migs, caminhamos juntos nessa jornada e foi lindo, muito obrigado por tudo!*

Ao meu namorado, Francisco, que também esteve comigo nessa jornada e eu não poderia deixar de agradecer.

A todos que, de forma direta ou indireta, contribuíram para a realização deste trabalho.

Muito obrigado!

Ícaro Renã Alves Moureira Nery

RESUMO

A anatomia dos tecidos vasculares secundários e das estruturas secretoras, tais como os laticíferos, varia em função de fatores ambientais e genéticos. Restrições na disponibilidade de água para as plantas podem acarretar alterações nas características anatômicas do xilema secundário e na estrutura e densidade dos laticíferos. Em um cenário de mudanças climáticas e diante de previsões de intensificação dos períodos de seca, entender o efeito da falta de água no xilema secundário e em laticíferos, torna-se importante para compreender os mecanismos de adaptação e sobrevivência das plantas frente a essas variações. Desta forma, tivemos como objetivo responder como diferentes tratamentos de disponibilidade de água poderiam afetar as características anatômicas do xilema secundário, e características estruturais, de densidade e proporção de laticíferos em *Hevea brasiliensis*, espécie nativa da Amazônia brasileira, importante econômica e culturalmente. Estudamos 24 plantas jovens de *Hevea brasiliensis* (clone GT1), seis por tratamento, com aproximadamente três meses e meio de idade. Estas cresceram por cerca de 10 meses sob influência de quatro diferentes tratamentos, onde foram aplicadas, diariamente, as seguintes lâminas d'água: T1 = 7,7 mm; T2 = 10,7 mm; T3 = 14,2 mm e T4 = 16,9 mm. Destas plantas, coletamos seções do caule a 5 cm de altura de seu colo. Processamos o caule de cada uma das plantas segundo técnicas usuais em anatomia vegetal, as quais possibilitaram estudar as diferenças nas características anatômicas do xilema secundário e de laticíferos em *Hevea brasiliensis*. Utilizamos análise de variância e teste Tukey com alfa de 5% para comparar as variáveis quantitativas entre os tratamentos. Em uma segunda abordagem dos dados, realizamos análise de correlação de Pearson, considerando apenas as variáveis significativas pelo teste Tukey. Das 23 características avaliadas, seis variaram com os tratamentos de disponibilidade de água, a saber: comprimento das fibras libriformes, proporção de fibras libriformes e gelatinosas, densidade e agrupamento de vasos e densidade de laticíferos. Com maior lâmina d'água observamos maior comprimento de fibras libriformes, as quais estavam presentes em menor proporção, maior proporção de fibras gelatinosas, menor densidade e agrupamento de vasos e maior densidade de laticíferos. A maior disponibilidade de água favoreceu o comprimento das fibras libriformes, pois as células iniciais cambiais

do câmbio vascular estavam em maior turgor hídrico. A maior proporção de fibras libriformes observada no xilema secundário das plantas de tratamentos de menor lâmina d'água forma um mecanismo de resistência contra a implosão de vasos, permitindo maior segurança da condução de água. A presença de fibras gelatinosas em *H. brasiliensis* é uma característica comum à espécie, e como estas desempenham função de armazenamento de água, sua maior proporção nos tratamentos de maior disponibilidade hídrica indica maiores reservas para suprimento de necessidades do vegetal relacionadas ao crescimento. A maior densidade e agrupamento de vasos, observados em tratamentos de menor disponibilidade de água, permite vias de transporte de água, mesmo em casos de falhas hidráulicas. A presença de parênquima com septos é uma característica nunca antes descrita para a espécie. A maior densidade de laticíferos com aumento do recurso hídrico pode indicar mecanismo de defesa da espécie contra herbivoria e também maior produção em látex. As características qualitativas também foram avaliadas, entretanto, não variaram, sendo idênticas estatisticamente, entre os tratamentos. As variações ou ajustes anatômicos observados são respostas das plantas em função das diferentes lâminas d'água aplicadas, refletindo as tendências ecológicas que ocorrem nos diferentes ambientes. Características anatômicas que não variaram significativamente entre os tratamentos são conservativas para as plantas jovens de *H. brasiliensis*.

Palavras-chave: Anatomia da madeira de *H. brasiliensis* (seringueira). Adaptações anatômicas. Proporção celular. Parênquima septado. Densidade de laticíferos. Produção de látex.

ABSTRACT

The anatomy of the secondary plant tissues and secretory structures such as laticifers, may vary as a function of genetic and environmental factors. Water limitation to plants may result in anatomical changes in the secondary xylem and in the structure, density and proportion of laticifers. In a scenario of recent environmental changes, with the prediction of intensification of drought periods, to understand the effects of lack of water in the plant's secondary xylem and laticifers becomes important because these changes represent the mechanisms of adaptation and adjustments adopted by the plants to keep themselves functional and alive. Thus, our objective was to investigate if different treatments of water availability would have effect on the anatomical characteristics of the secondary xylem and on the structural characteristics, density and proportion of laticifers of *Hevea brasiliensis*, an Amazonian native species that carries great economic and cultural value. We have studied 24 young plants of *Hevea brasiliensis* (GT1 clone), six plants by treatment, with approximately three and half months of age. The plants grew for approximately 10 months under the influence of four different treatments, where we daily applied the following water laminas: T1 = 7,7 mm; T2 = 10,7 mm; T3 = 14,2 mm and T4 = 16,9 mm. From these plants, we collected steam samples, respecting 5 cm from plant lap. We processed the material according to usual techniques in wood anatomy, which has allowed us to study the differences between the anatomical characteristics of the secondary xylem and laticifers in *Hevea brasiliensis*. A variance analysis followed by a Tukey test at 5% of probability was conducted as a mean to compare the anatomical characteristics of the plants between treatments. In a second data approach we performed a Pearson correlation test taking in consideration only the significant variables to the Tukey test. From the 23 evaluated variables, six of them has shown significant variation with the water availability treatments, they are: the length of libriform fibres, proportion of libriform and gelatinous fibres, vessel density and grouping and laticifer's density. With the largest water lamina applied (16,9 mm) we observed greater length on libriform fibres, which were present, in the secondary xylem, in smaller proportion; greater proportion of gelatinous fibres; lower vessel density and grouping and greater laticifers' density. The greater water availability has favored the length of the libriform fibres, because

the cambial initial cells were in great water turgor. The higher proportion of libriform fibres, observed in the secondary xylem of plants of the treatments with smaller water lamina, seem to mold a mechanism of resistance against vessel's implosion, allowing greater safety in water conduction. The presence of libriform fibres in *Hevea brasiliensis* is a common specie characteristic, their function is to store water, and its greater proportion in the treatments of higher water availability, indicates more water reservoirs which are used to supply plant's necessities in peaks of growth. The greater vessel density and grouping observed on treatments of lower water availability grant viable waterways, even in cases of hydraulic fails. The presence of septate parenchyma is a characteristic never described before for *Hevea brasiliensis*. The greater laticifers' density observed with the increase in water availability indicates a mechanism of defense used by this specie against herbivory and also higher latex yield. The qualitative characteristics have also been evaluated, however, they did not vary among the treatments. The observed anatomical variations or adjustments are the responses of our plants as a function of different water laminas, and they reflect the ecological tendencies that would normally occur in different environments. The anatomical characteristics that did not varied, under the optics of the statistical test, are conservative for the young plants of *Hevea brasiliensis*.

Key-words: Wood anatomy of *Hevea brasiliensis*. Anatomical adaptations. Septate parenchyma. Cellular proportion. Laticifer's density. Latex yield.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	13
2	REVISÃO DE LITERATURA	18
2.1	Água na planta	18
2.2	O xilema secundário	19
2.3	Estruturas secretoras: laticíferos, anatomia, látex e funções	22
2.4	A seringueira (<i>Hevea brasiliensis</i>)	25
3	MATERIAL E MÉTODOS	27
3.1	Experimento em viveiro	27
3.2	Coleta do material	29
3.3	Estudo anatômico do xilema secundário	30
3.4	Obtenção dos dados do xilema secundário	31
3.5	Estudo anatômico dos laticíferos	32
3.6	Obtenção dos dados para os laticíferos	33
3.7	Análise estatística	33
4	RESULTADOS	35
4.1	Características comuns entre os tratamentos de disponibilidade hídrica	35
4.2	Características que variaram com os tratamentos de disponibilidade hídrica	40
5	DISCUSSÃO	45
5.1	Comprimento das fibras libriiformes	45
5.2	Proporção de tipos celulares: fibras libriiformes e fibras gelatinosas	45
5.3	Densidade e agrupamento de vasos	47
5.4	Densidade de laticíferos	47
5.5	Presença de parênquima com septos	48
6	CONCLUSÃO	49
	REFERÊNCIAS	50
	ANEXOS – Tabelas complementares e teste Tukey	59

1 INTRODUÇÃO GERAL

A anatomia dos tecidos vasculares secundários pode ser alterada em função da especificidade genética de cada espécie e pelas condições ambientais (LIBERATO, et al., 2006; LECHNER et al., 2008; CARVALHO et al., 2015), uma vez que a diversidade estrutural encontrada no xilema secundário e nas estruturas secretoras das plantas têm explicação funcional e adaptativa, podendo ser uma resposta a diferentes condições impostas ao vegetal (BAAS, 1973; ALVES; ANGYALOSSY-ALFONSO, 2000; 2002; LENS et al., 2004).

Os principais mecanismos evolutivos do xilema secundário estão relacionados, dentre outros fatores, à adaptação a disponibilidade de água dos ambientes (CARQUIST, 2001).

O xilema secundário, ou lenho, é composto por diversos tipos celulares, como fibras libriformes e/ou gelatinosas, parênquima axial e radial e elementos de vasos. Este tecido atua, dentre outras funções, no suporte mecânico do vegetal, no armazenamento de substâncias e na translocação de solutos pelo corpo da planta (COSMO et al., 2010). Alterações nas características anatômicas das células do xilema secundário, em função da disponibilidade hídrica, são comuns e possibilitam que a espécie ocupe ambientes com condições ambientais variadas (BOSIO, 2008).

Diversos estudos têm demonstrado forte correlação entre os caracteres anatômicos do lenho com as condições ambientais em que as espécies se desenvolvem, principalmente sob a ótica da disponibilidade de água nestes ambientes (ALVES; ANGYALOSSY-ALFONSO, 2000; CARLQUIST, 2001; HACKE et al., 2001). Características como a distribuição e arranjo do parênquima axial; diâmetro, comprimento e densidade de vasos; comprimento, espessura, diâmetro total e do lume das fibras; altura e largura dos raios, bem como as características estruturais das pontoações inter e radiovasculares, podem sofrer alterações de acordo com o grau de xeromorfismo ou mesomorfismo, a qual as plantas estão submetidas (ALVES; ANGYALOSSY-ALFONSO, 2000; 2002; CARLQUIST, 1977; BAAS et al., 1983; BARAJAS-MORALES, 1985; MARCATI et al., 2001; SONSIN et al., 2012).

O grau xeromórfico de um ambiente é indicado por características como a alta densidade de vasos, vasos agrupados, elementos de vaso mais estreitos e curtos,

tipo de placa de perfuração, maior espessura da parede das fibras libriformes, pontoações intervasculares pequenas e raios mais curtos (CARLQUIST, 1985; CARLQUIST; HOEKMAN, 1985; NASCIMENTO, 2017). Portanto, a estrutura do xilema secundário está intimamente relacionada à maior ou menor capacidade de absorção e transporte hídrico, que, por sua vez, influencia o crescimento e desenvolvimento das espécies arbóreas (CHAVE et al., 2009; COSMO, 2012).

A sobrevivência das plantas está condicionada a um fornecimento ideal de água (FARIAS et al., 2003). Além de essencial à vida, a água atua nos processos de crescimento anatômico e de desenvolvimento dos vegetais, através da manutenção da turgescência celular e da integridade funcional das células, da formação e diferenciação de tecidos (LARCHER, 2006; VIEIRA et al., 2010; TAIZ; ZEIGER, 2013), da produção de estruturas secretoras como laticíferos (GOMEZ et al., 1972) e da capacidade produtiva da secreção destas estruturas (FAY et al., 1989).

Reduções na disponibilidade de água, seja por elevada demanda evaporativa e/ou por limitação em seu suprimento, podem acarretar inúmeras alterações morfofisiológicas na planta e nas características anatômicas dos tecidos vasculares secundários (QUEIROZ, 2018). Essa limitação de água pode levar à redução ou paralisação do crescimento vegetal; falhas hidráulicas relacionadas à obstrução dos vasos do xilema secundário causadas pela formação de bolhas (cavitação) e/ou interrupção da condução ascendente de água (embolismo) (SEVANTO, 2014; ANDEREGG, 2015); e às modificações estruturais nas células secretoras do floema secundário, o que pode afetar a capacidade produtiva de sua secreção (FAY et al., 1989).

Características da arquitetura hidráulica das plantas, tais como o arranjo, a densidade, o comprimento, o diâmetro e as características das pontoações das células condutoras do xilema, não apenas regulam a eficiência do transporte de água, mas influenciam também a margem de segurança das células contra falhas no sistema hidráulico da planta (FONTI, 2010; SEVANTO, 2014), como exemplo, o diâmetro e o comprimento dos elementos de vasos são parâmetros que determinam a eficiência e a segurança na condução hídrica (COSMO, 2012).

A densidade de vasos (vasos/mm^2) é também uma característica sensível à xeromorfia (COSMO, 2012). A alta densidade de vasos é típica de espécies adaptadas ao xeromorfismo, enquanto que baixa densidade normalmente ocorre em

espécies de florestas tropicais úmidas, ou seja, ambientes com maior disponibilidade de água (CARQUIST, 2001).

Limitações e/ou escassez no suprimento hídrico desafiam a planta quanto à manutenção de um bom *status* de água em suas células. No xilema, a falta de água pode causar falhas hidráulicas, o que prejudica o transporte de água do solo para as folhas, e pode levar a planta à morte. Ainda, modificações na arquitetura hidráulica das plantas podem refletir na maneira como as mesmas se ajustam à variabilidade ambiental, sendo capazes de fornecer informações sobre a plasticidade de uma espécie em relação às mudanças nas condições ambientais (FONTI, 2010; SEVANTO, 2014).

Apesar dos vários estudos sobre escassez hídrica e seus efeitos no xilema secundário de espécies arbóreas, pouco se tem estudado as estruturas secretoras, especialmente quanto a informações que relacionem o efeito da disponibilidade de água em suas características estruturais, como o diâmetro e a densidade, visto que estas características podem se relacionar com a capacidade produtiva de sua secreção (FAY et al., 1989).

Os laticíferos são estruturas secretoras internas especializadas que contém um fluido denominado látex (EVERT, 2006). Podem ser encontrados em todos os órgãos do vegetal; sendo que no tronco estão localizados especialmente na região do floema secundário. O número de laticíferos é influenciado, dentre outros fatores, pela taxa de crescimento da planta: quanto mais rápido o crescimento, maior a densidade dessas estruturas (GOMEZ et al., 1972); enquanto que o crescimento e desenvolvimento anatômico do vegetal está diretamente relacionado com um fornecimento ideal de água (FARIAS et al. 2003).

A água, por sua vez, está essencialmente associada com a capacidade produtiva de estruturas secretoras, como os laticíferos (FAY et al., 1989). Deste modo, é possível inferir que a disponibilidade de água poderá também influenciar a densidade e as características estruturais, como o diâmetro e a proporção de laticíferos em plantas que possuem estas estruturas.

A adaptabilidade das plantas a ambientes xéricos e o efeito da escassez hídrica em estruturas secretoras são importantes especialmente em espécies de plantas que apresentam valor econômico na produção, por exemplo, de óleos, resinas ou látex. Logo, a planta lactescente [*Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müell Arg.], da família Euphorbiaceae, atrai a atenção devido ao seu valor e

importância econômica pela produção do látex, uma vez que o Brasil não supre a demanda interna por borracha natural e depende de importações de países asiáticos, onde a produção mundial de borracha natural está fortemente concentrada (ABRABOR, 2017).

Frente a importância da espécie *H. brasiliensis* na produção de borracha natural e estando os laticíferos relacionados à produção de látex, matéria prima utilizada na produção da borracha, a interpretação do efeito da escassez hídrica, especialmente no âmbito das mudanças climáticas, nos faz questionar a forma como as plantas se ajustam à limitação do recurso hídrico. Lima *et al.*, (2002), trabalhando com *H. brasiliensis*, notaram que a maior produção de látex ocorreu no mês de maior disponibilidade hídrica, ou seja, nos meses de maior precipitação, indicando que os fatores ambientais influenciaram no fluxo e afetaram a biossíntese de látex positivamente.

Diante das previsões de intensificação dos períodos de seca, em um contexto de mudanças climáticas e aquecimento global, entender o efeito da falta de água no xilema secundário e nos laticíferos em *Hevea brasiliensis*, torna-se importante, pois as possíveis variações na estrutura do xilema secundário são de grande relevância para o entendimento dos processos de transporte de água através de seus elementos condutores e em laticíferos, podendo representar menor ou maior produção destas células e de látex. Estes dados nos ajudarão a compreender como a limitação do recurso hídrico no ambiente natural, previsto pela intensificação dos períodos de seca em consequência do aquecimento global, afetará plantas em florestas produtivas.

JUSTIFICATIVA

Baseando-nos no cenário descrito e em dados da literatura científica, não se têm informações que relacionem o efeito da água na densidade e no diâmetro de laticíferos em *Hevea brasiliensis* (Euphorbiaceae), mesmo conhecendo-se que a densidade destas estruturas é um dos fatores mais importantes que pode influenciar o rendimento de látex (GOMEZ, 1982). Ainda, são escassas as informações na literatura científica que caracterizam anatomicamente o xilema secundário da espécie.

Desta forma, neste trabalho relacionamos o efeito de restrições na quantidade de água recebida por plantas jovens de *Hevea brasiliensis* sob quatro diferentes

tratamentos em casa de vegetação, com mesma intensidade luminosa, temperatura e substrato. Modificações nas características anatômicas das células do xilema secundário da espécie são esperadas, como por exemplo, no comprimento, espessura da parede e diâmetro de fibras libriformes; densidade, diâmetro e agrupamento de vasos; proporção de fibras libriformes, fibras gelatinosas, vasos, parênquima axial e parênquima radial; e na densidade, diâmetro e proporção de laticíferos localizados no floema secundário da espécie. Estas modificações podem afetar o crescimento e desenvolvimento do vegetal, além de favorecer um transporte seguro ou eficiente nestes indivíduos. Além do mais, as modificações nas características estruturais dos laticíferos como, por exemplo, a sua maior ou menor densidade podem afetar a sua produção de látex, influenciando o rendimento em borracha natural e alterando mecanismos de defesa contra herbívoros e outros organismos. Isto, associado às variações nas condições ambientais, especialmente a baixa disponibilidade de água nos ambientes e a irregularidade de precipitações, podem representar perdas financeiras aos heveicultores no Brasil e no mundo.

OBJETIVOS

- (I) Avaliar e entender o efeito dos tratamentos de disponibilidade de água nas características anatômicas das células do xilema secundário de plantas jovens de *Hevea brasiliensis*.
- (II) Avaliar e entender as alterações causadas pelos tratamentos de disponibilidade de água no diâmetro, densidade e proporção de laticíferos em plantas jovens de *Hevea brasiliensis*.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Água na planta

A distribuição dos vegetais na superfície terrestre depende mais da disponibilidade de água no ambiente de que qualquer outro fator ambiental (TURNER, 1986), sendo que, em ambientes com grande disponibilidade de água, como em florestas tropicais úmidas, encontra-se a maior diversidade biológica, já em ambientes com baixa precipitação, como nos desertos, tem-se a menor proliferação da vida (PIMENTEL, 2004).

A água forma um meio contínuo através da planta e é o principal constituinte do protoplasma (COSTA, 2001). Segundo Silva e Freitas (1998) a água atua como reagente em processos fisiológicos como a fotossíntese e a hidrólise do amido em açúcar, além de desempenhar papel importante na turgescência celular e, conseqüentemente, no crescimento do vegetal (SILVA; FREITAS, 1998). A taxa de crescimento da planta está fortemente correlacionada a um fornecimento ideal de água (FARIAS et al., 2003), além de ser um fator que influencia a densidade de laticíferos em *Hevea brasiliensis* (GOMEZ et al., 1972).

Nogueira et al., (2005) afirmam que a deficiência hídrica afeta todos os aspectos do crescimento e desenvolvimento das plantas, podendo influenciar no alongamento e na diferenciação celular em função da redução na turgescência da célula, resultando na diminuição do desenvolvimento da área foliar, afetando a produção e translocação de fotoassimilados para as novas áreas de crescimento (LUDLOW; MUCHOW, 1990; CARVALHO, 2005; LARCHER, 2006).

As limitações no suprimento hídrico podem originar variações na estrutura anatômica dos tecidos que movimentam água e solutos entre os diferentes órgãos das plantas, em especial no xilema secundário (CARVALHO, 2015). Estas variações podem ser interpretadas como uma estratégia de sobrevivência do vegetal, ou ainda como mecanismo de ajuste ao grau xeromórfico do ambiente em que as plantas se encontram (CHAVE et al., 2009).

Assim, a disponibilidade de água dos ambientes é fator limitante para a implantação e sobrevivência de culturas florestais, dado que a planta necessita de quantidade ideal de água para manter seus processos fisiológicos (CARLESSO, 1995). Da mesma forma o reflexo do efeito da disponibilidade de água nas células

do xilema secundário e em laticíferos pode representar prejuízos para o crescimento e desenvolvimento do vegetal, na densidade de laticíferos, e na produção de látex.

2.2 O xilema secundário

O xilema secundário, ou lenho, é o tecido de sustentação, armazenamento e transporte hídrico das espécies arbóreas (COSMO et al, 2010), sendo esta última sua principal função. Junto ao floema, o xilema secundário forma um sistema vascular contínuo por todo o corpo do vegetal. A estrutura anatômica do xilema secundário é constituída por tipos celulares distintos (elementos de vaso, fibras, parênquimas axial e radial), os quais têm origem no câmbio vascular (PLOMINION et al. 2001).

Os elementos de vaso são as células condutoras do xilema, em angiospermas. Estas células são diversas em sua morfologia, possuem parede secundária lignificada e são dotados de perfurações, ou seja, áreas com ausência das paredes primárias e secundárias, que interconectam outros elementos de vaso (EVERT, 2006).

A eficiência dos elementos de vaso como condutores de água acontece em parte pelo fato da água fluir desimpedidamente de um elemento de vaso para o outro por meio das placas de perfuração presentes em suas paredes terminais (BECKER et al., 1999). As características morfológicas dos elementos de vaso, assim como de outros caracteres do xilema secundário, podem ser modificadas em função da disponibilidade de água no ambiente em que se encontra o vegetal, de forma que quanto maiores em comprimento e mais largos os vasos, maior é a sua condutividade hidráulica (ou menor sua resistência à coluna d'água) (ZIMMERMANN, 1982). Contudo, vasos de maior diâmetro são mais eficientes na condução hídrica na mesma proporção em que são menos seguros, devido a maior chance de embolismo (EVERT, 2006).

As fibras libriformes são os elementos de sustentação especializados do xilema secundário. Trata-se de células longas com parede secundária comumente lignificadas, dotadas de pontoações. Estas células podem ainda apresentar modificações, como a presença de septos em sua estrutura e/ou presença de uma camada gelatinosa em sua constituição. Quando septadas, as fibras libriformes retêm seus protoplastos e se associam às células de reserva do vegetal (FHAN; LESHEM, 1963).

Outra modificação que pode ocorrer às fibras libriformes são as fibras gelatinosas, componentes comuns em lenho de reação (EVERT, 2006) em angiospermas (folhosas). As fibras gelatinosas são células frequentemente vivas e ricas em alfa-celulose, são dotadas de paredes celulares espessas, com pouca ou nenhuma lignina depositada na parede secundária. Estas fibras têm a capacidade de absorver e armazenar água, sendo comum encontrá-las em espécies de ambientes xéricos (EVERT, 2006; DÉJARDIN et al., 2010).

No xilema secundário, as células parenquimáticas estão comumente presentes em duas formas: parênquima axial e parênquima radial. As células do parênquima axial são derivadas das células fusiformes iniciais do câmbio, já as células do parênquima radial se derivam de células iniciais radiais do câmbio vascular (EVERT, 2006). As células parenquimáticas do xilema secundário têm conteúdo variado; são particularmente conhecidas por serem células de estocagem de reservas que se encontram geralmente em forma de amido ou gorduras (HÖLL, 2000), e no parênquima radial desempenham função de translocação transversal de água e substâncias nutritivas (APEZZATO-DA-GÓRIA; CARMELLO-GUERREIRO, 2006).

A proporção de cada tipo celular encontrado no xilema secundário das plantas tem uma explicação adaptativa e funcional, podendo estar intrinsecamente relacionada ao hábito do vegetal, às variações nas condições atmosféricas, à disponibilidade de água e nutrientes no solo, e à relação entre segurança e eficiência na condução hídrica do vegetal (BAAS, 1973; ALVES; ANGYALOSSY-ALFONSO, 2000; 2002; LENS et al., 2004). As variações nas características anatômicas do xilema secundário configuram as soluções adaptativas estruturais adotadas pelo vegetal, com o propósito de se equilibrar as necessidades competitivas sob condições ambientais variáveis, como por exemplo a disponibilidade de água (CHAVE et al., 2009). Baas (1982) diz que as modificações encontradas nas características anatômicas das células do xilema secundário são respostas de ajuste à falta de água e ao estresse fisiológico. Deste modo, fica evidente a importância da disponibilidade de água e da arquitetura hidráulica do xilema secundário na distribuição espacial das espécies e na eficiência do uso da água nos períodos de restrição hídrica (POCKMAN; SPERRY, 2000); visto que a água é o maior fator limitante no que tange à distribuição dos vegetais nos diferentes biomas e ecossistemas (TURNER, 1986).

Redução na disponibilidade de água, causada por elevada demanda evaporativa e/ou por limitação de seu suprimento, pode acarretar diversas alterações morfofisiológicas na planta e nas características anatômicas do xilema secundário (QUEIROZ, 2018). Essa limitação de água pode levar à redução ou paralisação do crescimento do vegetal e falhas hidráulicas no transporte, as quais ocorreriam nos vasos do xilema (SEVANTO, 2014; ANDEREGG, 2015).

Estudos realizados com anatomia comparada do xilema secundário em associação aos fatores ambientais, especialmente a baixa disponibilidade de água no ambiente, apontam para diminuição do diâmetro tangencial e do comprimento dos elementos de vaso, menor diâmetro das pontoações intervasculares, maior de pontoações radio vasculares e maiores altura e largura dos raios (MARCATI et al., 2001; BOSIO et al., 2010; SONSIN et al., 2012; DÓRIA, 2014). Relações de segurança e eficiência na condução hídrica, observadas nas características anatômicas dos vasos e pontoações de espécies de ambientes com diferente disponibilidade hídrica, também são descritas na literatura o que indica adaptações para garantir maior eficiência do fluxo hídrico (MARCATI et al., 2001; SONSIN et al., 2012).

Ainda que elementos de vaso mais longos e largos sejam responsáveis por melhor eficiência de condução, o tamanho do vaso pode ser limitado pela necessidade da planta em reduzir chances de cavitação, pela formação de bolhas, e interrupção do fluxo hídrico como consequência do embolismo (TYREE et al., 1994; WHELLER et al., 2005; SPERRY et al., 2006). Segundo Carlquist (2001), elementos de vaso mais curtos podem isolar mais eficientemente as bolhas de ar em caso de cavitação, tendo, portanto, valor adaptativo em situações de aridez. A diminuição do diâmetro e comprimento dos elementos de vasos geralmente favorecem o transporte seguro de água na planta em ambientes com restrição hídrica (CARLQUIST, 1966; BAAS et al., 1983). As pontoações intervasculares têm sua importância no que tange a segurança hidráulica das plantas, pois são estruturas que determinam a resistência à cavitação (LENS et al., 2004), fazendo com que desta forma qualquer *tradeoff* entre segurança e eficiência dependa do funcionamento destas estruturas (WHELLER et al., 2005).

Dória (2014), comparando a anatomia do lenho de *Tabebuia aurea* (Bignoniaceae) e *Tocoyena formosa* (Rubiaceae) de ocorrência no Cerrado e na Caatinga, biomas que apresentam baixa disponibilidade de água, diz que *Tabebuia*

aurea e *Tocoyena formosa* diferem nos dois domínios fitogeográficos estudados, dentre outros caracteres anatômicos, pelo menor diâmetro tangencial dos vasos, uma vez que os indivíduos de *Tabebuia aurea* e *Tocoyena formosa* da Caatinga investem mais na produção de xilema secundário e na segurança da condução hídrica.

Marcati e colaboradores (2001) e Sonsin e colaboradores (2012) verificaram menor diâmetro das pontoações intervasculares em espécies brasileiras pertencentes a ambientes mais xéricos, demonstrando o importante papel desta estrutura na segurança da condução.

Assim, as diferenças observadas nos tipos celulares que compõem a estrutura anatômica do xilema secundário podem ser compreendidas como um importante indicador ecológico de adaptação, e/ou ajuste destas plantas quanto ao grau xeromórfico dos ambientes (DÓRIA, 2014). Vários trabalhos mostram que, de maneira geral, a estrutura anatômica do xilema secundário é influenciada pela xeromorfia à medida em que se aumenta a aridez do ambiente (MARCATI et al., 2001; BOSIO et al., 2010; SONSIN et al., 2012). As características de xeromorfismo são indicadas, por exemplo, pela presença de alta densidade de vasos, elementos de vaso mais estreitos e curtos, maior espessura da parede das fibras libríformes, pontoações intervasculares pequenas e presença de camadas de crescimento bem definidas (CARLQUIST, 1985; CARLQUIST; HOEKMAN, 1985). Cosmo (2012), em estudo com 19 espécies nativas do estado do Paraná, diz que as variações intraespecíficas nos vasos de *Tapirira guianensis* coincidem com as tendências gerais de resposta do xilema, observadas em diversos estudos, com maior agrupamento, menor diâmetro e maior densidade de vasos em plantas em condições ambientais com menor disponibilidade de água.

2.3 Estruturas secretoras: laticíferos, anatomia, látex e funções.

As estruturas secretoras em plantas podem ser definidas como células ou estruturas multicelulares especializadas na síntese, acúmulo e/ou eliminação de substâncias específicas (FAHN, 1979). O estudo das estruturas secretoras tem se mostrado relevante principalmente para o conhecimento de sua anatomia, da natureza química do exsudato, do papel que desempenham no corpo do vegetal

(LÜTTGE, 1971; ESAU, 1977), da interação do vegetal com fatores bióticos e abióticos e do contexto tecnológico do uso de suas secreções (FAHN, 1979; 1988).

As plantas produzem uma grande variedade de secreções, as quais são classificadas de acordo com sua composição química, e têm uma ampla distribuição entre as famílias de angiospermas, chamando a atenção de muitos pesquisadores não só pela sua função na planta, como também pelas interações planta-ambiente e pelo seu aproveitamento econômico associado à produção de fármacos, cosméticos, borrachas, resinas, fungicidas, dentre outras funções (FAHN, 1979; EVERT, 2006).

As estruturas secretoras podem ser divididas em duas categorias: (i) estruturas secretoras externas, aquelas cujo exsudato é liberado para o ambiente externo e (ii) estruturas secretoras internas, localizadas no interior da planta, cujo exsudato é liberado para o ambiente externo somente quando há injúria do órgão (CARDOSO, 2011), nesta categoria estão compreendidos os laticíferos.

Os laticíferos são as estruturas secretoras internas envolvidas na produção do látex (ASCENSÃO, 2007). São caracterizados por células isoladas ou fileiras de células especializadas e que contém um fluido denominado látex (EVERT, 2006), formando um sistema que acompanha, frequentemente, o tecido vascular ocorrendo, particularmente, associados aos tubos crivados do floema ou aos raios xilemáticos (ASCENSÃO, 2007). Os laticíferos variam amplamente quanto à sua estrutura e origem. Podem se originar a partir do meristema fundamental e/ou procâmbio (FAHN, 1979; MATILE, 1987), do câmbio, do felogênio ou de células parenquimáticas (MILANEZ, 1959, 1977; EVERT, 2006).

De acordo com Fahn (1979) e Evert (2006), os laticíferos estão agrupados em dois tipos principais: laticíferos articulados simples ou ramificados, e não articulados. Os laticíferos articulados têm origem composta, e consistem em cadeias celulares longitudinais, nas quais as paredes que separam as células individuais podem permanecer intactas, se tornarem perfuradas, ou serem completamente removidas (EVERT, 2006). Os laticíferos articulados são constituídos por longas cadeias celulares que não se conectam lateralmente; outros formam anastomoses com cadeias celulares similares, se unindo em estruturas que se assemelham a redes ou a um retículo. Laticíferos nestas conformações são chamados respectivamente de articulados não anastomosados e articulados anastomosados (EVERT, 2006).

Os laticíferos não articulados são originados de uma única célula, que através de crescimento contínuo desenvolve estruturas parecidas com tubos,

frequentemente ramificadas, mas que tipicamente não se fundem com células similares (EVERT, 2006). Ambos os tipos de laticíferos, articulados e não articulados, possuem estruturas complexas.

Em *Hevea brasiliensis* os laticíferos são do tipo articulados anastomosados, e sua distribuição no corpo do vegetal têm sido amplamente estudada. Os laticíferos são encontrados em todos os órgãos vegetativos, incluindo folhas, e raízes. No caule estão distribuídos especialmente na região do floema secundário (KEKWICK, 2001).

O látex, exsudato presente nos laticíferos, é uma suspensão geralmente mantida sob pressão de turgor em células vegetais vivas (AGRAWAL; KONNO, 2009). Assim, quando a planta sofre algum tipo de injúria, um gradiente de turgor é estabelecido e o látex flui em direção à abertura causada pela injúria (BONNER; GALSTON, 1947). Eventualmente, o fluxo cessa e a pressão de turgor é restaurada.

O látex pode conter diferentes tipos de substâncias em solução e suspensão coloidal, dependendo da espécie vegetal, tais como: carboidratos, ácidos orgânicos, sais, esteróis, gorduras e mucilagem. Terpenóides e borracha (*cis*-1,4-polyisopropeno) são componentes comuns na composição do látex (FAHN, 1979; EVERT, 2006). Cristais de oxalato e malato podem ser abundantes, enquanto grãos de amido são frequentes em alguns gêneros de Euphorbiaceae (MAHLBERG; ASSI, 2002).

Alguns autores conferem o grande êxito das plantas lactescentes nos diversos ambientes às funções protetoras do látex contra a herbivoria, associada à insetos e micro-organismos, e como selante de ferimentos (FAHN, 1979; 1990; FARREL et al. 1991; KONNO, 2011). Látex e laticíferos sempre estiveram associados à defesa do vegetal quanto à herbivoria. Autores como Farrell et al., (1991); Dussourd (1993, 1995); Dussourd & Eisner (1987) e Zalucki e colaboradores (2001) dizem que o látex, que é frequentemente pegajoso, defende o vegetal contra insetos pois os aprisionam e os imobilizam. Os autores pontuam ainda a existência de componentes químicos tóxicos na composição do látex, o que levaria os insetos à morte.

O crescente interesse por produtos naturais, em especial de metabólitos especializados como o látex, associado a uma indústria cada vez mais diversificada e interessada em produtos de baixo impacto ambiental, pressionam o mercado a fornecer cada vez mais e em maior quantidade tal matéria prima. Esta cadeia

produtiva impulsiona o mercado florestal da heveicultura. Isso acontece porque, a atual produção mundial de borracha natural tem se mostrado insuficiente para atender a demanda, que aumenta significativamente a cada ano (ROSADO et al., 2006), fazendo com que países em desenvolvimento como o Brasil, necessitem importar látex de países asiáticos para suprir sua demanda interna por borracha natural (ABRABOR, 2018).

2.4 A seringueira (*Hevea brasiliensis*)

O gênero *Hevea*, pertencente a família Euphorbiaceae, conhecido por suas plantas laticíferas. É composto por dez espécies, dentre as quais a *H. brasiliensis*, popularmente chamada de seringueira ou árvore da borracha, se destaca por ser a principal fonte mundial de borracha natural (GONÇALVES et al., 1995) e, por este motivo, representa uma importante fonte de renda.

A espécie tem como habitat natural a Região Amazônica, todavia, em virtude da grande demanda por borracha natural, a heveicultura se expandiu para regiões cujas características ambientais são distintas de seu habitat. Plantações de *H. brasiliensis* podem ser encontradas no sul e sudeste asiático, África e Américas do Sul e Central (JALANI; RAMLI, 2003). No Brasil, a seringueira é cultivada em doze estados: São Paulo, Bahia, Mato Grosso, Minas Gerais, Goiás, Espírito Santo, Pará, Tocantins, Mato Grosso do Sul, Paraná, Amazonas e Acre (BRAGA, 2015), sendo São Paulo o estado com maior produção (cerca de 60% da produção nacional) (OLIVEIRA et al., 2015).

A importância da heveicultura está centrada na produção do látex, que é, hoje, uma *commodity* mundialmente valorizada, devido à sua múltipla utilidade na indústria hospitalar, farmacêutica, de calçados, da construção civil, de maquinário e de autopeças (MARTINS; ZIERI, 2003; COELHO JÚNIOR et al., 2009). Sua múltipla utilidade justifica o grau de importância econômica desta espécie.

A atual produção mundial de borracha natural é insuficiente para atender a demanda que aumenta significativamente a cada ano (ABRABOR, 2017). Esta balança desfavorável causa escassez de matéria prima; a qual tem sido suprida, em parte, pelo uso da borracha advinda do petróleo. Porém, as grandes oscilações de preço de mercado do petróleo e a poluição originada pela queima deste recurso não-renovável apontam para uma tendência de redução no consumo de borracha

sintética (ABRABOR, 2017). A borracha natural na atualidade é matéria-prima essencial para confecção de diversos produtos e é insubstituível em muitos casos, devido às suas intrínsecas características, tais como: elasticidade, plasticidade, resistência ao desgaste, propriedades isolantes e impermeabilidade a líquidos e gases (ROSADO et al., 2006).

A produção de látex é dependente, dentre outros fatores, da disponibilidade de carboidratos de reserva, do estado nutricional da planta, da estrutura anatômica dos laticíferos e da biossíntese de aminoácidos e proteínas (MELO et al., 2004). Flutuações na disponibilidade de luz, temperatura e umidade do ar afetam a atividade fotossintética das plantas, podendo reduzir ou aumentar seu metabolismo, alterando a produção de látex (MELO et al., 2004).

Dentre os vários fatores que influenciam a produção de látex, o estado hídrico da planta é de primeira importância, pois está relacionado diretamente com a disponibilidade de água no solo de uma determinada região (MESQUITA, 2006). Como consequência da necessidade de elevada pressão de turgescência nos laticíferos, para que se verifique um escoamento de maior volume de látex, Buttery e Boatman (1985) verificaram, de um modo geral que, quanto mais uniforme for a distribuição mensal de chuvas maior será a produtividade da seringueira.

Fatores climáticos e ambientais que afetam diretamente o regime hídrico, em especial o aumento de temperatura, podem levar a alterações na estrutura anatômica dos laticíferos e diminuir a densidade destas células nos diferentes órgãos do vegetal (GOMEZ, 1982). Estas alterações poderiam afetar intimamente a produção de látex em plantios de *H. brasiliensis*, e conseqüentemente afetariam a sua produtividade em borracha natural (GONÇALVES et al., 1995). Arruda et al., (2016) estudaram a produção de látex em mangabeira (*Hanconia speciosa*), família Apocynaceae, e descreveram que a posição e a densidade de laticíferos na região do floema influenciam na produção de látex na espécie, tendo os maiores índices de produção sido relatados nos meses de maior precipitação (janeiro a abril).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Experimento em viveiro

Em fevereiro de 2017, sementes de seringueira (clone GT1) foram adquiridas de uma empresa do setor, plantadas em bandejas plásticas com substrato de fibra de coco e mantidas em casa de germinação até a emissão da parte aérea. Ao atingir 20 cm de altura, foram transferidas para tubetes de polietileno com volume de 800 cm³, com 8 estrias internas salientes, contendo apenas o substrato de fibra de coco “Amafibra”. Os tubetes foram posteriormente colocados em bandeja plástica plana com 24 células, ocupando-se 50% delas e resultando em densidade de 76 mudas por metro quadrado.

As plantas foram então colocadas em casa de sombra pelo período de um mês. Com 109 dias após a germinação, foram levadas para área de crescimento em ambiente protegido (laterais com sombrite 50% e cobertura com filme plástico difusor de 150 micra), sobre bancadas suspensas de 40 cm do piso.

Posteriormente, as plantas foram separadas em quatro tratamentos com delineamento inteiramente casualizado (DIC) e receberam por meio de um sistema de irrigação via gotejamento (gotejador Galcon 7001D com vazão por gotejador de 2 L h⁻¹, e motobomba de 1 Cv) diferentes lâminas d'água pelo período de 300 dias, as quais eram aplicadas, ao mesmo tempo, às 8 horas da manhã e tinham diferentes tempos de aplicação (Tabela 1).

O controle de pragas e doenças foi realizado seguindo-se o preconizado por Martins et al., (2017), nos períodos de maior ocorrência, com aplicações do produto via pulverização, uma vez por semana, até o controle da injúria. O controle de pragas não demonstrou influenciar os diferentes tratamentos de disponibilidade de água.

Para quantificação da quantidade de água efetivamente recebida por cada planta durante o gotejamento, conhecia-se a quantidade de água emitida por cada gotejador. Um recipiente plástico foi posicionado debaixo de cada tubete, como forma de coletar diariamente o volume lixiviado. Os dados gerados a partir disto foram tabulados e utilizados para a quantificação do volume perdido. As propriedades físicas do substrato influenciam a retenção e drenagem de água, desta forma, o manejo de irrigação pode afetar o crescimento das plantas ao longo do ciclo

de produção. O Quadro 1 apresenta a média ponderada da quantidade de água efetivamente recebida pelas plantas de cada tratamento durante o período do experimento em viveiro.

Os valores de temperatura na área de crescimento foram controlados e contabilizados 24 vezes ao longo do dia, nos três períodos, manhã, tarde e noite, por meio de um *datalogger*. A média de temperatura para todo o período do experimento foi de 25,4 °C e a de umidade relativa (UR) foi de 75,6%.

Quadro 1 – Tratamentos de disponibilidade de água aplicados por meio de técnica de gotejamento, suas respectivas lâminas d'água e tempo de aplicação. Valores médios ponderados

Tratamento	Lamina d'água	Quantidade de água efetivamente recebida	Tempo de aplicação
Gotejamento 1	7,7 mm/dia	29,4 ml/tubete/dia	4 minutos
Gotejamento 2	10,7 mm/dia	40,8 ml/tubete/dia	5 minutos
Gotejamento 3	14,2 mm/dia	54,2 ml/tubete/dia	6 minutos
Gotejamento 4	16,9 mm/dia	64,5 ml/tubete/dia	7 minutos

De cada tratamento acima descrito, selecionamos seis plantas, vinte e quatro (24) no total, para compor este estudo. As plantas tiveram sua altura e diâmetro ao nível do colo das mudas medidos. Estes valores são apresentados no Quadro 2.

Quadro 2 – Altura e diâmetro ao nível do colo médios e respectivos desvios padrão de plantas jovens de *Hevea brasiliensis* submetidas a diferentes tratamentos de disponibilidade de água

Lâmina d'água		Média	Desvio Padrão
7,7 mm/dia	Altura (cm)	88,27	9,10
	Diâmetro do colo (mm)	8,85	1,13
10,7 mm/dia	Altura (cm)	102,17	9,48
	Diâmetro do colo (mm)	16,48	1,30
14,2 mm/dia	Altura (cm)	111,37	18,99
	Diâmetro do colo (mm)	10,16	1,69
16,9 mm/dia	Altura (cm)	107,75	27,22
	Diâmetro do colo (mm)	9,48	2,53

Todas as etapas acima descritas foram conduzidas no Viveiro de Pesquisas Florestais do Departamento de Ciência Florestal da Faculdade de Ciências Agrônômicas de Botucatu – UNESP, caracterizado por ser um viveiro suspenso e setorizado, localizado sob as coordenadas 22°51'03" de latitude Sul e 48°25'37" longitude Oeste, altitude de 840 metros e clima do tipo Cwa, segundo classificação de Köppen e Geiger (1928), e com precipitação média anual de 1.358 mm.

3.2 Coleta do material

Transportamos as plantas selecionadas para o Laboratório de Anatomia da Madeira do Departamento de Ciência Florestal da Faculdade de Ciências Agrônômicas da UNESP - Campus de Botucatu – SP. Coletamos amostras do caule principal de cada uma das 24 plantas por meio de método destrutivo, respeitando-se 5 cm acima do nível de substrato no tubete (Figura 1). No momento da coleta, as plantas tinham 409 dias de idade (germinação + casa de sombra = 109 dias; experimento = 300 dias).

Figura 1 – Amostra do caule principal de uma planta jovem de *Hevea brasiliensis* após 300 dias sob diferentes tratamentos de disponibilidade de água. Barra de escala = 1mm



Foto: Ícaro Nery - 2019

1 mm

3.3 Estudo anatômico do xilema secundário

Para o estudo da anatomia do xilema secundário das plantas de seringueira, as amostras foram fixadas em FAA 70 (formalina, ácido acético, álcool etílico 70% - 1:1:18) e, após cinco dias, as armazenamos em álcool 70% (JOHANSEN, 1940), para evitar o ataque de organismos xilófagos. Para o estudo anatômico das características avaliadas no xilema secundário, foram feitos cortes histológicos variando de 17 a 20 μm em micrótomo de deslize, nos três planos convencionais de estudo em anatomia da madeira: transversal, longitudinal tangencial e longitudinal radial.

Em um vidro de relógio, os cortes foram duplamente lavados com água destilada, clarificados em hipoclorito de sódio por cerca de 2 minutos e novamente lavados em água destilada; em seguida, foram colocados em água acética por aproximadamente 2 minutos e mais uma vez lavados com água destilada. Posterior

a este processo, os cortes foram duplamente corados com safranina aquosa 1% e azul de astra aquoso 1% (1:9) (BUKATCSH, 1972) por aproximadamente 5 minutos. Após o processo de coragem dos cortes, os mesmos foram desidratados em série etanólica crescente (30, 50, 70, 90, 96 e 100%) e armazenados em placas de Petri, contendo acetato de butila para a fixação do corante, até o momento da montagem das lâminas permanentes, a qual foi realizada em meio sintético (Entellan®).

Para a mensuração das características das fibras (comprimento, espessura da parede, diâmetro total e diâmetro do lume) e de elementos de vaso (comprimento), os elementos celulares do xilema secundário foram dissociados em solução macerante de ácido acético glacial e peróxido de hidrogênio (1:1), conforme o método proposto por Franklin (1945), com adaptações de Kraus e Arduin (1997). O tempo em estufa a 60 °C foi de aproximadamente 24 horas. Após resfriamento, o material dissociado foi lavado em água corrente e corado com safranina etanólica 1%. As lâminas temporárias foram montadas no momento da análise e fotodocumentação, em meio composto por glicerina diluída em água destilada (glicerina 50%), na proporção de 1:1.

Todas as imagens necessárias para a obtenção dos dados das características quantitativas foram capturadas com câmera Axio Cam MRC acoplada a um microscópio de luz.

As medições de cada um dos parâmetros foram feitas no *software* livre FIJI para MacOS, versão 1.6.0 (SCHINDELIN et al., 2012).

3.4 Obtenção dos dados do xilema secundário

As características anatômicas qualitativas e quantitativas do xilema secundário foram descritas seguindo as instruções do IAWA Committee (1989). Foram analisadas as seguintes variáveis quantitativas: diâmetro, índice de agrupamento e densidade de vasos (n° / mm^2); comprimento dos elementos de vaso; diâmetro interno e externo das aberturas das pontoações intervasculares e radiovasculares; diâmetro total, diâmetro do lume, espessura da parede e comprimento das fibras; número de raios por milímetro linear (n° / mm), altura e largura dos raios.

Para as características de fibras (comprimento, diâmetro total, diâmetro do lume e espessura da parede) e diâmetro dos elementos de vaso, foram feitas 30

medições por planta, totalizando 180 medições por tratamento. Para o comprimento dos vasos, diâmetro e abertura das pontuações intervaseculares e radiovasculares, fizemos 5 medições para cada planta, totalizando 30 medições por tratamento. A contagem referente a densidade e agrupamento dos vasos foi feita em duas imagens com uma área conhecida de 1mm^2 , para cada uma das seis plantas de cada tratamento, totalizando 30 medições por tratamento. Para a característica de raios por milímetro linear, traçamos uma linha de 1 milímetro e realizamos a contagem dos raios em duas imagens para cada planta, totalizando 12 imagens. Para as características de altura e largura dos raios realizamos 5 medições para cada uma das seis plantas, totalizando 30 medições por tratamento;

A participação dos tipos celulares na composição do xilema secundário foi estimada pela sua proporção. Para esta análise, processamos 2 imagens para cada planta de cada um dos quatro tratamentos, totalizando 12 imagens por tratamento. Assim, em uma área conhecida (1mm^2), colorimos em computador as áreas de fibras, fibras gelatinosas, vasos, parênquima axial e parênquima radial, com o auxílio do *software Photoshop*® CS6 (ZIEMINSKA et al., 2013).

A determinação das proporções dos tipos celulares foi realizada no FIJI para MacOS versão 1.6.0 (SCHINDELIN et al., 2012) através do *plug-in Color counter* (RASBAND, 2001), que contabiliza através da contagem de pixels de cada cor, a área ocupada por cada tipo celular.

Um valor médio de marcações periódicas de fibras achatadas radialmente no lenho foi determinado pela contagem destas em uma imagem de cada tratamento.

3.5 Estudo anatômico dos laticíferos

Com o propósito de se estudar anatomicamente os laticíferos e para melhor visualização das características dos mesmos, fizemos cortes histológicos de cerca de $5\ \mu\text{m}$ de espessura na seção transversal na região interna da casca do material coletado previamente e fixado em FAA 70. Para tal, confeccionamos corpos de prova com aproximadamente $0,5\ \text{cm}^3$ ($0,5 \times 0,3 \times 0,5\ \text{cm}$), os quais foram desidratados em série etanólica crescente (30, 50, 70, 90, 96 e 100%), embebidos em metilmetacrilato (BENNET et al., 1976) pelo período de 40 dias e emblocados quando o material estivesse completamente sólido. Finalizada a inclusão, realizamos

cortes em micrótomo rotativo, os quais foram dispostos em lâminas histológicas. Coramos as seções com azul de toluidina aquoso 0,1% pH 4,7 (O'BRIEN et al., 1964; O'BRIEN; MCCULLY, 1981) e montamos lâminas temporárias em meio aquoso no momento da análise e para fotodocumentação.

3.6 Obtenção dos dados para os laticíferos

Com o objetivo de entender os possíveis efeitos dos tratamentos nas características dos laticíferos utilizamos câmera Axio Cam MRC acoplada a um microscópio de luz para a obtenção das imagens necessárias para as análises. Em uma área de 1 mm², realizamos a contagem das células laticíferas para o cálculo de densidade de laticíferos (n°/mm²) e extrapolamos os valores para todo o floema secundário. Mensuramos o diâmetro dos laticíferos (µm) no *software* FIJI para Mac OS, versão 1.6.0 (SCHINDELIN et al., 2012) e colorimos posteriormente a área ocupada pelos laticíferos no *software* Photoshop® CS6. Novamente, as processamos no FIJI para determinação da proporção de área ocupada pelos laticíferos em relação à área de casca interna, através do *plug-in Color counter* (RASBAND, 2001). Para as três características analisadas, utilizamos duas áreas para cada uma das seis plantas dos quatro tratamentos. A padronização do número de contagens e medições seguiu metodologia descrita por Angyalossy-Alfonso et al. (2016).

3.7 Análise estatística

Com a finalidade de testar a ocorrência de alterações anatômicas no xilema secundário e laticíferos em plantas jovens de *H. brasiliensis*, sob diferentes tratamentos de disponibilidade de água, realizamos análise de variância (ANOVA) e comparamos as médias pelo teste Tukey com alfa de 5%. O experimento foi avaliado seguindo um delineamento inteiramente casualizado (DIC). Para a análise descritiva (média, desvio padrão e coeficiente de variação) os *outliers* foram aferidos pelo método de Box-Plot e a normalidade de distribuição dos dados pelo método de Shapiro-Wilk (SHAPIRO; WILK, 1965).

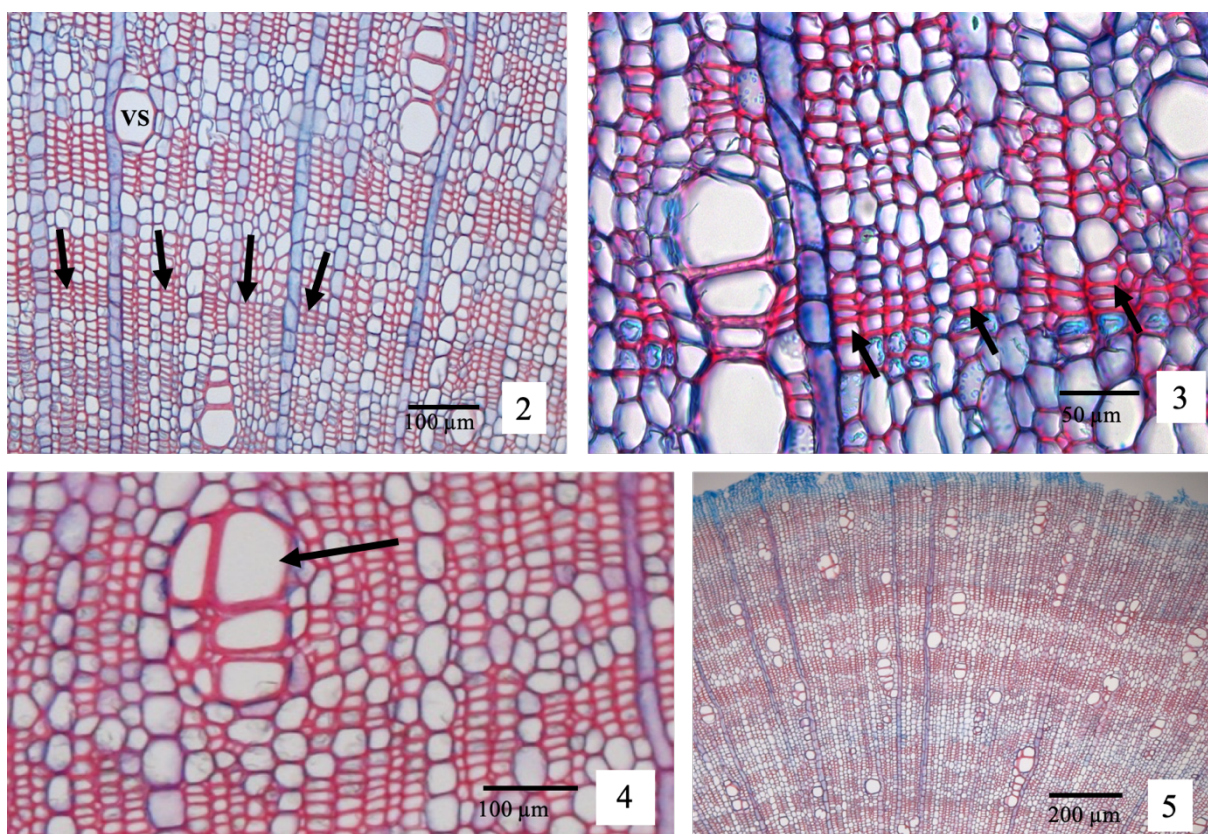
Numa segunda abordagem dos dados, verificamos a existência de correlação entre as características anatômicas pelo teste de correlação de Pearson, que mede o grau da correlação e sua direção, se positiva ou negativa, entre duas variáveis (MUKAKA, 2012). Valores próximos a 1 indicam uma correlação perfeita positiva entre as duas variáveis, enquanto que valores próximos a -1 indicam correlação negativa perfeita entre as duas variáveis, isto é, se uma aumenta, a outra sempre diminui. Quando a correlação é igual a zero, isto indica que as variáveis não dependem linearmente uma da outra (MUKAKA, 2012). Com base nestes princípios, realizamos o teste de correlação de Pearson somente para as variáveis significantes pelo teste Tukey a 5% de probabilidade. Fizemos todas as análises estatísticas no *software* R (R CORE TEAM, 2017).

4 RESULTADOS

4.1 Características comuns entre os tratamentos de disponibilidade hídrica

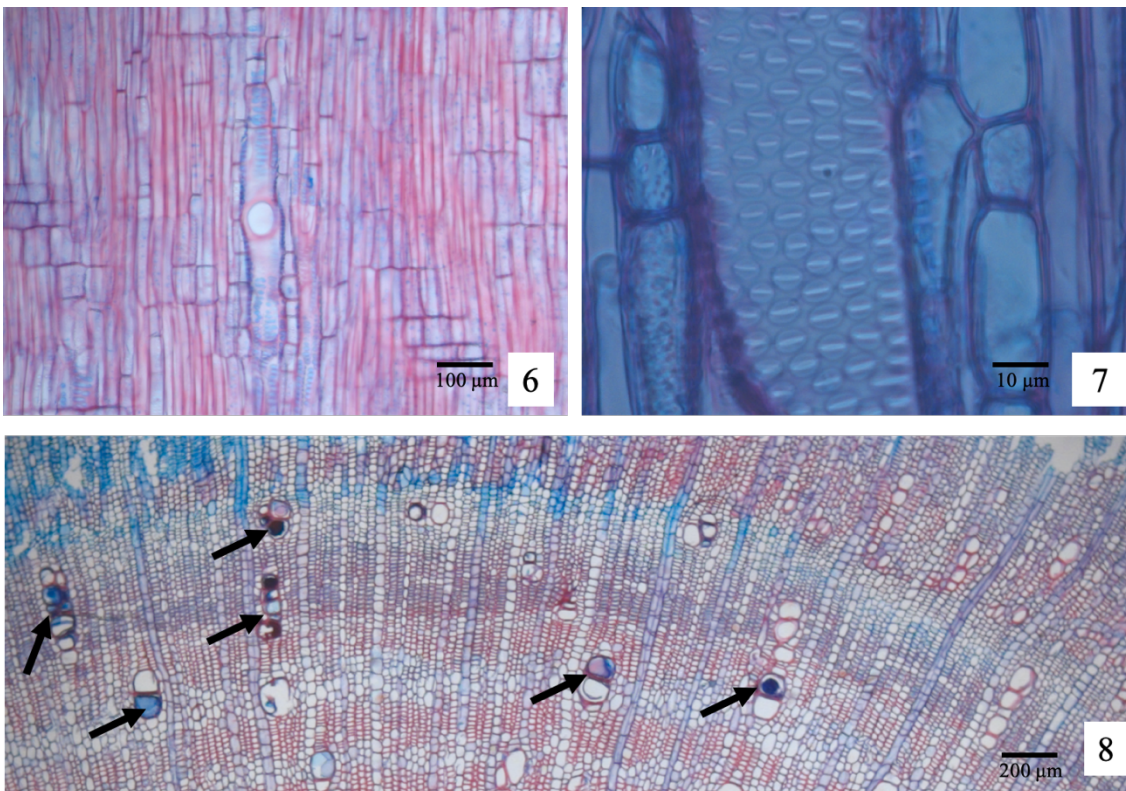
O lenho do caule dos indivíduos jovens de seringueira apresentou, independentemente do tratamento avaliado: marcações periódicas por fibras achatadas radialmente (Figuras 2 e 3) com médias de 7 marcações para o tratamento 1 (7,7 mm), 8 para T2 (10,7 mm) e T3 (14,2 mm) e 6 marcações para T4 (16,9 mm); porosidade difusa (Figuras 2 e 3), vasos solitários (0 a 53%) ou múltiplos de dois (0 a 43%), três (0 a 15%), quatro (0 a 12%), cinco (0 a 6%), seis (0 a 4%), sete (0 a 4%), oito (0 a 3%) e alguns agrupamentos em cachos (Figura 4), vasos solitários com contorno angular (Figura 5).

Figuras 2 a 5 – Características gerais, de vasos e de fibras radialmente achatadas do xilema secundário das plantas jovens de *Hevea brasiliensis*. 2 e 3 – Marcações periódicas por fibras radialmente achatadas (setas) e em detalhe (Figura 3), seção transversal. 4– Detalhe de vasos agrupados em cachos (seta), seção transversal. 5 – Vasos solitário com contorno angular (Podem ser vistos em detalhe na Figura 3), seção transversal. Barra de escala = Imagens 2 e 3 (100 μm); Imagens 3 (50 μm); Imagem 5 (200 μm)



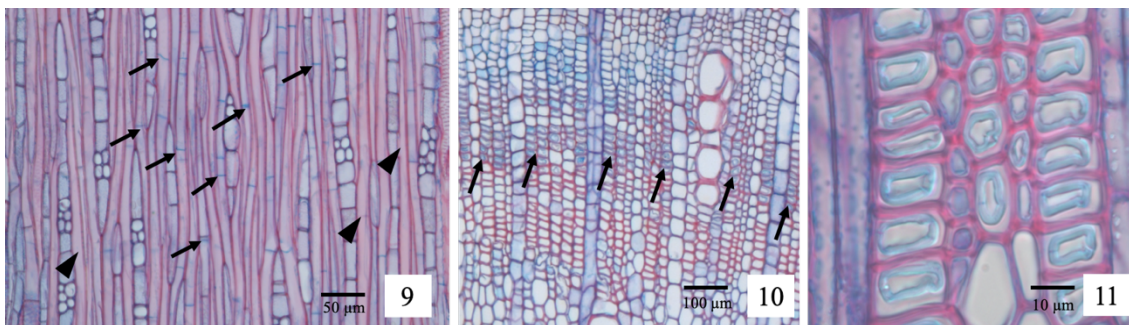
Placas de perfuração simples (Figura 6); pontoações intervasculares areoladas e alternas (Figura 7) com aberturas externas e internas variando de 9,35 a 9,75 μm e 5,71 a 6,44 μm , respectivamente; presença de tilos comuns (Figura 8).

Figuras 6 a 8 – Placa de perfuração, pontoações intervasculares e conteúdo de vasos do xilema secundário das plantas jovens de *Hevea brasiliensis*. 6 – Placa de perfuração simples em seção longitudinal radial. 7 – Detalhe das pontoações intervasculares areoladas e alternas, seção longitudinal tangencial. 8 – Tilos comuns nos vasos (setas), seção transversal. Barra de escala = Imagem 6 (100 μm); Imagem 7 (10 μm); Imagem 8 (200 μm)



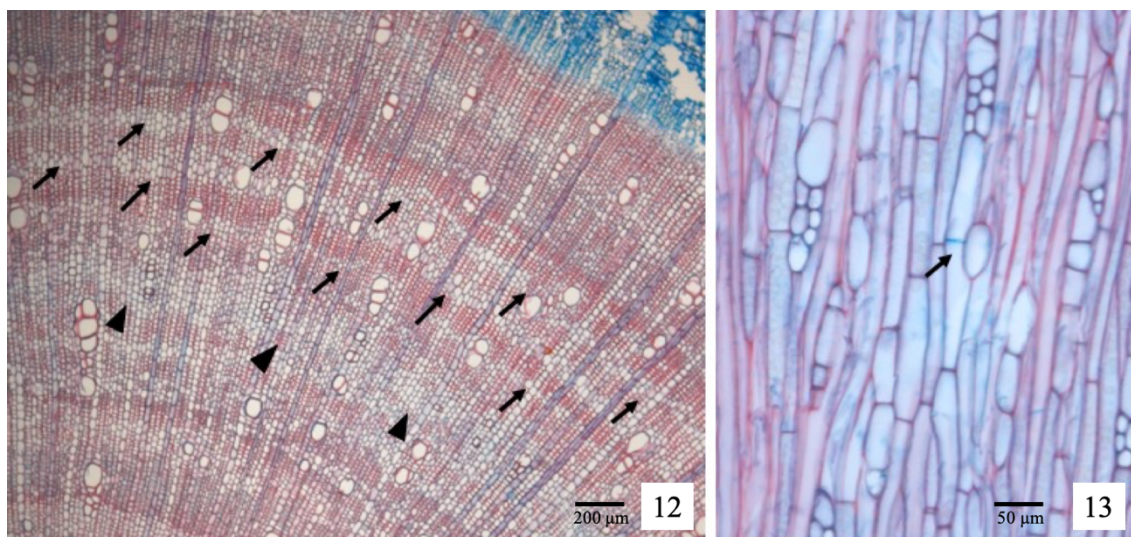
Fibras septadas (Figura 9) misturada entre fibras libriformes (Figura 9), fibras gelatinosas dispersas no xilema secundário (Figuras 10 e 11- detalhe) ou formando faixas, fibras com pontoações de aréolas diminutas presentes nas suas paredes radiais e tangenciais, espessura da parede das fibras libriformes variou de 5,51 a 6,02 μm , diâmetro total variou de 37,12 a 39,89 μm e diâmetro do lume variou de 25,14 a 28,87 μm (Tabela 4).

Figuras 9 a 11 – Fibras septadas e gelatinosas do xilema secundário das plantas jovens de *Hevea brasiliensis*. 9 – Fibras septadas (setas) misturadas entre fibras libriformes (ponta de seta), seção longitudinal tangencial. 10 – Setas indicando região com fibras gelatinosas em faixa, seção transversal. 11 – Detalhe de fibras gelatinosas (camada gelatinosa hidrofílica corada em azul), seção transversal. Barra de escala = Imagem 9 (50 μm); Imagem 10 (100 μm); Imagem 11 (10 μm)



Parênquima axial em linhas ou faixas irregulares (Figura 12), séries parenquimáticas de 4 até 8 ou mais células, presença de septos nas células do parênquima axial (Figura 13).

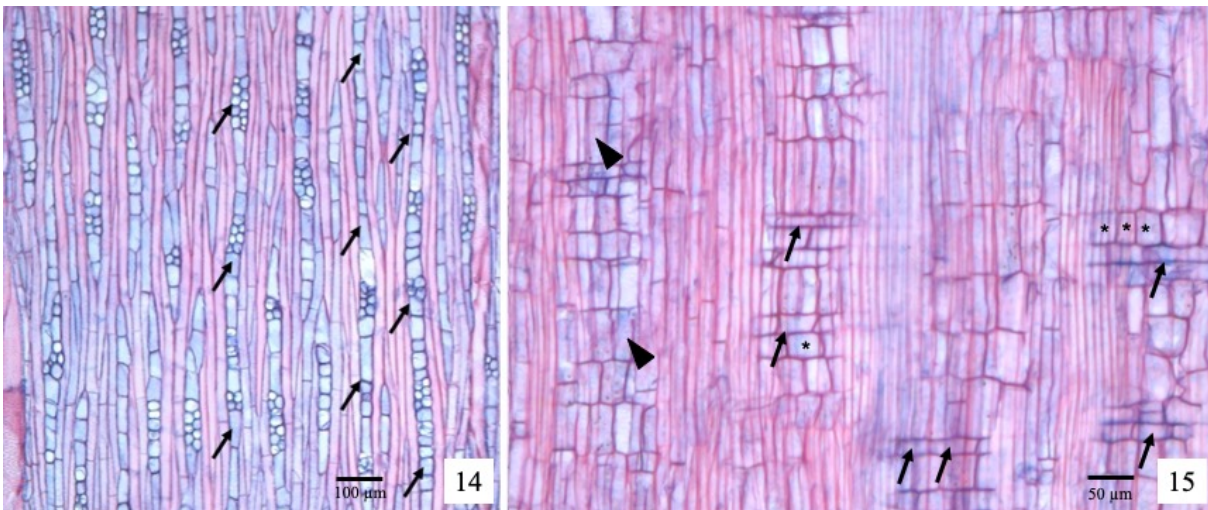
Figuras 12 e 13 – Parênquima axial do xilema secundário das plantas jovens de *Hevea brasiliensis*. 12 – Parênquima axial em linhas irregulares (setas) e em faixas irregulares (ponta de seta), seção transversal. 13 – Detalhe de uma célula de parênquima com septo (seta), seção longitudinal tangencial. Barra de escala = Imagem 12 (200 μm); Imagem 13 (50 μm)



Raios multisseriados com porções unisseriadas de mesma largura que as multisseriadas, heterogêneos, com 1 a 3 células de largura, fusionados (Figura 14), com corpo de células procumbentes (Figura 15) e mais de 2 camadas de células marginais quadradas e/ou eretas (Figura 15), a quantidade de raios por milímetro

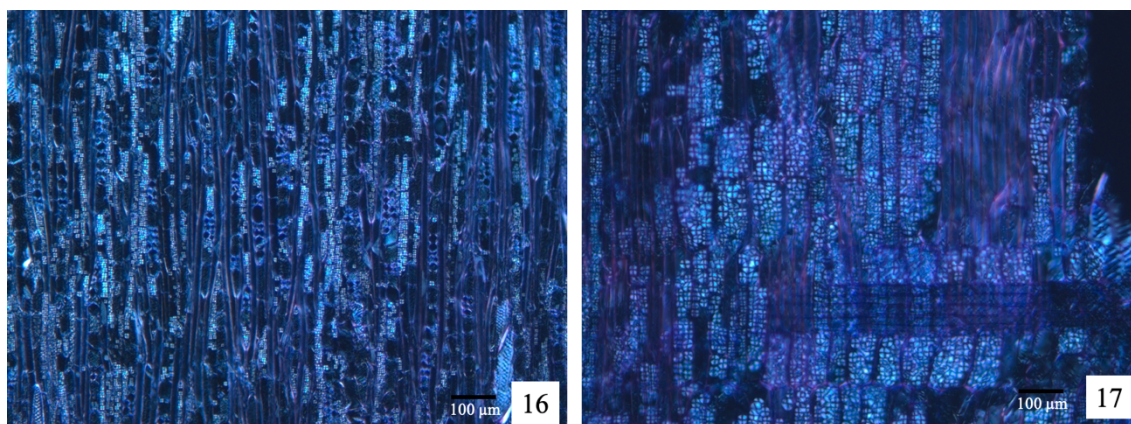
linear variou de 9,25 a 10,91, raios com altura e largura que variou de 649,49 a 767,35 μm e de 27,81 a 30,88 μm , respectivamente. As pontoações intervasculares são areoladas e alternas, bem como as radiovasculares, o diâmetro de suas aberturas externas e internas variaram de 9,35 a 9,75 μm e de 5,71 a 6,44 μm respectivamente. As pontoações radiovasculares tiveram o diâmetro de suas aberturas internas e externas variando de 7,59 a 9,66 μm e de 4,84 a 6,56 μm , respectivamente.

Figuras 14 e 15 – Parênquima radial do xilema secundário das plantas jovens de *Hevea brasiliensis*. 14 – Raios fusionados (setas) com porções uniseriadas de mesma largura das porções multisseriadas, seção longitudinal tangencial. 15 – Células do corpo do raio procumbentes (setas) e células marginais quadradas (*) e eretas (ponta de seta), seção longitudinal radial. Barra de escala = Imagens 14 (100 μm); Imagem 15 (50 μm)



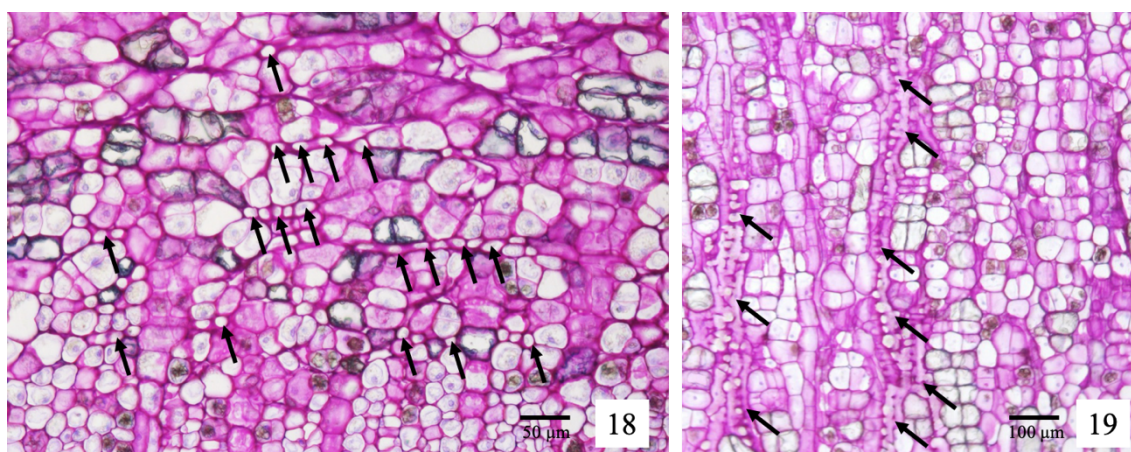
Há grãos de amido presentes tanto no parênquima axial (Figura 16) quanto no parênquima radial (Figura 17).

Figuras 16 e 17 – Grãos de amido (em cruz de malta) no xilema secundário das plantas jovens de *Hevea brasiliensis*, seção longitudinal tangencial e radial, da esquerda para a direita, uso de luz polarizada. Barra de escala = Imagens 16 e 17 (100 μm)



Os laticíferos estão localizados na região não condutora do floema secundário, estão tangencialmente orientados, com duas a dez células ou ainda podendo se apresentar de forma solitária (Figura 18). O diâmetro dos laticíferos variou de 15,81 a 18,04 μm , e estas células ocuparam uma área de cerca de 16% do floema secundário total. Os laticíferos são articulados, anastomosados, com disposição sinuosa, tendo sua melhor visualização no plano longitudinal tangencial (Figura 19).

Figuras 18 e 19 – Laticíferos do floema secundário das plantas jovens de *Hevea brasiliensis*. 18 – Laticíferos orientados tangencialmente ou solitários (setas) em seção transversal. 19 – Visualização tangencial do corpo dos laticíferos (setas) e suas articulações e anastomoses em disposição sinuosa, seção longitudinal tangencial. Barra de escala = Imagem 18 (50 μm); Imagem 19 (100 μm)

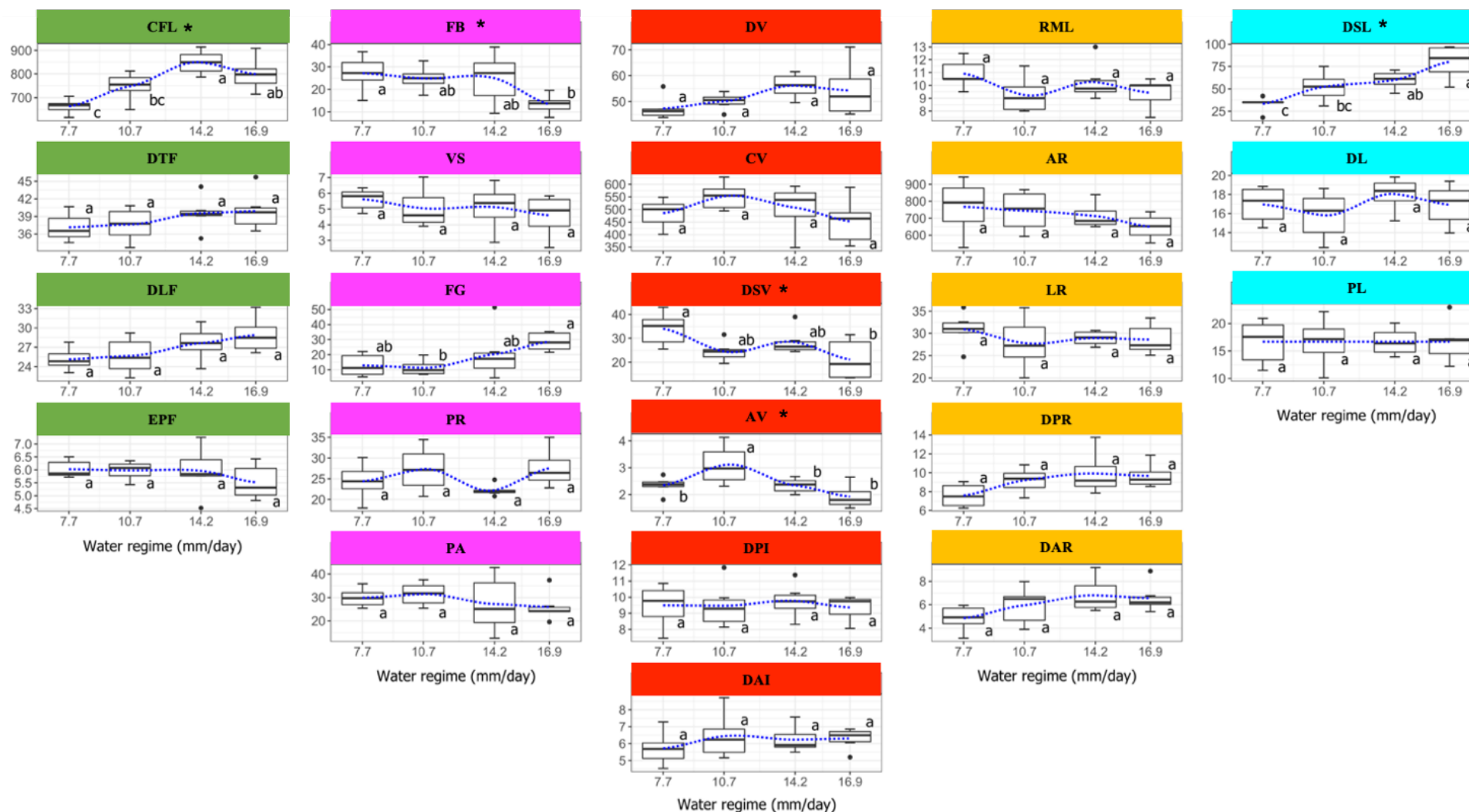


4.2 Características que variaram com os tratamentos de disponibilidade hídrica

Das 23 variáveis quantitativas, 6 diferiram entre os tratamentos, a saber: comprimento das fibras libriiformes (CFL), proporção de fibras libriiformes (FB) e das fibras gelatinosas (FG), densidade (DV) e agrupamento de vasos (AV) e densidade de laticíferos (DSL).

A Figura 20, traz os resultados gerais, teste Tukey, linha de tendência e aferição de *outliers* por meio de *box-plots*, para cada uma das variáveis anatômicas avaliadas. As características anatômicas que demonstraram diferenças estatísticas tem sua sigla seguida de um asterisco (*) para facilitar sua visualização na Figura.

Figura 20. Teste Tukey, linhas de tendência e box-plots para as variáveis anatómicas avaliadas, divididas em 5 classes de análises: características de fibras (verde), proporção de tecidos celulares (magenta), características de vasos (vermelho), características de raios (amarelo) e características de laticíferos (azul). 41



CFL: comprimento de fibras librifórmes ; DTF: diâmetro total das fibras; DLF: diâmetro do lume das fibras; EPF: espessura da parede das fibras; FB: proporção de fibras librifórmes; VS: proporção de vasos; FG: proporção de fibras gelatinosas; PR: proporção de raios; PA: proporção de parênquima axial; DV: diâmetro dos vasos; CV comprimento dos vasos; DSV: densidade de vasos; AV: agrupamento de vasos; DPI: diâmetro das pontoações intervasculares; DAI: diâmetro da abertura da pontoações intervasculares; RML: raios por milímetro linear; AR: altura dos raios; LR: largura dos raios; DPR: diâmetro das pontoações radio vasculares; DAR: diâmetro da abertura das pontoações radio vasculares; DSL: densidade de laticíferos; DL: diâmetro dos laticíferos; PL: proporção de laticíferos em relação a área total do floema secundário. Os valores: 7,7; 10,7; 14,2 e 16,9 refere-se às lâminas d'água aplicadas (mm/dia) e correspondem aos tratamentos 1, 2, 3 e 4, respectivamente.

Os tratamentos de maior lâmina d'água (14,2 e 16,9 mm) demonstraram ter efeito no maior comprimento de fibras libriformes (CFL), enquanto os tratamentos de menor lâmina (7,7 e 10,7 mm) tiveram efeito no menor comprimento destas células. Em valor, o maior comprimento de fibras libriformes foi notado para o tratamento com lâmina d'água de 14,2 mm ($848,86 \mu\text{m} \pm 106,09$).

Há uma tendência de diminuição na proporção de fibras libriformes (FB) com o aumento da disponibilidade de água entre os tratamentos, sendo a proporção destas células maior em plantas que receberam lâmina d'água de 7,7 mm, e menor em plantas que receberam lâmina de 16,9 mm. Entretanto, apesar de não significativo ao teste Tukey a 5%, as lâminas d'água de 10,7 e 14,2 mm tiveram efeito semelhante para a proporção de fibras libriformes em plantas que receberam tanto 7,7 mm quanto em plantas que receberam 16,9 mm de água por dia.

Houve tendência de aumento da proporção de fibras gelatinosas (FG) conforme aumento das lâminas d'água entre os tratamentos. A maior proporção de fibras gelatinosas, em valor, ocorreu nas plantas que receberam maior lâmina d'água (16,9 mm). Plantas dos tratamentos que receberam lâminas d'água de 7,7 e 14,2 mm não foram diferentes estatisticamente do tratamento de maior lâmina d'água (16,9 mm), entretanto, a proporção de fibras gelatinosas nessas plantas também se assemelha, estatisticamente, à menor proporção de fibras gelatinosas que ocorreu nas plantas do tratamento de 10,7 mm.

Notamos tendência de diminuição da densidade de vasos (DSV) nas plantas de *H. brasiliensis* conforme aumento da disponibilidade de água entre os tratamentos, tendo sido a maior densidade de vasos observada no tratamento de menor lâmina d'água (7,7 mm) e a menor densidade de vasos no tratamento de maior lâmina d'água (16,9 mm).

Quanto à característica de agrupamento de vasos (AV), as plantas do tratamento com lâmina d'água de 10,7 mm apresentaram maior número de vasos por grupo ($3,1 \pm 0,75$), em comparação as demais lâminas d'água, as quais não diferiram estatisticamente.

Para a característica de densidade de laticíferos (DSL), os tratamentos de maior lâmina d'água (14,2 e 16,9 mm) demonstraram ter efeito na maior densidade dos laticíferos, enquanto que os tratamentos de menor lâmina (7,7 e 10,7 mm) tiveram efeito na menor densidade destas células.

Os resultados do teste de correlação de Pearson são apresentados na Tabela 1, a qual considerou conjuntamente todos os tratamentos, e na Figura 21 considerando-se individualmente cada lâmina d'água.

Tabela 1 – Matriz de correlação e p-valor para o teste de correlação de Pearson, considerando-se os tratamentos conjuntamente.

Matriz de Correlação						
	CFL	FB	FG	DSV	AV	DSL
CFL	1	-0,93*	0,72	-0,71	-0,34	0,83*
FB	-0,93*	1	-0,79	0,75	0,24	-0,73
FG	0,72	-0,79	1	-0,95*	-0,03	0,49
DSV	-0,71	0,75	-0,95*	1	-0,19	-0,42
AV	-0,34	0,24	-0,03	-0,19	1	-0,4
DSL	0,83*	-0,73	0,49	-0,42	-0,4	1

p-valor						
	CFL	FB	FG	DSV	AV	DSL
CFL	-	0,0064*	0,1085	0,1142	0,5046	0,0397*
FB	0,0064*	-	0,0593	0,0862	0,6411	0,102
FG	0,1085	0,0593	-	0,0036*	0,9607	0,3215
DSV	0,1142	0,0862	0,0036*	-	0,7141	0,4031
AV	0,5046	0,6411	0,9607	0,7141	-	0,4321
DSL	0,0397*	0,102	0,3215	0,4031	0,4321	-

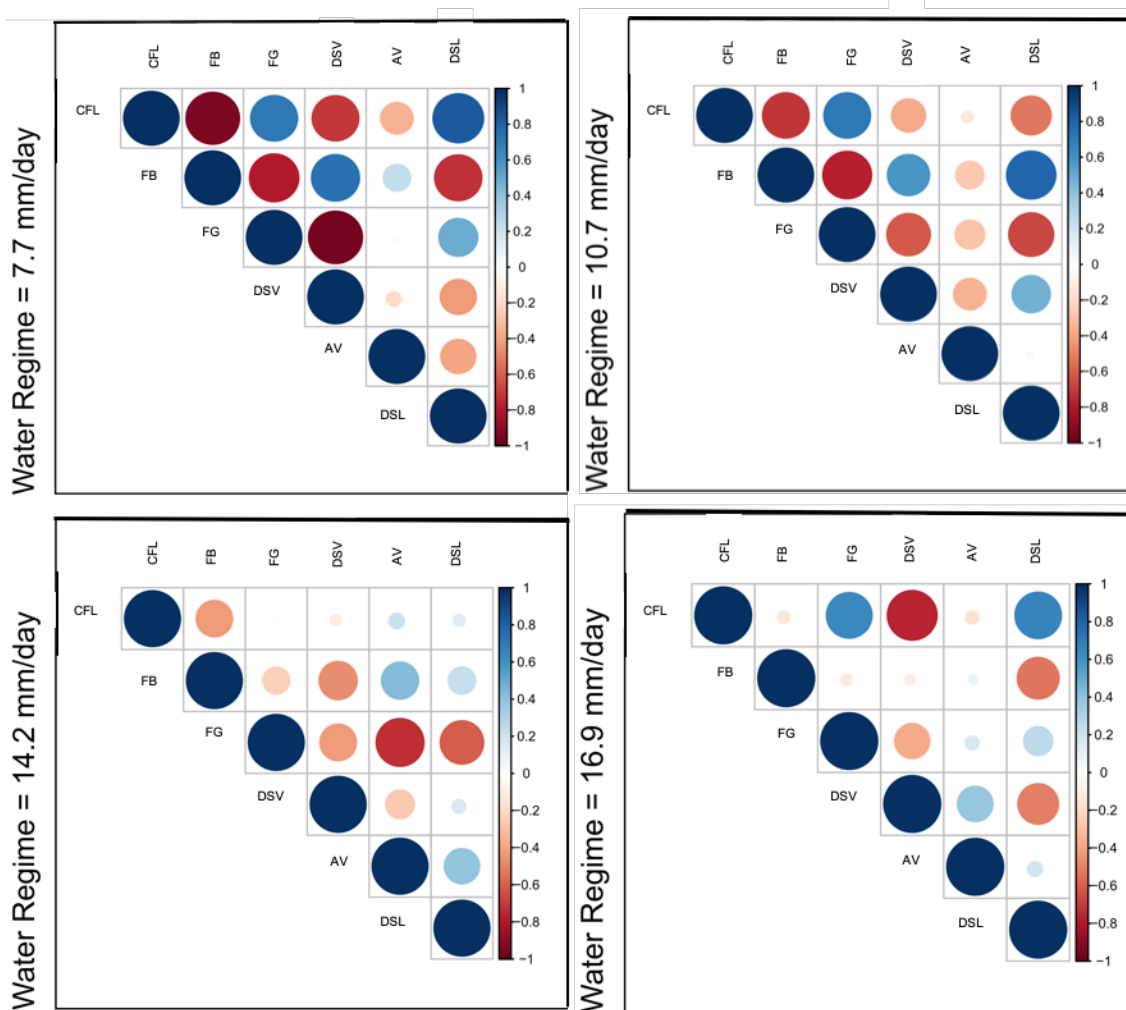
CFL: comprimento das fibras libriformes; FB: proporção de fibras libriformes; FG: proporção de fibras gelatinosas; DSV: densidade de vasos; AV: agrupamento de vasos; DSL: densidade de laticíferos P-valor menor do que 0,05 indica que a correlação é significativa com 95% de probabilidade.

Quando considerados conjuntamente, os tratamentos demonstraram correlação significativa para três conjuntos de características, são elas: comprimento de fibras libriformes (CFL) e proporção de fibras libriformes (FB); comprimento de fibras libriformes (CFL) e densidade de laticíferos (DSL) e, proporção de fibras gelatinosas (FG) e densidade de vasos (DSV). Entretanto, as correlações entre CFL e DSL, e FG e DSV não são comuns, sendo dificilmente explicadas cientificamente.

A análise de correlação de Pearson demonstrou que as variáveis anatômicas CFL e FB se correlacionam de forma negativa (-0,93), isto significa que estas características anatômicas têm correlação inversamente proporcional, ou seja,

enquanto uma aumenta, seu par correspondente necessariamente diminui. Quando analisada separadamente, ou seja, por tratamento, a análise de correlação de Pearson demonstrou significância estatística apenas para o conjunto de variáveis anatômicas: proporção de fibras gelatinosas (FG) e densidade de laticíferos (DSL) do tratamento 3 (14,2 mm) (Figura 21). Todavia, esta correlação também não é comum, o que torna difícil explicá-la.

Figura 21 – Teste de correlação de Pearson, por tratamento



O diâmetro da circunferência indica o grau de correlação entre as variáveis anatômicas, quanto maior, mais forte é a correlação. Ambas as análises foram realizadas considerando-se apenas as características anatômicas significativas pelo teste Tukey com alfa de 5%. CFL: comprimento das fibras librifórmes; FB: proporção de fibras librifórmes; FG: proporção de fibras gelatinosas; DSV: densidade de vasos; AV: agrupamento de vasos; DSL: densidade de laticíferos

5 DISCUSSÃO

5.1 Comprimento de fibras libriformes

Quanto à análise das células que exercem principalmente a função de suporte mecânico no xilema secundário, observamos aumento do comprimento das fibras libriformes com a maior disponibilidade de água, nos tratamentos com lâmina d'água de 14,2 mm e 16,9 mm. Segundo Carlquist (1988) e Hopkins (1995), o comprimento das fibras libriformes pode estar ligado a fatores genéticos, intrínsecos ao vegetal, mas pode ter influência de fatores externos, como o aporte hídrico. Uma vez que o material genético das plantas é o mesmo (clones), podemos relacionar o comprimento destas fibras com a quantidade de água recebida pelas plantas. Em plantas onde as células iniciais cambiais estão em turgor hídrico ideal, as fibras libriformes formadas pelo câmbio são maiores em comprimento, quando comparadas às mesmas células de plantas de ambientes com déficit hídrico, uma vez que a disponibilidade de água é também um fator limitante à atividade do câmbio vascular (LEVITE, 1972; MELO JÚNIOR et al., 2011).

5.2 Proporção de tipos celulares: fibras libriformes e fibras gelatinosas

Nossos resultados apontam diminuição na proporção de fibras libriformes com o aumento da disponibilidade de água entre os tratamentos. A maior proporção de fibras libriformes encontrada nas plantas dos três primeiros tratamentos (7,7, 10,7 e 14,2 mm) desempenham papel de auxílio na manutenção do transporte hídrico e confere segurança e resistência à implosão de vasos do xilema secundário de plantas sob restrição hídrica. Autores como Jacobsen et al. (2005) afirmam que a maior proporção de tecido fibroso no xilema secundário pode contribuir na resistência à implosão de vasos do xilema, atuando como característica facilitadora da condução em ambientes com restrição hídrica. Isto ocorreria porque a maior proporção destas células compensaria a pequena espessura de suas paredes, o que ofereceria maior resistência às paredes dos elementos de vaso e diminuiria a probabilidade de implosão sob elevadas pressões negativas (HACKE et al., 2001; JACOBSEN et al., 2005). Segundo Fahn e Leshem (1963), as fibras libriformes podem reter seus protoplastos, se associando as células de reserva do vegetal. Desta maneira, a presença destas no xilema secundário de *H. brasiliensis* está

relacionada principalmente ao armazenamento de água e substâncias de reserva, o que garantiria o suprimento de nutrientes necessários em períodos de restrição hídrica (GOULART; MARCATI, 2008).

O teste de correlação de Pearson apontou correlação negativa entre as características anatômicas de comprimento de fibras libriformes e proporção destas fibras no xilema secundário em *Hevea brasiliensis*, de forma que o menor comprimento de fibras libriformes em ambientes de menor disponibilidade de água parece ser compensado pela maior proporção destas fibras no xilema secundário da espécie, sendo fibras de menor comprimento comuns em ambientes xéricos (BARAJAS-MORALES, 1985; LUCHI, 2004; DENARDI; MARCHIORI, 2005; BOSIO et al., 2010).

A proporção de fibras gelatinosas demonstrou tendência de aumento conforme aumento das lâminas d'água entre os tratamentos. A presença de fibras gelatinosas nas plantas jovens de *Hevea brasiliensis* é uma característica comum à espécie e estas desempenham também a função de armazenamento de água (LUCHI, 2004). Nobuchi e colaboradores (2011) e Ramos e colaboradores (2016) corroboram com nossos resultados ao afirmarem que fibras gelatinosas são características comuns ao xilema secundário de seringueira, tanto nativas quanto plantadas. Diferentemente das fibras libriformes, as gelatinosas possuem uma camada interna à camada S₂, chamada camada gelatinosa, caracterizada por altos níveis de celulose cristalina e por suas microfibrilas possuírem orientação quase totalmente paralela ao eixo das fibras (baixo ângulo microfibrilar, próximo a 0°) (DÉJARDIN et al., 2010). Assim, a presença de fibras gelatinosas nas plantas deste estudo funcionaria, então, como sítios de armazenamento hídrico, da mesma forma que as células do parênquima, e serviria para suprir necessidades do vegetal em um possível período de restrição na disponibilidade de água e/ou períodos de crescimento acentuado. Não acreditamos que a maior ou menor proporção de fibras gelatinosas esteja relacionada ao lenho de reação ou a algum fator de estresse, uma vez que as plantas cresceram em casa de vegetação onde estavam protegidas de intempéries climáticas, tais como fortes chuvas e ventos.

5.3 Densidade e agrupamento de vasos

Nossos resultados indicam maior densidade de vasos conforme diminuição da disponibilidade de água. Há na literatura científica muitos relatos sobre a relação entre o suprimento de água e as características dos vasos (CARLQUIST 1966, 1980). Com a menor disponibilidade de água, há maior probabilidade de ocorrer embolismo nos vasos, interrompendo o fluxo de água no xilema secundário e, como consequência haveria redução da capacidade total de condução hidráulica (LADJAL et al., 2005; NASCIMENTO, 2017). A maior densidade de vasos, nestes casos, permitiria maior probabilidade dos vasos se manterem ativos no transporte, mesmo que outros vasos sofram embolismo (BAAS et al., 1983, WHELLER et al., 2005, SONSIN et al., 2012 e outros). Assim, como forma de minimizar problemas causados por falhas hidráulicas, as plantas de *Hevea brasiliensis* que receberam menor lâmina d'água parecem ter ajustado a densidade de seus vasos como forma de promover um transporte hídrico mais seguro.

Para a característica de agrupamento de vasos, nossos resultados demonstraram vasos mais agrupados no xilema secundário das plantas que receberam lâmina d'água de 10,7 mm., todavia, os resultados não demonstram tendência clara para esta característica do xilema secundário.

5.4 Densidade de laticíferos

Nossos resultados demonstram maior densidade de laticíferos com aumento da disponibilidade de água entre os tratamentos. Os laticíferos têm sido encontrados em maior densidade em espécies vegetais de ambientes com menor grau xeromórfico, ou seja, onde o recurso hídrico não é restrito (GOMEZ et al., 1972), esta informação corrobora aos nossos resultados, onde a maior densidade destas estruturas foi observada no tratamento de maior disponibilidade hídrica (16,9 mm). O crescente emprego de metabólitos especializados como o látex em indústrias, como a da borracha natural, pressiona o mercado a fornecer esta matéria prima em quantidades cada vez maiores. Isto impulsiona o mercado florestal da heveicultura, que demanda conhecimentos específicos para o melhor cultivo da espécie, objetivando maior produção de látex. No vegetal, a água atua em vários processos, como por exemplo na produção de laticíferos e na capacidade produtiva de sua secreção (FAY et al., 1989). Desta forma, a produção de látex pode ser alterada em

função de restrições na disponibilidade de água (GOMEZ, 1982; AGRAWAL; KONNO, 2009), causando prejuízos financeiros aos heveicultores. Ho e colaboradores (1973) já descreviam que a densidade de células laticíferas é uma característica determinante na produção de látex em *Hevea brasiliensis*. Os laticíferos desempenham também papel de proteção nas plantas, pois seu exsudato evita o ataque, principalmente, de fungos e insetos (KEKWICK, 2001) por possuir componentes químicos tóxicos em sua composição, o que levaria os insetos à morte (ZALUCKI et al. 2001). O látex pode contribuir também como selante de ferimentos e injúrias (KONNO, 2011). Do mesmo modo que a densidade de laticíferos é maior em ambientes onde o recurso hídrico está disponível em maior quantidade, como em regiões tropicais, a interação entre plantas e herbivoria também o é (FAHN, 1979; 1990; FARRELL et al., 1991; KONNO, 2011). Deste modo, estas informações nos levam a crer que por sofrerem maior pressão de herbivoria, plantas que não encontram restrição no recurso hídrico desenvolvem maior quantidade de laticíferos também como mecanismo de proteção contra o ataque destes organismos (KONNO, 2011).

5.5 Presença de parênquima com septos

Foram observados neste estudo a presença de parênquima com septos (Figura 13), independente do tratamento avaliado. Esta é a primeira vez que esta característica é descrita para *H. brasiliensis*. Segundo Chattaway (1932), a presença de septos no parênquima é uma característica primitiva, que se relaciona a origem desta célula de uma única traqueíde.

6 CONCLUSÃO

Seis características do xilema secundário das plantas jovens de *Hevea brasiliensis* variaram com os tratamentos de disponibilidade de água. Com maior disponibilidade de água observamos maior comprimento de fibras libriformes que estavam em menor proporção, maior proporção de fibras gelatinosas, menor densidade e agrupamento de vasos e maior densidade de laticíferos. As demais características anatômicas, que não variaram significativamente com os tratamentos de disponibilidade de água aplicados, são conservativas para *Hevea brasiliensis*, inclusive a presença de marcações periódicas por fibras radialmente achatadas.

Nossos resultados demonstram a plasticidade do xilema secundário e os diferentes ajustes adotados pela espécie frente as restrições hídricas impostas, a importância do recurso hídrico na densidade de células laticíferas e sua provável influência na produção de látex, além de descrever características anatômicas nunca antes descritas para a espécie, como a presença de parênquima com septos.

REFERÊNCIAS

ABRABOR. Associação Brasileira de Produtores e Beneficiadores de Borracha Natural. 2017. Disponível em: < <http://www.agricultura.gov.br/assuntos/camaras-setoriais-tematicas/documentos/camaras-setoriais/borracha-natural/2017/38a-ro/app-abrabor-38ro-borracha.pdf>> Acesso em: 5 jul. 2018.

ALVES, E. S.; ANGYALOSSY-ALFONSO, V. Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. 1. Growth rings and vessels. **IAWA Journal**, v. 21, p. 3 - 30, 2000.

ALVES, E. S.; ANGYALOSSY-ALFONSO, V. 2002. Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. 2. Axial parenchyma, rays and fibres. **IAWA Journal**, v. 23, p. 391 – 418, 2002.

AGRAWAL, A. A. & KONNO, K. Latex: a model for understanding mechanisms, ecology, and evolution of plant defense against herbivory. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 40, p. 311 – 331, 2009.

ANGYALOSSY, V.; PACE, M. R.; EVERT, R. F.; MARCATI, C. R.; OSKOLSKI, A. A.; TERRAZAS, T.; KOTINA, E.; LENS, F.; MAZZONI-VIVEIROS, S. C.; ANGELES, G.; MACHADO, S. R.; CRIVELLARO, A.; RAO, K. S.; JUNIKKA, L.; NICOLAEVA, N.; BAAS, P. IAWA List of Microscopic Bark Features. **IAWA Journal**, v. 37, p. 517 – 615, 2016.

ANDEREGG, W. R. L. Spatial and temporal variation in plant hydraulic traits and their relevance for climate change impacts on vegetation. **New Phytologist**, v. 205, p. 1008-1014, 2015.

APPEZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M.; Anatomia vegetal. 2ª edição. **Editora da Universidade Federal de Viçosa**, Viçosa-MG. 2006.

ARRUDA, A. S.; FARIA, R. Q.; PEIXOTO, N.; MOREIRA, A. S. F. P.; FLORIANO, J. F.; GRAEFF, C. F. O.; GONÇALVES, P. J.; ALMEIDA, L. M. Avaliação da produção de látex em Mangabeira do Cerrado Goiano. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 26, n. 3, p. 939-948, jul.-set., 2016.

ASCENSÃO, L. Estruturas secretoras em plantas: uma abordagem morfo-anatômica, 2007. In: FIGUEIREDO, A. C.; BARROSO, J. G.; PEDRO, L.G. Potencialidades e aplicações das plantas aromáticas e medicinais. Curso teórico-prático, Edição da Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa – Centro de Biotecnologia Vegetal, Lisboa, Portugal, 3 ed., p. 19-28, 2007.

BAAS, P. The wood anatomical range in *Ilex* (Aquifoliaceae) and its ecological and phylogenetic significance. **Blumea**, v. 21, p. 193 – 258, 1973.

BAAS, P. Systematic, phylogenetic and ecological wood anatomy: History and perspectives. In: New perspectives in wood anatomy. Bass, P. (ed.) **The Hague Martinus Nijhoff Publishers**. p. 23 – 58, 1982.

BAAS, P. WERKER, E. FAHN, A. 1983. Some ecological trends in vessel characters. **IAWA BULL.**, n. s., v. 4, n. 2-3, p.141-159, 1983.

BECKER, P.; TYREE, M. T. T.; TSUDA, M. Hydraulic conductance of angiosperms versus conifers: Similar transport sufficiency at the whole-plant level. **Tree Physiology**. v. 19, p. 445-452, 1999.

BARAJAS – MORALES, J. Wood structural differences between trees of two tropical forests in Mexico. **IAWA Bulletin**, n.s. v. 6, p. 355 – 364, 1985.

BENNET, H. S.; WYRICK, A. D.; LEE, S. W.; MCNEIL, J. H. Science and art in preparing tissues embedded in plastic for light microscopy, with special reference to glycol methacrylate, glass knives and simple stains. **Stain Technology** v.51, p. 71–97, 1976.

BONNER, J.; GALSTON, A. W. The physiology and biochemistry of rubber formation in plants. **Bot. Rev.** v. 13, p. 543-596, 1947.

BOSIO, F. Variações no xilema secundário de *Miconia sellowiana* (DC.) Naudin (Melastomataceae) em três fitofisionomias do estado do Paraná, Brasil. Dissertação (Mestrado), Universidade Federal do Paraná, 2008.

BOSIO, F.; SOFFIATTI, P.; BOEGER, M. R. T. Ecological wood anatomy of *Miconia sellowiana* (Melastomataceae) in three vegetation types of Paraná state, Brazil. **IAWA Journal**, v. 31, p. 179 – 190, 2010.

BRAGA, C. Indicadores econômicos da produção de borracha natural no Brasil. **CNA BRASIL**, 2015. Disponível em <http://portal-integradocna.hom.dotgroup.com.br/assets/arquivos/artigostecnicos/artigo-07_0.91037400_1514912077.pdf> Acesso em: Abril de 2019.

BUKATSCH, F. Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. **Mikrokosmos** v. 61, p. 255, 1972.

BUTERRY, B. R.; BOATMAN, S. G. Déficit hídrico e fluxo de látex. Campinas, SP: **Fundação Cargill**, 1985. 120 p.

CARDOSO, P. R. Estruturas secretoras em plantas. **Instituto de Botânica- IBt** de São Paulo. out. 2011.

CARLESSO, R. Absorção de água pelas plantas: água disponível versus extraível e a produtividade das culturas. **Ciência Rural**. Santa Maria, v. 25, n. 1, p. 183 – 188, 1995.

CARLQUIST, S. Wood anatomy of Compositae: a summary, with comments on factors controlling wood evolution. **Aliso**. v. 6, p. 25 – 44, 1966.

CARLQUIST, S. Ecological factors in wood evolution, a floristic approach. **American Journal of Botany**, v. 6, p. 887 – 896, 1977.

CARLQUIST, S. Further concepts in ecological wood anatomy, with comments on recent work in wood anatomy and evolution. **Aliso**, v. 9, p. 499 – 553, 1980.

CARLQUIST, S. Vasicentric tracheids as a drought survival mechanism in the woody flora of southern California and similar regions; review of vasicentric tracheids. **Aliso**, v. 11, p. 37 – 68, 1985.

CARLQUIST, S.; HOEKMAN, D. A. Ecological wood anatomy of the woody southern Californian flora. **IAWA Bulletin**, v. 6, p. 319 – 347, 1985.

CARLQUIST, S. Comparative wood anatomy: systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledonous wood. **Springer-Verlag**, New York. 384 p. 1988.

CARLQUIST, S. Comparative wood anatomy: systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood. New York: **Spring-Verlag**, 446p. 2001.

CARVALHO, P. R.; DAVIDE, C. M. L.; BORGES, G. L. F. DAVIDE, C. A., DANIEL, O. Respostas morfofisiológicas entre procedências de canafístula submetidas a diferentes condições hídrica e nutricionais. **Pesq. flor. bras.**, Colombo, v. 35, n. 83, p. 179-188, jul./set. 2015.

CARVALHO, C. J. R. Respostas de plantas de *Schizolobium amazonicum* (S. *parahyba* var. *amazonium*) e *Schizolobium parahyba* (*Schizolobium parahybum*) à deficiência hídrica. **Revista Árvore**. v. 29, n. 6, p. 907-914, 2005.

CHAVE, J.; COOMES, D.; JANSEN, S.; LEWIS, S. L.; SWENSON, N. G.; ZANNE, A. E. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology letters**, v. 12, p. 251-366, 2009.

CHATTAWAY, M. The wood of the Sterculiaceae I. Specialization of the vertical wood parenchyma within the sub-family Sterculieae. **New Physiologist**, vol. 31, n. 2, p. 119-132, 1932.

COELHO JÚNIOR, L. M.; REZENDE, J. L. P.; BORGES, L. A. C.; OLIVEIRA, A. D. Análise temporal da borracha natural brasileira. **Cerne**, v. 15, n. 1, p. 19-26, 2009.

COSMO, N. L. Ecologia do lenho de 19 espécies nativas do estado do Paraná. 2012. 55 p. Tese (doutorado) – Curso de Engenharia Florestal, Universidade Federal do Paraná, Porto Alegre, 2012.

COSMO, N. L.; KUNIYOSHI, Y. S.; BOTOSSO, P. C. Anatomia da madeira de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae): aspectos funcionais e ecológicos. **Acta Botânica Brasileira**, v. 24, n.3, p. 747-755, 2010.

COSTA, A. R. As relações hídricas das plantas vasculares. Editora da Universidade de Évora. Évora, Portugal, 75 p. 2001.

DÉJARDIN, A.; LAURANS, F.; ARNAUD, D.; BRETON, C.; PILATE, G.; LEPLÉ, J. C. Wood formation in Angiosperms. **Comptes Rendus Biologies**, n. 333, p. 325-334, 2010.

DENARDI, L.; MARCHIORI, J. N. C. Anatomia ecológica da madeira de *Blepharocalyx salicifolius*. **Ciência Florestal**, v. 15, p. 119 - 127, 2005.

DÓRIA, L. C. Anatomia comparada do lenho de *Tabebuia aurea* (Bignoniaceae) e *Tocoyena formosa* (Rubiaceae) que ocorrem no cerrado e na caatinga. Dissertação (Mestrado), Universidade Estadual Paulista – Unesp. Botucatu, São Paulo, 2014.

DUSSOURD, D. E.; EISNER, T. Vein-cutting behavior: insect counter ploy to the latex defense of plants. **Science**, v. 237, p. 898-901, 1987.

DUSSOURD, D. E. Foraging with finesse: caterpillar adaptations for circumventing plant defenses, 1993. In: Stamp, N. E., Casey, T. M. (Eds.), Caterpillars. **Chapman and Hall**, New York, p. 92-131, 1993.

DUSSOURD, D. E. Entrapment of aphids and whiteflies in lettuce latex. **Ecol. Popul. Biol.** v. 88, p. 163-172, 1995.

ESAU, K. Anatomy of seed plants. **John Wiley & Sons Inc.**, New York, 1977.

EVERT, R. F. Esau's plant anatomy, 3ed. **Wiley-Interscience**: New York, 2006.

FAHN, A.; LESHEM, B. Wood fibres with living protoplasts. Israel, The Hebrew University of Jerusalem, 1963.

FAHN, A. Secretory tissues in plantas. London, **Academic Press**. 1979.

FAHN, A. Secretory tissues in vascular plants. **New Phytol.** v. 108, p. 229-257, 1988.

FAHN, A. Plant anatomy. 4th ed., Oxford, **Pergamon Press**. 1990.

FARIAS, C. H. A.; SOBRINHO, J. E.; MEDEIROS, J. F.; COSTA, M.; NASCIMENTO, I. B.; SILVA, M. C. C. Crescimento e desenvolvimento da cultura do melão sob diferentes lâminas de irrigação e salinidade da água. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 7, n. 3, p. 445-450, 2003.

FARRELL, B. D.; DUSSOURD, D. E. & MITTER, C. Escalation of plant defense: do latex/resin canals sput plant diversification? **American Naturalist**, v. 138, n. 4, p. 881 – 900, 1991.

FAY, E.; SANIER, C.; HEBANT, C. The distribution of plasmodesmata in the phloem of *Hevea brasiliensis* in relation to laticifer loading. **Protoplasma**, v. 149, p. 155 – 162, 1989.

FONTI, P. Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. **New Phytologist**, v. 185, p. 42-53, 2010.

FRANKLIN, G. L. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resins composites, and a new macerating method for wood. **Nature**, v. 155, n. 51, 1945.

GOULART, S. L.; MARCATI, C. R. Anatomia comparada do lenho em raiz e caule de *Lippia salviifolia* Cham. (Verbenaceae). **Revista Brasil. Bot.**, v. 31, n. 2, p. 263 – 275, abr.-jun. 2008.

GOMEZ, J. B.; NARAYANAN, R.; CHEN, K. T. Some structural factors affecting the productivity of *Hevea brasiliensis*: I. Quantitative determination of the laticiferous tissue. *J. Rubb. Res.* **Inst. Malasya**, v. 23, n. 3, p. 193 – 203, 1972.

GOMEZ, J. B. Anatomy of *Hevea* and its influence on latex production. Kuala Lumpur: **Malasya Rubber Research and Development Board**. 1982.

GONÇALVES, P. S.; MARTINS, A. L. M.; BORTOLETTO, N.; UTIDA, R. C. Variabilidade dos caracteres estruturais do sistema laticífero da casca em plantas jovens de seringueira. **Pesq. agropec. bras**, Brasília, v. 30, n. 5, p. 649-656, maio 1995.

HACKE, U. G.; SPERRY, J. S.; POCKMAN, W. T.; DAVIS S. D.; MCCULLOH, K. A. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. **Oecologia**, v. 126, p. 457 – 461, 2001.

HO, C. Y.; NARAYANAN, R.; CHEN, K. T. 1973. Clonal nursey studies in *Hevea*: I. Nursey yields and associated structural characteristic and their variations. **Journal of the Rubber Research Institute of Malaya**, v. 4, n. 23, p. 305 – 316, 1973.

HÖLL, W. 2000. Distribution, fluctuation and metabolism of food reserves in the wood trees, 2000. In: SAVIDGE, R. A.; BARNET, J. R.; NAPIER, R. *Cell and Molecular Biology of Wood Formation*, eds. **BIOS Scientific**, Oxford, p. 347 – 362, 2000.

HOPKINS, W. G. Introduction to plant physiology. **John Wiley & Sons**, New York. 464p. 1995.

IAWA COMMITTEE. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. **IAWA Bulletin**, n. s. v.10, n.3, p. 219 – 332, 1989.

JACOBSEN, A. L.; EWERS, F. W.; PRATT, R. B.; PADDOCK, W. A.; DAVIS, S. D. Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? **Plant physiology**, v. 139, p. 546 – 560, 2005.

JALANI, B. S.; RAMLI, O. Production systems and Agronomy, Rubber. In: Thomas, B.; Murphy, D. J.; Murray, B. G. (eds) *Encyclopedia of applied plant sciences*, Tree volume set. **Elsevier Academic Press**, London, p. 970-978, 2003.

JOHANSEN, D. A. *Plant Microtechnique*. New York: **McGraw Hill**, 528 p. 1940.

KEKWICK, R. G. Latex and laticifers. *Encyclopedia of life sciences*. University of Birmingham, Birmingham, UK. 2001.

KRAUS, J. E. & ARDUIN, M. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Seropédica, Rio de Janeiro. EDUR. 198p.

KÖPPEN, W.; GEIGER, R. Klimate der Erde. **Gotha: Verlag Justus Perthes**. 1928.

KONNO, K. Plant látex and other exudates as plant defense systmes: Roles of various defense chemicals and proteins contained therein: a review. **Phytochemistry**, v. 72, p. 1510 - 1530, 2011.

LADJAL, M.; HUC, R.; DUCREY, M. Drought effects on hydraulic conductivity and xylem vulnerability to embolism in diverse species and provenances of Mediterranean cedars. **Tree Physiology**, v. 25, p. 1109 – 1117, 2005.

LARCHER, W. Ecofisiologia vegetal. São Carlos, SP: **Rima Artes e Textos**, 531 p. 2006.

LECHNER, L.; PEREYRA-IRUJO, G. A.; GRANIER, C.; AGUIRREZÁBAL, L. A. N. Rewatering plants after long waterdeficit treatment reveals that leaf epidermal cells retain their ability to expand after the leaf has apparently reached its final size. **Annals of Botany**. v. 101, p. 1007-1015, 2008.

LENS F.; LUTEYN, J. L.; SMETS, E.; JANSEN, S. Ecological trends in the wood anatomy of Vaccinioideae (*Ericaceae* s. l.) **Flora**, v. 199, p. 309 – 319, 2004.

LEVITE, J. Responses of plants to environmental stress. **Academic Press**, New York, 697p. 1972.

LIBERATO, M. A. R.; GONÇALVES, J. F. C.; CHEVREUIL, L. R.; NINA JUNIOR, A. R.; FERNANDES, A. V.; SANTOS JÚNIOR, U. M. Leaf water potential, gas exchange and chlorophyll a fluorescence in acariquara seedlings (*Minquartia guianensis* Aubl.) under water stress and recovery. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 18, p. 315-323, 2006.

LIMA, D. U.; OLIVEIRA, L. E. M.; SOARES, A. M.; DELÚ-FILHO, N. Avaliação sazonal da produção de borracha e da dinâmica de carboidratos solúveis em plantas de seringueira (*Hevea brasiliensis* Mull. Arg.) cultivadas em Lavras, Minas Gerais. **Revista Árvore**, Viçosa-MG, v. 26, n. 3, p. 377-383, 2002.

LUDLOW, M. M.; MUCHOW, R. C. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited. **Advances in Agronomy**, v.43, p. 107-153, 1990.

LUCHI, A. E. Anatomia do lenho de *Croton urucurana* Baill. (Euphorbiaceae) de solos com diferentes níveis de umidade. **Revista Brasil. Bot.** v. 27, n. 2, p. 271-280, abr.-jun. 2004.

LÜTTGE, U. Structure and function of plant glands. Annu. Ver. **Pl. Physiol.** v. 22, p. 23-44, 1971.

MARCATI, C. R.; ANGYALLOSSI-ALFONSO, V.; BENETATI, L. Anatomia comparada do lenho de *Copaifera langsdorfii* Desf. (Leguminosae-Caesalpinoideae) de floresta e cerrado. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 24, p. 311 – 320, 2001.

- MARTINS, M. B. G.; ZIEIRI, R. Anatomia foliar de clones de seringueira. **Scientia Agrícola**, Piracicaba, v. 60, n. 4, p. 709-713, out./dez/ 2003.
- MARTINS, A. L. M.; de LUCA, A. C.; GONÇALVES, E. C. P.; de BRITO, P. F. Produção de mudas de seringueira em bancada e substrato (Viveiro suspenso) **Coordenadoria de Assistência Técnica Integral (CATI)**, jan. 2017. 52p.
- MAHLBERG, P. G.; ASSI, L. A. A new shape of plastid starch grains from laticifers of *Anthostema* (Euphorbiaceae). *S. Afr. J. Bot.* v. 68, p. 231-233, 2002.
- MATILE, P. The sap of the plant cells. **New Phytologist**, v. 105, p. 1-26, 1987.
- MELO JÚNIOR, J. C. F.; CECCANTINI, G.; BONA, C. Anatomia ecológica do lenho de *Copaifera langsdorffi* Desf. (*Leguminosae*) distribuída em diferentes condições edáficas do cerrado sul-brasileiro. *IHERINGIA, Sér. Bot.*, Porto Alegre, v. 66, n. 22, p.189-200, Dez. 2011.
- MELO, R. F. et al. Variação sazonal de algumas características nutricionais e bioquímicas relacionadas com a produção de látex em clones de seringueira [*Hevea brasiliensis* (Wild.) Muell. Arg.] em Lavras – MG. **Cienc. Agrotec.**, v. 28, p. 1326-1335, 2004.
- MESQUITA, A. C.; OLIVEIRA, L. E. M.; CAIRO, P. A. R.; VIANA, A. A. M. Sazonalidade da produção e características do látex de clones de seringueira em Lavras, MG. **Bragantia**, Campinas, v. 65, n. 4, p. 633-639, 2006.
- MILANEZ, F. R. Contribuição ao conhecimento anatômico de *Cryptostegia grandiflora* – I. Embrião. **Rodriguésia**, v. 21/22, n. 33-34, p. 347-394, 1959.
- MILANEZ, F. R. Ontogênese dos laticíferos contínuos ne *Neridium* (*Nerium oleander* L. **Trabalhos do XXVI Congresso Nacional de Botânica**, Rio de Janeiro v. 1975, p. 343-379, 1977.
- MUKAKA, M. M. A guide to appropriate use of Correlation coeficiente in medical research. **Malawi Medical Journal**, v. 24, n. 3, p. 69-71, set. 2012.
- NASCIMENTO, M. B. F. Anatomia caulinar de *Zanthoxylum rhoifolium* Lam. (Rutaceae) e *Moquiniastrum polymorphum* (Less.) G. Sancho (Asteraceae) que ocorre em Cerrado e Mata Atlântica. Tese (Doutorado), Universidade Estadual Paulista, campus de Botucatu. 2017.
- NOBUCHI, T.; MUNIANDY, D.; SAHRI, M. H. Formation and anatomical characteristics of tension wood in plantation-grown *Hevea brasiliensis* (Wild.) Muell. Arg. **Malaysian Forester**, Kuala Lumpur, v. 74, n. 2, p. 133-142, 2011.
- NOGUEIRA, R. J. M. C.; ALBUQUERQUE, M. B.; SILVA, E. C. Aspectos ecofisiológicos da tolerância à seca em plantas da caatinga. In: NOGUEIRA, R. J. M.

C. et al. **Estresses ambientais**: danos e benefícios em plantas. Recife: Universidade Federal de Pernambuco, p. 22-31, 2005.

O'BRIEN, T. P.; FEDER, N.; MCCULLY, M. E. Polychromatic staining of plant cell wall by toluidine blue. **Protoplasma**, v. 59, n. 2, p. 368-373, 1964.

O'BRIEN, T. P.; MCCULLY, M. E. The study of plant structure: principles and selected methods. Melbourne: **Termarcaphy Pty Ltd.**, 357 p. 1981.

OLIVEIRA, M. D. M et al. Custos de manutenção e rentabilidade da seringueira em plena produção, região Noroeste do estado de São Paulo, Análise e indicadores do Agronegócio, São Paulo, v. 10, n. 2, p. 1-5, fev. 2015. Disponível em: <<http://www.iea.sp.gov.br/ftp/iea/AIA/AIA-11-2015.pdf>> Acesso em: Abr. 2019.

PIMENTEL, C. A relação da planta com a água. Seropédica, RJ: **EDUR**, 191p. 2004.

PLOMION, C.; LEPROVOST, G.; STOKES, A. 2001. Wood formation in trees. **Plant Physiology**, v. 127, p. 1513 – 1523, 2001.

POCKMAN, W. T. & SPERRY, J. S. Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran Desert vegetation. **American Journal of Botany**, v. 87, p. 1287 – 1299, 2000.

QUEIROZ, J. C. P. Respostas ecofisiológicas e bioquímicas do Pajeú (*Triplaris gradeneriana* Wedd.) submetido ao déficit hídrico. 2018. Dissertação (Mestrado) – Curso de Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Sergipe, 98 p. 2018.

R Core team. R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria, 2017. Disponível em: <<https://www.R-project.org>> Acesso em: 2 ago 2019.

RAMOS, L. M. A.; LATORRACA, J. V. D. F.; CASTOR NETO, T. C.; MARTINS, L. S.; SEVERO, E. T. D. Anatomical characterization of tension wood in *Hevea brasiliensis* (Wild. ex A. Juss) Mull. Arg. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 40, n. 6, p. 1099-1107, 2016.

RASBAND, W. Imagej plug in: *Color counter*, 2001.

ROSADO, P. L.; PIRES, M. D. M.; SANTOS, D. F. D. Borracha natural: Mercado externo e interno. 2006. In: ALVARENGA, A. D. P.; ROSADO, P. L., CARMO, C. A. F. D. S. D. e TÔSTO, S. G. (Ed.) *Seringueira: Aspectos econômicos e sociais e perspectivas para o seu fortalecimento*. Viçosa, 49 p. 2006.

SEVANTO, S. Phloem transport and drought. **Journal of Experimental Botany**, v. 65, n. 7, p. 1751-1759, 2014.

SCHINDELIN, J.; ARGANDA-CARRERAS, I. & FRISE, E. et al. (2012), "Fiji: an open-source platform for biological-image analysis". **Nature methods**, v. 9, n. 7, p. 676 – 682, 2012.

SHAPIRO, S. S. & WILK, M. B. An analysis of variance test for normality (complete

samples). **Biometrika**, v. 52, p. 591-611, 1965.

SILVA, L. B.; FREITAS, H. M. B. Os vegetais e a água. UFBA/ Projeto Qualibio, Salvador, 1998. Disponível em: <<http://www.qualibio.ufba.br/012.html>>. Acesso em: ago. 2019.

SONSIN, J. O.; GASSON, P. E.; BARROS, C. F.; MARCATI, C. R. A comparison of the wood anatomy of 11 species from two cerrado habitats (cerrado s. s. and adjacent gallery forest). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 170, p. 257 – 276, 2012.

SPERRY, J. S.; HACKE, U. G.; PITTERMANN, J. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. **Am. J. Bot.**, v. 93, p. 1490 – 1500, 2006.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. Fisiologia Vegetal. 5. ed. Porto Alegre: **Artmed**, 954 p. 2013.

TURNER, N. C. Adaptation to water deficits: a changing perspective. **Austr. J. Plant Physiol.**, v. 43, p. 175-190, 1986.

TYREE, M. T.; DAVIS, S. D.; COCHARD, H. Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? **IAWA Journal**, v. 15, n. 5, p. 335-360, 1994.

VIEIRA, E. L. et al. Manual de Fisiologia Vegetal. São Luís: EDUFMA, 2010.

WHELLER, J. K.; SPERRY, J. S.; HACKE, U. G.; HOANG, N. Inter-vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vesselled plants: a basis for a safety versus efficiency trade-off in xylem transport. **Plant Cell Environ.** v. 28, p. 800-812, 2005.

ZALUCKI, M. P.; BROWER, L. P.; ALONSO-M, A. Detrimental effects of latex and cardiac glycosides on survival and growth of first-instar monarch butterfly larvae *Danus plexippus* feeding on the sandhill milkweed *Asclepias humistrata*. **Ecol. Entomol.** v. 26, p. 212-224, 2001.

ZIEMINSKA, K.; BUTLER, D. W.; GLEASON, S. M.; WRIGHT, I. J.; WESTOBY, M. Fibre wall and lumen fractions drive wood density variation across 24 Australian angiosperms. **Aob Plants**, v. 5, p. 1 – 14, 2013.

ZIMMERMANN, M. H. Functional xylem anatomy of angiosperm trees. 1982. In: BAAS, P. *New Perspectives in Wood Anatomy*, ed. Martinus Nijhoff/W. Junk, **The Hague**, p. 59-70, 1982.

ANEXOS – Tabelas complementares e teste Tukey

ANEXO A – Características de fibras libriformes do xilema secundário de plantas jovens de *Hevea brasiliensis* nos quatro tratamentos de disponibilidade de água.

TRATAMENTO	CARACTERÍSTICA DE FIBRAS LIBRIFORMES			
	CFL (μm)	DTF (μm)	DLF (μm)	EPF (μm)
T1 = 7,7 mm				
Média	662,94 c	37,12 a	25,14 a	6,02 a
Desvio padrão	104,22	7,52	5,88	1,49
T2 = 10,7 mm				
Média	747,90 bc	37,62 a	25,66 a	5,97 a
Desvio padrão	101,59	8,38	6,91	1,52
T3 = 14,2 mm				
Média	848,87 a	39,54 a	27,63 a	5,95 a
Desvio padrão	106,09	7,95	6,83	1,75
T4 = 16,9 mm				
Média	799,24 ab	39,89 a	28,87 a	5,51 a
Desvio padrão	108,97	7,42	6,68	1,37

CFL: comprimento das fibras libriformes; DTF: diâmetro total da fibra; DLF: diâmetro do lume da fibra; EPF: espessura da parede da fibra. Médias seguidas de mesma letra, na coluna, não diferem estatisticamente entre si pelo teste Tukey com alfa de 5%.

ANEXO B – Proporção de tipos celulares do xilema secundário de plantas jovens de *Hevea brasiliensis* nos quatro tratamentos de disponibilidade de água.

TRATAMENTO	PROPORÇÕES CELULARES				
	FB (%)	VS (%)	FG (%)	PR (%)	PA (%)
T1 = 7,7 mm					
Média	27,16 a	5,62 a	12,91 ab	24,39 a	29,89 a
Desvio padrão	8,41	0,69	7,29	4,47	5,19
T2 = 10,7 mm					
Média	24,87 ab	5,04 a	11,28 b	27,33 a	31,46 a
Desvio padrão	6,58	1,43	5,69	5,4	6,14
T3 = 14,2 mm					
Média	24,97 ab	5,12 a	20,33 ab	22,23 a	27,13 a
Desvio padrão	10,9	1,55	16,19	2,69	11,86
T4 = 16,9 mm					
Média	13,36 b	4,60 a	28,60 a	27,54 a	25,88 a
Desvio padrão	4,98	1,29	6,93	4,38	6,2

FB: proporção de fibras libriformes; VS: proporção de vasos; FG: proporção de fibras gelatinosas; PR: proporção de parênquima radial; PA: proporção de parênquima axial. Médias seguidas de mesma letra, na coluna, não diferem estatisticamente entre si pelo teste Tukey com alfa de 5%.

ANEXO C – Características de elementos de vaso do xilema secundário de plantas jovens de *Hevea brasiliensis* nos quatro tratamentos de disponibilidade de água.

TRATAMENTO	CARACTERÍSTICAS DE VASOS					
	DV (μm)	CV (μm)	DSV (n/mm^2)	AV (n vasos)	DPI (μm)	DAI (μm)
T1 = 7,7 mm						
Média	47,27 a	485,46 a	34,0 a	2,25 b	9,48 a	5,71 a
Desvio padrão	10,03	119,44	7,40	0,37	1,65	1,20
T2 = 10,7 mm						
Média	50,07 a	552,65 a	24,0 ab	3,1 a	9,45 a	6,44 a
Desvio padrão	10,7	84,35	4,96	0,75	1,65	1,58
T3 = 14,2 mm						
Média	56,11 a	507,23 a	28,41 ab	2,33 b	9,75 a	6,23 a
Desvio padrão	12,15	134,28	6,47	0,37	1,55	1,05
T4 = 16,9 mm						
Média	54,26 a	452,81 a	21,16 b	1,92 b	9,35 a	6,30 a
Desvio padrão	14,79	119,21	8,43	0,48	1,27	1,07

DV: diâmetro dos vasos; CV: comprimento de vasos; DSV: densidade de vasos; AV: agrupamento de vasos; DPI: diâmetro da abertura externa das pontoações intervasculares; DAI: diâmetro da abertura interna da pontoações intervasculares. Médias seguidas de mesma letra, na coluna, não diferem estatisticamente entre si pelo teste Tukey com alfa de 5%.

ANEXO D – Parâmetros quantitativos do parênquima radial do xilema secundário de plantas jovens de *Hevea brasiliensis* nos quatro tratamentos de disponibilidade hídrica.

CARACTERÍSTICAS DE RAIOS					
TRATAMENTO	RML	AR (μm)	LR (μm)	DPR (μm)	DAR (μm)
T1 = 7,7 mm					
Média	10,91 a	767,35 a	30,88 a	7,59 a	4,84 a
Desvio padrão	1,44	311,42	4,75	1,38	1,28
T2 = 10,7 mm					
Média	9,25 a	743,70 a	27,81 a	9,19 a	3,56 a
Desvio padrão	1,48	233,91	7,3	1,9	1,8
T3 = 14,2 mm					
Média	10,25 a	712,64 a	28,92 a	9,91 a	6,57 a
Desvio padrão	2,01	168,5	4,03	2,7	2,01
T4 = 16,9 mm					
Média	9,41 a	649,49 a	28,60 a	9,66 a	6,50 a
Desvio padrão	1,44	216,39	5,48	1,72	1,76

RML: raios por milímetro linear; AR: altura do raio; LR: largura do raio, DPR: diâmetro da abertura externa das pontoações radiovasculares; DAR: diâmetro da abertura interna das pontoações radiovasculares. Médias seguidas de mesma letra, na coluna, não diferem estatisticamente entre si pelo teste Tukey com alfa de 5%.

ANEXO E – Características dos laticíferos em plantas jovens de *Hevea brasiliensis* nos quatro tratamentos de disponibilidade de água.

TRATAMENTO	CARACTERÍSTICAS DE LATICÍFEROS		
	DSL (n/mm ²)	DL (μm)	PL (%)
T1 = 7,7 mm			
Média	33,76 c	16,95 a	16,66 a
Desvio padrão	9,59	3,66	4,07
T2 = 10,7 mm			
Média	52,33 bc	15,81 a	16,66 a
Desvio padrão	16,36	4,08	4,19
T3 = 14,2 mm			
Média	60,08 ab	18,04 a	16,66 a
Desvio padrão	18,3	4,01	2,45
T4 = 16,9 mm			
Média	80,25 a	16,91 a	16,66 a
Desvio padrão	22,88	4,5	3,69

DSL: densidade de laticíferos; DL: diâmetro dos laticíferos; PL: proporção de laticíferos em relação a área de floema total. Médias seguidas de mesma letra, na coluna, não diferem estatisticamente entre si pelo teste Tukey com alfa de 5%.