

**UFRRJ
INSTITUTO DE FLORESTAS
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS E
FLORESTAIS**

DISSERTAÇÃO

**Variação estrutural de clones tricompostos de *Hevea brasiliensis* (Willd. ex
A. Juss.) Müll. Arg.**

Glacyanne Christine Vieira dos Santos

2018



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE FLORESTAS
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS E
FLORESTAIS**

**VARIAÇÃO ESTRUTURAL DE CLONES TRICOMPOSTOS DE *Hevea
brasiliensis* (WILLD. EX A. JUSS.) MÜLL. ARG.**

GLAYCIANNE CHRISTINE VIEIRA DOS SANTOS

Sob a orientação do professor
João Vicente de Figueiredo Latorraca

e Coorientação da professora
Evânia Galvão Mendonça

Dissertação submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre em Ciências Ambientais e Florestais**, no Curso de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Florestais, Área de Concentração em Ciência e Tecnologia de Produtos Florestais

Seropédica, RJ
Fevereiro de 2018

Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro
Biblioteca Central / Seção de Processamento Técnico

Ficha catalográfica elaborada
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

S237v Santos, Glaycianne Christine Vieira dos, 1992-
Variação estrutural de clones tricompostos de *Hevea*
brasiliensis (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg. /
Glaycianne Christine Vieira dos Santos. - 2018.
47 f.: il.

Orientador: João Vicente de Figueiredo Latorraca.
Coorientadora: Evânia Galvão Mendonça.
Dissertação (Mestrado). -- Universidade Federal
Rural do Rio de Janeiro, Programa de Pós-Graduação em
Ciências Ambientais e Florestais, 2018.

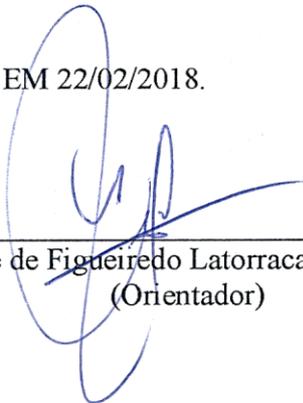
1. Anatomia da madeira. 2. Enxerto de copa. 3.
Lenho de tração. 4. Variação radial. I. Latorraca, João
Vicente de Figueiredo, 1962-, orient. II. Mendonça,
Evânia Galvão, -, coorient. III Universidade Federal
Rural do Rio de Janeiro. Programa de Pós-Graduação em
Ciências Ambientais e Florestais. IV. Título.

**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE FLORESTAS
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS E FLORESTAIS**

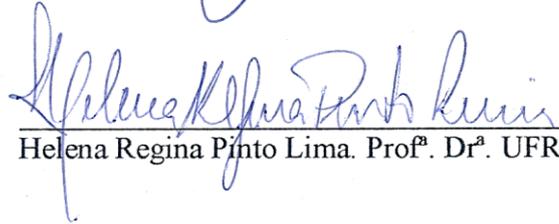
GLAYCIANNE CHRISTINE VIEIRA DOS SANTOS

Dissertação submetida como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Ciências, no Curso de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Florestais, área de Concentração em Ciência e Tecnologia de Produtos Florestais.

DISSERTAÇÃO APROVADA EM 22/02/2018.



João Vicente de Figueiredo Latorraca. Prof. Dr. UFRRJ
(Orientador)



Helena Regina Pinto Lima. Prof^a. Dr^a. UFRRJ



Rêjane Costa Alves. Prof^a. Dr^a. UFES



Edy Eime Pereira Baraúna. Prof. Dr. UFMG

Aos meus pais, Selene e Gleison.
Às minhas irmãs, Glaycilene, Danielle e Gabrielle.
Ao meu sobrinho, Arthur.
Ao meu amor, Danilo.

Dedico.

AGRADECIMENTOS

Muitos foram os fatores que me permitiram chegar até aqui; todas as pessoas que, de alguma forma, contribuíram para a conclusão deste trabalho têm toda a minha gratidão, a qual vai muito além de algumas frases no papel.

Agradeço à Deus por ter sido meu alicerce nos momentos de dúvida e autoquestionamentos; pude notar Seus cuidados e carinhos em cada passo que dei e por mais que eu insista em errar, sei que permanece olhando por mim.

À Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ), por ter sido meu lar durante todo esse tempo, me proporcionando o necessário para alcançar meus objetivos enquanto estudante.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Florestais (PPGCAF), pela oportunidade de ampliar e sedimentar meus conhecimentos.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de mestrado.

À Plantações Michelin da Bahia LTDA, pela disponibilidade do material de estudo; em especial à Lívia, pela amizade e por toda a atenção no fornecimento das informações necessárias.

À minha família, por todo o apoio e confiança essenciais para tornar esse caminho mais leve. Aos meus pais Selene e Gleison por estarem de braços abertos sempre que preciso, aconselhando, guiando e torcendo por mim; sei que andei ausente nestes últimos anos (principalmente nos últimos meses), mas saibam que nos momentos difíceis, era a lembrança de vocês que me acalmava. Às minhas irmãs Glaycilene, Danielle e Gabrielle, pela força, companheirismo e até mesmo pelas implicâncias! Ao meu sobrinho Arthur, por me recordar como é bom ser criança; a tia ama te ver crescer! Aos meus sogros Neuza e Dásio e aos meus cunhados Vinícius, Enrique, Lucas, Bruna, Helen, Victória e Isabella por sempre me receberem tão bem! Amo todos vocês!

Ao amor da minha vida, Danilo, por estar comigo todo dia, me fazendo rir (muito!) de tudo e inclusive de mim mesma! A vida ao seu lado é muito mais leve, serena, divertida... Obrigada por aguentar meus momentos de desespero; contar com seu apoio foi muito importante para que eu chegasse até aqui. Te amo demais!

Aos amigos que fiz nesses dois anos e em especial àqueles que permaneceram apesar destes dois anos. À Amanda, pelas palavras de conforto, pelos açais e pastéis de final de tarde e pela companhia nas atividades extracurriculares (nem sempre bem sucedidas rs). À Camila e Thais por se fazerem presentes mesmo com todas as dificuldades da vida; saber que estão sempre a um “zap” de distância me conforta muito! Nosso trio segue firme e forte! Amo vocês!

À grande equipe do Núcleo de Pesquisa em Qualidade da Madeira (NPQM), em especial: Letícia, Thay e Day (anne’s rs), Zé, Jonnys, Sabrina e Leif, pela companhia no dia a dia e em congressos, pelos churrascos, aniversários e bolos (muitos bolos!) de final de tarde. Vocês são incríveis!

Ao professor Latorraca, pela oportunidade e disponibilidade em me orientar e por, apesar dos percalços, tornar possível a concretização do presente estudo. À professora Evânia pela coorientação, incentivo e conselhos. Aos professores membros da banca examinadora, Helena Regina, Rejane Costa e Edy Eime Baraúna, pelas considerações valiosíssimas para a melhoria do trabalho.

Ao eterno orientador e amigo Valdir Diola (*in memoriam*). Mesmo hoje não esqueço dos conselhos e da importância que teve em minha trajetória. Tudo o que alcancei e irei alcançar teve/terá sempre seu “empurrão” inicial. Esteja em paz e com Deus.

À todos os funcionários do Instituto de Florestas, em especial ao Seu Jorge e Gerson, por todo o auxílio na realização deste trabalho; vocês merecem todo o reconhecimento!

À todos os supracitados e aos que, porventura, esqueci de mencionar, meus sinceros agradecimentos!

RESUMO

SANTOS, Glaycianne Christine Vieira dos. **Variação estrutural de clones tricompostos de *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg.** 2018. 47f Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais e Florestais). Instituto de Florestas, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2018.

O objetivo deste estudo foi caracterizar a estrutura anatômica do lenho do clone de seringueira (PB311), sob a influência de dois diferentes enxertos de copa. Foram selecionadas as seguintes árvores de seringueiras em sistema de tricomposto: i) raiz proveniente de semente + clone PB311 (painel) + clone FX2784 (copa); e ii) raiz proveniente de semente + clone PB311 (painel) + clone MDF180 (copa). De cada árvore, foram obtidos discos localizados imediatamente abaixo da inserção do clone de copa, a partir dos quais foram identificadas as regiões correspondentes aos lenhos de tração, oposto e normal, para posterior caracterização radial. As análises anatômicas foram conduzidas de acordo com os padrões estabelecidos pelo *International Association of Wood Anatomy Committee*. Aplicou-se o teste não paramétrico Kruskal-Wallis, seguido do método de Bonferroni para comparações múltiplas entre os tipos de lenhos e as posições radiais estudadas, ambos a 5% de significância. Foram avaliadas associações multivariadas entre as características anatômicas de ambas as seringueiras tricompostas, por meio de análise de cluster em duas etapas. Observaram-se diferenças morfológicas quantitativas nas células do lenho dos clones tricompostos estudados. A altura dos raios e o diâmetro tangencial dos vasos foram as características morfológicas mais importantes para a distinção dos tricompostos, indicando possíveis adaptações anatômicas do clone PB311 em função do enxerto de copa. O clone de copa pode modular os caracteres anatômicos quantitativos do clone de painel, em função das necessidades da planta.

Palavras-chave: enxerto de copa, lenho de tração, anatomia da madeira, variação radial.

ABSTRACT

SANTOS, Glaycianne Christine Vieira dos. **Structural variation of *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg. double grafted clones.** 2018. 47f Dissertation (Master in Environmental and Forest Sciences). Instituto de Florestas, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2018.

The main objective of this study was to characterize the wood anatomical structure of the rubber tree clone (PB311), under the influence of two different canopy grafts. The following rubber trees were selected in the system of double grafted system i) root from seeds + clone PB311 (panel) + clone FX2784 (canopy); and (ii) roots from seeds + clone PB311 (panel) + MDF180 clone (canopy). For each tree, disks located immediately below the insertion of the canopy clone were obtained, from which the regions corresponding to tension, opposite and normal wood, for posterior radial characterization were identified. The anatomical analyzes were conducted in accordance with the standards established by the International Association of Wood Anatomy Committee. The Kruskal-Wallis nonparametric test was applied, followed by the Bonferroni method for multiple comparisons among the types of woods and radial positions studied, both at 5% of significance. Multivariate associations were assessed among the anatomical characteristics of both double grafted rubber trees, by means of two step cluster analysis. Quantitative morphological differences were observed in the wood cells of the double grafted studied clones. The rays height and the vessels tangential diameter were the most important morphologic characteristics for the double grafted trees distinction, indicating possible anatomical adaptations of PB311 clone in canopy graft. The canopy clone can modulate the quantitative anatomical characters of the panel clone, depending on the plant's needs.

Keywords: canopy graft, tension wood, wood anatomy, radial variation.

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** – Parentais e país de origem dos clones de *Hevea brasiliensis* selecionados para o presente estudo.....3
- Tabela 2** – Importância dos previsores (caracteres anatômicos) para a segmentação dos clusters20
- Tabela 3** – Estatística descritiva (mediana seguida de desvio interquartílico, entre parênteses) e comparações múltiplas dos elementos anatômicos quantitativos no clone PB 311 (enxerto de copa FX 2784) de *Hevea brasiliensis*.....36
- Tabela 4** – Estatística descritiva (mediana seguida de desvio interquartílico entre parênteses) e comparações múltiplas dos elementos anatômicos quantitativos no clone PB 311 (enxerto de copa MDF 180) de *Hevea brasiliensis*.37

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Esquema da formação da madeira de reação em folhosas (A) e coníferas (B). Adaptado de Carvalho (1957).....	4
Figura 2 – Árvores tricompostas de <i>Hevea brasiliensis</i> selecionadas para o presente estudo. .	9
Figura 3 – Esquema da seção transversal do tronco ilustrando as regiões amostradas para as análises anatômicas.....	10
Figura 4 – Anatomia do lenho de <i>Hevea brasiliensis</i>	13
Figura 5 – Anatomia do lenho e tipos celulares de <i>Hevea brasiliensis</i>	14
Figura 6 – Proporção de fibras gelatinosas nos lenhos de tração, oposto e normal do clone PB 311, sob a influência dos enxertos de copa FX 2784 (A) e MDF 180 (B), de <i>Hevea brasiliensis</i>	15
Figura 7 – Variações radial e entre lenhos dos elementos de vasos (A), raios (B) e fibras não gelatinosas (C) no clone PB 311, sob a influência do enxerto de copa FX 2784, de <i>Hevea brasiliensis</i>	16
Figura 8 – Variações radial e entre lenhos dos elementos de vasos (A), raios (B) e fibras não gelatinosas (C) no clone PB 311, sob a influência do enxerto de copa MDF 180, de <i>Hevea brasiliensis</i>	18
Figura 9 – Composição e tamanho de cada cluster gerado.	20

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	1
2. OBJETIVOS	2
2.1 Geral	2
2.2 Específicos.....	2
3. REVISÃO DE LITERATURA.....	2
3.1 A seringueira	2
3.1.1 Características da madeira de seringueira.....	3
3.2.1 Biossíntese do lenho de tração.....	6
3.2.2 Sinalização hormonal.....	7
4. MATERIAL E MÉTODOS	8
4.1 Procedência do material de estudo	8
4.2 Seleção dos clones e coleta do material de estudo	8
4.3 Análises anatômicas	10
4.3.1 Cortes histológicos e confecção das lâminas	10
4.3.2 Dissociação de tecidos e preparo das lâminas	10
4.3.3 Proporção de fibras gelatinosas	11
4.4 Análise estatística	11
5. RESULTADOS	11
5.1 Descrição anatômica.....	11
5.2 Proporção de fibras gelatinosas	15
5.3 Variação radial e caracterização anatômica dos lenhos de tração, oposto e normal	16
5.3.1 Sistema tricomposto PB 311 + FX 2784	16
5.3.2 Sistema tricomposto PB 311 + MDF 180.....	17
5.4 Influência do enxerto de copa nas características anatômicas quantitativas do clone de painel	19
6. DISCUSSÃO	21
7. CONCLUSÕES	24
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	25
APÊNDICE A – Estatística descritiva do tricomposto PB 311 + FX 2784	36
APÊNDICE B – Estatística descritiva do tricomposto PB 311 + MDF 180.....	37

1. INTRODUÇÃO

A seringueira (*Hevea brasiliensis* (Willd. ex ADR Jussieu) Muell. Arg.) é uma espécie nativa da floresta Amazônica cuja exploração econômica fundamenta-se na obtenção de látex, com início aos 5-7 anos e estendendo-se por 25-30 anos (RAHMAN et al., 2013). O aprimoramento das técnicas de sangria e a utilização de clones possibilitaram o sucesso da heveicultura no mercado, garantindo a uniformidade dos plantios no que diz respeito ao vigor, espessura de casca, produção e propriedades do látex, nutrição e tolerância às doenças (GONÇALVES; MARQUES, 2008).

A proliferação do fungo causador do “mal das folhas” (*Microcyclus ulei* (P. Henn) v. Arx) nas áreas de ocorrência natural das seringueiras motivou o desenvolvimento dos tricompostos, isto é, árvores formadas por três materiais genéticos distintos unidos por dupla enxertia (MORAES et al., 2013). Dessa forma, buscou-se reunir no mesmo material, aspectos de alta produtividade de látex e resistência/tolerância ao mal das folhas. As pesquisas com seringueiras tricompostas foram direcionadas para a avaliação do desempenho destas árvores em termos de vigor, crescimento e pegamento da enxertia, objetivando selecionar clones compatíveis entre si (MIRANDA, 2000; MORAES et al., 2011, 2013; MORAES, 2000; MORAES; MORAES, 2004). Contudo, o efeito do enxerto de copa na estrutura anatômica do clone de painel não é abordado na literatura, justificando a relevância do presente estudo.

A morfologia das células do lenho de espécies arbóreas pode ser alterada em função de ajustes estruturais decorrentes das necessidades da planta, condições ambientais e tratamentos silviculturais (NAJI et al., 2011, 2013a; RITA et al., 2015). Essa sensibilidade de resposta é responsável pelas variações inter e intraespecífica da madeira. Estudos com diferentes combinações copa/painel demonstraram que o enxerto de copa pode modificar as características do látex do clone de painel (MORAES; MORAES, 2004). Esta constatação, somada à plasticidade estrutural das espécies vegetais, promoveu o desenvolvimento da seguinte questão: “O enxerto de copa altera a morfologia das células do lenho do clone de painel?”.

No Brasil, ao final do período de extração do látex, a madeira de seringueira é comumente destinada aos setores de energia devido, entre outros fatores, a sua baixa durabilidade natural. No entanto, com tratamento adequado, esta apresenta potencial para uso na indústria moveleira. Contudo, a utilização da madeira para fins mais nobres pode ser comprometida/limitada devido à presença recorrente do lenho de tração (RATNASINGAM; MA, 2015), cujo desenvolvimento está associado ao crescimento desigual do câmbio, modificações na morfologia das células do xilema e mudanças químicas e ultraestruturais da parede secundária das fibras (MELLEROWICZ; SUNDBERG, 2008). Em folhosas, esta madeira é denominada lenho de tração, uma vez que é formada no lado onde forças de tração são solicitadas no lenho (lado superior à inclinação do caule). A formação deste tipo de lenho está associada a tensões mecânicas e ambientais, tais como ação dos ventos, topografia e assimetria de copa (RUELLE, 2014).

A partir de análise macroscópica, são observados no lenho de tração um deslocamento da medula em relação ao centro geométrico da tora (DÉJARDIN et al., 2010; SULTANA et al., 2010) e anéis de crescimento mais espaçados (HILLIS et al., 2004). Em madeiras recém cortadas, o lenho de tração pode se destacar por uma coloração mais clara e brilhante (BADIA et al., 2005).

Em análise microscópica, pode-se observar alterações no tamanho e número de vasos, que são reduzidos na região do lenho de tração (HIRAIWA et al., 2007). No entanto, para algumas espécies, as principais diferenças anatômicas estão relacionadas às fibras, as quais apresentam uma camada gelatinosa interna (camada G) formada durante o desenvolvimento da parede celular (CLAIR et al., 2011). Essa camada extra contém elevados teores de celulose altamente cristalina (cerca de 10 a 20% a mais, quando comparado ao lenho normal), cujo

ângulo microfibrilar está orientado paralelamente ao eixo das fibras (em contraste com a disposição helicoidal nas camadas secundárias) (PATTEN et al., 2007).

A presença do lenho de tração pode causar problemas no processamento e uso da madeira. Durante o processo de secagem, defeitos como deformação, torção, flexão e rachaduras são desenvolvidos e estão associados, especialmente, às características de contração, que diferem quando comparadas ao lenho normal (SULTANA; RAHMAN, 2013). Identificar, compreender e analisar as características do lenho de seringueira e os mecanismos envolvidos na formação do lenho de tração, pode fornecer subsídios para o planejamento dos plantios visando o melhor aproveitamento da madeira ao final do período de extração do látex.

2. OBJETIVOS

2.1 Geral

Caracterizar a estrutura anatômica do lenho do clone de *Hevea brasiliensis* (PB 311), sob a influência de dois diferentes enxertos de copa.

2.2 Específicos

- Caracterizar a variação radial, no sentido medula-câmbio, dos caracteres anatômicos quantitativos no clone de painel de seringueira;
- Analisar a variação dos caracteres anatômicos quantitativos nos lenhos de tração, oposto e normal no clone de painel de seringueira.
- Analisar a influência do enxerto de copa nas características anatômicas quantitativas do clone de painel de seringueira.

3. REVISÃO DE LITERATURA

3.1 A seringueira

A seringueira (*Hevea brasiliensis*) é uma espécie nativa da floresta Amazônica. Caracteriza-se como uma espécie arbórea, semidecídua, com ciclo de vida perene, pertencente à família Euphorbiaceae. Sua ocorrência está associada a solos argilosos e férteis nas margens de rios e várzeas (LORENZI, 2000).

A exploração econômica da seringueira fundamenta-se na obtenção de látex por meio de incisões feitas na casca das árvores (sangria) visando seccionar os laticíferos presentes nesta região (BERNARDES et al., 1995; CORREDATO et al., 2014). A exploração do látex inicia-se aos 5-7 anos de idade, estendendo-se por 25-30 anos (RAHMAN et al., 2013).

No Brasil, no ano de 2016, a área ocupada por plantios florestais de espécies não convencionais, tais como acácia, araucária, pópulus, teca, seringueira e paricá, foi de 589.361 ha, sendo os plantios de seringueira responsáveis pela maior área dentre as espécies supracitadas, correspondendo a, aproximadamente, 39% (PÖYRY, 2017). Os estados de São Paulo, Mato Grosso do Sul e Tocantins são os mais representativos em termos de área plantada, sendo a seiva utilizada como matéria prima para a produção de borracha, enquanto a madeira é destinada aos setores de energia, principalmente (ABRAF, 2013).

A borracha natural é um polímero de látex com alta elasticidade, flexibilidade, resiliência, resistência ao impacto e eficiente dispersão de calor; tais características a tornam superior à borracha sintética em diversas aplicações (MOOIBROEK; CORNISH, 2000). A

seringueira é uma das poucas espécies capazes de produzir borracha natural de elevada qualidade, o que justifica o predomínio desta como principal fonte comercial da matéria prima (SCHULZE GRONOVER et al., 2011).

Em 2015, a produção mundial de borracha natural foi de 12.314 toneladas, sendo os países do Sudeste Asiático (Tailândia, Indonésia, Vietnã, China Malásia e Índia) os principais fornecedores, contribuindo com 87,34% da produção total (STATISTICS & PLANNING DEPARTMENT, 2016). Sua elevada representatividade no continente Asiático se deve, principalmente, à ausência do fungo causador do “mal das folhas”, *Mycrocyclus ulei* (LEONELLO et al., 2012).

A seca do painel de sangria é considerada uma das mais graves ameaças à produção de borracha natural, uma vez que esta é caracterizada como um distúrbio fisiológico que causa a interrupção parcial ou completa do fluxo de látex ao longo da casca (VENKATACHALAM et al., 2007). A ocorrência deste distúrbio pode gerar uma perda de 10-40% na produção anual de borracha e está associada a um sistema intenso de sangria ou doses excessivas de etefon (ácido 2-cloroetilfosfônico) (GÉBELIN et al., 2013).

Além do aprimoramento das técnicas de sangria, a utilização de clones possibilitou o sucesso da heveicultura no mercado, garantindo a uniformidade dos plantios no que diz respeito ao vigor, espessura de casca, produção e propriedades do látex, nutrição e tolerância às doenças (GONÇALVES; MARQUES, 2008). Dentre os clones mais conhecidos no Brasil, destacam-se: FX 2784, MDF 180 e PB 311 (Tabela 1).

Tabela 1 – Parentais e país de origem dos clones de *Hevea brasiliensis* selecionados para o presente estudo

Clone	Parentais	País de Origem
FX 2784	F 4542 X AVROS 363	Brasil
MDF 180	Clone primário	Peru
PB 311	RRIM 600 X PB235	Malásia

MDF = Madre de Dios Firestone; FX = Cruzamento Ford; AVROS = Algemene Vereniging Rubber planters Oostkust Sumatra; PB = Prang Besar; RRIM = Rubber Research Institute of Malaysia. Fonte: MATTOS et al. (2003, 2004).

3.1.1 Características da madeira de seringueira

A madeira de seringueira apresenta elevados teores de amido armazenados nas células parenquimáticas. Tais conteúdos contribuem para a redução da durabilidade natural da madeira, sendo esta uma das principais razões pela qual a espécie é menos atrativa às indústrias de processamento (TEOH; DON; UJANG, 2011). Dentre as alternativas de preservação, o tratamento térmico tem sido aplicado visando a melhoria das propriedades da madeira, incluindo sua durabilidade natural. Severo et al. (2016), demonstraram que, após modificação térmica, a madeira de seringueira apresentou um aumento significativo nos conteúdos de extrativos e lignina, além de maior resistência à deterioração causada pelos fungos *Pycnoporus sanguineus* (L.) Murrill e *Gloeophyllum trabeum* (Pers.) Murrill.

Por não haver distinção entre cerne e alborno, considera-se que a madeira de seringueira é constituída apenas por alborno, o que explica a baixa durabilidade natural (KILLMANN; HONG, 2000). Apesar disso, sua coloração clara e boa trabalhabilidade conferem potencial de uso na fabricação de móveis e produção de painéis (aglomerados, MDF – *Medium Density Fiberboard*, chapas de cimento-madeira e compensados) (OKINO et al., 2004; SEVERO et al., 2016). Em estudo sobre as propriedades dos lenhos juvenil e adulto em árvores de seringueira exploradas e não exploradas, Severo et al. (2013) constataram que as propriedades químicas e

densidade de ambos os tipos de lenho não diferiram entre si. Além disso, os mesmos autores concluíram que a exploração do látex não influenciou nas propriedades da madeira. De acordo com Ratnasingam e Scholz (2008), apenas a exploração inadequada pode ocasionar consequências negativas nas características da madeira. Eufrede Junior et al. (2015), em estudo sobre o potencial tecnológico dos principais clones comerciais de seringueira no Brasil (RRIM600 e GT1), demonstraram que ambos os clones apresentaram densidade básica superior a $0,540 \text{ g.cm}^{-3}$, baixa contração volumétrica ($<10\%$) e média a alta resistência à compressão paralela às fibras ($>40\text{MPa}$). A partir destes resultados, os autores indicaram o uso da madeira de seringueira para estruturas pequenas e secundárias, construções de baixo peso e indústria moveleira, sendo uma alternativa de uso após o período de exploração do látex.

Apesar do seu potencial de uso, a madeira de seringueira pode apresentar um baixo rendimento no processamento devido a presença do lenho de reação que, geralmente, prejudica a qualidade da madeira (RATNASINGAM; MA, 2015). Identificar e compreender os mecanismos envolvidos na formação deste tipo de lenho, é essencial no que diz respeito ao uso adequado da madeira e planejamento dos plantios visando uma menor produção do lenho de reação.

3.2 Lenho de reação: lenho de tração

As árvores são capazes de reorientar seu eixo axial decorrente de ações mecânicas por meio de variações na atividade cambial. Estas variações causam diferenciações na anatomia e ultraestrutura do xilema, formando a chamada madeira de reação. Em angiospermas, tal madeira é conhecida como lenho de tração, formada no lado superior à inclinação do caule, enquanto que em gimnospermas é conhecida como lenho de compressão, formada no lado inferior à inclinação (RUELLE, 2014) (Figura 1).

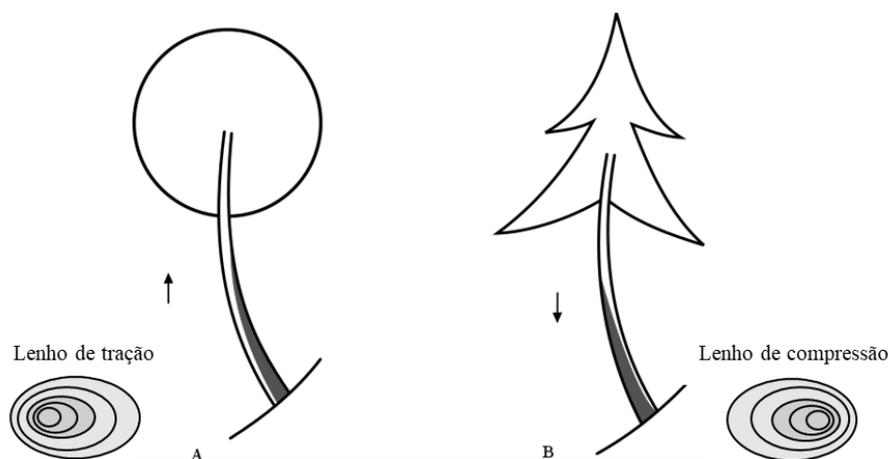


Figura 1 – Esquema da formação da madeira de reação em folhosas (A) e coníferas (B). Adaptado de Carvalho (1957).

A formação deste tipo de lenho está associada a tensões mecânicas e ambientais, tais como ação dos ventos, topografia e assimetria de copa (DU; YAMAMOTO, 2007; MONTEIRO et al., 2010). No que diz respeito à qualidade e uso da madeira, o principal problema do lenho de tração está relacionado às características de contração da madeira, que diferem quando comparadas ao lenho normal. Durante o processo de secagem, tal diferenciação

gera defeitos consideráveis, como deformação, torção, flexão e rachaduras em toras e peças processadas (SULTANA; RAHMAN, 2013).

O lenho de tração pode ser identificado aos níveis macro e microscópicos. A partir de análise macroscópica, observa-se um deslocamento da medula em relação ao centro geométrico da tora, caracterizando a excentricidade desta (DÉJARDIN et al., 2010; SULTANA et al., 2010). Além disso, são observados anéis de crescimento mais espaçados nesse tipo de lenho (HILLIS et al., 2004). Em madeiras recém cortadas, o lenho de tração pode se destacar por uma coloração mais clara e brilhante (BADIA et al., 2005).

Algumas alterações são percebidas no lenho de tração em relação aos elementos de vasos que tendem a apresentar uma redução no seu tamanho e frequência (HIRAIWA et al., 2007). No entanto, as principais diferenças anatômicas estão relacionadas às fibras. Observa-se a presença de uma camada interna gelatinosa (camada G) formada durante o desenvolvimento da parede celular das fibras (CLAIR et al., 2011). Essa camada extra contém elevados teores de celulose altamente cristalina (cerca de 10 a 20% a mais, quando comparado ao lenho normal), cujo ângulo microfibrilar está orientado paralelamente ao eixo das fibras (em contraste com a disposição helicoidal nas camadas secundárias) (PATTEN et al., 2007). A ligação desta com as demais camadas da parede secundária é fraca, possibilitando o isolamento para a realização de análises químicas (CLAIR et al., 2005).

Hung et al. (2016), em estudo sobre a indução do lenho de tração em plântulas de *Koelreuteria henryi*, constataram que as fibras em desenvolvimento e o câmbio vascular percebem o sinal de alteração mecânica causada pela inclinação do caule. Dessa forma, ocorre a formação das fibras gelatinosas que, de acordo com tais autores, geram uma forte tensão contrátil visando retomar a posição vertical do tronco.

A função biológica do lenho de tração, isto é, a reorientação do caule à posição axial, tem sido relacionada com a contração das microfibrilas de celulose da camada gelatinosa, gerando uma elevada força de tensão para a retomada do equilíbrio natural (CLAIR et al., 2006a). Clair et al. (2011), avaliaram o espaçamento das microfibrilas de celulose no lenho de tração, ou seja, a distância entre os monômeros sucessivos de celulose ao longo das microfibrilas. Os referidos autores constataram o aumento desse espaçamento durante a biossíntese do lenho de reação, sugerindo que as tensões de tração observadas macroscopicamente são explicadas ao nível ultraestrutural da camada G. Tal evidência corrobora o que foi observado em estudos prévios indicando a contração longitudinal das microfibrilas como causadoras da tensão de tração. À medida que esta tensão é liberada, o espaçamento é reduzido, correspondendo à deformação macroscópica observada na superfície do lenho (CLAIR et al., 2006a).

Neste lenho, os teores de lignina e xilanas são reduzidos. No entanto, análises químicas revelaram a presença de muitos outros polímeros constituintes da camada G (NISHIKUBO et al., 2007). A redução do conteúdo de hemiceluloses (as xilanas, por exemplo) facilita a agregação das microfibrilas de celulose aumentando, conseqüentemente, a cristalização destas (MÜLLER et al., 2006).

O xiloglucano é um polissacarídeo típico da parede celular primária, ausente ou em quantidade reduzida na camada secundária das fibras do lenho normal (BOURQUIN et al., 2002). Nishikubo et al. (2007), em estudo sobre a camada gelatinosa de *Populus*, demonstraram que o maior componente não celulósico presente é o xiloglucano, localizado entre as camadas G e S2. Segundo os referidos autores, tal componente conecta-se à camada S2 da parede celular, transferindo a tensão da camada G para toda a fibra. Essa transferência torna-se potencialmente problemática uma vez que a camada gelatinosa se apresenta fracamente aderida à camada anterior.

Sabe-se que as mananas são os polímeros que interagem diretamente com a celulose das camadas secundárias de coníferas (ÅKERHOLM; SALMÉN, 2001), no entanto, estudos com

o clone T89 de *Populus tremula* X *Populus tremuloides* indicaram a presença deste polímero tanto na camada S quanto na camada G, demonstrando que este também relaciona-se à celulose de folhosas. Apesar de presente, os conteúdos de mananas são mais baixos no lenho de tração, indicando a redução dos níveis do polímero nessas condições (GORSHKOVA et al., 2015). Neste mesmo estudo, observou-se um aumento nos teores de galactana (longas cadeias β -(1-4)-galactana), sendo esta uma das principais características bioquímicas que distinguem os lenhos de tração e normal.

Algumas espécies não desenvolvem as chamadas fibras gelatinosas, como é o caso da *Liriodendron tulipifera*, por exemplo (YOSHIDA et al., 2002). Nesses casos, observam-se alterações na camada secundária da parede celular das fibras que compõem o lenho de tração. Tais fibras são caracterizadas por apresentarem baixo ângulo microfibrilar, alta relação celulose/lignina e, em algumas espécies, elevada relação S/G (siringil/guaiacil) (RUELLE et al., 2007). O reduzido ângulo microfibrilar associado ao elevado teor de celulose são considerados os principais atributos responsáveis pela tensão de tração gerada, sendo considerada similar ao mecanismo observado na camada G (MCLEAN et al., 2012).

Apesar de pouco abundante, estudos indicaram a presença de lignina próximo ao lúmen e após a camada G em híbridos de *Populus deltoides* X *P. trichocarpa* e *Populus nigra* X *P. deltoides* (GIERLINGER; SCHWANNINGER, 2006; JOSELEAU et al., 2004). Em *Acer* spp., *Fagus sylvatica* e *Quercus robur*, foram identificados traços de lignina formando anéis concêntricos ou pontos dentro da camada G (LEHRINGER et al., 2008).

3.2.1 Biossíntese do lenho de tração

Estudos moleculares e genômicos com espécies arbóreas têm sido desenvolvidos no intuito de elucidar os mecanismos envolvidos na formação do lenho de reação, tendo como modelo o gênero *Populus* (GERTTULA et al., 2015). Apesar dos constantes avanços, ainda existem lacunas a serem preenchidas, justificando a necessidade de maiores pesquisas sobre o tema (GROOVER, 2016).

Atualmente, seis espécies arbóreas tiveram seu genoma sequenciado, sendo quatro angiospermas – *Populus trichocarpa* (TUSKAN et al., 2006), *Hevea brasiliensis* (SALGADO et al., 2014), *Eucalyptus grandis* (MYBURG et al., 2014) e *Handroanthus impetiginosus* (SILVA-JUNIOR et al., 2018) – e duas gimnospermas – *Picea abies* (NYSTEDT et al., 2013) e *Picea glauca* (BIROL et al., 2013). Uma vez identificados e caracterizados os genes diferencialmente expressos durante a formação do lenho de tração, a próxima etapa é descrever como esses genes interagem entre si de modo a promover as mudanças anatômicas observadas na madeira (GROOVER, 2016).

O balanço observado entre os conteúdos de celulose e lignina pode ser explicado por uma ação diferenciada dos genes relacionados à biossíntese desses componentes da madeira. Isto é, o aumento na quantidade de celulose pode ser resultado da indução da família de genes celulose sintase (CesA) (ANDERSSON-GUNNERAS et al., 2006) enquanto a redução dos teores de lignina pode estar relacionada a uma inibição dos genes da via do chiquimato (WANG et al., 2014).

As proteínas CesA nas rosetas biossintéticas de celulose utilizam a UDP-Glicose como substrato, a qual é fornecida diretamente pela sacarose sintase particulada (P-SuSy) (HAIGLER et al., 2001). Essa enzima produz UDP-Glicose e frutose a partir da sacarose e UDP. Durante a formação do lenho de tração em *Populus* spp., muitos transcritos dos genes SuSy foram aumentados. Esse aumento indica um incremento no fluxo de carbono para a celulose do lenho de tração (ANDERSSON-GUNNERAS et al., 2006).

Observa-se um aumento na utilização da sacarose, ou seja, ocorre uma redução na

disponibilidade de sacarose com a formação do lenho de tração. Devido a isso, sugere-se que o amido constitui uma fonte de carbono alternativa uma vez que há um aumento de α -amilases, isto é, mais carbono é alocado no lenho de tração (ANDERSSON-GUNNERAS et al., 2006). Ainda de acordo com os referidos autores, durante a formação do lenho de tração, a frutose-6-fosfato (intermediária da glicólise), em excesso, é desviada para a biossíntese de N-acetilglucosamina e regeneração da sacarose, enquanto que, em condições normais, este excesso seria utilizado na biossíntese de lignina e hemiceluloses, o que explica a redução destes componentes não celulósicos no lenho de tração. Portanto, a frutose-6-fosfato representa uma conexão entre as vias biossintéticas da celulose e da lignina e, juntamente com as mudanças no fluxo de carbono, pode explicar como a redução da formação de lignina pode promover a biossíntese de celulose (HU et al., 1999).

Como mencionado anteriormente, o conteúdo de lignina na parede celular do lenho de tração é reduzido (cerca de 20% em *Populus*). Em condições normais, os carboidratos são transferidos para a biossíntese de monolignol por meio da via chiquimato (BOERJAN et al., 2003). No lenho de tração de *Populus*, observou-se uma baixa regulação dos genes relacionados a esta via.

Os genes relacionados à formação do álcool coniferílico e sinapílico, precursores da lignina guaiacólica e siringólica, respectivamente, (álcool desidrogenase cinamílico – CAD; e álcool desidrogenase sinapílico – SAD) apresentaram uma transcrição fraca no lenho de tração de *Populus* (ANDERSSON-GUNNERAS et al., 2006).

Após a biossíntese, os monolignóis são transportados do citoplasma para a parede celular, onde são polimerizados em uma matriz de lignina. Os mecanismos moleculares e as proteínas responsáveis pelo transporte e polimerização ainda estão sendo elucidados, no entanto, sabe-se que estes são coordenados juntamente com a regulação transcricional da biossíntese de lignina (ROGERS; CAMPBELL, 2004). Na parede celular, os monolignóis são oxidados em seus respectivos radicais e polimerizados por meio da ação de oxidases (laccases e peroxidases) (BAUCHER et al., 2003). No lenho de tração, alguns autores constataram a redução dessas oxidases (RANOCHA et al., 2002) enquanto que em outros estudos, não houve uma redução significativa (ANDERSSON-GUNNERAS et al., 2006).

3.2.2 Sinalização hormonal

Estudos indicaram os fitormônios das famílias da auxina, giberelina e etileno como sinalizadores durante a formação do lenho de tração. Essa sinalização ocorre por meio da interação dos referidos hormônios vegetais com os reguladores transcricionais de desenvolvimento da madeira e com os reguladores que controlam a divisão celular, expansão e biossíntese de parede celular (NIEMINEN et al., 2012).

Dentre os hormônios, as auxinas desempenham um importante papel na regulação da atividade cambial, sobretudo no que diz respeito ao processo de diferenciação e espessamento da parede celular. A sua biossíntese está associada com locais de divisão celular rápida, especialmente no meristema apical caulinar, folhas jovens, frutos em desenvolvimento e sementes (MERCIER, 2003). Estudos envolvendo a aplicação de auxina e seus inibidores de transporte em folhosas, induziram a formação do lenho de tração com as características camadas gelatinosas (CRONSHAW; MOREY, 1968; MOREY; CRONSHAW, 1968). Hellgren et al. (2004), observaram níveis inferiores de IAA, simultaneamente à redução do crescimento cambial no lenho oposto de *Populus tremula* L. Tais estudos sugerem que as vias de sinalização da auxina estão de alguma forma envolvidas na formação do lenho de tração.

Nos tecidos lenhosos, as principais funções da giberelina é estimular a divisão celular cambial, atuando em sinergia com a auxina; e o alongamento das fibras, mantendo a orientação

transversal das microfibrilas de celulose (GOU et al., 2011; MAURIAT; MORITZ, 2009). Estudos com *Prunus spachiana* Kitamura f. *spachiana* cv. Plenarosea, demonstraram que a aplicação de giberelina em ramos delgados estimulou o crescimento cambial e induziu o movimento vertical desses ramos, formando, como consequência, o lenho de tração no lado superior (BABA et al., 1995; NAKAMURA et al., 1994; YOSHIDA et al., 1999). Funada et al. (2008), demonstraram que a aplicação de giberelina em folhosas (*Quercus* sp., *Kalopanax* sp., *Fraxinus* sp., e *Populus* ssp.) promoveu a indução do crescimento cambial e a formação de fibras com uma camada interna rica em celulose, semelhante às fibras gelatinosas. Em *Acacia mangium* Willd., a aplicação de giberelina em mudas com o caule inclinado promoveu a flexão ascendente do mesmo, aumentando o crescimento cambial e a formação do lenho de tração (NUGROHO et al., 2012b). Em contrapartida, ao aplicar inibidores da biossíntese desse fitormônio, a formação da madeira de tração não foi estimulada, mantendo a inclinação dos caules.

O etileno é um hormônio vegetal em forma gasosa. É produzido por todas as partes das plantas superiores, sendo a taxa de produção dependente do tipo de tecido e do estágio de desenvolvimento. Os tecidos meristemáticos e as regiões nodais geralmente apresentam uma produção elevada desse gás (MERCIER, 2003). No que diz respeito à formação da madeira, o etileno atua no crescimento em diâmetro, lignificação e formação do lenho de reação. Em tecidos contendo lenho de tração, observou-se uma forte indução da última enzima da via biossintética do etileno (ACC oxidase) (ANDERSSON-GUNNERAS et al., 2003). Em *Populus*, a aplicação exógena de etileno estimulou o crescimento cambial, modificou a forma das células do xilema e reduziu a frequência e tamanho dos vasos, isto é, promoveu a formação de caracteres semelhantes aos do lenho de tração (LOVE et al., 2009).

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1 Procedência do material de estudo

Os clones de *Hevea brasiliensis* utilizados no presente estudo foram cedidos pela empresa Plantações Michelin da Bahia LTDA, em plantios experimentais localizados em Igrapiúna – Bahia (13°48'51"S, 39°8'54"O), com espaçamento 8 x 2,5m. A área caracteriza-se por temperaturas máxima e mínima de 28,9 e 20,7°C, respectivamente, e precipitação anual média de 1751,3 mm (entre os anos de 2005-2015), com períodos chuvosos ocorrendo entre os meses de fevereiro a julho ($\overline{\text{ppt}} = 166$ mm), e estação menos chuvosa de agosto a janeiro ($\overline{\text{ppt}} = 48$ mm) (Estação Meteorológica Michelin – Pesquisa e Desenvolvimento).

4.2 Seleção dos clones e coleta do material de estudo

Foram selecionadas árvores de seringueira em sistema de tricomposto com variação no enxerto de copa, com idades de 24 e 21 anos, respectivamente: i) raiz proveniente de semente + clone PB 311 (painel) + clone FX 2784 (copa); e ii) raiz proveniente de semente + clone PB 311 (painel) + clone MDF 180 (copa). Para cada situação, foram amostradas três árvores. Todas as árvores foram estimuladas com etefon 4% (*Ethrel*® 720, Bayer Crop Science, Charleston/Carolina do Sul - EUA) visando a produção do látex. A escolha destes tricompostos justificou-se pela análise visual de crescimento diamétrico desuniforme entre os clones de copa MDF 180 e de painel PB 311 (Figura 2).



Figura 2 – Árvores tricompostas de *Hevea brasiliensis* selecionadas para o presente estudo. **a**: raiz proveniente de semente + clone PB 311 (painel) + clone FX 2784 (copa). **b**: raiz proveniente de semente + clone PB 311 (painel) + clone MDF 180 (copa). Os clones foram cedidos pela Plantações Michelin da Bahia LTDA, em plantios localizados em Igrapiúna, BA.

De cada árvore, foram obtidos discos localizados imediatamente abaixo da inserção do clone de copa. A partir da constatação da presença de medula excêntrica, foram seccionados corpos de prova em três regiões radiais abrangendo os lenhos de tração, oposto e normal (Figura 3).

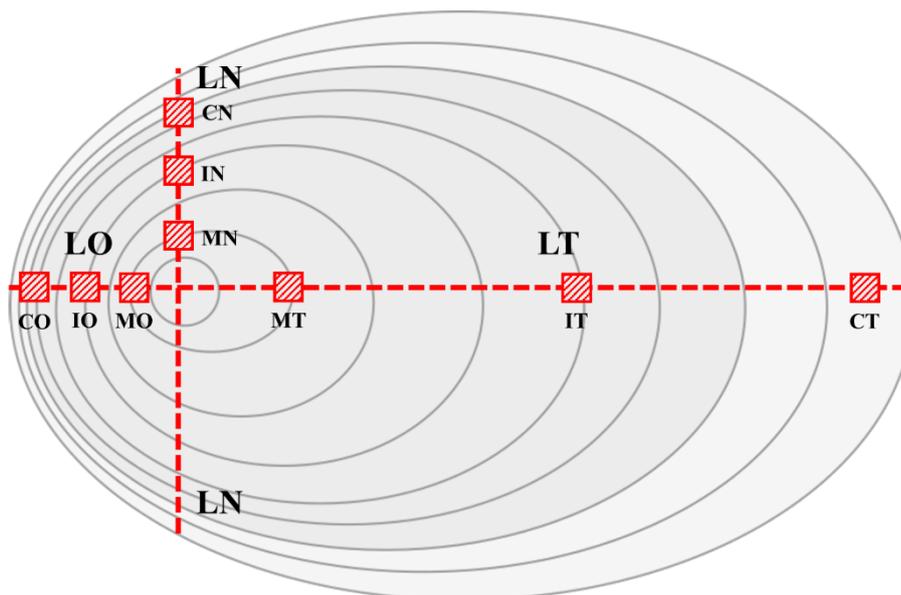


Figura 3 – Esquema da seção transversal do tronco ilustrando as regiões amostradas para as análises anatômicas. Onde: LT, LO e LN = lenhos de tração, oposto e normal, respectivamente; MT, MO e MN = medula dos lenhos de tração, oposto e normal, respectivamente; IT, IO e IN = intermediário dos lenhos de tração, oposto e normal, respectivamente; CT, CO e CN = câmbio dos lenhos de tração, oposto e normal, respectivamente.

4.3 Análises anatômicas

4.3.1 Cortes histológicos e confecção das lâminas

Seções transversais e longitudinais (radial e tangencial) de 18 μm de espessura foram obtidas em micrótomo de deslize (MICROM HM 450) a partir dos corpos de prova. Em seguida, os cortes transversais foram submetidos a dupla coloração com azul de astra e safranina, na proporção 9,5:0,5 (Adaptado de BUKATSCH, 1972). Este processo de coloração permitiu identificar as fibras gelatinosas, frequentemente presentes no lenho de tração. As seções longitudinais foram submetidas à coloração com safranina a 1% (JOHANSEN, 1940). Tais cortes foram utilizados para a confecção de lâminas semipermanentes (PURVIS et al., 1964), as quais foram empregadas no estudo microscópico quantitativo dos seguintes caracteres anatômicos: diâmetro tangencial (μm) e frequência (vasos/ mm^2) dos elementos de vasos; altura (μm), largura (μm) e frequência (raio/ mm linear) dos raios.

Para a montagem das lâminas permanentes, os cortes após corados, foram desidratados em série alcoólica (20, 40, 60, 80 e 100%), tratados com acetato de etila e fixados em resina.

4.3.2 Dissociação de tecidos e preparo das lâminas

De cada corpo de prova, foram seccionados fragmentos de madeira no sentido das fibras. A dissociação foi realizada de acordo com metodologia descrita por Franklin (1945), com modificações na temperatura (70°C) e tempo de dissociação (8h). Os fragmentos foram corados com safranina a 1% e utilizados para a confecção das lâminas semipermanentes, as quais foram empregadas no estudo microscópico quantitativo dos seguintes caracteres anatômicos:

comprimento (μm), diâmetro total (μm) e espessura da parede das fibras (μm); e comprimento (μm) dos elementos de vasos. Todas as mensurações foram realizadas de acordo com os padrões estabelecidos pelo *International Association of Wood Anatomy Committee* (IAWA, 1989).

A captura das imagens foi realizada por meio de câmera de alta resolução acoplada em microscópio óptico *Olympus CX40* conectado ao *software TSView 6.2.4.5 (Tucsen Imaging Technology CO., Limited)*. As imagens foram analisadas no *software Image-Pro Plus® 4.5.0.29*.

4.3.3 Proporção de fibras gelatinosas

Para a determinação da proporção de fibras gelatinosas, imagens da seção transversal contendo tais elementos foram analisadas no *software Image-Pro Plus* por meio do comando “contar/tamanho” (KATARIA et al., 2012). A proporção foi obtida por meio da subtração entre o componente azul das imagens (fibras gelatinosas) e os componentes em vermelho, demarcados de forma manual (PURBA et al., 2015).

4.4 Análise estatística

Após constatada a ausência de normalidade nos resíduos (teste de Shapiro-Wilk, ao nível de 95% de confiança), aplicou-se o teste não paramétrico Kruskal-Wallis, seguido do método de Bonferroni para comparações múltiplas entre os tipos de lenhos e as posições radiais estudadas, ambos a 5% de significância. As referidas análises foram realizadas no pacote estatístico *Action Stat 3.2.60.1118*.

Foram avaliadas associações multivariadas entre as características anatômicas de ambas as seringueiras tricompostas, por meio de análise de cluster em duas etapas. O agrupamento foi realizado segundo o Critério de Informação Bayesiana (BIC), utilizando como medida de distância a probabilidade de log. A significância das variáveis dentro de cada cluster foi determinada por meio de teste de Bonferroni T-Student, ao nível de 95% de confiança. Para tal, utilizou-se o pacote estatístico IBM® SPSS® 20.0.

5. RESULTADOS

5.1 Descrição anatômica

Não foram observadas diferenças qualitativas na anatomia da madeira do clone de painel PB311 nos sistemas tricompostos avaliados, por isso, segue a descrição anatômica única, abaixo:

Camadas de crescimento: pouco distintas, possivelmente demarcadas por zonas fibrosas.

Vasos: porosidade difusa. Vasos em arranjo radial, solitários e em múltiplos radiais de 2-6, ocasionalmente formando aglomerados, de seção circular a oval. Placa de perfuração simples e presença de apêndices, com tamanhos variados, frequentemente em ambas as extremidades. Pontoações intervasculares alternas; pontoações raio-vasculares com aréolas reduzidas, aparentemente simples, arredondadas ou angulares. Diâmetro tangencial de 71,24 μm a 371,39 μm . Frequência de vasos (vasos/ mm^2) 1 a 31. Comprimento dos elementos de vasos variando entre 536,52 μm a 1060,91 μm . Presença frequente de tilos comuns (Figuras 4A e 5B/D) e ocasionalmente esclerificados na região próxima à medula (Figuras 4E e 5C/E).

Fibras: não septadas, com paredes delgadas a espessas, comprimento variando entre 1102,40 µm a 1924,91 µm e pontuações simples. Presença de fibras gelatinosas (Figura 4A/B).

Parênquima axial: em faixas do tipo reticulado.

Raios: numerosos, variando entre 4 a 14 raios/mm linear. Multisseriados com 1 a 5 células de largura (Figura 4C/D/E), composição celular heterogênea: células centrais procumbentes, com 2-4 fileiras de células marginais quadradas e/ou eretas (Figura 4F). Presença de raios fusionados.

Inclusões minerais: presença de cristais prismáticos de oxalato de cálcio nas células eretas e quadradas dos raios, no parênquima axial (ocasionalmente formando séries cristalíferas), e nos tilos (Figuras 4D e 5D/E).

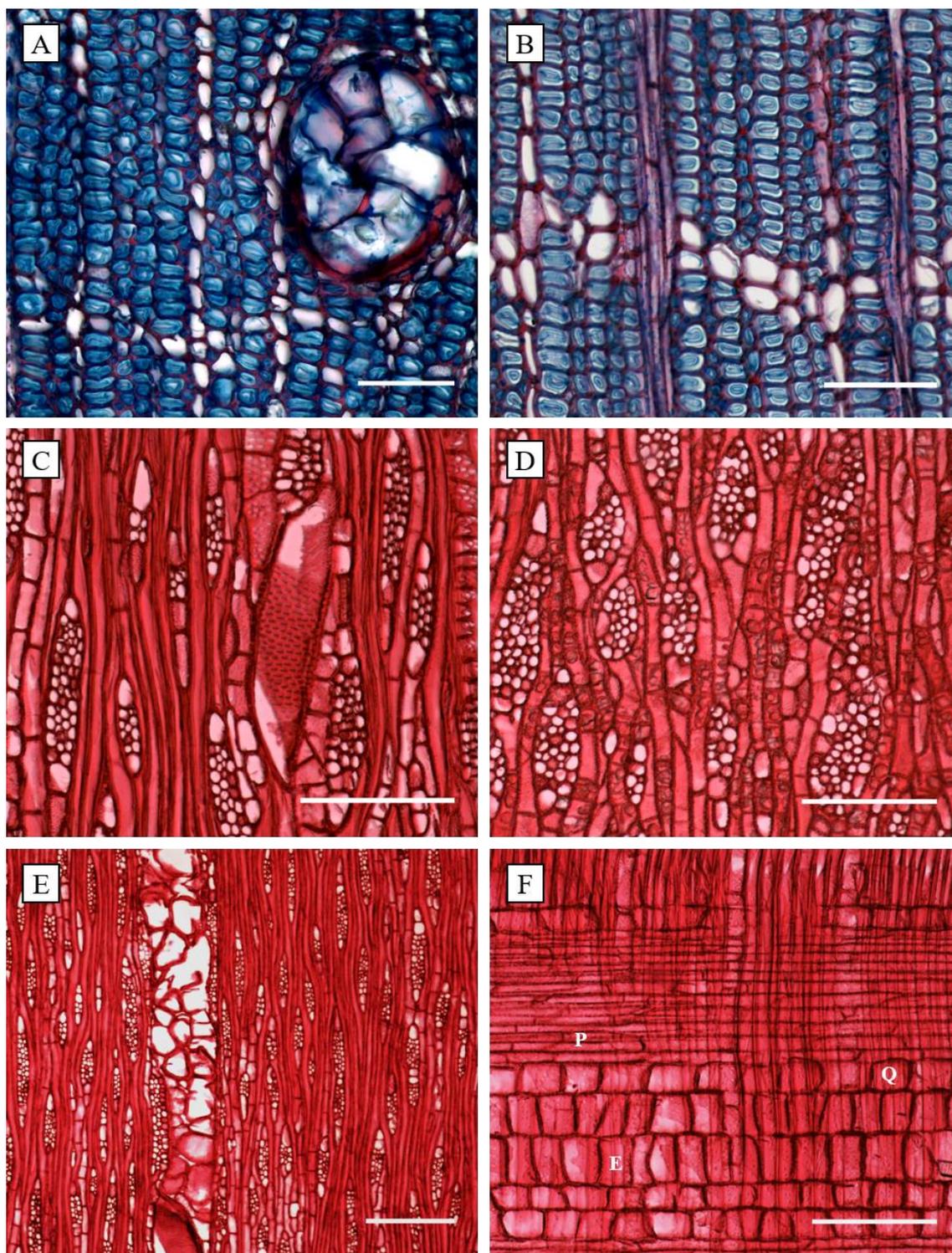


Figura 4 – Anatomia do lenho de *Hevea brasiliensis*. A-B: Seção transversal; C-E: Seção longitudinal tangencial; F: Seção longitudinal radial. A: Tilo comum e abundância de fibras gelatinosas; B: Presença de fibras gelatinosas com dupla camada; C-E: raios multisseriados com 1 a 5 células de largura, em destaque vaso com placa de perfuração simples (C), abundância de cristais prismáticos nas células de parênquima axial (D) e presença de tilos esclerificados (E); F: composição celular heterogênea dos raios: células centrais procumbentes (P), com 2-4 fileiras de células marginais quadradas (Q) e/ou eretas (E). Barra de escala: A/B = 100 μ m; C/D/F = 200 μ m; E = 300 μ m.

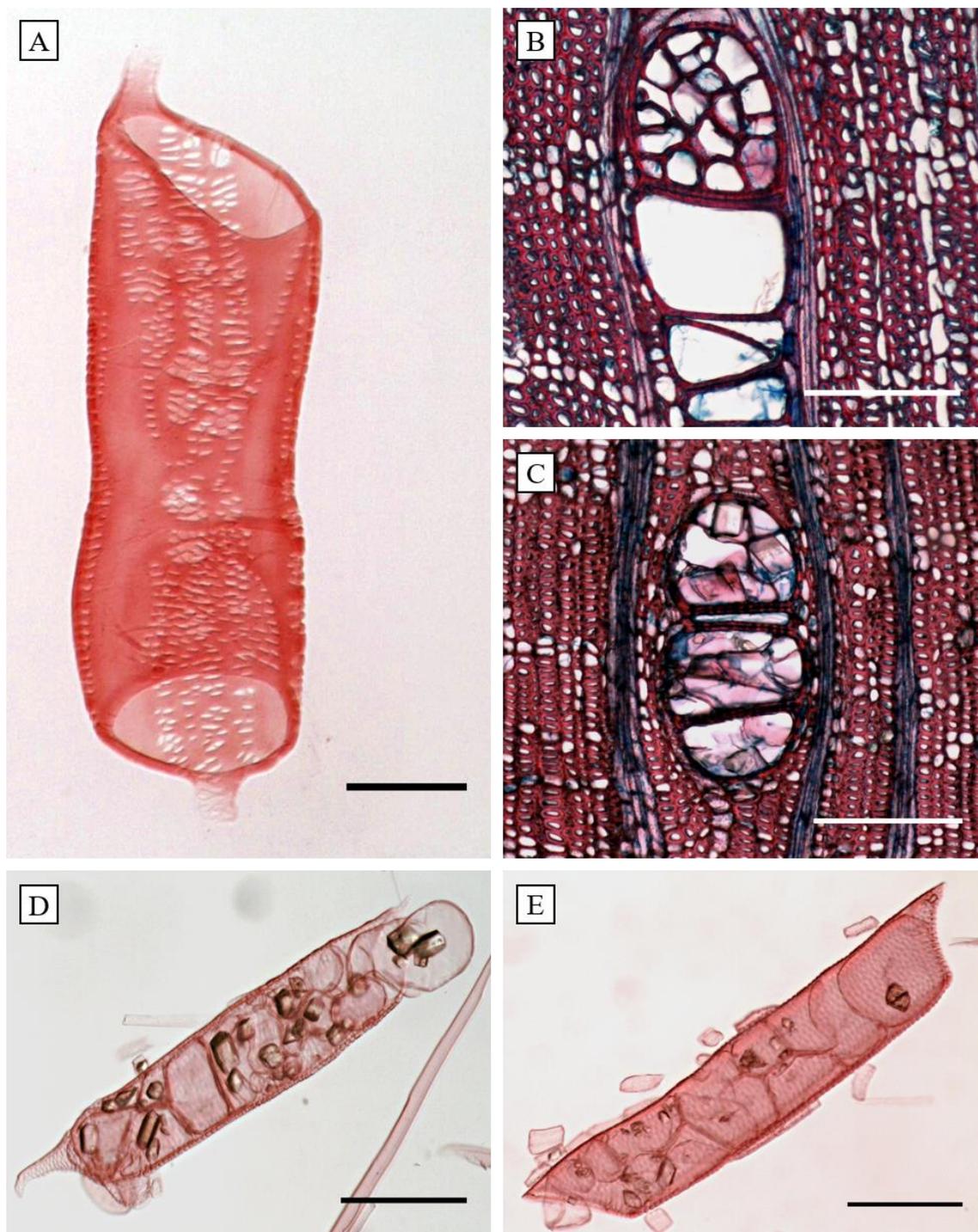


Figura 5 – Anatomia do lenho e tipos celulares de *Hevea brasiliensis*. A/D/E: Macerado; B/C: Seção transversal. A: Elemento de vasos, em destaque placa de perfuração simples, presença de apêndices em ambas as extremidades e pontoações raio-vasculares com aréolas reduzidas, aparentemente simples, arredondadas ou angulares; B/D: Tilos esclerificados com cristais prismáticos (D); C/E: Tilos com cristais prismáticos (E). Barra de escala: A: 100 μ m; B-E: 200 μ m.

5.2 Proporção de fibras gelatinosas

Foi constatada a presença de fibras gelatinosas em todos os lenhos para ambos os tricompostos estudados (Figura 6). Entre os tricompostos, o clone PB 311 sob influência do enxerto de copa FX 2784 apresentou maiores proporções desses elementos em todas as posições radiais, exceto na região próxima à medula do lenho normal.

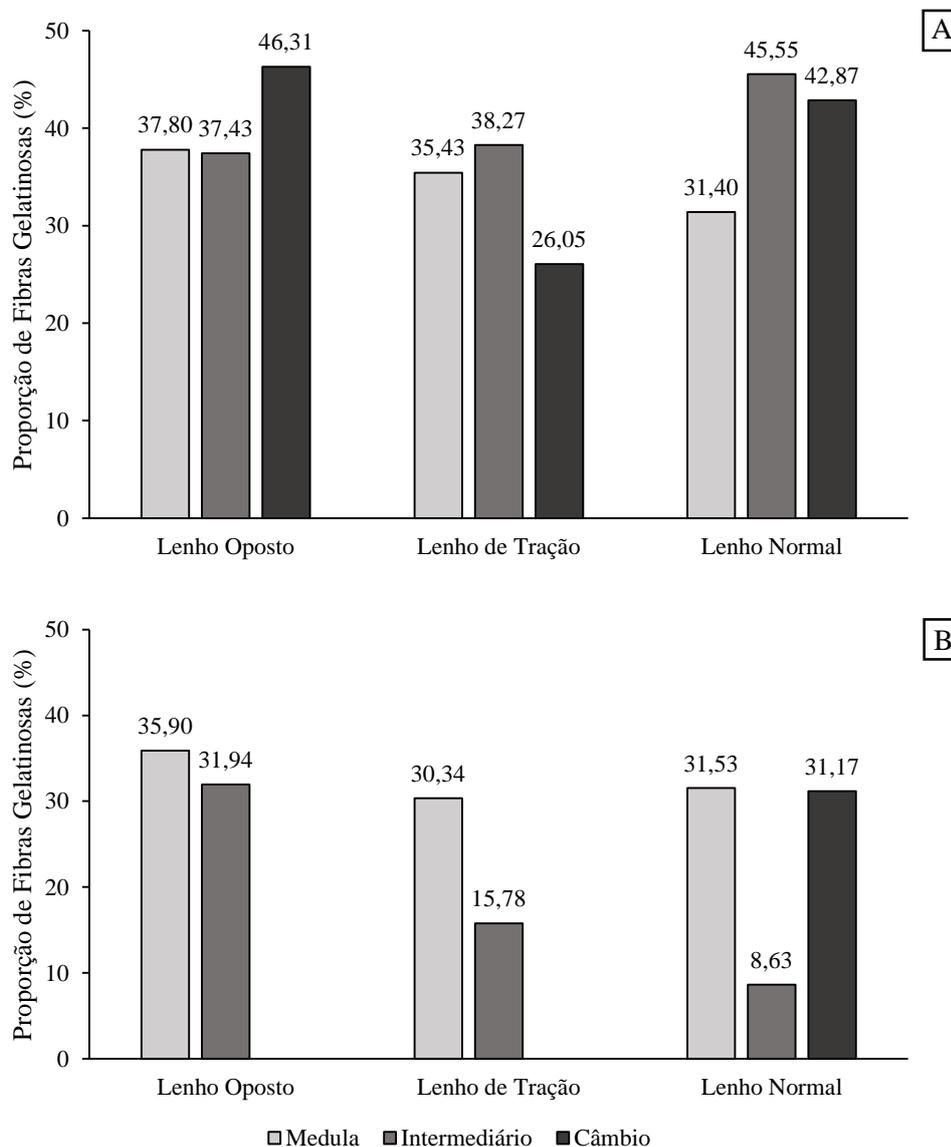


Figura 6 – Proporção de fibras gelatinosas nos lenhos de tração, oposto e normal do clone PB 311, sob a influência dos enxertos de copa FX 2784 (A) e MDF 180 (B), de *Hevea brasiliensis*.

5.3 Variação radial e caracterização anatômica dos lenhos de tração, oposto e normal

5.3.1 Sistema tricomposto PB 311 + FX 2784

As variáveis anatômicas quantitativas referentes aos elementos de vasos, raios e fibras não gelatinosas, para o clone PB 311 sob influência do enxerto de copa FX 2784, são apresentadas na figura 7 (estatística descritiva presente na tabela 3 – apêndice A).

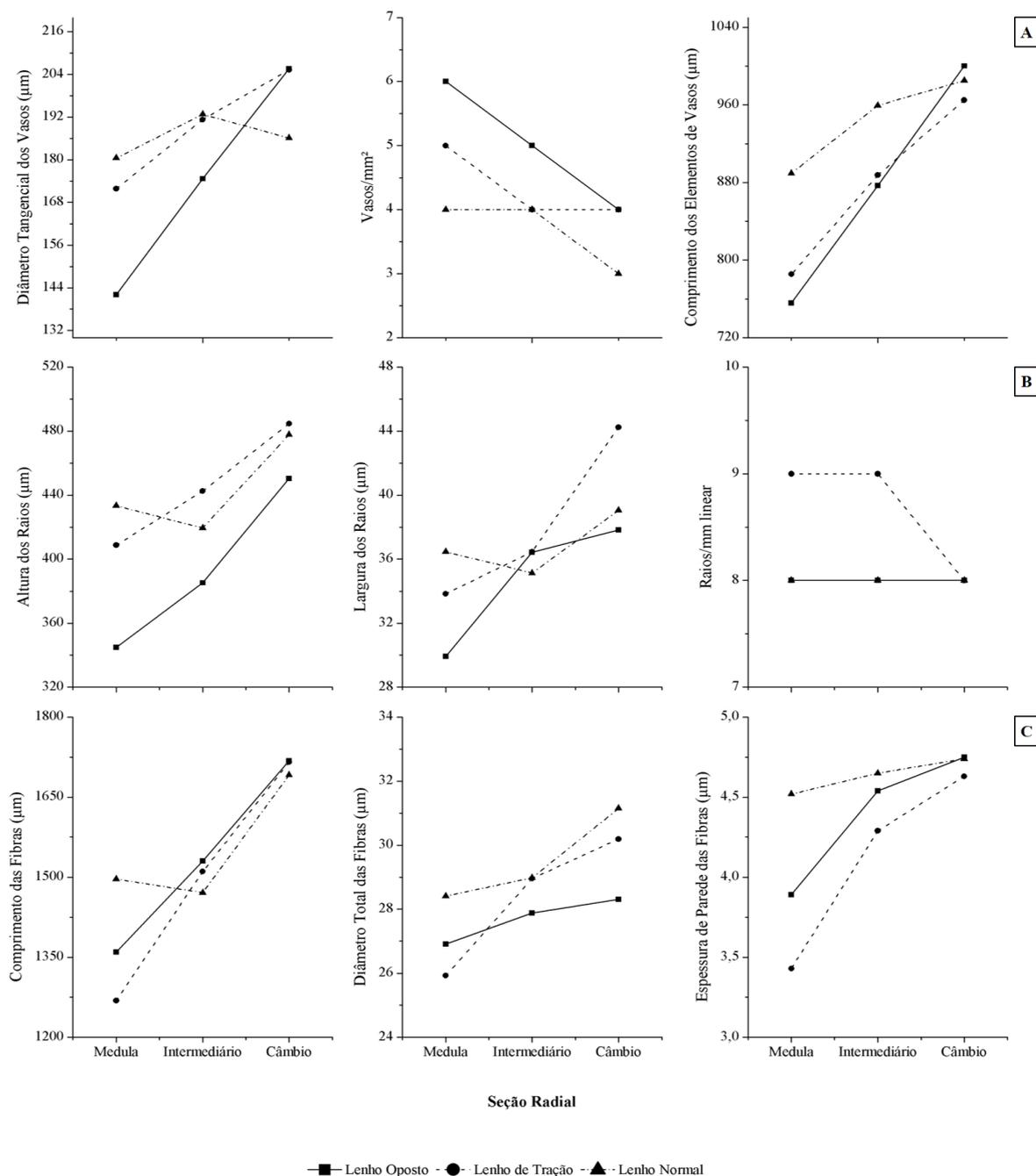


Figura 7 – Variações radial e entre lenhos dos elementos de vasos (A), raios (B) e fibras não gelatinosas (C) no clone PB 311, sob a influência do enxerto de copa FX 2784, de *Hevea brasiliensis*.

Elementos de vasos

Nos lenhos oposto e de tração, os caracteres anatômicos correspondentes aos elementos de vasos variaram em função da posição radial (medula, intermediário e câmbio). Em ambos os lenhos, o diâmetro tangencial e comprimento dos elementos de vasos aumentaram no sentido medula-câmbio, enquanto que a frequência (vasos/mm²) reduziu. Para o lenho normal, não foram observadas diferenças significativas para todas as variáveis analisadas.

Quanto à variação entre lenhos, na região próxima à medula, o lenho normal apresentou elementos de vasos com maiores diâmetros e comprimento e menor frequência, seguidos pelos lenhos de tração e oposto. A região intermediária não apresentou variação significativa, com exceção do número de vasos/mm², o qual foi maior no lenho oposto. Próximo ao câmbio, apenas o diâmetro tangencial diferiu entre lenhos, sendo menor no lenho normal e igual nos demais lenhos.

Raios

Nos três lenhos, as características referentes à altura e largura dos raios aumentaram no sentido medula-câmbio, enquanto que a frequência (raios/mm linear) não apresentou diferença significativa entre as posições radiais.

Na região próxima à medula, o lenho normal apresentou raios maiores e mais largos, quando comparados à mesma posição nos demais lenhos. Apenas a quantidade de raios/mm linear exibiu comportamento distinto nesta região, sendo maior para o lenho de tração. Na região intermediária, somente a variável “altura dos raios” diferiu estatisticamente entre os lenhos, apresentando-se maior para o lenho de tração. Próximo ao câmbio, observou-se distinção entre os lenhos na largura dos raios, característica superior para o lenho de tração.

Fibras não gelatinosas

O comprimento das fibras não gelatinosas aumentou no sentido medula-câmbio, para os três lenhos analisados. No lenho oposto, o diâmetro total das fibras não diferiu estatisticamente entre as posições radiais, apresentando aumentos apenas em espessura da parede conforme se aproximaram do câmbio. Para o lenho de tração, tanto o diâmetro total quanto a espessura da parede das fibras aumentaram da medula para o câmbio. As fibras do lenho normal apresentaram aumento no diâmetro total enquanto que a espessura da parede manteve-se igual, estatisticamente.

Na região próxima à medula, o lenho normal apresentou fibras com maiores comprimento, diâmetro total e espessura de parede. Os lenhos de tração e oposto diferiram apenas na espessura da parede nesta região, com o primeiro lenho apresentando fibras mais espessas. Na posição intermediária, as variáveis não diferiram nos três lenhos. Próximo ao câmbio, observou-se variação entre os lenhos apenas para o diâmetro total das fibras, o qual foi menor no lenho oposto.

5.3.2 Sistema tricomposto PB 311 + MDF 180

As variáveis anatômicas quantitativas referentes aos elementos de vasos, raios e fibras não gelatinosas, para o clone PB 311 sob influência do enxerto de copa MDF 180, são apresentadas na figura 8 (estatística descritiva presente na tabela 4 – apêndice B).

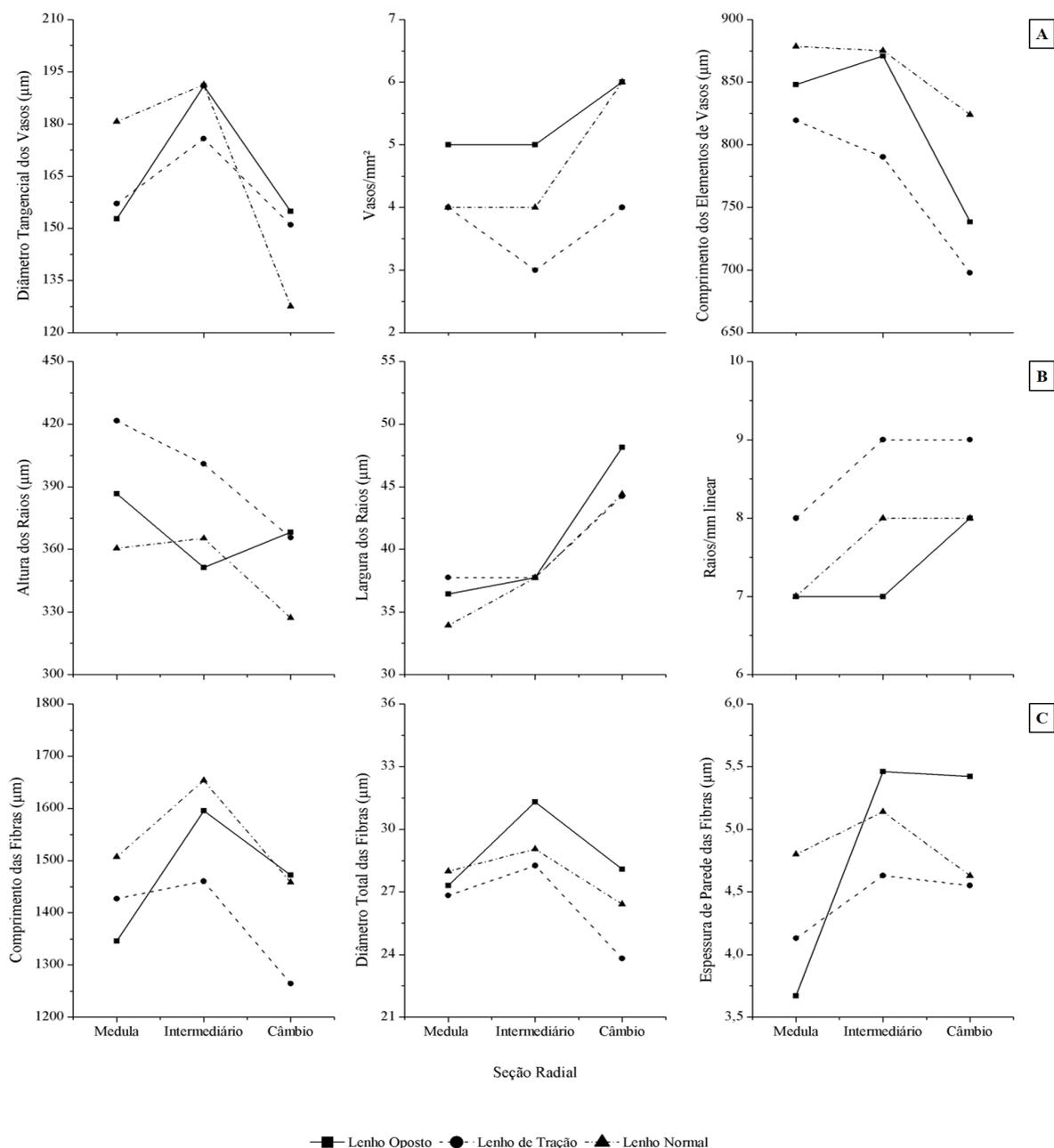


Figura 8 – Variações radial e entre lenhos dos elementos de vasos (A), raios (B) e fibras não gelatinosas (C) no clone PB 311, sob a influência do enxerto de copa MDF 180, de *Hevea brasiliensis*.

Elementos de vasos

Nos três lenhos, o diâmetro tangencial dos vasos foi maior na região intermediária, reduzindo próximo ao câmbio. No lenho oposto, o comprimento dos elementos de vasos não diferiu estatisticamente, enquanto que o número de vasos/mm² aumentou no sentido medula-câmbio. A frequência dos elementos de vasos não diferiu nas três posições radiais para o lenho de tração, enquanto que o comprimento destes elementos foi menor próximo ao câmbio. No lenho normal, os elementos de vasos apresentaram aumento na frequência apenas na região

próxima ao câmbio, mantendo-se constante nas demais regiões; quanto ao comprimento destes elementos, não foram observadas diferenças significativas entre as posições radiais.

Próximo à medula, o diâmetro tangencial e frequência dos elementos de vasos foram inversamente proporcionais nos lenhos oposto e normal, não diferindo apenas quanto ao comprimento destes elementos. Na região intermediária, o lenho de tração apresentou os menores valores para todas as variáveis, mantendo baixas frequências de vasos mesmo quando estes apresentaram menores diâmetros. No câmbio, o diâmetro tangencial foi menor para o lenho normal; enquanto que a frequência e comprimento dos elementos de vasos foram menores no lenho de tração.

Raios

No sentido medula-câmbio, a largura dos raios aumentou nos três lenhos. No lenho oposto, os raios apresentaram altura e frequência iguais em todas as regiões. A altura e largura dos raios foram inversamente proporcionais tanto no lenho de tração quanto no lenho normal, apresentando raios menores e largos na região próxima ao câmbio. Observou-se um aumento na quantidade de raios/mm linear no sentido medula-câmbio do lenho normal, enquanto que para o lenho de tração não houve diferença entre as posições.

Nas regiões próxima à medula e intermediária, o lenho de tração apresentou raios mais compridos e numerosos, quando comparado aos demais lenhos, e largura constante. No câmbio, os caracteres não diferiram estatisticamente entre os lenhos.

Fibras não gelatinosas

No lenho oposto, as fibras não gelatinosas apresentaram maiores comprimento e diâmetro na porção intermediária da seção radial, aumentando a espessura conforme ocorre o afastamento da medula. No lenho de tração, as fibras reduziram o comprimento e diâmetro no câmbio, espessando a parede de forma análoga ao lenho oposto. O comprimento das fibras do lenho normal, à semelhança do lenho oposto, foi maior na região intermediária, reduzindo o diâmetro no câmbio sem, contudo, alterar a espessura da parede.

Entre os lenhos, na região próxima à medula, o normal apresentou fibras maiores e espessas, seguido dos lenhos de tração e oposto, respectivamente. A região intermediária concentrou os maiores valores entre todos os caracteres avaliados para cada tipo de lenho. Nesta região, tanto o lenho oposto quanto o normal apresentaram fibras compridas com parede espessa, mas apenas o primeiro diferiu estatisticamente quanto ao diâmetro destas. Na porção próxima ao câmbio, as fibras do lenho de tração foram menores tanto em comprimento quanto em diâmetro, comparadas aos demais lenhos; a espessura da parede foi maior no lenho oposto.

5.4 Influência do enxerto de copa nas características anatômicas quantitativas do clone de painel

A análise de cluster em duas etapas distinguiu ambos os indivíduos tricompostos analisados com base nos caracteres anatômicos quantitativos, indicando uma possível influência do enxerto de copa na anatomia do clone de painel. Os grupos formados foram compostos por 100% dos dados referentes à cada material estudado, reforçando a robustez desta análise em compor os agrupamentos (Figura 9).

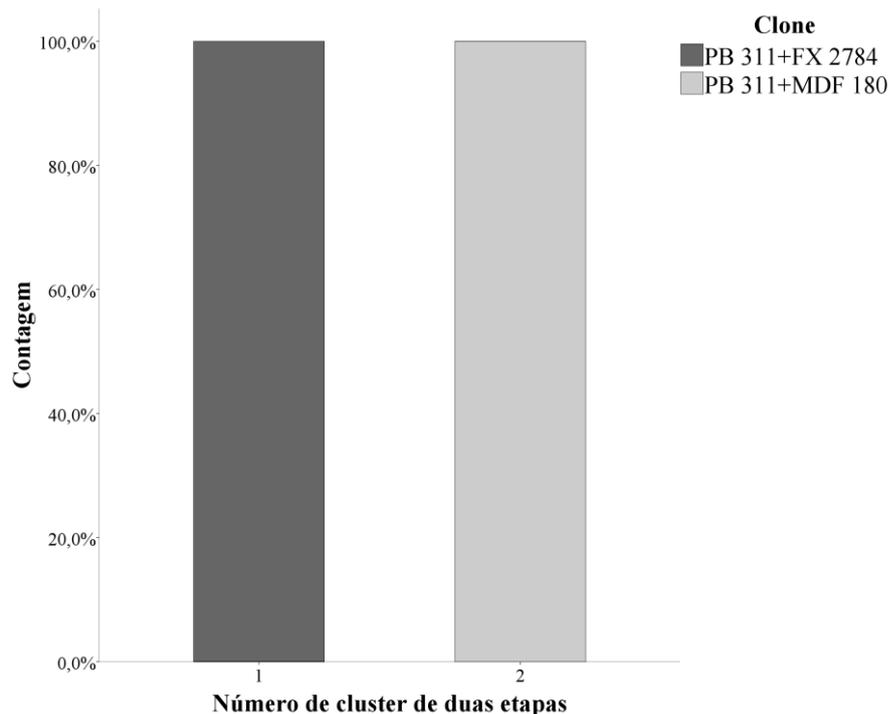


Figura 9 – Composição e tamanho de cada cluster gerado.

Em ambos os clusters, a variável “altura dos raios” foi a mais importante na segmentação dos indivíduos, seguida do “diâmetro tangencial dos vasos” (Tabela 2). Comparando os agrupamentos formados, o cluster 1, composto pelo tricomposto PB 311 + FX 2784, apresentou vasos mais compridos, com maiores diâmetros e menor frequência; raios mais numerosos, altos e finos; e fibras não gelatinosas compridas, com maior diâmetro total e menos espessas.

Tabela 2 – Importância dos previsores (caracteres anatômicos) para a segmentação dos clusters

Variável	Cluster	
	1 (PB 311+FX 2784)	2 (PB 311+MDF 180)
* Altura dos Raios (μm)	444,79 (428,18)	378,91 (368,58)
* Diâmetro Tangencial dos Vasos (μm)	185,66 (182,73)	167,23 (167,70)
* Comprimento dos Vasos (μm)	892,40 (899,32)	814,84 (812,47)
* Largura dos Raios (μm)	36,84 (36,46)	40,23 (38,53)
* Raios/mm linear	8,47 (8)	7,98 (8)
* Espessura da Parede das Fibras (μm)	4,44 (4,35)	4,72 (4,69)
* Comprimento das Fibras (μm)	1531,52 (1515,69)	1480,25 (1467,99)
* Diâmetro Total das Fibras (μm)	28,63 (28,47)	27,93 (27,74)
^{si} Vasos/mm ²	4,67 (4)	4,88 (4)

* Importante; ^{si} Sem importância
Média seguida de mediana, entre parênteses.

6. DISCUSSÃO

Variação radial dos elementos celulares

Em geral, o padrão de maturação em plantas lenhosas está associado ao aumento gradual das células do xilema conforme ocorre o afastamento da medula (CHOWDHURY et al., 2009; KOJIMA et al., 2009; NUGROHO et al., 2012a). Este comportamento é atribuído, sobretudo, às concentrações de auxina (LOVISOLO et al., 2002), as quais são mais elevadas nas regiões de síntese deste fitormônio (meristema apical caulinar, folhas jovens, frutos em desenvolvimento e sementes) (ALONI, 2001; SORCE et al., 2013). O ápice caulinar é a principal fonte de auxina aos tecidos lenhosos, a qual é transportada de forma polar para o câmbio vascular e distribuída radialmente ao xilema e floema via carreadores de efluxo localizados nas laterais das células cambiais e seus derivados (PETRÁSEK; FRIML, 2009; SUNDBERG; UGGLA, 1998). Assim, forma-se um gradiente de concentração deste fitormônio ao longo da seção radial, onde níveis elevados, intermediários e baixos são observados no câmbio e nas zonas de alongamento e maturação, respectivamente (BHALERAO; BENNETT, 2003; BHALERAO; FISCHER, 2014; IMMANEN et al., 2016). Portanto, sugere-se que os processos de divisão e expansão celular são sinalizados por concentrações altas e intermediárias de auxina, enquanto que a deposição de parede celular secundária é induzida por baixas concentrações (LJUNG, 2013).

Além das características intrínsecas às espécies (fatores endógenos), outros fatores podem influenciar a anatomia da madeira, tais como: tratamentos silviculturais e condições edafoclimáticas (temperatura, disponibilidade de água e nutrientes) (FORTUNEL et al., 2014; NAJI et al., 2013a, 2013b; NOVAK et al., 2013; PFAUTSCH et al., 2016; ZIACO et al., 2014). A densidade inicial de plantio, por exemplo, pode influenciar no crescimento das árvores, afetando a produção e qualidade da madeira gerada e ocasionando alterações anatômicas em virtude do grau de adensamento do talhão (NAJI et al., 2014). Os caracteres anatômicos podem ser modulados, ainda, em função do regime pluviométrico e estresses abióticos (inundação e seca, por exemplo), demonstrando a capacidade de adaptação das espécies arbóreas a condições adversas (FICHTLER; WORBES, 2012).

Os vasos desempenham papel fundamental no organismo de angiospermas lenhosas, promovendo a ascensão de água e sais minerais da raiz às folhas (PRATT et al., 2008; SANTINI et al., 2016; TYREE; EWERS, 1991; ZHU et al., 2017). A variação longitudinal destes elementos celulares é determinada de modo a garantir a eficiência hidráulica, promovendo aumentos em diâmetro do topo à base (ALONI; ZIMMERMANN, 1983a; OLSON et al., 2014; PETIT; CRIVELLARO, 2014). Em geral, todas as características referentes aos elementos de vasos (diâmetro tangencial, frequência e comprimento) do tricomposto PB 311 + FX 2784 apresentaram padrão de resposta em consonância ao descrito na literatura, isto é, elementos de vasos mais estreitos e menores próximos à medula e, conseqüentemente, mais frequentes. A formação de vasos estreitos no período de crescimento acelerado das plantas pode ser considerada estratégia para garantir maior segurança no transporte de água, reduzindo a vulnerabilidade ao embolismo (ZHAO, 2015). Tal variação nos diâmetros dos vasos pode ser explicada por modificações nas concentrações de auxina (ALONI, 2015). Na fase juvenil da planta, os pontos de síntese deste fitormônio exercem maior influência sobre as células, uma vez que, nessas condições, a proporção de folhas jovens é alta. Elevados teores de auxina promovem rápida diferenciação celular, ocasionando deposição acelerada de parede secundária, e limitando o tamanho das células. Quando os teores são reduzidos, a diferenciação é lenta, isto é, há mais tempo para o desenvolvimento das células até a formação da parede secundária (ALONI; ZIMMERMANN, 1983b). No entanto, o tricomposto PB 311 + MDF 180 apresentou padrão distinto, com aumento no diâmetro tangencial e comprimento dos elementos de vasos

na porção intermediária do lenho. A redução destas variáveis na região próxima ao câmbio refletiu na frequência destes elementos, a qual aumentou significativamente. Em virtude do aumento nas demandas por estabilidade mecânica e eficiência na condução de água e nutrientes ao longo do desenvolvimento das árvores, o tamanho e espessamento da parede das células podem ser modulados em função das necessidades da planta (RUNGWATTANA; HIETZ, 2017). Os resultados obtidos para este tricomposto sugerem uma possível sensibilidade de resposta dos vasos do clone de painel às alterações no crescimento diamétrico do clone de copa, indicando o momento no qual o desenvolvimento dos clones tornou-se desuniforme.

Ambas as seringueiras tricompostas apresentaram vasos obstruídos por tilos comuns e ocasionalmente esclerificados na região próxima à medula. A obstrução pode ocorrer de forma natural, com o processo de cernificação, ou em resposta a estresses bióticos e abióticos (ataques de patógenos, injúrias mecânicas, seca e geadas) (DUFRAISSE et al., 2017; FENG et al., 2013; LESNIEWSKA et al., 2017; PÉREZ-DE-LIS et al., 2018). A localização dos tilos no material estudado indica que a formação se deu naturalmente com o envelhecimento do xilema. Uma grande variedade de componentes orgânicos e minerais podem estar contidos no processo de formação das tiloses, entre os quais destacam-se: gomas, resinas, amido, cristais e compostos fenólicos (DE MICCO et al., 2016). No presente estudo, foi identificada a presença de cristais prismáticos de oxalato de cálcio associados aos tilos.

Os raios são compostos por células parenquimáticas cuja principal função é armazenar carboidratos não estruturais (amido, por exemplo) e conduzir radialmente água e fotoassimilados (BOWEN; PATE, 2017; PFAUTSCH et al., 2015; PLAVCOVÁ; JANSEN, 2015). Além disso, apresentam outras funções: proteção contra a herbivoria, por meio da deposição de taninos, terpenóides, cristais e sílica (HARA et al., 2006; HUDGINS et al., 2003; KEELING; BOHLMANN, 2006); auxílio na regeneração do câmbio após danos causados por fogo, seca ou geadas (CARLQUIST, 2012; MORRIS et al., 2016); e reversão de embolismo por meio da transferência de íons e fotoassimilados aos vasos (BRODERSEN et al., 2010). Espécies como a seringueira, cuja composição celular é heterogênea, apresentam células procumbentes na porção central destes elementos e eretas nas extremidades. A orientação diferenciada destas células está relacionada à direção da condução, isto é, células procumbentes conduzem radialmente enquanto que as eretas são responsáveis pela condução vertical (SOKOLOWSKA; ZAGÓRSKA-MAREK, 2012; SPICER, 2014). Foram observados aumentos na altura e largura dos raios do tricomposto PB 311 + FX 2784 no sentido medula-câmbio. Isto se deve à abundância de células procumbentes devido a necessidade de maior volume de fotoassimilados conduzidos horizontalmente conforme ocorre o crescimento das árvores (CARLQUIST, 2012). No entanto, os raios próximos ao câmbio do tricomposto PB 311 + MDF 180 reduziram em altura, o que, em teoria, poderia afetar o armazenamento e transporte radial de solutos nesta região. Em contrapartida, houve um aumento médio em largura de 17,2% em relação à porção intermediária do lenho, indicando uma possível compensação.

O processo de diferenciação das fibras ao longo do caule é atribuído à giberelina, em sinergismo com a auxina. O precursor da giberelina (GA_{20}) é produzido nas folhas maduras e transportado ao câmbio via floema, onde este é convertido no fitormônio em sua forma bioativa (GA_1), ativando o câmbio e induzindo a diferenciação das fibras (DAYAN et al., 2012; XIAO et al., 2010). As formas bioativas se concentram, principalmente, na zona de expansão das células do xilema em diferenciação, isto é, atuam no alongamento celular, produzindo fibras mais longas, conseqüentemente (DAYAN et al., 2012; WITHANAGE et al., 2015; XIAO et al., 2016). As características das fibras observadas no tricomposto PB 311+FX 2784 aumentaram no sentido medula-câmbio. A variação no comprimento, diâmetro e espessura da parede das fibras está relacionada à idade cambial das árvores (lenhos juvenil e adulto). As fibras presentes no lenho juvenil são menores, finas e com parede delgada, aumentando gradativamente ao longo da zona de transição até estabilizar no lenho adulto (FERREIRA et

al., 2011; RAMOS et al., 2011; TREVISAN et al., 2017). Para a seringueira, estudos demonstraram que entre 40 a 55 mm de distância da medula ocorre a formação do lenho adulto (FERREIRA et al., 2011; SEVERO et al., 2013). No entanto, o comprimento e diâmetro total das fibras do tricomposto PB 311+MDF 180 reduziram significativamente na região próxima ao câmbio, indicando uma possível maturação precoce dessas árvores, isto é, supõe-se que esta redução seja em função das oscilações comumente associadas à fase adulta.

Lenho de tração e caracteres anatômicos

A ocorrência do lenho de tração já foi observada em muitas espécies arbóreas, dentre elas *Acacia* sp., *Eucalyptus* sp., *Populus* sp., *Fagus sylvatica*, *Sarcandra glabra*, *Salix* spp., *Liriodendron tulipifera* e *Hevea brasiliensis* (BRERETON et al., 2015; GRITSCH et al., 2015; HILLIS et al., 2004; JIN et al., 2011; LI et al., 2013; MONTEIRO et al., 2010; NAWAWI et al., 2016; RAMOS et al., 2016). Em resposta a fatores ambientais e estímulos gravitacionais, modificações anatômicas ocorrem, decorrentes da formação do lenho de tração, visando a reorientação do caule nessas condições. A madeira de reação, em folhosas, gera uma força de tração que auxilia na retomada do crescimento vertical do lenho, no lado superior da inclinação do fuste (CLAIR et al., 2006b; RUELLE et al., 2006). Atribui-se a tensão gerada à contração das microfibrilas de celulose presentes na camada gelatinosa (camada G) das fibras tipicamente associadas a este lenho (fibras gelatinosas) (CLAIR et al., 2011). Devido ao caráter hidrofílico da camada G e a frequente presença em ambientes xéricos, as fibras gelatinosas também tem sido associadas ao armazenamento de água (MARCATI et al., 2001). Além disso, estudos recentes indicam que estas também podem servir como armazenadoras de alumínio, evitando a toxidez deste elemento às plantas (MILANEZ et al., 2017). Apesar de constatada a presença da madeira de reação nas seringueiras do presente estudo, por meio da excentricidade da medula, as fibras gelatinosas não estiveram associadas exclusivamente ao lenho de tração, sendo observadas tanto no lenho oposto quanto no normal. Isto indica que a *H. brasiliensis* apresenta um padrão de resposta diferenciado quanto a formação deste lenho. Resultados semelhantes foram observados por Ramos et al. (2016) em seringueiras com 53 anos de idade, as quais apresentaram maior proporção de fibras gelatinosas no lenho oposto.

Os resultados obtidos neste trabalho demonstram que os caracteres anatômicos quantitativos variam em função dos diferentes tipos de lenho (tração, oposto e normal) em cada posição radial, de forma aleatória. Os ajustes anatômicos observados no mesmo clone evidencia o processo dinâmico que é a formação do lenho de tração, em virtude da gama de fatores capazes de modular a anatomia da madeira em condições de campo. No presente estudo, as variações anatômicas entre os lenhos estiveram frequentemente associadas à região próxima à medula, com exceção do diâmetro total das fibras do tricomposto PB 311 + FX 2784 e do comprimento dos elementos de vasos, largura dos raios e diâmetro total das fibras do tricomposto PB 311 + MDF 180, os quais não diferiram estatisticamente. Durante os primeiros anos de desenvolvimento, as árvores estão mais sujeitas à formação do lenho de tração, uma vez que estas são mais frágeis e flexíveis. Estudos conduzidos em árvores jovens evidenciaram a rapidez de resposta nesta fase de desenvolvimento (JOUREZ et al., 2001a, 2001b; NUGROHO et al., 2013; RUELLE et al., 2007).

Influência do enxerto de copa MDF 180 nas características anatômicas quantitativas do clone PB 311

Como observado em campo, o enxerto de copa MDF 180 apresentou crescimento diamétrico superior ao clone de painel PB 311, causando, possivelmente, um desbalanço entre

a copa e o tronco dessas árvores. Por meio da análise de cluster em duas etapas, foi possível constatar um padrão na estrutura anatômica quantitativa dos dois tricompostos estudados, indicando que essa possível desproporção da copa possa ter resultado em modificações na anatomia da madeira.

As variáveis “altura dos raios” e “diâmetro tangencial dos elementos de vasos” foram as características de maior importância para a segmentação dos tricompostos. Isto sugere que o processo de adaptação a uma carga extra, ocasionada pelo desenvolvimento superior da copa, pode estar relacionado aos mecanismos de armazenamento e condução axial e radial de carboidratos, água e fotoassimilados. O clone PB 311 sob influência da copa MDF 180 apresentou, em média, vasos mais estreitos, indicando uma possível estratégia para garantir condução eficiente e segura à parte aérea, cuja demanda por água e nutrientes tende a ser maior. Apesar da altura média dos raios ter sido menor neste tricomposto, houve uma possível compensação em largura.

O diâmetro do lúmen e a espessura da parede das fibras são características importantes no que diz respeito à análise preliminar da resistência mecânica da madeira. Os resultados obtidos para o tricomposto PB 311+MDF 180 sugerem que as alterações nestes elementos celulares foram em função do aumento da resistência mecânica. Fibras com paredes mais espessas promovem ajustes estruturais do lenho contribuindo para a sustentação das árvores e, conseqüentemente, aumentando a resistência mecânica (FRANÇA et al., 2015; LONGUI et al., 2012). O diâmetro do lúmen, por sua vez, relaciona-se de forma inversa, isto é, quanto menor, maior tende ser a resistência da madeira (EVANGELISTA et al., 2010).

7. CONCLUSÕES

Diante dos resultados obtidos a partir da análise anatômica do lenho de clones tricompostos de *Hevea brasiliensis*, pode-se concluir:

- (1) As características quantitativas dos elementos de vasos, raios e fibras dos tricompostos PB 311+FX 2784 e PB 311+MDF180 apresentaram padrão de variação radial distinto;
- (2) O clone PB 311, sob influência do enxerto de copa MDF 180, apresentou variações nos elementos de vasos, raios e fibras nas regiões próximas ao câmbio, indicando a capacidade deste em modular sua estrutura anatômica em função de cargas extras (crescimento diamétrico desuniforme de copa);
- (3) O padrão de distribuição das fibras gelatinosas no lenho das árvores analisadas indica que a seringueira apresenta um padrão de resposta diferenciado quanto a formação do lenho de tração;
- (4) Os caracteres anatômicos quantitativos variam em função dos diferentes tipos de lenho (tração, oposto e normal) em cada posição radial, de forma aleatória;
- (5) Ambos os tricompostos estudados apresentaram padrão diferenciado na estrutura anatômica quantitativa, indicando que a desproporção diamétrica painel X copa é capaz de modificar a anatomia da madeira.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAF. Anuário Estatístico-Associação Brasileira de Produtores de Florestas Plantadas. **Anuário Estatístico ABRAF**, p. 146, 2013.
- ÅKERHOLM, M.; SALMÉN, L. Interactions between wood polymers studied by dynamic FT-IR spectroscopy. **Polymer**, v. 42, n. 3, p. 963–969, 2001.
- ALONI, R. Foliar and Axial Aspects of Vascular Differentiation: Hypotheses and Evidence. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 20, n. 1, p. 22–34, 2001.
- ALONI, R. Ecophysiological implications of vascular differentiation and plant evolution. **Trees**, v. 29, n. 1, p. 1–16, 2015.
- ALONI, R.; ZIMMERMANN, M. H. The control of vessel size and density along the plant axis: A new hypothesis. **Differentiation**, v. 24, n. 1–3, p. 203–208, 1983a.
- ALONI, R.; ZIMMERMANN, M. H. The control of vessel size and density along the plant axis: A new hypothesis. **Differentiation**, v. 24, n. 1–3, p. 203–208, 1983b.
- ANDERSSON-GUNNERAS, S. et al. Asymmetric expression of a poplar ACC oxidase controls ethylene production during gravitational induction of tension wood. **The Plant Journal**, v. 34, n. 3, p. 339–349, 2003.
- ANDERSSON-GUNNERAS, S. et al. Biosynthesis of cellulose-enriched tension wood in Populus: Global analysis of transcripts and metabolites identifies biochemical and developmental regulators in secondary wall biosynthesis. **Plant Journal**, v. 46, n. 2, p. 144–165, 2006.
- BABA, K. et al. Induction of tension wood in Ga(3)-treated branches of the weeping type of Japanese-cherry, *Prunus spachiana*. **Plant and Cell Physiology**, v. 36, p. 983–988, 1995.
- BADIA, M. A. et al. Assessment of tension wood detection based on shiny appearance for three poplar cultivars. **Forest Science**, v. 62, p. 43–49, 2005.
- BAUCHER, M. et al. Lignin: Genetic engineering and impact on pulping. **Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology**, v. 38, n. 4, p. 305–350, 2003.
- BERNARDES, M. S. . et al. **Manual de sangria da seringueira**. São José do Rio Preto: Bridgestone/Firestone do Brasil, 1995.
- BHALERAO, R. P.; BENNETT, M. J. The case for morphogens in plants. **Nature Cell Biology**, v. 5, n. 11, p. 939–943, 2003.
- BHALERAO, R. P.; FISCHER, U. Auxin gradients across wood - instructive or incidental? **Physiologia Plantarum**, v. 151, n. 1, p. 43–51, 2014.
- BIROL, I. et al. Assembling the 20 Gb white spruce (*Picea glauca*) genome from whole-genome shotgun sequencing data. **Bioinformatics**, v. 29, n. 12, p. 1492–1497, 2013.
- BOERJAN, W.; RALPH, J.; BAUCHER, M. Lignin biosynthesis. **Annual Review of Plant Biology**, v. 54, n. 1, p. 519–546, 2003.
- BOURQUIN, V. et al. Xyloglucan endotransglycosylases have a function during the formation of secondary cell walls of vascular tissues. **The Plant Cell**, v. 14, n. 1, p. 1–16, 2002.

- BOWEN, B. J.; PATE, J. S. Patterns of storage tissue and starch distribution in the young taproot of obligate seeders and resprouters of Australian Proteaceae (Juss.): Possible evidence of homoplastic evolution. **Austral Ecology**, v. 42, n. 5, p. 617–629, 2017.
- BRERETON, N. J. B. et al. X-ray micro-computed tomography in willow reveals tissue patterning of reaction wood and delay in programmed cell death. **BMC plant biology**, v. 15, n. 1, p. 83, 2015.
- BRODERSEN, C. R. et al. The Dynamics of Embolism Repair in Xylem: In Vivo Visualizations Using High-Resolution Computed Tomography. **Plant Physiology**, v. 154, n. 3, p. 1088–1095, 2010.
- BUKATSCH, F. Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. **Mikrokosmos**, v. 61, n. 8, p. 255, 1972.
- CARLQUIST, S. How wood evolves: a new synthesis. **Botany**, v. 90, n. 10, p. 901–940, 2012.
- CARVALHO, A. **Defeitos da Madeira**. Lisboa: Direção Geral dos Serviços Florestais e Agrícolas, 1957.
- CHOWDHURY, M. Q. et al. Radial variations of wood properties in *Casuarina equisetifolia* growing in Bangladesh. **Journal of Wood Science**, v. 55, n. 2, p. 139–143, 2009.
- CLAIR, B. et al. Mechanical behavior of cellulose microfibrils in tension wood, in relation with maturation stress generation. **Biophysical journal**, v. 91, n. 3, p. 1128–1135, 2006a.
- CLAIR, B. et al. Tension wood and opposite wood in 21 tropical rain forest species. 1. Occurrence and efficiency of G-layer. **IAWA Journal**, v. 27, n. 3, p. 329–338, 2006b.
- CLAIR, B. et al. Maturation stress generation in poplar tension wood studied by synchrotron radiation microdiffraction. **Plant physiology**, v. 155, n. 1, p. 562–570, 2011.
- CLAIR, B.; THIBAUT, B.; SUGIYAMA, J. On the detachment of the gelatinous layer in tension wood fiber. **Journal of Wood Science**, v. 51, n. 3, p. 218–221, 2005.
- CORREDATO, R. A.; MALAVASI, U. C.; MALAVASI, M. M. Efeito da Frequência da Sangria em Diferentes Clones na Produtividade de Seringueira. **Scientia Agraria Paranaensis**, v. 13, n. 4, p. 318–322, 2014.
- CRONSHAW, J.; MOREY, P. R. Effect of plant growth substances on development of tension wood in horizontally inclined stems of *Acer rubrum* seedlings. **Protoplasma**, v. 65, n. 1, p. 379–391, 1968.
- DAYAN, J. et al. Leaf-Induced Gibberellin Signaling Is Essential for Internode Elongation, Cambial Activity, and Fiber Differentiation in Tobacco Stems. **The Plant Cell**, v. 24, n. 1, p. 66–79, 2012.
- DE MICCO, V. et al. Tyloses and gums: a review of structure, function and occurrence of vessel occlusions. **IAWA Journal**, v. 37, n. 2, p. 186–205, 2016.
- DÉJARDIN, A. et al. Wood formation in Angiosperms. **Comptes Rendus - Biologies**, v. 333, n. 4, p. 325–334, 2010.
- DU, S.; YAMAMOTO, F. An overview of the biology of reaction wood formation. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 49, n. 2, p. 131–143, 2007.

- DUFRAISSE, A. et al. Contribution of tyloses quantification in eralywood oak vessels to archaeological charcoal analyses: Estimation of a minimum age and influences of physiological and environmental factors. **Quaternary International**, p. 1–8, 2017.
- EUFRADE JUNIOR, H. DE J. et al. Potential of rubberwood (*Hevea brasiliensis*) for structural use after the period of latex extraction: a case study in Brazil. **Journal of Wood Science**, v. 61, n. 4, p. 384–390, 2015.
- EVANGELISTA, W. V. et al. Propriedades físico-mecânicas da madeira de *Eucalyptus urophylla* S.T. Blake no sentido radial e longitudinal. **Ciência da Madeira**, v. 1, n. 2, p. 1–19, 2010.
- FENG, Z. et al. Complete tylosis formation in a latest Permian conifer stem. **Annals of Botany**, v. 111, n. 6, p. 1075–1081, 2013.
- FERREIRA, A. L.; SEVERO, E. T. D.; CALONEGO, F. W. Determination of fiber length and juvenile and mature wood zones from *Hevea brasiliensis* trees grown in Brazil. **European Journal of Wood and Wood Products**, v. 69, n. 4, p. 659–662, 2011.
- FICHTLER, E.; WORBES, M. Wood anatomical variables in tropical trees and their relation to site conditions and individual tree morphology. **IAWA Journal**, v. 33, n. 2, p. 119–140, 2012.
- FORTUNEL, C. et al. Wood specific gravity and anatomy of branches and roots in 113 Amazonian rainforest tree species across environmental gradients. **New Phytologist**, v. 202, n. 1, p. 79–94, 2014.
- FRANÇA, T. S. F. A. et al. Características anatômicas e propriedades físico-mecânicas das madeiras de duas espécies de mogno africano. **Cerne**, v. 21, n. 4, p. 633–640, 2015.
- FRANKLIN, G. L. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. **Nature**, v. 155, n. 3924, p. 51, 1945.
- FUNADA, R. et al. Gibberellin-induced formation of tension wood in angiosperm trees. **Planta**, v. 227, n. 6, p. 1409–1414, 2008.
- GÉBELIN, V. et al. Small RNA profile in latex from *Hevea brasiliensis* trees is affected by tapping panel dryness. **Tree Physiology**, v. 33, n. 10, p. 1084–1098, 2013.
- GERTTULA, S. et al. Transcriptional and Hormonal Regulation of Gravitropism of Woody Stems in Populus. **The Plant Cell**, v. 27, p. 2800–2813, 2015.
- GIERLINGER, N.; SCHWANNINGER, M. Chemical Imaging of Poplar Wood Cell Walls by Confocal Raman Microscopy. **Plant physiology**, v. 140, n. 1, p. 1246–1254, 2006.
- GONÇALVES, P. S. .; MARQUES, J. R. B. Melhoramento Genético da Seringueira: passado, presente e futuro. In: ALVARENGA, A. DE P. .; CARMO, C. A. F. DE S. DO (Eds.). . **Seringueira**. 1. ed. Viçosa: EPAMIG, 2008. p. 399–498.
- GORSHKOVA, T. et al. Aspen Tension Wood Fibers Contain b-(1→4)-Galactans and Acidic Arabinogalactans Retained by Cellulose Microfibrils in Gelatinous Walls. **Plant Physiology**, v. 169, n. 1, p. 2048–2063, 2015.
- GOU, J. et al. Tissue-specific expression of Populus C-19 GA 2-oxidases differentially regulate above- and below-ground biomass growth through control of bioactive GA concentrations. **New Phytologist**, v. 192, n. 3, p. 626–639, 2011.

- GRITSCH, C. et al. G-fibre cell wall development in willow stems during tension wood induction. **Journal of Experimental Botany**, v. 66, n. 20, p. 6447–6459, 2015.
- GROOVER, A. Gravitropisms and reaction woods of forest trees – evolution , functions and mechanisms. v. 211, n. 3, p. 790–802, 2016.
- HAIGLER, C. H. et al. Carbon partitioning to cellulose synthesis. **Plant Molecular Biology**, v. 47, n. 1, p. 29–51, 2001.
- HARA, N.; TAKEUCHI, Y.; FUTAI, K. Cytological changes in ray parenchyma cells of seedlings of three pine species infected with the pine wilt disease. **Japanese Journal of Nematology**, v. 36, n. 1, p. 23–32, 2006.
- HELLGREN, J. M. et al. Patterns of Auxin Distribution during Gravitational Induction of Reaction Wood in Poplar and Pine 1. **Plant physiology**, v. 135, n. 1, p. 212–220, 2004.
- HILLIS, W. E.; EVANS, R.; WASHUSEN, R. An unusual formation of tension wood in a natural forest *Acacia* sp. **Holzforschung**, v. 58, n. 3, p. 241–245, 2004.
- HIRAIWA, T. et al. Cell wall structure and lignin distribution in the reaction wood fiber of *Osmanthus fragrans* var. *aurantiacus* Makino. **Cellulose Chemistry and Technology**, v. 41, p. 537–543, 2007.
- HU, W. J. et al. Repression of lignin biosynthesis promotes cellulose accumulation and growth in transgenic trees. **Nature Biotechnology**, v. 17, n. 8, p. 808–812, 1999.
- HUDGINS, J. W.; KREKLING, T.; FRANCESCHI, V. R. Distribution of calcium oxalate crystals in the secondary phloem of conifers: a constitutive defense mechanism? **New Phytologist**, v. 159, n. 3, p. 677–690, 2003.
- HUNG, L.-F. et al. Study of tension wood in the artificially inclined seedlings of *Koelreuteria henryi* Dummer and its biomechanical function of negative gravitropism. **Trees**, v. 30, n. 3, p. 609–625, 2016.
- IAWA, C. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. **IAWA Journal**, v. 101, n. 10, p. 219–232, 1989.
- IMMANEN, J. et al. Cytokinin and Auxin Display Distinct but Interconnected Distribution and Signaling Profiles to Stimulate Cambial Activity. **Current Biology**, v. 26, n. 15, p. 1990–1997, 2016.
- JIN, H. et al. EST analysis of functional genes associated with cell wall biosynthesis and modification in the secondary xylem of the yellow poplar (*Liriodendron tulipifera*) stem during early stage of tension wood formation. **Planta**, v. 234, p. 959–977, 2011.
- JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique**. New York: McGraw-Hill Book, 1940.
- JOSELEAU, J. P. et al. Detection in situ and characterization of lignin in the G-layer of tension wood fibres of *Populus deltoides*. **Planta**, v. 219, n. 2, p. 338–345, 2004.
- JOUREZ, B.; RIBOUX, A.; LECLERCQ, A. Anatomical characteristics of tension wood and opposite wood in young inclined stems of poplar (*Populus euramericana* cv “Ghoy”). **IAWA Journal**, v. 22, n. 2, p. 133–157, 2001a.
- JOUREZ, B.; RIBOUX, A.; LECLERCQ, A. Comparison of basic density and longitudinal shrinkage in tension wood and opposite wood in young stems of *Populus euramericana* cv Ghoy when subjected to a gravitational stimulus. **Canadian Journal of Forest Research**, v.

31, n. 10, p. 1676–1683, 2001b.

KATARIA, H. et al. Water Extract from the Leaves of *Withania somnifera* Protect RA Differentiated C6 and IMR-32 Cells against Glutamate-Induced Excitotoxicity. **PLoS ONE**, v. 7, n. 5, p. 1–13, 2012.

KEELING, C. I.; BOHLMANN, J. Genes, enzymes and chemicals of terpenoid diversity in the constitutive and induced defence of conifers against insects and pathogens. **New Phytologist**, v. 170, n. 4, p. 657–675, 2006.

KILLMANN, W. .; HONG, L. T. Rubberwood – the success of an agricultural by-product. **Unasylva**, v. 51, n. 2, p. 66–72, 2000.

KOJIMA, M. et al. Determining factor of xylem maturation in *Eucalyptus grandis* planted in different latitudes and climatic divisions of South America: a view based on fiber length. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 39, n. 10, p. 1971–1978, 2009.

LEHRINGER, C.; GIERLINGER, N.; KOCH, G. Topochemical investigation on tension wood fibres of *Acer* spp., *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. **Holzforschung**, v. 62, n. 1, p. 255–263, 2008.

LEONELLO, E. C. et al. Classificação Estrutural e Qualidade da Madeira do Clone GT 1 de *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. **Floresta e Ambiente**, v. 19, n. 2, p. 229–235, 2012.

LESNIEWSKA, J. et al. Defense Responses in Aspen with Altered Pectin Methylesterase Activity Reveal the Hormonal Inducers of Tyloses. **Plant Physiology**, v. 173, n. 2, p. 1409–1419, 2017.

LI, X. et al. Transcriptome profiling of radiata pine branches reveals new insights into reaction wood formation with implications in plant gravitropism. **BMC Genomics**, v. 14, n. 1, p. 768, 2013.

LJUNG, K. Auxin metabolism and homeostasis during plant development. **Development**, v. 140, n. 5, p. 943–950, 2013.

LONGUI, E. L. et al. Estrutura do lenho de *Plathymenia reticulata* e algumas implicações na eficiência hidráulica e resistência mecânica. **Floresta**, v. 42, n. 2, p. 335–346, 2012.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. 3. ed. [s.l.] Plantarum, 2000.

LOVE, J. et al. Ethylene is an endogenous stimulator of cell division in the cambial meristem of *Populus*. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 106, n. 14, p. 5984–5989, 2009.

LOVISOLO, C.; SCHUBERT, A.; SORCE, C. Are xylem radial development and hydraulic conductivity in downwardly-growing grapevine shoots influenced by perturbed auxin metabolism? **New Phytologist**, v. 156, n. 1, p. 65–74, 2002.

MARCATI, C. R.; ANGYALOSSY-ALFONSO, V.; BENETATI, L. Anatomia comparada do lenho de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae-Caesalpinoideae) de floresta e cerrado. **Brazilian Journal of Botany**, v. 24, n. 3, p. 311–320, 2001.

MATTOS, C. R. R. et al. Variabilidade de Isolados de *Microcyclus ulei* no Sudeste da Bahia. **Fitopatologia Brasileira**, v. 28, n. 5, p. 502–507, 2003.

MATTOS, C. R. R. et al. **Seleção de Clones de Seringueira com Alta Produção e**

Resistentes ao Mal-das-Folhas. Disponível em:

<<http://www.ceplac.gov.br/radar/Artigos/artigo2.htm>>.

MAURIAT, M.; MORITZ, T. Analyses of GA20ox- and GID1-over-expressing aspen suggest that gibberellins play two distinct roles in wood formation. **The Plant Journal**, v. 58, n. 6, p. 989–1003, 2009.

MCLEAN, J. P. et al. The effect of the G-layer on the viscoelastic properties of tropical hardwoods. **Annals of Forest Science**, v. 69, n. 3, p. 399–408, 2012.

MELLEROWICZ, E. J.; SUNDBERG, B. Wood cell walls : biosynthesis, developmental dynamics and their implications for wood properties. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 11, n. 3, p. 293–300, 2008.

MERCIER, H. Auxinas. In: KERBAUY, G. B. (Ed.). **Fisiologia Vegetal**. São Paulo: Guanabara Koogan, 2003. p. 217–249.

MILANEZ, C. R. D.; MARCATI, C. R.; MACHADO, S. R. Trabeculae and Al-accumulation in the wood cells of Melastomataceae species from Brazilian savanna. **Botany**, v. 95, n. 5, p. 521–530, 2017.

MIRANDA, E. M. **Clones de painel indicados para enxertia de copa de seringueira nas condições de Rio Branco-AC**. Rio Branco: [s.n.]. Disponível em:

<<https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/bitstream/doc/495130/1/comunicado118.pdf>>.

MONTEIRO, T. C. et al. Influência do lenho de tração nas propriedades físicas da madeira de *Eucalyptus* sp . **Journal of Biotechnology an Biodiversity**, v. 1, n. November, p. 6–11, 2010.

MOOIBROEK, H.; CORNISH, K. Alternative sources of natural rubber. **Applied microbiology and biotechnology**, v. 53, n. 4, p. 355–365, 2000.

MORAES, L. A. C. et al. Assessment of rubber tree panels under crowns resistant to South American leaf blight. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 46, n. 5, p. 466–473, 2011.

MORAES, V. H. DE F. **Aptidão ao pegamento da enxertia em clones de copa de seringueira (*Hevea* spp.) resistentes ao mal-das-folhas (*Microcyclus ulei*)**. Manaus: [s.n.]. Disponível em:

<<https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/bitstream/doc/669764/1/IT900.pdf>>.

MORAES, V. H. DE F. et al. Desempenho de clones de copa e painel de seringueira no sudoeste do Estado do Mato Grosso. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 48, n. 6, p. 597–604, 2013.

MORAES, V. H. DE F.; MORAES, L. A. C. Características fisiológicas do látex do clone de *Hevea brasiliensis* FX 4098, sob diferentes copas enxertadas de *H. pauciflora*. **Revista de Ciências Agrárias**, n. 42, p. 97–107, 2004.

MOREY, P. R.; CRONSHAW, J. Induction of tension wood by 2,4-dinitrophenol and auxins. **Protoplasma**, v. 65, n. 1, p. 393–405, 1968.

MORRIS, H. et al. A global analysis of parenchyma tissue fractions in secondary xylem of seed plants. **New Phytologist**, v. 209, n. 4, p. 1553–1565, 2016.

MÜLLER, M.; BURGHAMMER, M.; SUGIYAMA, J. Direct investigation of the structural properties of tension wood cellulose microfibrils using microbeam X-ray fibre diffraction. **Holzforschung**, v. 60, n. 5, p. 474–479, 2006.

- MYBURG, A. A. et al. The genome of *Eucalyptus grandis*. **Nature**, v. 510, n. 7505, p. 356–375, 2014.
- NAJI, H. R. et al. The effect of growth rate on wood density and anatomical characteristics of Rubberwood (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) in two different clonal trails. **Journal of Natural Product and Plant Resource**, v. 1, n. 2, p. 71–80, 2011.
- NAJI, H. R. et al. Intra-and interclonal variation in anatomical properties of *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. **Wood and Fiber Science**, v. 45, n. 3, p. 268–278, 2013a.
- NAJI, H. R. et al. Radial variation of wood cell features under different stocking densities management of two clone of rubberwood (*Hevea brasiliensis*). **Journal of Wood Science**, v. 59, n. 6, p. 460–468, 2013b.
- NAJI, H. R. et al. Effect of Initial Planting Density and Tree Features on Growth, Wood Density and Anatomical Properties from a *Hevea brasiliensis* Trial Plantation. **Forest Products Journal**, v. 64, n. 1–2, p. 41–47, 2014.
- NAKAMURA, T. et al. The effects of Ga(3) on weeping of growing shoots of the Japanese-cherry, *Prunus-spachiana*. **Plant and Cell Physiology**, v. 35, n. 3, p. 523–527, 1994.
- NAWAWI, D. S. et al. Characteristics of guaiacyl-syringyl lignin in reaction wood in the gymnosperm Gnetum. **International Journal of the Biology**, v. 70, n. 7, p. 1–10, 2016.
- NIEMINEN, K. et al. Towards optimizing wood development in bioenergy trees. **New Phytologist**, v. 194, n. 1, p. 46–53, 2012.
- NISHIKUBO, N. et al. Xyloglucan endo-transglycosylase (XET) functions in gelatinous layers of tension wood fibers in poplar - A glimpse into the mechanism of the balancing act of trees. **Plant and Cell Physiology**, v. 48, n. 6, p. 843–855, 2007.
- NOVAK, K. et al. Climatic signals in tree-ring width and wood structure of *Pinus halepensis* in contrasted environmental conditions. **Trees**, v. 27, n. 4, p. 927–936, 2013.
- NUGROHO, M. D. et al. Radial variations in the anatomical characteristics and density of the wood of *Acacia mangium* of five different provenances in Indonesia. **Journal of Wood Science**, v. 58, n. 3, p. 185–194, 2012a.
- NUGROHO, W. D. et al. Gibberellin is required for the formation of tension wood and stem gravitropism in *Acacia mangium* seedlings. **Annals of Botany**, v. 110, n. 4, p. 887–895, 2012b.
- NUGROHO, W. D. et al. Gibberellin mediates the development of gelatinous fibers in the tension wood of inclined *Acacia mangium* seedlings. **Annals of Botany**, v. 112, n. 7, p. 1321–1329, 2013.
- NYSTEDT, B. et al. The Norway spruce genome sequence and conifer genome evolution. **Nature**, v. 497, n. 7451, p. 579–84, 2013.
- OKINO, E. Y. A. et al. Chapa aglomerada de cimento-madeira de *Hevea brasiliensis* Mull. **Árvore**, v. 28, n. 3, p. 451–457, 2004.
- OLSON, M. E. et al. Universal hydraulics of the flowering plants: vessel diameter scales with stem length across angiosperm lineages, habits and climates. **Ecology Letters**, v. 17, n. 8, p. 988–997, 2014.
- PATTEN, A. M. et al. Tissue Formation and Stem Tensile Modulus Properties in Wild - Type

and P - Coumarate -3- Hydroxylase. **American Journal of Botany**, v. 94, n. 6, p. 912–925, 2007.

PÉREZ-DE-LIS, G. et al. Do ring-porous oaks prioritize earlywood vessel efficiency over safety? Environmental effects on vessel diameter and tyloses formation. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 248, p. 205–214, 2018.

PETIT, G.; CRIVELLARO, A. Comparative axial widening of phloem and xylem conduits in small woody plants. **Trees**, v. 28, n. 3, p. 915–921, 2014.

PETRÁSEK, J.; FRIML, J. Auxin transport routes in plant development. **Development**, v. 136, n. 16, p. 2675–2688, 2009.

PFAUTSCH, S. et al. Phloem as Capacitor: Radial Transfer of Water into Xylem of Tree Stems Occurs via Symplastic Transport in Ray Parenchyma. **Plant Physiology**, v. 167, n. 963–971, 2015.

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

PLAVCOVÁ, L.; JANSEN, S. The role of Xylem parenchyma in the storage and utilization of nonstructural carbohydrates. In: HACKE, U. G. (Ed.). **Functional and Ecological Xylem Anatomy**. Ulm: Springer International Publishing Switzerland, 2015. p. 209–234.

PÖYRY, C. EM G. E N. L. **Relatório 2017 IBÁ**. São Paulo, 2017.

PRATT, R. B. et al. Plant hydraulics: new discoveries in the pipeline. **New Phytologist**, v. 179, n. 3, p. 590–593, 2008.

PURBA, C. Y. C. et al. Growth stresses in old beech poles after thinning: distribution and relation with wood anatomy. **Journal of the Indian Academy of Wood Science**, v. 12, n. 1, p. 37–43, 2015.

PURVIS, M. J.; COLLIER, D. C.; WALLS, D. **Laboratory techniques in botany**. 1. ed. London: Butterworths, 1964.

RAHMAN, A. Y. A. et al. Draft genome sequence of the rubber tree *Hevea brasiliensis*. **BMC genomics**, v. 14, p. 75, 2013.

RAMOS, L. M. A. et al. Variação radial dos caracteres anatômicos da madeira de *Eucalyptus grandis* W. Hill Ex Maiden e idade de transição entre lenho juvenil e adulto. **Scientia Forestalis**, v. 39, n. 92, p. 411–418, 2011.

RAMOS, L. M. A. et al. Anatomical characterization of tension wood in *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Mull. Arg. **Árvore**, v. 40, n. 6, p. 1099–1107, 2016.

RANOCHA, P. et al. Laccase down-regulation causes alterations in phenolic metabolism and cell wall structure in poplar. **Plant Physiology**, v. 129, n. 2, p. 145–155, 2002.

RATNASINGAM, J.; MA, T. P. Optimizing the Cutting of Tension Wood in Rubberwood: an Economic and Quality Perspective. **Journal of Applied Sciences**, v. 10, n. 20, p. 2454–2458, 2015.

RATNASINGAM, J.; SCHOLZ, F. Yield studies of rubberwood lumber during rough milling operations. **Holz als Roh- und Werkstoff**, v. 66, n. 6, p. 467–468, 2008.

RITA, A. et al. Functional adjustments of xylem anatomy to climatic variability: insights from

- long-term *Ilex aquifolium* tree-ring series. **Tree Physiology**, v. 35, n. 8, p. 817–828, 2015.
- ROGERS, L. A.; CAMPBELL, M. M. The genetic control of lignin deposition during plant growth and development. **New Phytologist**, v. 164, n. 2, p. 17–30, 2004.
- RUELLE, J. et al. Tension wood and opposite wood in 21 tropical rain forest species. 2. Comparison of some anatomical and ultrastructural criteria. **IAWA Journal**, v. 27, n. 4, p. 341–376, 2006.
- RUELLE, J. et al. Peculiar tension wood structure in *Laetia procera* (Poepp.) Eichl. (Flacourtiaceae). **Trees**, v. 21, n. 3, p. 345–355, 2007.
- RUELLE, J. Morphology, Anatomy and Ultrastructure of Reaction Wood. In: GARDINER, B. et al. (Eds.). **The Biology of Reaction Wood**, Berlin: Springer Berlin Heidelberg, 2014. p. 13–35.
- RUNGWATTANA, K.; HIETZ, P. Radial variation of wood functional traits reflect size-related adaptations of tree mechanics and hydraulics. **Functional Ecology**, v. 31, n. 12, p. 1–13, 2017.
- SALGADO, L. R. et al. De novo transcriptome analysis of *Hevea brasiliensis* tissues by RNA-seq and screening for molecular markers. **BMC genomics**, v. 15, p. 236, 2014.
- SANTINI, N. S. et al. Xylem traits and water-use efficiency of woody species co-occurring in the Ti Tree Basin arid zone. **Trees**, v. 30, n. 1, p. 295–303, 2016.
- SCHULZE GRONOVER, C.; WAHLER, D.; PRÜFER, D. Natural rubber biosynthesis and physic-chemical studies on plant derived latex (chapter 4). **Biotechnology of Biopolymers**, v. 2005, p. 75–88, 2011.
- SEVERO, E. T. D. et al. Properties of juvenile and mature woods of *Hevea brasiliensis* untapped and with tapping panels. **European Journal of Wood and Wood Products**, v. 71, n. 6, p. 815–818, 2013.
- SEVERO, E. T. D. et al. Changes in the Chemical Composition and Decay Resistance of Thermally-Modified *Hevea brasiliensis* Wood. **Plos One**, v. 11, n. 3, p. e0151353, 2016.
- SILVA-JUNIOR, O. B. et al. Genome assembly of the Pink Ipê (*Handroanthus impetiginosus*, Bignoniaceae), a highly valued, ecologically keystone Neotropical timber forest tree. **GigaScience**, v. 7, n. 1, p. 1–16, 2018.
- SOKOLOWSKA, K.; ZAGÓRSKA-MAREK, B. Symplasmic, long-distance transport in xylem and cambial regions in branches of *Acer pseudoplatanus* (Aceraceae) and *Populus tremula* x *P. tremuloides* (Salicaceae). **American Journal of Botany**, v. 99, n. 11, p. 1745–1755, 2012.
- SORCE, C. et al. Hormonal signals involved in the regulation of cambial activity, xylogenesis and vessel patterning in trees. **Plant Cell Reports**, v. 32, n. 6, p. 885–898, 2013.
- SPICER, R. Symplasmic networks in secondary vascular tissues: parenchyma distribution and activity supporting long-distance transport. **Journal of Experimental Botany**, v. 65, n. 7, p. 1829–1848, 2014.
- STATISTICS & PLANNING DEPARTMENT, R. B. **Rubber Statistical News**. Kerala, 2016.
- SULTANA, R. S. et al. Wood Anatomy of Nine Japanese Hardwood Species. **IAWA**

Journal, v. 31, n. 2, p. 191–202, 2010.

SULTANA, R. S.; RAHMAN, M. M. A Review on Structures of Secondary Wall in Reaction Wood Fiber of Hardwood Species. **Plant**, v. 1, n. 5, p. 54, 2013.

SUNDBERG, B.; UGGLA, C. Origin and dynamics of indolacetic acid under polar transport in *Pinus sylvestris*. **Physiologia Plantarum**, v. 104, n. 1, p. 22–29, 1998.

TEOH, Y. P.; DON, M. M.; UJANG, S. Assessment of the properties, utilization, and preservation of rubberwood (*Hevea brasiliensis*): A case study in Malaysia. **Journal of Wood Science**, v. 57, n. 4, p. 255–266, 2011.

TREVISAN, R. et al. Dimensões das fibras e sua relação com a idade de transição entre lenho juvenil e adulto de *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden. **Ciência Florestal**, v. 27, n. 4, p. 1385–1393, 2017.

TUSKAN, G. A. A. et al. The genome of black cottonwood, *Populus trichocarpa* (Torr. & Gray). **Science**, v. 313, n. 5793, p. 1596, 2006.

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

VENKATACHALAM, P.; THULASEEDHARAN, A.; RAGHOTHAMA, K. Identification of expression profiles of tapping panel dryness (TPD) associated genes from the latex of rubber tree (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.). **Planta**, v. 226, n. 2, p. 499–515, 2007.

WANG, C. et al. Comprehensive transcriptome analysis of developing xylem responding to artificial bending and gravitational stimuli in *Betula platyphylla*. **PLoS ONE**, v. 9, n. 2, p. 1–10, 2014.

WITHANAGE, S. P. et al. Overexpression of Arabidopsis thaliana gibberellic acid 20 oxidase (AtGA20ox) gene enhance the vegetative growth and fiber quality in kenaf (*Hibiscus cannabinus* L.) plants. **Breeding Science**, v. 65, n. 3, p. 177–191, 2015.

XIAO, G.-H. et al. Genome-scale analysis of the cotton KCS gene family revealed a binary mode of action for gibberellin A regulated fiber growth. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 58, n. 6, p. 577–589, 2016.

XIAO, Y.-H. et al. Gibberellin 20-oxidase promotes initiation and elongation of cotton fibers by regulating gibberellin synthesis. **Journal of Plant Physiology**, v. 167, n. 10, p. 829–837, 2010.

YOSHIDA, M. et al. Negative gravitropism and growth stress in GA(3)-treated branches of *Prunus spachiana* Kitamura f. *spachiana* cv. Plenarosea. **Journal of Wood Science**, v. 45, n. 5, p. 368–372, 1999.

YOSHIDA, M. et al. Tensile growth stress and lignin distribution in the cell walls of yellow poplar, *Liriodendron tulipifera* Linn. **Trees**, v. 16, n. 7, p. 457–464, 2002.

ZHAO, X. Effects of cambial age and flow path-length on vessel characteristics in birch. **Journal of Forest Research**, v. 20, n. 1, p. 175–185, 2015.

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

ZIACO, E. et al. Climatic influences on wood anatomy and tree-ring features of Great Basin conifers at a new mountain observatory. **Applications in Plant Sciences**, v. 2, n. 10, p. 1–13,

2014.

APÊNDICE A – Estatística descritiva do tricomposto PB 311 + FX 2784

Tabela 3 – Estatística descritiva (mediana seguida de desvio interquartil, entre parênteses) e comparações múltiplas dos elementos anatômicos quantitativos no clone PB 311 (enxerto de copa FX 2784) de *Hevea brasiliensis*. Onde: M = medula; I = intermediário; C = câmbio; LO, LT e LN = lenhos oposto, de tração e normal, respectivamente

	Elementos de Vasos								
	Diâmetro Tangencial (µm)			Vasos/mm ²			Comprimento (µm)		
	M	I	C	M	I	C	M	I	C
LO	142,02 ^{cC} (34,96)	174,68 ^{bA} (66,60)	205,60 ^{aA} (56,99)	6 ^{aA} (3)	5 ^{bA} (3)	4 ^{bA} (3)	755,73 ^{cB} (337,01)	876,70 ^{bA} (230,12)	1000,11 ^{aA} (229,15)
LT	171,84 ^{cB} (31,76)	191,35 ^{bA} (51,26)	205,34 ^{aA} (43,52)	5 ^{aB} (4)	4 ^{bB} (4)	4 ^{bA} (3)	785,51 ^{cB} (232,54)	887,69 ^{bA} (344,17)	964,93 ^{aA} (275,36)
LN	180,49 ^{bA} (35,02)	192,80 ^{aA} (44,84)	186,12 ^{abB} (38,01)	4 ^{aB} (3)	4 ^{aB} (2)	3 ^{aA} (4)	889,56 ^{bA} (189,38)	959,32 ^{abA} (243,06)	985,08 ^{aA} (272,52)
	Raios								
	Altura (µm)			Largura (µm)			Raio/mm linear		
	M	I	C	M	I	C	M	I	C
LO	344,84 ^{cB} (126,35)	385,22 ^{bB} (146,86)	450,50 ^{aA} (139,91)	29,93 ^{bC} (7,30)	36,43 ^{aA} (11,30)	37,83 ^{aB} (8,90)	8 ^{aB} (3)	8 ^{aAB} (2)	8 ^{aA} (2)
LT	408,72 ^{bA} (140,39)	442,58 ^{aA} (140,33)	484,63 ^{aA} (146,50)	33,83 ^{cB} (7,80)	36,46 ^{bA} (11,01)	44,24 ^{aA} (9,70)	9 ^{aA} (2)	9 ^{aA} (2)	8 ^{aA} (1)
LN	433,33 ^{bA} (149,44)	419,48 ^{bB} (125,56)	477,75 ^{aA} (185,21)	36,46 ^{bA} (9,04)	35,13 ^{bA} (8,51)	39,06 ^{aB} (10,36)	8 ^{aB} (3)	8 ^{aB} (2)	8 ^{aA} (2)
	Fibras não Gelatinosas								
	Comprimento (µm)			Diâmetro total (µm)			Espessura de parede (µm)		
	M	I	C	M	I	C	M	I	C
LO	1359,81 ^{cB} (360,07)	1530,21 ^{bA} (304,25)	1718,08 ^{aA} (325,32)	26,91 ^{aAB} (7,43)	27,88 ^{aA} (5,89)	28,31 ^{aB} (7,55)	3,89 ^{bB} (0,96)	4,54 ^{aAB} (1,89)	4,75 ^{aA} (1,22)
LT	1268,79 ^{cB} (214,10)	1510,73 ^{bA} (307,88)	1715,54 ^{aA} (304,65)	25,92 ^{bB} (5,30)	28,96 ^{aA} (6,82)	30,19 ^{aA} (6,91)	3,43 ^{cC} (1,08)	4,29 ^{bB} (1,71)	4,63 ^{aA} (1,57)
LN	1496,46 ^{bA} (165,39)	1471,23 ^{bA} (317,13)	1691,55 ^{aA} (344,51)	28,41 ^{bA} (5,31)	28,98 ^{bA} (8,34)	31,15 ^{aA} (5,38)	4,52 ^{bA} (1,38)	4,65 ^{abA} (1,40)	4,74 ^{aA} (1,27)

Letras minúsculas e maiúsculas iguais indicam que não houve diferença significativa entre as seções radiais e entre os lenhos, respectivamente, pelo método de Bonferroni ($P > 0,05$). A ocorrência de ambiguidades foi interpretada como diferença não significativa entre as variáveis analisadas.

APÊNDICE B – Estatística descritiva do tricomposto PB 311 + MDF 180

Tabela 4 – Estatística descritiva (mediana seguida de desvio interquartílico entre parênteses) e comparações múltiplas dos elementos anatômicos quantitativos no clone PB 311 (enxerto de copa MDF 180) de *Hevea brasiliensis*. Onde: M = medula; I = intermediário; C = câmbio; LO, LT e LN = lenhos oposto, de tração e normal, respectivamente

	Elementos de Vasos								
	Diâmetro Tangencial (µm)			Vasos/mm ²			Comprimento (µm)		
	M	I	C	M	I	C	M	I	C
LO	152,69 ^{bb} (49,44)	190,89 ^{aA} (43,25)	154,87 ^{bA} (64,90)	5 ^{bA} (3)	5 ^{bA} (3)	6 ^{aA} (6)	848,11 ^{abA} (243,06)	870,75 ^{aA} (263,06)	738,46 ^{bA} (241,28)
LT	157,06 ^{bb} (42,44)	175,76 ^{ab} (48,08)	150,94 ^{bA} (66,57)	4 ^{abB} (2)	3 ^{bB} (3)	4 ^{aB} (4)	819,41 ^{aA} (229,79)	790,33 ^{ab} (178,05)	697,94 ^{bb} (218,14)
LN	180,63 ^{bA} (49,79)	191,30 ^{aA} (49,28)	127,53 ^{cB} (54,93)	4 ^{bB} (3)	4 ^{bAB} (4)	6 ^{aA} (3)	878,58 ^{abA} (257,97)	875,14 ^{aA} (269,76)	824,13 ^{bA} (283,61)

	Raios								
	Altura (µm)			Largura (µm)			Raio/mm linear		
	M	I	C	M	I	C	M	I	C
LO	386,78 ^{aB} (148,18)	351,34 ^{aB} (93,36)	368,25 ^{aA} (136,35)	36,46 ^{abB} (9,15)	37,74 ^{bA} (8,96)	48,15 ^{aA} (21,62)	7 ^{bB} (4)	7 ^{abC} (2)	8 ^{aB} (2)
LT	421,67 ^{aA} (118,33)	400,99 ^{aA} (133,99)	365,68 ^{abB} (117,86)	37,76 ^{bA} (10,96)	37,76 ^{bA} (7,91)	44,24 ^{aA} (15,04)	8 ^{bA} (3)	9 ^{aA} (2)	9 ^{abA} (3)
LN	360,56 ^{aC} (89,23)	365,27 ^{abB} (81,33)	327,27 ^{bB} (120,14)	33,93 ^{cB} (6,58)	37,74 ^{bA} (6,48)	44,41 ^{aA} (10,85)	7 ^{bB} (3)	8 ^{aB} (2)	8 ^{aAB} (2)

	Fibras não Gelatinosas								
	Comprimento (µm)			Diâmetro total (µm)			Espessura de parede (µm)		
	M	I	C	M	I	C	M	I	C
LO	1346,05 ^{cC} (186,05)	1595,34 ^{aA} (272,55)	1472,33 ^{bA} (392,71)	27,30 ^{bA} (5,31)	31,31 ^{aA} (6,39)	28,09 ^{bA} (5,91)	3,67 ^{bC} (0,90)	5,46 ^{aA} (1,43)	5,42 ^{aA} (0,92)
LT	1426,98 ^{ab} (214,26)	1460,23 ^{ab} (319,51)	1264,11 ^{bb} (254,11)	26,82 ^{aA} (5,68)	28,26 ^{ab} (8,13)	23,81 ^{bC} (6,46)	4,13 ^{bb} (1,39)	4,63 ^{ab} (2,23)	4,55 ^{ab} (0,86)
LN	1506,86 ^{bA} (235,05)	1653,18 ^{aA} (247,49)	1458,54 ^{bA} (402,66)	27,99 ^{aA} (4,40)	29,05 ^{ab} (6,46)	26,41 ^{bb} (4,52)	4,80 ^{abA} (0,99)	5,14 ^{aA} (1,22)	4,63 ^{bb} (1,45)

Letras minúsculas e maiúsculas iguais indicam que não houve diferença significativa entre as seções radiais e entre os lenhos, respectivamente, pelo método de Bonferroni ($P > 0,05$). A ocorrência de ambiguidades foi interpretada como diferença não significativa entre as variáveis analisadas.