

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

**DISSERTAÇÃO**

**Características anatômicas e histoquímicas do lenho de reação em**  
***Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg.**

**Letícia Maria Alves Ramos**

2014



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

**CARACTERÍSTICAS ANATÔMICAS E HISTOQUÍMICAS DO LENHO  
DE REAÇÃO EM *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg.**

**LETÍCIA MARIA ALVES RAMOS**

*Sob orientação do Professor*

**Dr. João Vicente de Figueiredo Latorraca**

Dissertação submetida como requisito parcial para a obtenção do grau de **Mestre em Ciências Ambientais e Florestais**, no Curso de Pós-graduação em Ciências Ambientais e Florestais, Área de concentração em Tecnologia e Utilização de Produtos Florestais.

Seropédica, RJ  
Fevereiro de 2014

634.98

R175c

T

Ramos, Letícia Maria Alves, 1988-  
Características anatômicas e  
histoquímicas do lenho de reação em *Hevea  
brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll.  
Arg. / Letícia Maria Alves Ramos - 2014.  
45 f.: il.

Orientador: João Vicente de Figueiredo  
Latorraca.

Dissertação (mestrado) - Universidade  
Federal Rural do Rio de Janeiro, Curso de  
Pós-Graduação em Ciências Ambientais e  
Florestais.

Bibliografia: f. 31-35.

1. Madeira - Exploração - Teses. 2.  
Madeira - Química - Teses. 3. Madeira -  
Anatomia - Teses. 4. Seringueira - Teses.  
I. Latorraca, João Vicente de Figueiredo,  
1962-. II. Universidade Federal Rural do  
Rio de Janeiro. Curso de Pós-Graduação em  
Ciências Ambientais e Florestais. III.  
Título.

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

**LETÍCIA MARIA ALVES RAMOS**

Dissertação submetida como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Ciências, no Curso de Pós-graduação em Ciências Ambientais e Florestais, área de concentração em Tecnologia e Utilização de Produtos Florestais.

Dissertação aprovada em 27/02/2014.

---

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

---

Helena Regina Pinto Lima. Prof<sup>ª</sup>. Dr<sup>ª</sup>. UFRRJ

---

José Tarcísio da Silva Oliveira. Prof. Dr. UFES

Aos meus pais, Maria e Paulinho.

À minha irmã, Laís.

Aos que me ajudaram e  
incentivaram.

Dedico.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus por todas as oportunidades, sucessos e dificuldades que tive. É a força que me move. É a fé que me sustenta em todos os momentos.

Agradeço à UFRRJ por me acolher e, em especial, ao Instituto de Florestas, por ser a minha segunda casa nos últimos 7 anos.

À CAPES pela concessão da bolsa de estudos.

Ao professor João Latorraca pela orientação, apoio e confiança no meu trabalho.

À professora Helena Regina Pinto Lima por ser sempre atenciosa e solícita com as minhas perguntas.

Ao Dr. Leonardo Baptista pela amizade e pelas boas conversas que contribuíram para algumas questões do trabalho.

À equipe do Laboratório de Anatomia e Qualidade da Madeira, em especial às minhas ‘assistentes de palco’ Thyanne Neto e Letícia Martins, que foram fundamentais em várias etapas do trabalho e pela amizade.

À equipe do Laboratório de Química da Madeira, na pessoa do professor Heber Abreu, por permitir que eu utilizasse a estrutura do laboratório. Aos amigos Gisely Lima e Bruno Couto pela ajuda nos testes histoquímicos.

À minha querida família: meus pais, Maria e Paulinho, e minha irmã Laís, por acreditarem em meus sonhos e me apoiarem diante dos desafios. Amo vocês!

Aos amigos novos: Karla Baldini, Mayara Pessoa, Will Souza, Rodrigo Santos, e a galera da Pós por todos os momentos que passamos nestes 2 anos.

Aos amigos antigos: Dallyene Poubel, Carlos Henrique Gonçalves e Wanessa Santos por serem sempre esses amigos maravilhosos. Agradeço muito por termos podido continuar seguindo juntos na caminhada acadêmica e na vida!

À minha querida amiga Pollyanna Rodrigues por todo carinho e lealdade em todos estes anos de amizade. Por ser a pessoa dos bons conselhos; pelas boas conversas, pelas boas risadas e boas músicas.

À minha amiga de sempre, Thaís Rocha, por tudo. Nem ousa falar quanto tempo faz que nos conhecemos pois irão nos chamar de velhas! Você é simplesmente uma das pessoas mais lindas do mundo e a cada dia te admiro mais.

À Juliana Grilo pela amizade e por ter feito meus dias melhores. Pelos muitos cafés, risadas e conversas sem fim, incentivo e textos cheios de comentários. Fofa!

À todos que de alguma forma contribuíram para que eu chegasse até aqui, seja no trabalho ou na vida pessoal.

Muito obrigada!!!

## RESUMO

RAMOS, Letícia Maria Alves. **Características anatômicas e histoquímicas do lenho de reação em *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg.** 2014. 46f. Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais e Florestais). Instituto de Florestas, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2014.

A seringueira (*Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg.), pertencente à família Euphorbiaceae, é a fonte mais importante de borracha natural no mundo. A existência de seringais próximos à idade de declínio da produção de látex torna a seringueira uma fonte potencial de matéria-prima para a indústria de produtos à base de madeira. Em algumas espécies de Euphorbiaceae pode ser observada a presença de lenho de reação. A característica anatômica mais marcante do lenho de reação em angiospermas é a presença de fibras gelatinosas, que são caracterizadas pela presença de uma camada espessa e altamente celulósica em seu interior, conhecida como camada gelatinosa. Esta camada apresenta características bioquímicas, mecânicas e ultraestruturais próprias. Existem poucos estudos sobre lenho de reação em espécies tropicais, sobretudo em seringueira. Portanto, o objetivo deste trabalho foi analisar características anatômicas e histoquímicas do lenho de reação em seringueira, com destaque para as fibras gelatinosas. Foram amostradas três árvores provenientes de plantio comercial, das quais foram coletados discos da altura correspondente à metade do fuste e neles identificadas a região de lenho de reação e lenho oposto, para fins de comparação. Foi visto que seringueira desenvolveu fibras gelatinosas tanto no lenho de reação quanto no lenho oposto, sendo a proporção maior neste último. Imagens feitas com microscópio óptico e microscópio eletrônico de varredura (MEV) mostraram as diferentes espessuras da camada gelatinosa, que pode apresentar até três lamelas. Os diâmetros tangenciais de poros do lenho de reação ( $171,1 \mu\text{m} \pm 38,16$ ) foram maiores que os do lenho oposto ( $164,7 \mu\text{m} \pm 35,07$ ). Os poros das seções transversais com fibras gelatinosas ( $169,0 \mu\text{m} \pm 35,02$ ) foram menores que nas seções com fibras normais ( $175,5 \mu\text{m} \pm 38,95$ ). Comprimentos de fibra normal e fibras gelatinosas foram mensurados nos dois lenhos e foi visto que as fibras gelatinosas do lenho de reação ( $1318 \mu\text{m}$ ) foram maiores que as do lenho oposto ( $1290 \mu\text{m}$ ). Pelo teste de Wiesner e microscopia de fluorescência ficou evidenciado que as fibras gelatinosas apresentam camada  $S_2$  lignificada. Pelo teste de Mäule há indícios da presença de unidades guaiacílicas no lenho de reação e no lenho oposto, entretanto, recomenda-se utilização de outras metodologias para identificar melhor os componentes químicos da parede celular. Estas diferenças anatômicas e químicas afetam diretamente as propriedades da madeira e, conseqüentemente, seu uso final.

**Palavras-chave:** Lenho de tensão, fibras gelatinosas, seringueira

## ABSTRACT

RAMOS, Letícia Maria Alves. **Anatomical and histochemical features of the reaction wood in *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg.** 2014. 46f. Dissertation (Master of Science in Environmental and Forestry Science). Instituto de Florestas, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2014.

The rubber tree (*Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg.) is the most important source of natural rubber in the world. The existence of rubber tree plantations near to the age when the production of látex decreases makes it a potential source of raw material for the industry of wood-based products. In some species of Euphorbiaceae the presence of the reaction wood can be observed. The most remarkable anatomical feature of wood reaction in angiosperms is the presence of gelatinous fibers, which are characterized by the presence of a inner thick and highly cellulosic layer, the so called gelatinous layer. This layer has its own biochemical, mechanical and ultrastructural characteristics. There are few studies of reaction wood in tropical species, especially in rubber trees. Therefore, the aim of this study was to analyze anatomical and histochemical characteristics of the reaction wood of rubber trees, especially the gelatinous fibers. Disks from three trees were collected at a height corresponding to 50% of the stem and the region of reaction wood and opposite wood were identified, for comparison purposes. It was seen that, in these rubber trees, both reaction wood and opposite wood developed gelatinous fibers, most of which in the latter. Images taken with optical microscope and scanning electron microscope (SEM) showed the different thicknesses of the gelatinous layer, which can display up to three layers. The tangential pore diameters of the reaction wood ( $171,1 \pm 38,16 \mu\text{m}$ ) were higher than those of the opposite wood ( $164,7 \pm 35,07 \mu\text{m}$ ). The pores of the cross sections with gelatinous fibers ( $169,0 \pm 35,02 \mu\text{m}$ ) were lower than those sections with normal fibers ( $175,5 \pm 38,95 \mu\text{m}$ ). The lengths of non-gelatinous fiber and gelatinous fibers were measured in both logs and it was seen that the gelatinous fibers of the reaction wood ( $1290 \mu\text{m}$ ) were higher than those of the opposite wood ( $1318 \mu\text{m}$ ). By Wiesner test and fluorescence microscopy evidenced that the gelatinous fibers have a lignified S2 layer. By Mäule test, there is evidence of the presence of guaiacyl units in reaction wood and opposite reaction wood, however, the use of other methodologies is recommended to better identify the chemical components of the cell wall. These chemical and anatomical differences directly affect the wood properties and, hence, its final use.

**Keywords:** Tension wood, gelatinous fibers, rubber tree



## LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Diâmetro médio e excentricidade da medula. ....	13
Tabela 2 - Resumo estatístico, teste de normalidade Kolmogorov-Smirnov e Test t de Student os diâmetros tangenciais de poros. Valores seguidos de (*) são significativos à $\alpha= 0,05$ . ....	18
Tabela 3 - Resumo estatístico e teste de normalidade Kolmogorov- Smirnov para os comprimentos de fibra. Valores seguidos de (*) são significativos à $\alpha= 0,05$ . ....	20
Tabela 4 - Análise de variância para os comprimentos de fibra. Valores seguidos de (*) são significativos à $\alpha= 0,05$ . ....	21
Tabela 5 - Estatísticas básicas para os valores de ângulo microfibrilares. ....	22

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Desenho esquemático da variação dos ângulos microfibrilares nas camadas da parede celular..	3
Figura 2 - Localização do lenho de compressão em coníferas e do lenho de tensão em folhosas..	4
Figura 3 - Localização da cidade de Tabapuã-SP, onde está situada a área de estudo.....	8
Figura 4 - Altura de retirada dos discos.....	9
Figura 5 - Determinação do deslocamento da medula. ....	9
Figura 6 - Obtenção das amostras/corpos-de-prova. Adaptado de Calonego et al. (2005). ....	10
Figura 7 - Microscópio eletrônico de varredura de bancada. ....	11
Figura 8 - Reação de Mäule.....	12
Figura 9 - Reação de floroglucinol-HCl ou reação de Wiesner (LIN e DENCE, 1992). ....	12
Figura 10 - Seção transversal, longitudinal tangenciais e radial de <i>Hevea brasiliensis</i> ..	14
Figura 11 - Seções transversais de <i>Hevea brasiliensis</i> e material dissociado. ....	16
Figura 12 - Imagens do MEV.....	17
Figura 13 - Variação radial dos diâmetros de poros ( $\mu\text{m}$ ) no lenho oposto e lenho de reação..	18
Figura 14 - Variação radial das proporções de elementos anatômicos no lenho oposto e lenho de reação..	19
Figura 15 - Variação radial dos comprimentos de fibras gelatinosas e fibras não-gelatinosa no lenho oposto e lenho de reação.....	20
Figura 16 - Resultado do Teste de Tukey para as médias dos comprimentos de fibra..	21
Figura 17 - Variação radial do ângulo microfibrilar no lenho oposto e lenho de reação..	22
Figura 18 - Correlações de Pearson entre as variáveis estudadas no lenho de reação e lenho oposto. ....	23
Figura 19 - Imagens dos testes de Wiesner (A e C) e Mäule (B e D)..	24
Figura 20 - Imagens de microscopia de fluorescência em seções transversais de lenho de reação (A e C) e lenho oposto (B e D) em <i>Hevea brasiliensis</i> ..	25

## SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO.....	1
2.	REVISÃO DE LITERATURA .....	1
2.1.	A parede celular.....	1
2.1.1.	Definição e estrutura básica.....	1
2.1.2.	Ângulo das microfibrilas da camada S <sub>2</sub> .....	2
2.2.	Lenho de reação.....	3
2.2.1.	Definição .....	3
2.2.2.	Características do lenho de reação em angiospermas.....	4
2.2.3.	Influência de hormônios de crescimento .....	5
2.2.4.	Algumas implicações tecnológicas e perspectivas de uso.....	6
2.3.	A madeira de <i>Hevea brasiliensis</i> como matéria-prima industrial .....	7
3.	MATERIAL E MÉTODOS.....	8
3.1.	Área de estudo .....	8
3.2.	Seleção das árvores, coleta e preparo inicial dos discos de seringueira.....	8
3.3.	Identificação macroscópica do lenho de reação: excentricidade da medula .....	9
3.4.	Obtenção dos corpos-de-prova .....	10
3.5.	Características anatômicas: análises qualitativas .....	10
3.5.1.	Microscopia óptica .....	10
3.5.2.	Microscopia eletrônica de varredura (MEV).....	10
3.6.	Características anatômicas: Análises quantitativas .....	11
3.7.	Ângulo microfibrilar.....	11
3.8.	Testes histoquímicos: reações de Mäule e Wiesner .....	12
3.9.	Microscopia de fluorescência .....	12
4.	RESULTADOS .....	13
4.1.	Identificação macroscópica do lenho de reação nos discos de seringueira .....	13
4.2.	Características anatômicas: Análises qualitativas .....	13
4.3.	Características anatômicas: análises quantitativas .....	17
4.3.1.	Diâmetro tangencial de poros .....	17
4.3.2.	Proporção de elementos anatômicos .....	19
4.3.3.	Comprimento de fibra.....	20
4.4.	Ângulo microfibrilar.....	21
4.5.	Correlações entre as variáveis analisadas .....	22
4.6.	Testes histoquímicos: reações de Wiesner e Mäule .....	24
4.7.	Microscopia de fluorescência .....	24
5.	DISCUSSÃO .....	25
6.	CONCLUSÕES .....	30

7. RECOMENDAÇÕES.....	31
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	31

## 1. INTRODUÇÃO

A seringueira (*Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg.), pertencente à família Euphorbiaceae, é a fonte mais importante de borracha natural no mundo. No Brasil, há grande disponibilidade de seringais próximos à idade de declínio da produção de látex, o que pode se tornar uma fonte de matéria-prima industrial de produtos à base de madeira. Sendo assim, a possibilidade de atender à mais de uma demanda econômica aumentaria o apelo ecológico da espécie, que se tornaria mais uma opção no fornecimento de madeira reflorestada.

O estado de São Paulo atualmente apresenta maior disponibilidade de áreas plantadas de seringais, estando estes concentrados no Planalto Ocidental do Estado, principalmente nos Escritórios de Desenvolvimento Rural (EDRs) de São José do Rio Preto, Barretos, General Salgado, Catanduva, Marília, Tupã e Votuporanga, que totalizavam 67,0% da área plantada em 2004 (FRANCISCO et al., 2004).

Para que se faça um uso adequado da madeira de seringueira, assim como qualquer outro material, é necessário conhecer suas propriedades e comportamento diante situações diversas. Trabalhos recentes no Brasil sobre a madeira de *Hevea brasiliensis*, têm abordado temas tais como: chapas de cimento-madeira (OKINO et al., 2004), fabricação de chapas OSB (OKINO et al., 2009), lenho juvenil e adulto (FERREIRA et al., 2011), desempenho mecânico de compensados (LARA PALMA et al., 2012) e qualidade da madeira (LEONELLO et al. 2012).

A madeira, por ser um material biológico, apresenta variações em suas propriedades (físicas, químicas, mecânicas, anatômicas), de acordo com a sua direção estrutural. Essas variações podem ser de causas genótípicas, fenotípicas ou ambientais. Fatores ambientais como os ventos e a declividade topográfica podem contribuir com as modificações que ocorrem no desenvolvimento da madeira. Uma modificação importante é o surgimento do lenho ou madeira de reação (lenho de tração em folhosas e de compressão em coníferas).

Analisando um disco de madeira, além da presença do lenho de reação, podem ser encontradas ainda mais duas regiões com características distintas: o lenho oposto e o lenho normal. A característica anatômica mais marcante do lenho de reação em angiospermas é a presença de fibras gelatinosas. A fibra gelatinosa é caracterizada pela presença de uma camada espessa e altamente celulósica em seu interior, conhecida como camada gelatinosa ou camada G. Esta camada é pouco coesa com as outras camadas da parede celular e apresenta características bioquímicas, mecânicas e ultraestruturais próprias (PRAMOD et al., 2013).

Existem poucos estudos sobre lenho de reação em espécies tropicais, sobretudo em seringueira. Portanto, o presente trabalho tem como objetivo analisar as características anatômicas e histoquímicas do lenho de reação e oposto em *Hevea brasiliensis*, proveniente de um plantio comercial, visando o apontamento de possíveis diferenças estruturais entre estes e discussão acerca de suas questões tecnológicas e perspectivas de uso.

## 2. REVISÃO DE LITERATURA

### 2.1. A parede celular

#### 2.1.1. Definição e estrutura básica

A parede celular é uma estrutura comum às células vegetais, envolvendo a membrana celular e protegendo o protoplasto do exterior. É comum muitas células, como fibras e elementos vasculares, não necessitarem mais do protoplasto quando atingem a maturidade, restando apenas um espaço vazio no interior destas células (WOOD HANDBOOK, 2010).

A parede celular é formada durante o processo de divisão celular, no qual, há a produção de uma placa celular que origina a lamela média. A lamela média é composta de substâncias pecticas, e é a camada que mantém juntas as paredes primárias das células adjacentes. É a lamela média o local onde se origina a lignificação da parede, ou seja, é um processo que se estende da camada mais externa para a interna (CUTTER, 1986).

A parede celular constitui-se de três regiões principais: a lamela média, a parede primária e a parede secundária. Estas camadas são compostas principalmente por microfibrilas de celulose, hemiceluloses, pectina e lignina. É comum a utilização do termo 'lamela média composta' para se referir ao conjunto lamela média + parede primária, pois muitas vezes estas camadas são indistinguíveis (WOOD HANDBOOK, 2010).

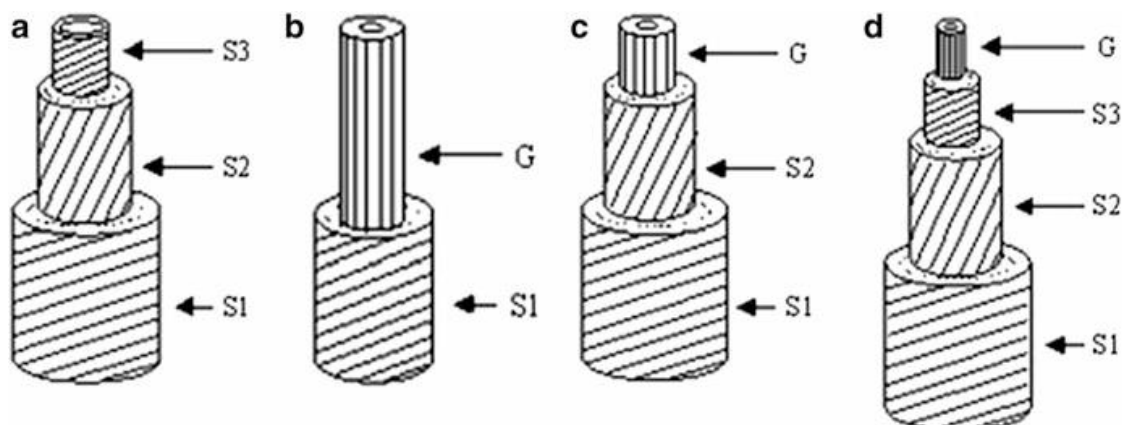
A parede secundária é a mais importante no que diz respeito às propriedades da madeira e é composta por três camadas. A primeira é a camada S<sub>1</sub>, localizada interior à parede primária e é caracterizada pelo alto ângulo das microfibrilas de celulose, sendo estas organizadas de forma helicoidal. A camada S<sub>2</sub> é a camada mais espessa e, portanto, exerce grande influência nas propriedades da parede celular e caracteriza-se pela baixa porcentagem de lignina e baixo ângulo microfibrilar, que fica em torno de 5° - 30°. Por último, a camada S<sub>3q</sub> que é uma camada fina com ângulo microfibrilar similar ao da camada S<sub>1</sub> e é a que tem a menor porcentagem de lignina, em comparação com as anteriormente descritas (WOOD HANDBOOK, 2010).

### **2.1.2. Ângulo das microfibrilas da camada S<sub>2</sub>**

A celulose cristalina é um aglomerado de moléculas que existe em forma de microfibrilas (CLAIR et al., 2006). O termo ângulo microfibrilar (MFA) é usado para descrever os ângulos helicoidais que as microfibrilas fazem em relação ao eixo longitudinal da célula e seu arranjo na camada S<sub>2</sub> tem influência nas propriedades mecânicas e na contração da madeira. O aumento do ângulo microfibrilar levaria à redução do módulo de ruptura (MOR) e do módulo de elasticidade (MOE) (DERESSE et al., 2003). O ângulo também influencia na contração longitudinal da madeira. Árvores com alto ângulo microfibrilar apresentam alta contração longitudinal, que favorece o surgimento de defeitos na madeira, como empenamentos (TIENNE et al., 2009).

Contudo, o ângulo microfibrilar desempenha papel funcional importante na fisiologia da planta. A variação do MFA influencia na flexibilidade. Em árvores jovens, o ângulo é mais alto, tornando caule e ramos flexíveis, fazendo com que estes não se quebrem com a ação dos ventos; em árvores mais velhas, o contrário acontece pois a árvore precisa de mais rigidez para se sustentar. Árvores com maiores diâmetros tendem à ângulos maiores (TIENNE et al, 2009). Ângulos microfibrilares mais altos favorecem a extensibilidade ou alongamento da parede celular, enquanto ângulos mais baixos favorecem a rigidez (CHAFFEY, 2000).

A figura 1 demonstra esquematicamente a orientação das microfibrilas de celulose nas camadas da parede celular secundária. As microfibrilas estão orientadas em uma direção próxima à transversal ao eixo axial da célula na parede primária, e vão se orientando longitudinalmente com o crescimento da célula nas camadas subsequentes, causando uma mudança gradual na direção das microfibrilas nas camadas da parede celular (CUTTER, 1986).



**Figura 1** – Desenho esquemático da variação dos ângulos microfibrilares nas camadas da parede celular. A- fibra não-gelatinosa; B, C e D - diferentes tipos de fibras gelatinosas. (Kown, 2008 in: Gardiner et al., 2014).

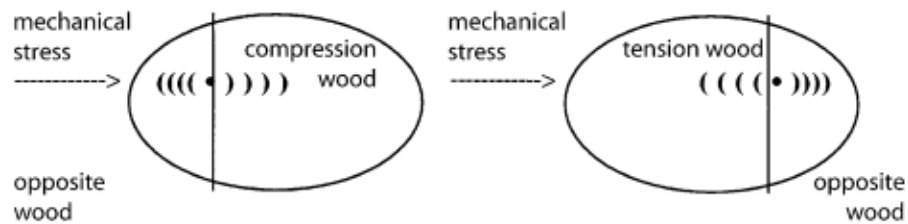
## 2.2. Lenho de reação

### 2.2.1. Definição

O lenho de reação é constituído por células modificadas da madeira e que pode se tornar um defeito indesejável no processamento mecânico. Ele surge quando a árvore sofre estresse mecânico pela ação de agentes modificadores do lenho, como por exemplo, o vento, a topografia, a assimetria de copa (MONTEIRO et al, 2010). Pode ocorrer também em terrenos planos, devido ao encurvamento do caule causado principalmente pela ação de ventos (FERREIRA et al., 2008).

A madeira de reação formada em madeiras de folhosas difere da formada em coníferas, tanto anatomicamente quanto quimicamente. A primeira é denominada lenho de tensão e a segunda, lenho de compressão (Figura 2). O lenho de tensão está localizado na parte superior da inclinação, enquanto o lenho de compressão se localiza na parte inferior.

Apesar das diferenças entre coníferas e folhosas, a função de madeira de reação é a mesma: a de trazer de volta o fuste para a posição original (FOREST PRODUCTS AND WOOD SCIENCE, 2011). Porém, a capacidade de se reestabelecer à posição vertical varia de acordo com a severidade da inclinação sofrida pelo tronco (SCURFIELD, 1973). Quando a inclinação é mais branda, o tronco tenderá a se realinhar e, quando mais severa, a consequência é a tortuosidade. A madeira de tração, além de ocorrer na parte superior, ou lado de tensão de caules inclinados, também pode ser observada em caules retos (CÔTE et al., 1969).



**Figura 2** - Localização do lenho de compressão em coníferas e do lenho de tensão em folhosas. (SCHWEINGRUBER, 2007).

### 2.2.2. Características do lenho de reação em angiospermas

A composição química e morfológica do lenho de tensão difere notavelmente da madeira normal e pode resultar na redução das propriedades físicas (por exemplo, estabilidade dimensional) e uma aparência diferente (LEHRINGER et al., 2009).

Macroscopicamente, é observada com frequência excentricidade na seção transversal do tronco, sugerindo que as células estão ativadas no lado tensionado (DÉJARDIN et al., 2010). Excentricidade da medula é o seu deslocamento em relação ao centro geométrico da tora, pode ser avaliada pela distância do seu centro em relação ao centro geométrico e o diâmetro médio da tora (FERREIRA et al., 2008).

Outra forma de identificação macroscópica é a forma elíptica da seção transversal; o arranjo dos anéis de crescimento, que se mostram mais espaçados que na madeira normal; e alteração da cor - mesmo assim, a identificação ainda é um pouco complicada, pois a região tensionada não apresenta tecido tracionado em sua totalidade e sua proporção depende do grau de inclinação do tronco (FOREST PRODUCTS AND WOOD SCIENCE, 2011).

Apesar de estar comumente associado ao crescimento excêntrico e ao alargamento dos anéis de crescimento, o lenho de reação pode ocorrer em aglomerações locais ou em bandas parcialmente concêntricas em vários anéis de crescimento (LEHRINGER et al., 2009).

Microscopicamente, o lenho de reação é caracterizado por fibras longas e diferenciadas, chamadas de “G fibers” ou fibras gelatinosas, que apresenta uma espessa camada gelatinosa em seu interior, preenchendo quase totalmente o seu lume (DÉJARDIN et al., 2010).

No trabalho de Scurfield (1973) são descritos diferentes tipos de fibra gelatinosa, classificadas de acordo com as camadas existentes na parede celular: P+S1+G, P+S1+S2+G ou P+S1+S2+S3+G (Figura 1, pág. 3). Existem ainda diferenças na espessura da camada ‘G’, que diminui da primeira à última na sequência de camadas descrita, e esta se lignifica menos que as demais. A camada G é somente encontrada nas fibras (libriformes e fibrotraqueídeos), nunca no parênquima axial e radial (SCHWEINGRUBER, 2007).

A camada gelatinosa, “G layer”, ou camada G, é caracterizada por altos níveis de celulose cristalina e pelo baixo ângulo microfibrilar, que fica próximo de 0° (DÉJARDIN et al., 2010). Wardrop (1948) comentou que a alta proporção de uma forma de celulose resistente no lenho de tensão, em comparação com o lenho normal, sugerem que a taxa de celulose cristalina pode ser maior que a amorfa neste tipo de lenho. Esta camada tem uma alta porcentagem de celulose, que fica em torno de 98%. Apresenta pouco teor de hemicelulose e lignina e pode ser mais espessa que a camada S<sub>2</sub> (ROWELL, 2005).



A constituição quase que exclusiva de celulose na camada G é explicada pelo seguinte processo: segundo Mellerowicz e Sundberg (2008), quando a formação do lenho de reação é induzida, a síntese da camada S<sub>2</sub> muda para a camada G e, reduzindo a biossíntese da lignina e das hemiceluloses, enquanto a biossíntese da celulose continua.

A distribuição de lignina no lenho de reação ocorre de maneira similar à do lenho normal, exceto na camada G (XU et al., 2005). Foi observada, em estudo com maple, carvalho e 'beech', a presença de compostos aromáticos na camada gelatinosa (LEHRINGER et al. 2009).

A lignina é estruturalmente composta de unidades p-hidroxifenil, guaiacil e/ou monômeros siringil. A composição do monômero varia entre espécies e grupos de plantas assim como entre células específicas no tronco. A lignina reduz a permeabilidade e a degradabilidade das paredes e é importante na determinação do comportamento mecânico da madeira (Dickinson, 2000).

### 2.2.3. Influência de hormônios de crescimento

As plantas possuem mecanismos para compensar condições extremas de estresse. Aí estão incluídas estruturas que asseguram estabilidade mecânica, fornecimento corrente de nutrientes e reserva. A produção celular, diferenciação de tecidos, alongamento e espessamento da parede celular e a formação de certo tipo de estrutura (madeira de reação), são indicativos de otimização mecânico-fisiológica do xilema (SCHWEINGRUBER, 2007).

Não há somente tensões mecânicas envolvidas no surgimento do lenho de reação. Existem outros mecanismos envolvidos nesse processo. Estímulo gravitacional, controle endógeno, assim como o envolvimento de hormônios de crescimento são muito bem descritos por Du e Yamamoto (2007).

Mudanças nas tensões, causadas por injúrias ou mudanças no equilíbrio, estimulam processos fisiológicos dependentes de hormônios para a reestruturação da condição ótima do vegetal (SCHWEINGRUBER, 2007). No caso do lenho de reação, de uma maneira geral, a auxina, o etileno e a giberelina são os hormônios que despertam maior interesse nas investigações (DU e YAMAMOTO, 2007; FUNADA et al., 2008).

O conceito antigo da formação do lenho de tensão considera que o estímulo gravitacional causaria diferenças no nível de auxina ao redor do tronco, e uma deficiência na parte superior induziria a sua formação. Há controvérsia neste conceito, visto que é confirmado por alguns autores e rejeitado por outros, segundo Du e Yamamoto (2007).

A auxina é um hormônio responsável pela extensibilidade ou alongamento da parede celular, promovendo crescimento em superfície e da espessura (CUTTER, 1986). É associado também à divisão celular, diferenciação de tecidos vasculares, emissão de raízes, dominância apical, fototropismo, senescência, abscisão de folhas e frutos, entre outros. Uma concentração mais alta deste hormônio, entretanto, pode inibir o alongamento celular e causar crescimento anormal como formação de tumores, curvatura de pecíolos e distorção da lâmina foliar (Kozlowski & Pallardy, 1997).

As tensões sofridas pela planta comumente estimulam o câmbio localmente e a formação de madeira, incluindo o lenho de reação, sendo possível que o etileno tenha algum papel na formação do lenho de reação (DU e YAMAMOTO, 2007). Apesar da questão sobre o papel do etileno neste processo ser pertinente, ainda há poucos trabalhos dedicados a este tema e esse mecanismo ainda não está claro (BABA et al., 2000; DU e YAMAMOTO, 2003).

Pramod et al. (2012) estudaram o efeito da aplicação exógena de etileno em diversas concentrações em *Leucaena leucocephala*. Os autores constataram que o etileno, interagindo com outros hormônios, atuou na formação de lenho de tensão, induzindo o crescimento excêntrico nos brotos dos indivíduos estudados e alterações no crescimento das células.

Du e Yamamoto (2003), também observaram correlação positiva entre o transporte do etileno a partir do câmbio e a produção de células do xilema, tanto em conífera quanto em folhosa. O modelo de ação observado por eles demonstrou que o etileno se desloca do lado superior da inclinação do tronco para a o lado inferior na conífera e o contrário para a folhosa. Ou seja, nos dois casos, é sugerido que a formação de lenho de reação é estimulada pela presença do etileno.

A aplicação exógena de giberelina tem mostrado sua relação no controle da diferenciação das fibras, apesar desta conclusão ainda não ser definitiva (FUNADA et al., 2008). Em seu experimento, Funada et al. (2008) observaram, para todos os materiais avaliados, crescimento excêntrico dois meses após a aplicação de giberelina, bem como o surgimento de fibras gelatinosas.

Contudo, bons resultados com aplicação exógena destes hormônios ainda não são suficientes para entender sua forma de ação na formação de lenho de reação em folhosas. Ainda é necessário obter informações sobre os níveis endógenos de hormônios para fins de comparação (FUNADA et al., 2008).

#### **2.2.4. Algumas implicações tecnológicas e perspectivas de uso**

A madeira de reação tende a apresentar superfície felpuda quando serrada ou lixada; também retrai longo da grã e sua contração longitudinal é usualmente de 1 % ou menos, o suficiente para causar problemas (FOREST PRODUCTS AND WOOD SCIENCE, 2011).

Em trabalho experimental com clone de *Populus deltoides* x *Populus nigra* foi observado que a presença da camada gelatinosa na fibra reforça a rigidez longitudinal, mas enfraquece a estrutura no plano transversal (PERRE et al., 2012). Isto pode estar associado ao baixo ângulo microfibrilar que essa camada apresenta, pois ângulos baixos conferem rigidez à parede celular (CHAFFEY, 2000).

Também foram observados valores de módulo de elasticidade (MOE) muito mais altos para o lenho de reação que para o lenho normal (RUELLE et al., 2007; PERRE et al., 2013), correlacionado com a densidade, é parcialmente explicado pela presença da camada gelatinosa e seu alto conteúdo de celulose com os cristalitos alinhados ao eixo da célula (PERRE et al., 2013), conferindo assim uma maior resistividade à aplicação de cargas. O comprimento dos cristalitos está relacionado com o grau de cristalinidade da celulose, que por sua vez é um dos fatores que mais afetam propriedades físicas e químicas da celulose. Propriedades mecânicas como o MOE, ou módulo de Young, aumentam como o aumento da cristalinidade (JIN & KAMDEM, 2009).

Fang et al. (2007) observaram que a espessura da camada gelatinosa se correlacionou positivamente com as tensões de crescimento, enquanto as outras camadas da parede celular não apresentaram a mesma correlação. Ruelle et al. (2007) também observaram altos valores de tensão de crescimento em amostras de lenho de reação. Isto significa que grandes proporções de lenho de reação podem contribuir para o aumento das tensões de crescimento na madeira, que causa rachaduras e deformações na madeira quando abatida.

Quanto à compressão e flexão, não foi observado um padrão de comportamento para o lenho de tração e o lenho normal, enquanto a contração longitudinal aumentou de 4 a 7 vezes no lenho de tração (RUELLE et al., 2007).

Como abordado nos tópicos anteriores, o lenho de tensão apresenta altos teores de celulose. Entretanto, existem dificuldades em se trabalhar com este material na produção de polpa celulósica. O papel produzido com este material pode apresentar menor resistência. Em trabalho com uma espécie do gênero *Populus*, Parham (1977) atribuiu estas dificuldades à morfologia e ultraestrutura das fibras do lenho de tensão. Ele observou que a presença da

camada gelatinosa limitava o grau de colapso e conseqüentemente a união entre as fibras na fabricação do papel, possivelmente pelo volume da camada gelatinosa.

Já na produção de biocombustível com, em trabalho recente com *Eucalyptus globulus* (Muñoz et al., 2011) foi visto que as diferenças no conteúdo de lignina favoreceu uma deslignificação mais rápida do lenho de tensão durante o processo organosolov, indicando que que condições menos severas podem ser aplicadas na obtenção de polpas com as mesmas características. Foi considerado, portanto, que tanto o lenho de tensão quanto o lenho oposto desta espécie são bons materiais para a produção de bioetanol, mostrando rendimento satisfatório quando comparados com outros estudos desta natureza.

### **2.3. A madeira de *Hevea brasiliensis* como matéria-prima industrial**

Apesar de ser originária da região amazônica, a seringueira é bastante difundida no continente asiático devido ao clima favorável e ausência do fungo *Mycrocyclus ulei*, que causa o 'mal das folhas' (LEONELLO et al., 2012). Na Malásia, por exemplo, a madeira de seringueira é utilizada comumente como matéria-prima para a indústria moveleira, com uso estimado em cerca de 80% das indústrias (SULAIMAN et al., 2009).

No Brasil, a existência de seringais próximos à fase de declínio da produção de látex, surge a opção de destinar a madeira proveniente destes plantios à indústria de produtos florestais (OKINO et al., 2004). Outro ponto a favor seria a crescente potencialização da silvicultura brasileira no desenvolvimento socioeconômico do país e a importância do uso de madeira de reflorestamento junto ao comércio internacional, como alternativa ao uso de madeiras nativas (OKINO et al., 2009).

Atualmente tem havido interesse na identificação das propriedades tecnológicas da madeira de seringueira, a fim de destiná-la a outros usos que não seja para lenha e carvão (LEONELLO et al., 2012). Alguns bons trabalhos sobre o tema têm surgido na Ásia, principalmente (SULAIMAN et al., 2009; RATNASINGAM e MA, 2010; RATNASINGAM e IORAS, 2012).

Uma dificuldade em se trabalhar com a madeira de seringueira é a presença, muitas vezes, de lenho de tração, que contribui com o baixo rendimento no processamento (RATNASINGAM e MA, 2010). Porém, há uma boa perspectiva na aplicação de técnicas de processamento desta madeira afim de otimizar sua qualidade e viabilizar usos diversos.

Para melhorar o rendimento no corte, no caso da presença de lenho de tração, Ratnasingam e Ma (2010) sugerem aumentar o ângulo de inclinação das ferramentas de corte e assim reduzir a energia de consumo, melhorando a superfície do material.

A aplicação de tratamento térmico tem se mostrado uma boa alternativa para a melhora de algumas propriedades da madeira de seringueira. Ratnasingam e Ioras (2012) observaram redução na densidade, do módulo de elasticidade e módulo de ruptura, o que, segundo eles, explicaria a melhora na usinagem do material em comparação com material não-tratado termicamente. Foi observado ainda que a madeira de seringueira foi capaz de suportar altas temperaturas sem desenvolver defeitos de secagem como o colapso e rachaduras em favo de mel, bem como a redução de grã felpuda.

O rendimento da madeira de seringueira foi testado por Ratnasingam e Scholz (2011) pela técnica SDR (saw-dry-rip). Neste procedimento, a madeira é serrada primeiramente e em seguida é seca e cortada nas dimensões desejadas. Em seu experimento, a técnica SDR produziu melhor material e menos resíduos/rejeitos quando comparada com a técnica convencional, principalmente quando associada à aplicação de altas temperaturas durante o processo de secagem.

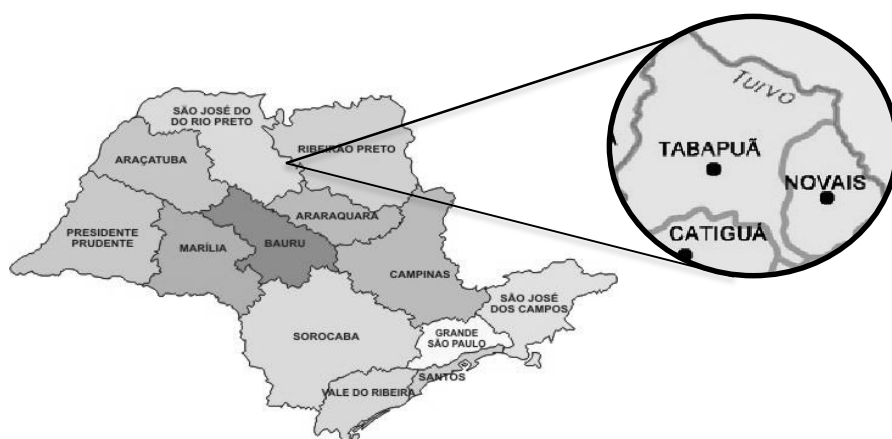
Okino et al. (2004) atestaram a viabilidade técnica da madeira de *Hevea brasiliensis* para a produção de chapas de cimento-madeira após o ciclo produtivo de látex. Estas chapas apresentaram boa estabilidade dimensional mesmo em imersão em água por 24 horas. Além disso, os autores afirmam que existe a possibilidade de misturar diferentes clones da espécie na produção deste tipo de chapa.

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1. Área de estudo

A coleta do material foi realizada na Fazenda Água Milagrosa em Tabapuã – SP, área de São José do Rio Preto (Figura 3). A área de estudo possui 9,93 ha e um espaçamento inicial de 7x2 m.

A altitude do local varia de 450 a 560 metros e está localizada geograficamente nas seguintes coordenadas: Latitudes 20°45' – 20°50' e Longitudes 49°00' - 49°10' WGr. Apresenta um solo podzólico vermelho-amarelo, argila de atividade baixa, textura arenosa média e com relevo suave ondulado; e clima tropical (Aw - classificação Köppen-Geider), com estação chuvosa no verão e seca no inverno, com uma precipitação média anual de 1420 mm e uma temperatura média anual de 23,7 °C.



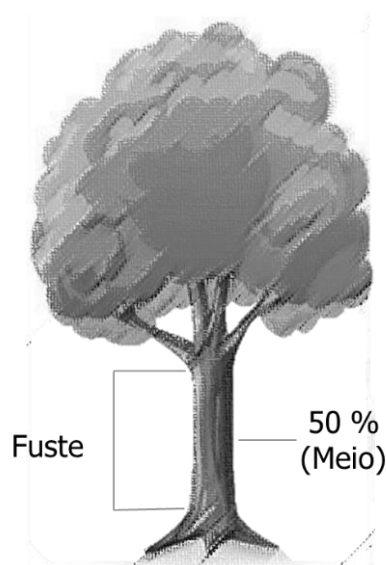
**Figura 3** - Localização da cidade de Tabapuã-SP, onde está situada a área de estudo. (Adaptado de <<http://minutoligado.com.br/mapas/mapa-de-sao-paulo/#>>>)

#### 3.2. Seleção das árvores, coleta e preparo inicial dos discos de seringueira

As árvores foram selecionadas adotando critérios qualitativos, os quais foram a qualidade do fuste (sem tortuosidade aparente), presença de bifurcação somente se fosse acima de 6 metros, bom estado fitossanitário e as árvores da bordadura foram desconsideradas.

Foram amostradas 3 árvores de *Hevea brasiliensis*, com 53 anos de idade e com diâmetros de aproximadamente 45 cm. Estes indivíduos foram amostrados baseados na classe de DAP de 45-50 cm. O abate das árvores foi feito com motosserra, obtendo-se toras de 6 metros, de onde foram retirados discos.

Foram utilizados três discos, um para cada indivíduo amostrado, todos retirados na altura equivalente a 50% do fuste (Figura 4).



**Figura 4** - Altura de retirada dos discos.

Todos os discos passaram por lixamento preliminar em lixadeira de bancada, com lixa de 40 e 80 grãos, para o nivelamento da superfície transversal, que apresentava marcas profundas do desdobro com motosserra.

### 3.3. Identificação macroscópica do lenho de reação: excentricidade da medula

Foram feitas duas marcações diametrais em todos os discos e o cruzamento entre estas marcações foi considerado o centro geométrico (MONTEIRO et al., 2010) e foi tomada a distância entre o centro geométrico e a medula, utilizando-se uma régua de precisão (Figura 5).



**Figura 5** - Determinação do deslocamento da medula.

Os valores de excentricidade da medula foram conhecidos a partir da seguinte fórmula (FERREIRA et al., 2008; MONTEIRO et al., 2010):

$$EXM = \frac{Lc}{dm} \times 100$$

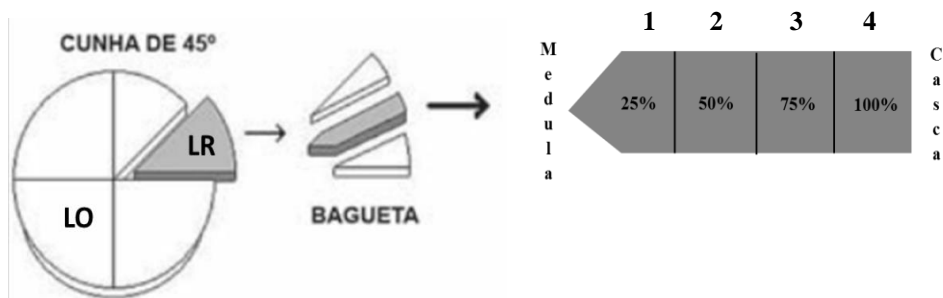
Onde:

Lc= distância entre o centro geométrico e a posição real da medula;

dm= diâmetro médio do disco

### 3.4. Obtenção dos corpos-de-prova

Dos discos foram retiradas amostras em forma de cunha do lenho de reação e do lenho oposto (Figura 6). De cada amostra foram cortadas baguetas que foram divididas em quatro regiões obedecendo o sentido radial de onde foram retirados corpos-de-prova para a realização das análises anatômicas e histoquímicas.



**Figura 6** - Obtenção das amostras/corpos-de-prova. Adaptado de Calonego et al. (2005).

### 3.5. Características anatômicas: análises qualitativas

#### 3.5.1. Microscopia óptica

A partir dos corpos-de-prova, foram obtidas seções do plano transversal (18  $\mu$ m de espessura) em micrótomo de deslize, e estas submetidos à coloração dupla com safranina (1%) + azul de astra (1%). A safranina cora de vermelho as estruturas lignificadas, enquanto o azul de astra cora em azul as estruturas celulósicas. Esta técnica de coloração foi utilizada para encontrar e confirmar a existência do lenho de reação devido à presença de fibras gelatinosas, caracterizadas por serem ricas em celulose (COUTAND et al., 2004).

Com estes cortes, foi realizada a caracterização anatômica do material seguindo as recomendações da IAWA (1989), na região de lenho oposto e de lenho de reação. Para tanto foram obtidas imagens digitais com auxílio de um sistema digital acoplado ao microscópio Olympus BX-5 e ao computador, utilizando o *software* TSVIEW®.

#### 3.5.2. Microscopia eletrônica de varredura (MEV)

Foi utilizado um MEV de bancada HITACHI TM3000 para obtenção de imagens em maior detalhe dos elementos anatômicos, com atenção especial para as fibras gelatinosas (Figura 7). Para a utilização deste equipamento não foi necessário nenhum tipo de preparo específico, como o revestimento metálico, visto que ele é dotado de um mecanismo de vácuo que permite a observação de materiais não-condutores com facilidade.



**Figura 7** - Microscópio eletrônico de varredura de bancada.

### **3.6. Características anatômicas: Análises quantitativas**

Com as lâminas produzidas, foram mensurados os diâmetros tangenciais de poros, onde foi observada sua variação no sentido radial no lenho de reação e lenho oposto, e seu comportamento em regiões com abundância de fibras gelatinosas comparado com as regiões onde havia predominância de fibras não-gelatinosas.

Também foram determinadas as proporções de elementos anatômicos e sua variação radial no lenho de reação e lenho oposto. Para isso, foi aplicada uma máscara de grid (malha) utilizando-se programa Image-Pro Plus®, cobrindo 204 pontos de cada imagem analisada. Foram marcados os pontos onde haviam vasos, raios, parênquima axial, fibras e fibras gelatinosas, e calculadas suas proporções em relação ao total de 204 pontos.

Para a determinação dos comprimentos de fibras, os corpos-de-prova foram transformados em finos palitos que foram dissociados em solução de ácido acético glacial + peróxido de hidrogênio (1:1), por cerca de 12 horas. Após a dissociação, as fibras foram coradas com safranina 1% para melhor visualização. Foram mensurados os comprimentos de 25 fibras não-gelatinosas e 25 fibras gelatinosas nos lenhos de reação e lenho oposto, para cada região radial.

### **3.7. Ângulo microfibrilar**

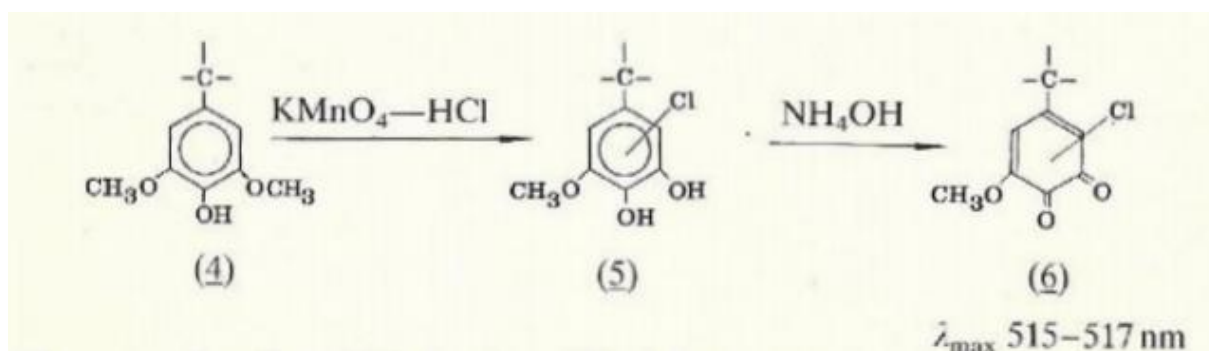
Foram obtidos cortes histológicos com espessura de 10  $\mu\text{m}$  do plano longitudinal tangencial, que foram imersos em solução 1:1 de peróxido de hidrogênio e ácido acético e posteriormente aquecidos para dissociação (80°C por aproximadamente 12 horas). Após este processo, o material foi lavado e as fibras individualizadas para a determinação do ângulo microfibrilar.

O ângulo microfibrilar foi medido com o auxílio de um microscópio de luz polarizada. Esse microscópio é dotado de uma mesa giratória graduada de 0° a 360°, onde as lâminas foram colocadas de maneira que as fibras ficassem na posição vertical e a passagem da luz não fosse interrompida. Em seguida, a mesa foi girada até que a fibra ficasse na posição de extinção de luz, anotando-se assim o ângulo apresentado. Foram mensurados ângulos de 25 fibras, nos dois tipos de lenho, para cada região radial.

### 3.8. Testes histoquímicos: reações de Mäule e Wiesner

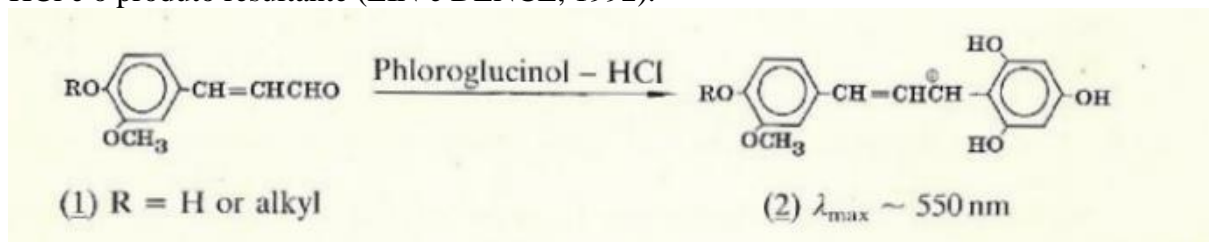
Foram realizados os testes histoquímicos de Mäule e Wiesner em cortes do plano transversal nas regiões de lenho de reação e lenho oposto, para verificar a composição da lignina.

No teste de Mäule, o tecido lignificado é tratado sequencialmente com permanganato de potássio (1%), ácido clorídrico (3%) e hidróxido de amônio concentrado (Figura 8). Promove coloração vermelho púrpura quando há presença de unidades siringílicas e marrom para unidades guaiacílicas (LIN e DENCE, 1992).



**Figura 8** - Reação de Mäule (LIN e DENCE, 1992).

O teste de Wiesner consiste em aplicar uma solução de floroglucinol, diluído em etanol, e ácido clorídrico concentrado (Figura 9). Promove uma coloração violeta-avermelhada imediatamente ao entrar em contato com a amostra de madeira, e evidencia as estruturas de coniferaldeído na lignina. As unidades coniferaldeído são responsáveis pela formação da cor baseada na similaridade da absorção do espectro visível da lignina tratada com floroglucinol-HCl e o produto resultante (LIN e DENCE, 1992).



**Figura 9** - Reação de floroglucinol-HCl ou reação de Wiesner (LIN e DENCE, 1992).

### 3.9. Microscopia de fluorescência

Para a microscopia de fluorescência, foram utilizadas seções transversais de amostras do lenho de reação e lenho oposto. Estas seções foram tratadas com solução de auramina (0,01%) por 15 segundos, e lavados em sequência com água destilada.

Após o tratamento com auramina, estas seções foram levadas ao microscópio de fluorescência, dotado de um cubo de excitação azul em 450-480 nm e filtro FITC (UMWB2) (BARROS e MIGUENS, 1998). Foram obtidas imagens com software de análises de imagem



digital para observar as regiões onde havia fluorescência, resultado da presença de lignina no material.

### 3.10. Análises dos dados quantitativos

Os diâmetros tangenciais de poros foram avaliados em duas situações distintas: 1- dados de lenho de reação (Dporos LR) x lenho oposto (Dporos LO); e 2- regiões com ausência (Dporos FN) x presença de fibras gelatinosas (Dporos FG). Esse procedimento foi adotado devido a presença de fibras gelatinosas tanto no lenho de reação, como no lenho oposto, a fim de verificar se a presença de fibras gelatinosas influencia no diâmetro dos poros. Foi realizada a estatística descritiva, teste de normalidade e teste T, para testar a diferença entre as médias dos grupos.

Os comprimentos das fibras foram divididos em quatro grupos que foram comparados entre si: fibras gelatinosas no lenho de reação (FGLR), fibras gelatinosas no lenho oposto (FGLO), fibras não-gelatinosas no lenho de reação (FNLR) e fibras não-gelatinosas no lenho oposto (FNLO). Foi realizada a estatística descritiva, teste de normalidade e ANOVA, seguida de teste de Tukey para testar a diferença entre as médias dos grupos.

Para todas as variáveis observadas, foram plotados gráficos em função da região radial, a fim de observar seus comportamentos no sentido medula-casca. As proporções de elementos celulares foram avaliadas apenas graficamente e os ângulos microfibrilares foram avaliados graficamente e por meio de estatística descritiva. Adicionalmente foi construída uma matriz de correlação entre as variáveis e, a partir disso, construído um gráfico para facilitar a interpretação das correlações obtidas.

## 4. RESULTADOS

### 4.1. Identificação macroscópica do lenho de reação nos discos de seringueira

Na tabela 1 estão apresentados os valores de excentricidade da medula, que é o seu deslocamento em relação ao centro geométrico do disco. A árvore 2 foi a que apresentou maior porcentagem de desvio, lembrando que estes valores são referentes à discos retirados do meio do fuste, onde há maior risco de sofrer curvaturas e conseqüente tortuosidade. Discos da base podem apresentar valores menores.

**Tabela 1** - Diâmetro médio e excentricidade da medula.

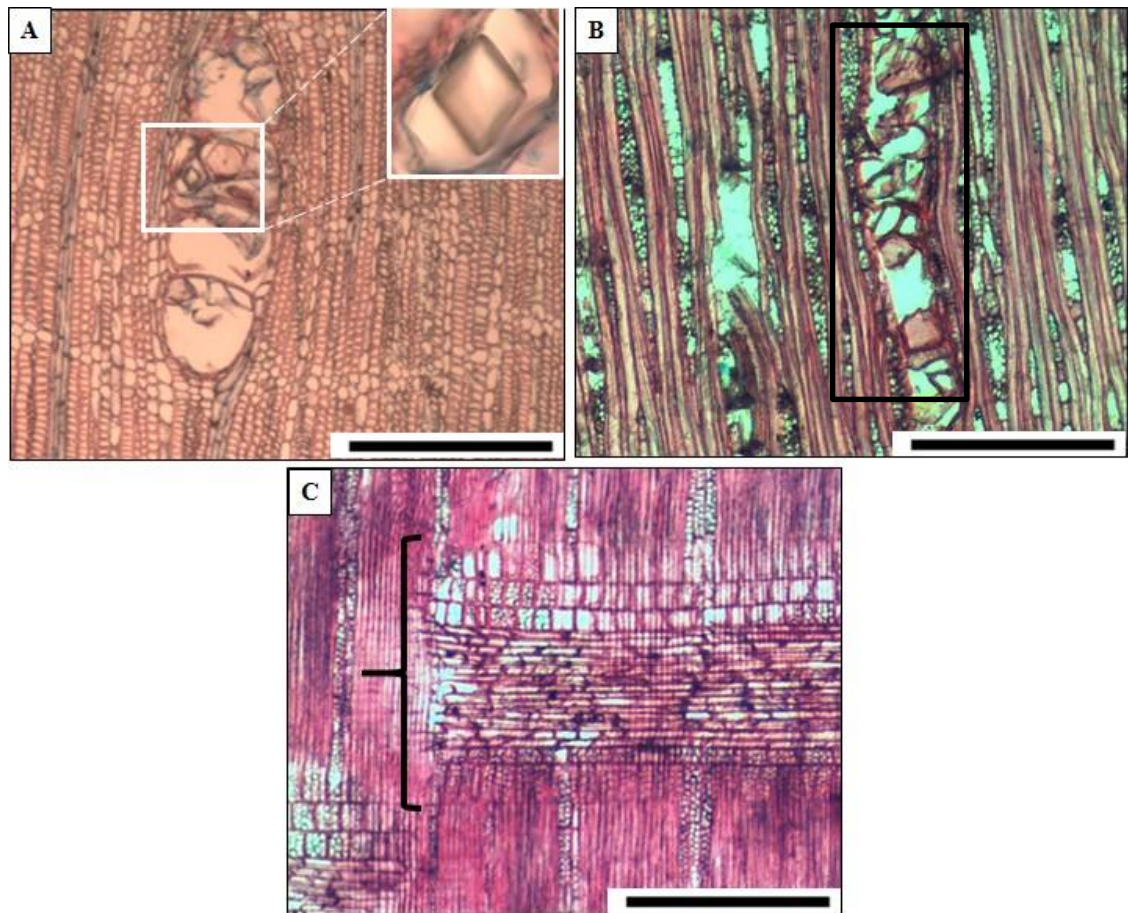
Árvore	Diâmetro médio (cm)	EXM (%)
A1	33,70	2,37
A2	33,20	10,24
A3	36,10	9,14
	<i>Média</i>	<i>9,12</i>

### 4.2. Características anatômicas: Análises qualitativas

De maneira geral foram observadas as seguintes características anatômicas:

- Anéis de crescimento indistintos;

- Vasos com arranjo radial, solitários ou em grupos de 2 ou mais elementos, seção circular oval, diâmetro tangencial em média de 171,1  $\mu\text{m}$  para LR e 164,7  $\mu\text{m}$  para LO, placa de perfuração simples; pontuações intervasculares pequenas, alternas; pontuações raio-vasculares aparentemente simples; tilos presentes com cristais prismáticos (Figura 10A), ocasionalmente esclerificados;
- Fibras gelatinosas e não-gelatinosas, com pontuações diminutas, com comprimento médio de 1304  $\mu\text{m}$  pra LR e 1217  $\mu\text{m}$  para LO;
- Parênquima axial em linhas tangenciais formando retículos com os raios, e parênquima paratraqueal com séries de até 8 células; presença de cristais prismáticos em câmara;
- Raios unisseriados e multisseriados; heterogêneo, com células do corpo do raio procumbentes com até 2 camadas de células marginais quadradas e eretas (Figura 10C); raios fusionados (pouco frequente); presença de cristais prismáticos;
- Cristais prismáticos presentes em células de parênquima axial e radial, e em tilos.



**Figura 10** - Seção transversal, longitudinal tangenciais e radial de *Hevea brasiliensis*. A: vasos agrupados com 4 elementos e tilos contendo cristal prismático; B: Elemento de vaso obstruído por tilos em corte tangencial; C: raios heterogêneos. Barras: 500 $\mu\text{m}$ .

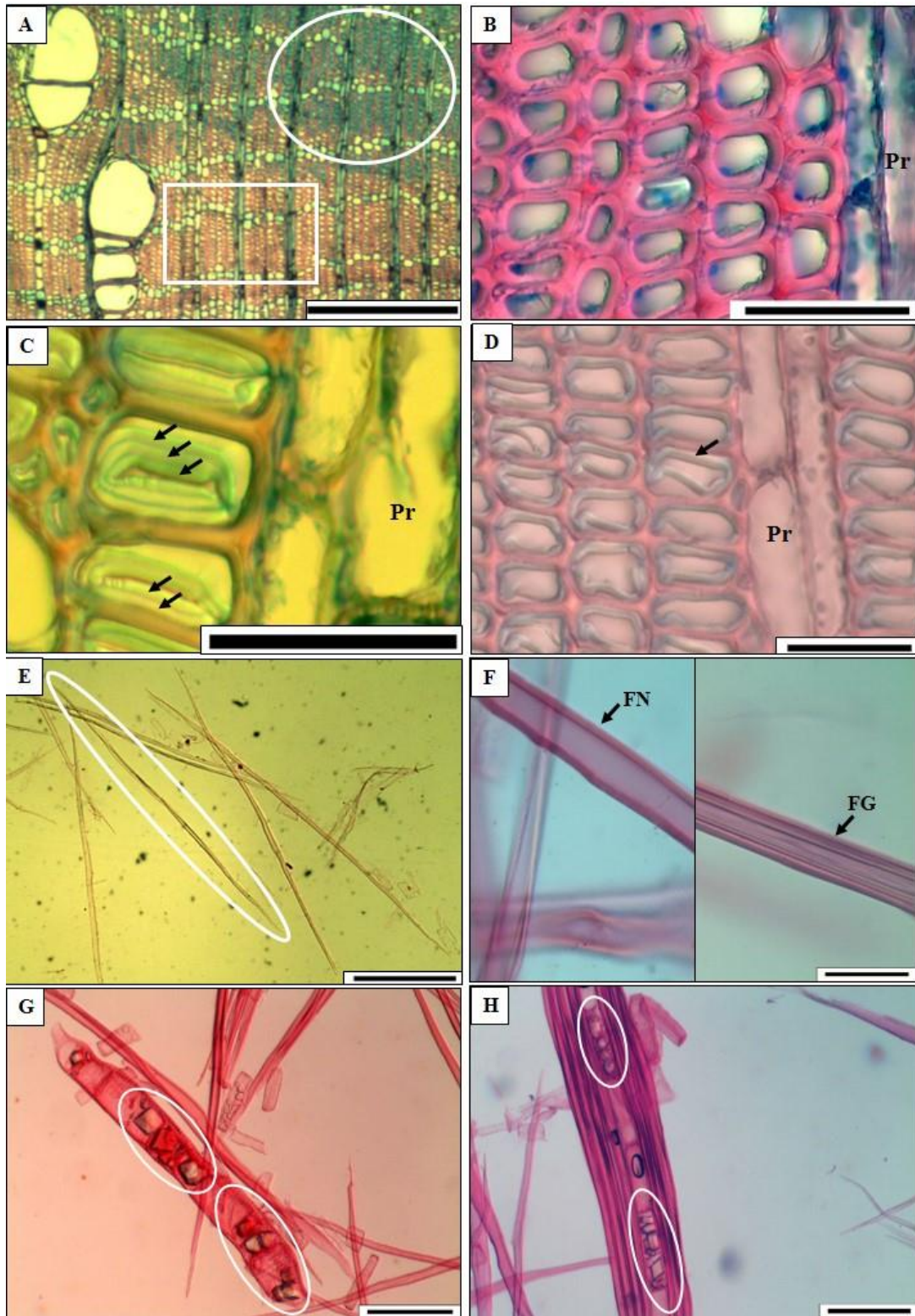
Foi observada a presença de fibras gelatinosas tanto na região de tensão, quanto na região oposta. Elas ocorrem de maneira abundante, podendo substituir todas as fibras não-gelatinosas em uma dada região, e em algumas regiões sua presença é escassa (Figura 11A).

Da mesma maneira, também foram observadas fibras gelatinosas com suas camadas interiores desde muito espessas (Figura 11C) à muito finas (Figura 11D), e podem se desprender da camada S<sub>2</sub>. Algumas fibras apresentam parede gelatinosa com duas ou três camadas ou lamelas, preenchendo quase totalmente o lume da fibra (Figura 11C).

No material dissociado, nos dois tipos de lenho, as fibras gelatinosas são facilmente reconhecidas mesmo no menor aumento, pois sua coloração fica mais escura devido à presença da camada gelatinosa em seu interior (Figura 11E). Sob lente de magnitude 40x é possível visualizar nitidamente o preenchimento da fibra pela camada gelatinosa (Figura 10F).

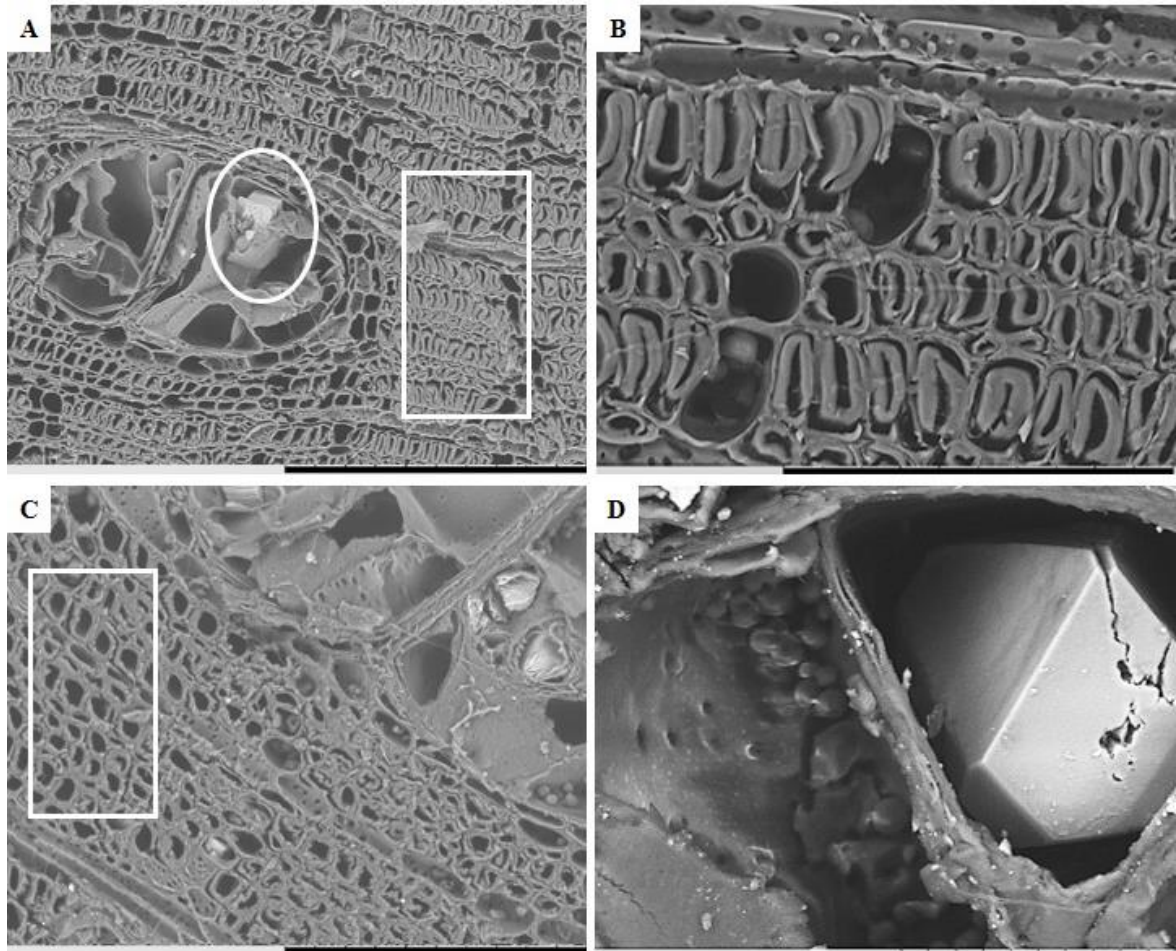
É possível visualizar os vasos obstruídos por tilos com paredes finas ou paredes espessas (ver Figura 20A, pág. 25), muitas vezes contendo cristais prismáticos (ou romboédricos) (Figura 11G). Estes cristais são de natureza química desconhecida, porém é possível que sejam de oxalato de cálcio, que é a forma mais comum. Os cristais também são visualizados nas células de parênquima axial (Figura 11H).

Nas imagens obtidas com o MEV, é possível observar algumas características com melhor detalhe. A presença de cristais dentro dos tilos é observada tanto no lenho de reação quanto no lenho oposto (Figura 12A e D). São observadas também as paredes das fibras e suas diferenças visuais de espessura da parede celular entre as fibras não-gelatinosas e gelatinosas (Figuras 11B e 11C). Apesar de não ter sido mensurada, é possível perceber que há uma perda de espessura na camada S<sub>2</sub> quando a camada G está presente na fibra.



**Figura 11** - Seções transversais de *Hevea brasiliensis* e material dissociado. **A**: Região com fibras gelatinosas (elipse) e região com fibras não-gelatinosas (retângulo). **B**: Fibras não-gelatinosa. **C** e **D**: Tipos de camada gelatinosa encontradas, mais espessa - por vezes com duas ou três lamelas (setas) - e camada mais fina e simples, respectivamente. **E**: Fibra gelatinosa individualizada. **F**: Detalhe do interior de uma fibra normal e de uma fibra gelatinosa. **G**: Elemento de vaso obstruído por células de parênquima e cristais. **H**: Cristais em parênquima axial. **Barras**: A e E= 500µm; B, C, D e F= 50µm; G e H= 100µm. **Pr**: Parênquima radial



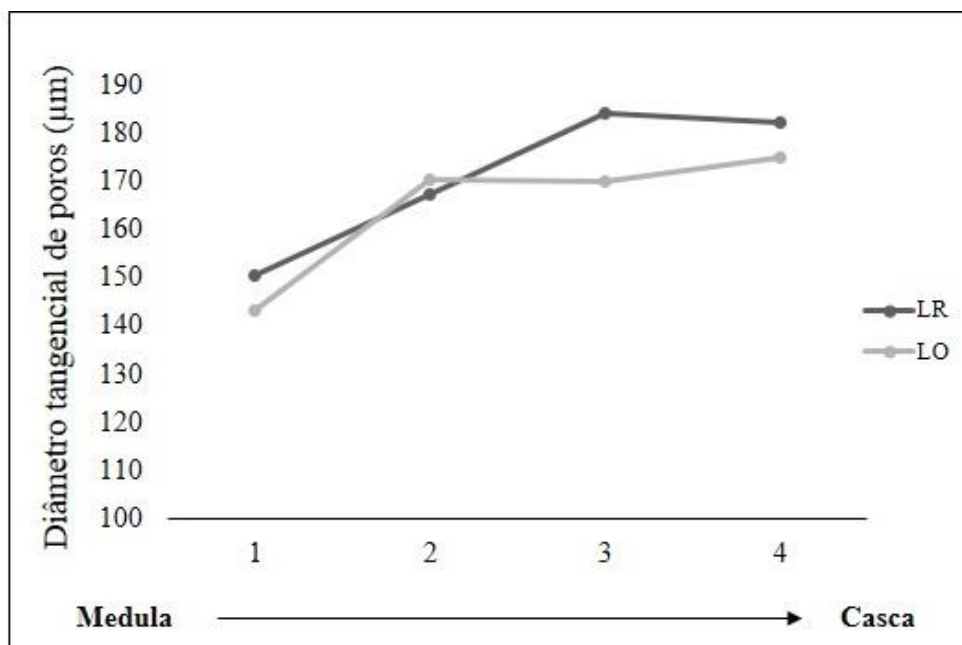


**Figura 12** - Imagens do MEV. Em A temos vaso com tilos contendo cristal prismático (círculo) e fibras gelatinosas ao redor (retângulo); em B temos fibras gelatinosas; em C temos fibras não-gelatinosas; em D, detalhe de cristal prismático em elemento de vaso. **Barras:** A e C = 300 $\mu$ m; B= 100 $\mu$ m e D = 50 $\mu$ m.

### 4.3. Características anatômicas: análises quantitativas

#### 4.3.1. Diâmetro tangencial de poros

Esta variável demonstrou estar relacionada com a distância radial e é possível ver que apresenta uma tendência crescente no sentido medula-casca (Figura 13). Os valores para o lenho de reação são maiores que os valores para o lenho oposto em toda a extensão do raio (Tabela 2), com significância estatística pelo Teste t de Student, invertendo-se apenas na região 2 do raio.



**Figura 13** - Variação radial dos diâmetros de poros ( $\mu\text{m}$ ) no lenho oposto e lenho de reação. LR: lenho de reação; LO: lenho oposto.

Na tabela 2 são apresentados os diâmetros referentes às duas situações (DporosLR x DporosLO e DporosFN x DporosFG) conforme descrito em Material e Métodos. Na primeira situação, quando comparados os diâmetros de poros no lenho de reação e no lenho oposto, observamos que o primeiro apresentou média maior que o segundo. Na segunda situação, onde foram comparados os diâmetros de poros em regiões com fibras gelatinosas e regiões com poucas ou sem fibras gelatinosas, foi observado que os diâmetros foram maiores no segundo caso.

**Tabela 2** – Estatísticas para os diâmetros tangenciais de poros. Valores seguidos de (\*) são significativos à  $\alpha=0,05$ .

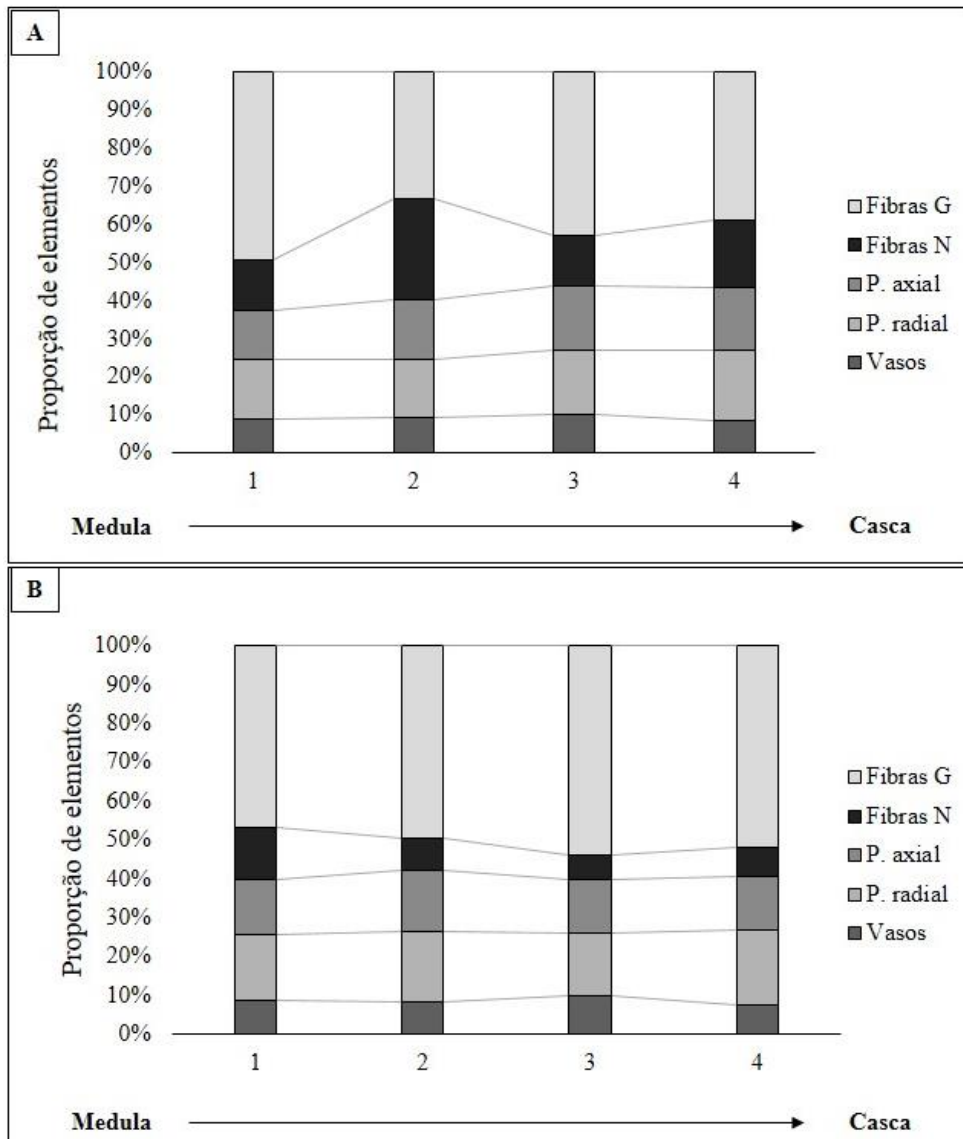
Grupos	Mínimo ( $\mu\text{m}$ )	Máximo ( $\mu\text{m}$ )	Média $\pm$ Desvio padrão ( $\mu\text{m}$ )	C.V.	Teste t p
<b>Dporos LR</b>	91,2	267,4	171,1 $\pm$ 38,16	22.31%	0,0335*
<b>Dporos LO</b>	79,6	269,8	164,7 $\pm$ 35,03	21.27%	-
<b>Dporos (FN)</b>	100,5	274,5	175,5 $\pm$ 38,95	22.19%	0,0435*
<b>Dporos (FG)</b>	85,05	267,4	169,0 $\pm$ 35,02	20.72%	-

Dporos LR = diâmetro de poros no lenho de reação; Dporos LO= diâmetro de poros no lenho oposto; Dporos (FN) = diâmetro de poros + fibras não-gelatinosas; Dporos (FG) = diâmetro de poros + fibras gelatinosas.

### 4.3.2. Proporção de elementos celulares

De maneira geral, as fibras gelatinosas foram os elementos celulares que apresentaram maiores proporções em todas as regiões radiais, tanto no lado oposto quanto no lado da reação (Figura 14). Curiosamente, o lenho oposto apresentou maior proporção destes elementos, quando comparado com o lenho de reação, e tendência crescente no sentido medula-câmbio. Já no lenho de reação a tendência foi decrescente.

Os demais elementos, parênquima axial, parênquima radial e vasos não mostraram diferenças visíveis no lenho de reação e lenho oposto, bem como mantiveram suas proporções no sentido radial.

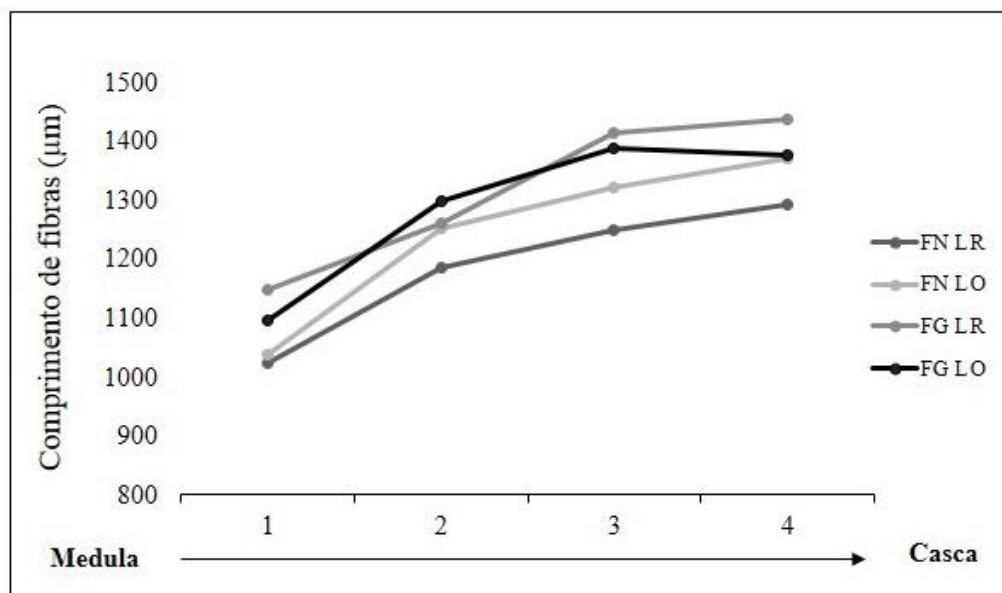


**Figura 14** - Variação radial das proporções de elementos anatômicos no lenho oposto e lenho de reação. A: lenho de reação; B: lenho oposto; Fibras G: fibras gelatinosas; Fibras N: fibras não-gelatinosas; P. axial: parênquima axial; P. radial: parênquima radial.

### 4.3.3. Comprimento de fibras

Dada a existência de fibras gelatinosas também no lenho oposto, estas foram divididas em grupos para facilitar as análises. As fibras, tanto as não-gelatinosas quanto as gelatinosas apresentaram variação radial, sendo menores nas proximidades da medula e aumentando de tamanho na região próxima da casca nos dois tipos de lenho (Figura 15).

Entretanto, as fibras gelatinosas, tanto do lenho de reação quanto do lenho oposto, se mostraram maiores que as fibras não-gelatinosas nas duas situações, sendo a fibra gelatinosa do lenho de reação sempre mais longas, exceto na posição 2 do raio.



**Figura 15** - Variação radial dos comprimentos de fibras gelatinosas e fibras não-gelatinosa no lenho oposto e lenho de reação. **FN LO**: fibra não-gelatinosa no lenho oposto; **FG LO**: fibra gelatinosa no lenho oposto; **FN LR**: fibra não-gelatinosa no lenho de reação; **FG LO**: fibra gelatinosa no lenho de reação.

Quando analisados os grupos de fibras, pode-se observar melhor as diferenças nos comprimentos. É possível observar que, de fato, as fibras gelatinosas no lado da reação são maiores que os outros grupos de fibras. Entretanto, na posição dois do raio, as fibras gelatinosas do lenho de reação apresentaram média parecida com a média das fibras não-gelatinosas, enquanto as fibras gelatinosas do lenho oposto as superaram.

Apenas não houve diferença estatística entre FN LO x FG LO e FG LO x FG LR.

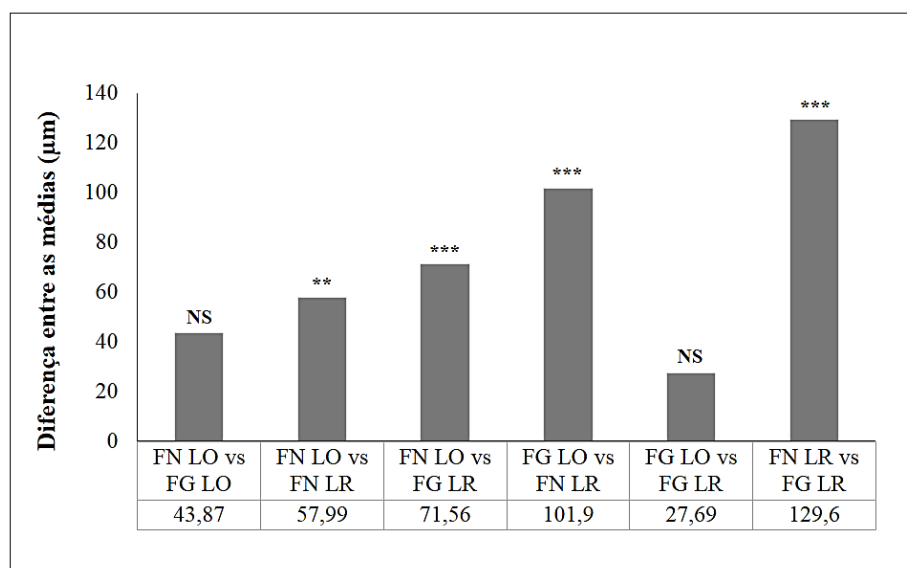
**Tabela 3** - Estatísticas para os comprimentos de fibra.

Grupos	Mínimo (µm)	Máximo (µm)	Média ± Desvio padrão (µm)	C.V %
FN LO	656,8	1984	1246 ± 221,6	18
FG LO	722,8	1766	1290 ± 198,1	15
FN LR	722,5	1791	1188 ± 209,7	18
FG LR	777,2	1937	1318 ± 216,8	16



**Tabela 4** - Análise de variância para os comprimentos de fibra. Valores seguidos de (\*) são significativos à  $\alpha=0,05$ .

Fonte	SQ	gl	MQ	F	P	F crítico
Grupos	2865330	3	955110,11	21,31*	1,90E-13*	2,61
Resíduo	5,3E+07	1193	44827,62	-	-	-
Total	5,6E+07	1196	-	-	-	-

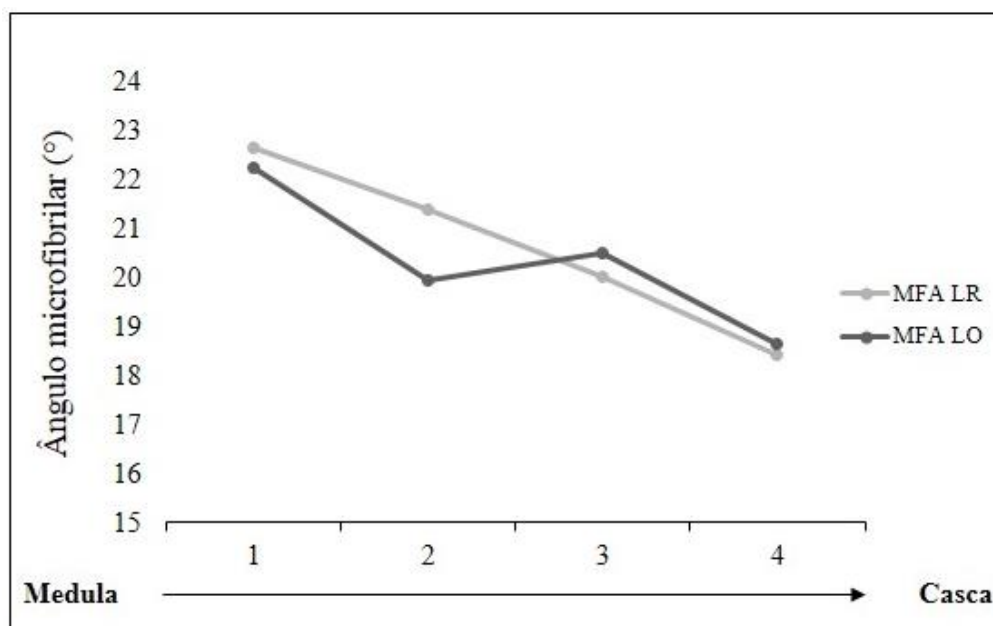


**Figura 16** - Resultado do Teste de Tukey para as médias dos comprimentos de fibra. NS= não significativo; (\*\*) = significativo à  $\alpha=0,01$ ; (\*\*\*) = significativo à  $\alpha=0,001$ . **FN LO**: fibra normal no lenho oposto; **FN LR**: fibra normal no lenho de reação; **FG LO**: fibra gelatinosa no lenho oposto; **FG LR**: fibra gelatinosa no lenho de reação.

#### 4.4. Ângulo microfibrilar

Na figura 17 é demonstrada a variação radial do ângulo microfibrilar no lenho de reação e lenho oposto. De maneira geral, os valores apresentaram uma tendência a decrescer à medida que se aproximam da casca. Esta tendência é comum para o ângulo microfibrilar e costuma apresentar uma correlação forte negativa com a distância radial, como já bastante discutido na literatura.

Não houve diferença entre as médias do lenho de reação e lenho oposto, sendo estas estatisticamente iguais, e distanciando-se apenas na posição dois do raio, onde a média do lenho de reação é maior.



**Figura 17** - Variação radial do ângulo microfibrilar no lenho oposto e lenho de reação. A= Lenho Oposto; B= Lenho de Reação. **MFA LR**: Ângulo microfibrilar do lenho de reação; **MFA LO**: Ângulo microfibrilar do lenho oposto.

**Tabela 5** - Estatísticas para os valores de ângulo microfibrilar.

Grupo	Mínimo (°)	Máximo (°)	Média ± Desvio padrão (°)	C. V.
MFA LR	10	34	20,62 ± 4,65	22,53%
MFA LO	12	37	20,33 ± 4,41	21,69%

#### 4.5. Correlações entre as variáveis analisadas

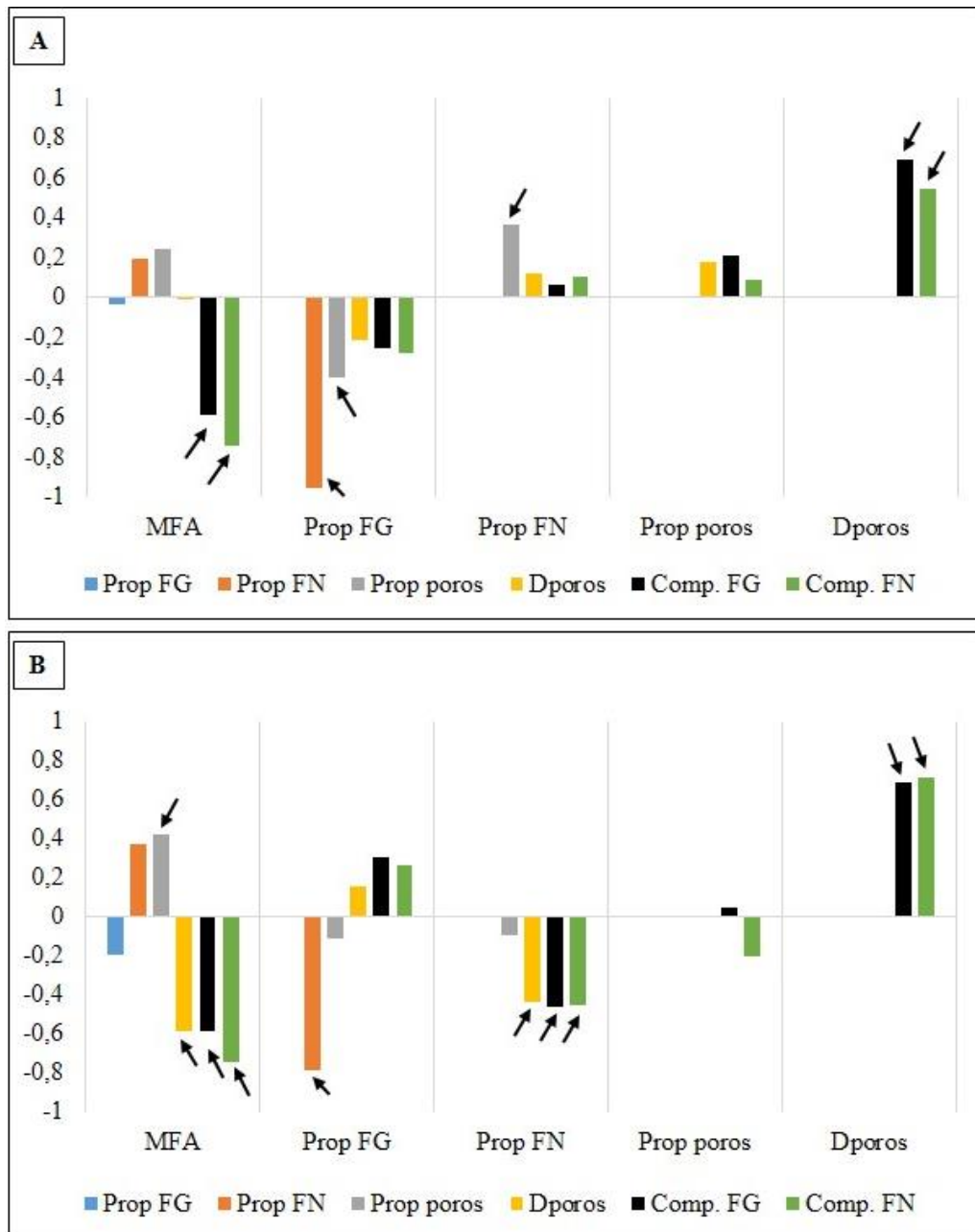
De maneira geral, as variáveis quantitativas apresentaram relações entre si (Figura 18), mas foram consideradas apenas as correlações que fossem no mínimo moderadas ( $\rho \geq 0,4$ ).

Nas figuras 18A e 18B, temos as principais correlações entre as variáveis no lenho de reação e lenho oposto, respectivamente. O ângulo microfibrilar apresentou correlação negativa com os comprimentos de fibra normal e fibra gelatinosa, nos dois tipos de lenho. Já no lenho oposto, também apresentou correlação negativa com o diâmetro de poros e positiva com a proporção de poros. A proporção de fibras gelatinosas mostrou correlação negativa com a proporção e diâmetro de poros no lenho de reação. Já a proporção de fibras não-gelatinosa se correlaciona positivamente com o diâmetro de poros e diâmetro de poros, por sua vez, apresenta correlação positiva com os comprimentos de fibras.

O ângulo microfibrilar se relacionou positivamente com o diâmetro tangencial de poros no lenho oposto. A proporção de fibras não-gelatinosas teve correlação negativa com o diâmetro de poros e comprimento dos dois tipos de fibras. Já o diâmetro de poros teve correlação positiva com os comprimentos de fibras nos dois tipos de lenho – maior com as fibras gelatinosas no lenho de reação.

A proporção de fibras não-gelatinosas está relacionada positivamente com a proporção e diâmetro de poros, e os comprimentos de fibra, sendo que com as três últimas as correlações

são fracas. A proporção de poros está relacionada negativamente com o comprimento de fibras não-gelatinosas, e o diâmetro está correlacionado positivamente com os comprimentos de fibra, assim como no lenho de reação.

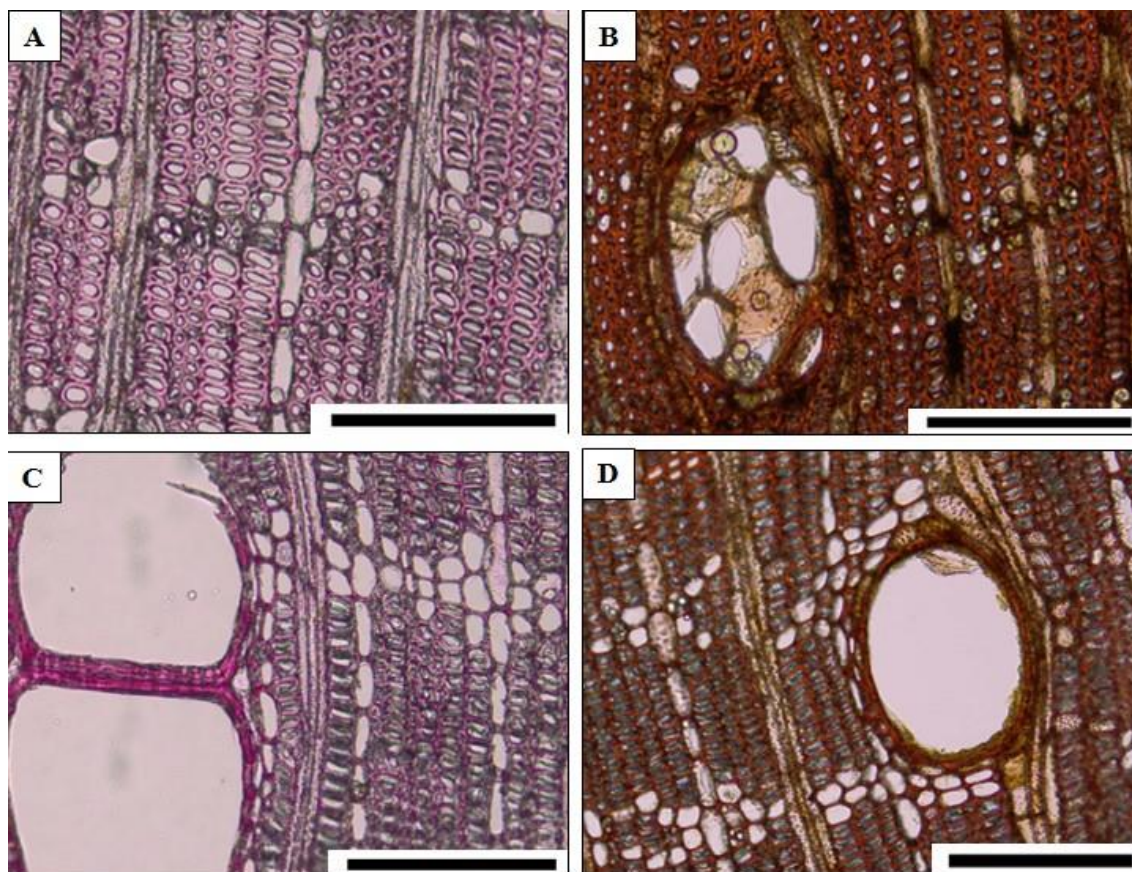


**Figura 18** - Correlações de Pearson entre as variáveis estudadas no lenho de reação e lenho oposto. **A=** Lenho de reação, **B=** lenho oposto. **MFA**: ângulo microfibrilar; **Prop FN**: proporção de fibras não-gelatinosas; **Prop FG**: proporção de fibras gelatinosas; **Dporos**: diâmetro tangencial de poros; **Prop poros**: proporção de poros; **Comp FG**: comprimento de fibras gelatinosas; **Comp FN**: comprimento de fibras não-gelatinosas.

#### 4.6. Testes histoquímicos: reações de Wiesner e Mäule

Na figura 19 são mostradas as reações positivas para lignina nos lenhos de reação e oposto, pelos testes de Wiesner e Mäule. No teste de Wiesner, as paredes das fibras e dos vasos reagiram, mostrando que há presença de lignina nos dois tipos de lenho. A camada gelatinosa, no entanto, não reage, evidenciando sua natureza celulósica (Figuras 19A e 19C).

No teste de Mäule, não houve muita diferença na coloração entre os dois tipos de lenho que apresentaram coloração marrom. Essa reação caracteriza a presença de unidades guaiacil na lignina (Figuras 19 B e 19D).

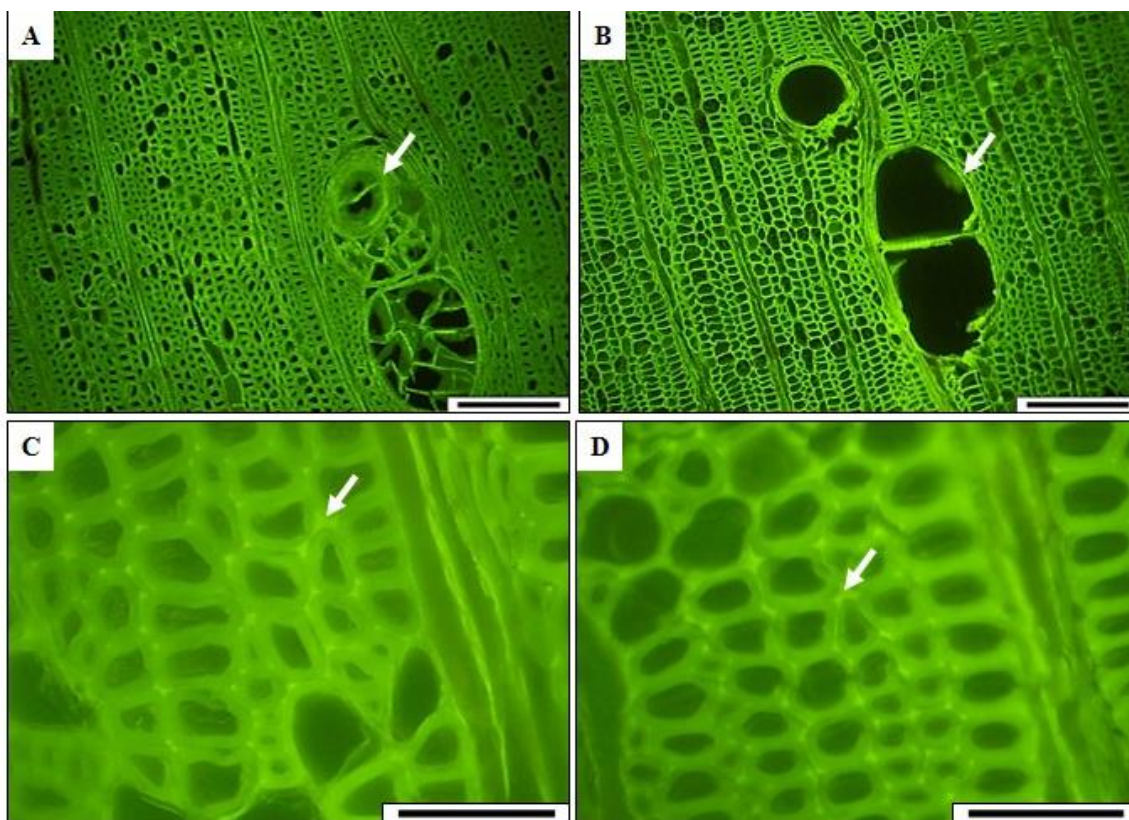


**Figura 19** - Imagens dos testes de Wiesner (A e C) e Mäule (B e D). Em A e B, temos imagens do lenho de reação e em C e D, para o lenho oposto. Em A, a parede do vaso mostrando cor mais intensa que as paredes das fibras. Em B, coloração marrom-avermelhada no lenho de reação. Em D, predomínio da coloração marrom no lenho oposto. Barras = 200 $\mu$ m.

#### 4.7. Microscopia de fluorescência

O lenho de reação apresentou menos fluorescência que o lenho oposto, principalmente na parede dos vasos e fibras próximas a eles. A lamela média, por sua vez, apresentou intensa fluorescência nos dois tipos de lenho, sendo os cantos celulares os mais destacados. Isto indica que o processo de lignificação se iniciou de fora para dentro da célula, partindo dos cantos celulares. A camada gelatinosa apresenta fluorescência quase imperceptível por ser composta por celulose em quase sua totalidade.





**Figura 20** - Imagens de microscopia de fluorescência em seções transversais de lenho de reação (A e C) e lenho oposto (B e D) em *Hevea brasiliensis*. Nota-se fluorescência menos intensa no lenho de reação quando comparada com o lenho oposto (A e B). **A:** Tilo com parede espessa; **B:** fluorescência mais intensa nas paredes dos vasos. **C e D:** fluorescência mais intensa na lamela média, com destaque para os cantos celulares (seta). A camada gelatinosa no interior das fibras são pouco percebidas, não evidenciando a presença de lignina neste local. **Barras:** A e B = 200 $\mu$ m e C e D = 50 $\mu$ m.

## 5. DISCUSSÃO

O deslocamento ou excentricidade da medula está associado ao maior desenvolvimento de uma região da tora, que nas folhosas é a parte superior da inclinação da árvore, em detrimento da outra. Isto sugere a presença de lenho de reação nos indivíduos de *Hevea brasiliensis* analisados.

A presença de medula excêntrica pode ocorrer em árvores que cresceram em terrenos acidentados, bem como as crescidas em terrenos planos (FERREIRA et al., 2008), e ainda nas que estão aparentemente eretas (CÔTÉ et al., 1969). A excentricidade da medula pode ser influenciada pela ação de ventos e pelo fototropismo (FERREIRA et al., 2008). A incidência de lenho de tensão, no entanto, é variável, bem como sua ocorrência e propriedades. Há casos de lenho de tensão formado na parte inferior da inclinação e também em árvores não inclinadas CÔTÉ et al. (1969). Este último caso se aplica a estes indivíduos de *Hevea*, que apresentaram fibras gelatinosas também no lado oposto, que seria justamente a região abaixo da inclinação, e eram aparentemente eretas.

É comum a associação da formação do lenho de tensão com o crescimento excêntrico do tronco e o aumento da largura dos anéis de crescimento no lado tensionado, e este lenho pode

ocorrer aglomerado ou em bandas concêntricas abrangendo vários anéis de crescimento (LEHRINGER et al., 2009). Entretanto, operações de condução do plantio não parecem influenciar o deslocamento da medula. Em estudo com *Eucalyptus grandis*, Lima et al. (2007) observaram que o desbaste e a adubação do plantio não influenciaram significativamente na excentricidade da medula, bem como não houve variação segundo as classes de diâmetros e altura da amostragem.

Alguns estudos se dedicam a entender as causas do crescimento radial excêntrico. Este acontecimento tem se mostrado associado à distribuição de hormônios de crescimento no tronco, porém tem se obtido sucesso apenas em estudos com aplicação exógena destes hormônios. Em experimento com a aplicação de giberelina artificial, Funada et al. (2008) observaram crescimento radial excêntrico na região onde foi aplicado o hormônio em todos os casos avaliados, em situação de ausência de inclinação. Foi visto ainda que as fibras no lado onde foi aplicado o hormônio tinham características anatômicas e histoquímicas similares às fibras gelatinosas no lenho de tensão comumente formado na parte superior de troncos inclinados.

Outro hormônio comumente associado ao desenvolvimento do lenho de reação é a auxina. Alguns experimentos sugerem a formação de fibras gelatinosas devido a diferenças na distribuição deste hormônio no ramo inclinado, sendo a região da formação de lenho de tensão em déficit de auxina (CHERNOVA e GORSHKOVA, 2006). Entretanto, Lev-Yadun (2010) chama atenção à possibilidade dos ferimentos associados à aplicação de hormônios nestes experimentos terem influências nos resultados.

No estudo de Silpi et al. (2006) foi visto que o crescimento radial da seringueira é afetado pelo clima em indivíduos que não sofreram extração de látex, enquanto que o mesmo não ocorreu em árvores que foram extraídas. A presença do painel de sangria afetou o crescimento do raio, reduzindo significativamente sua taxa de crescimento. Thomas et al. (1995) observaram aumento na atividade cambial no processo de regeneração da casca após injúria causada pelo painel. A drenagem do látex geralmente diminui o crescimento da planta pois a regeneração do látex consome carboidratos que poderiam ser utilizados para o crescimento (KOZLOWSKI e PALLARDY, 1997). A regeneração do látex entre as drenagens depende do influxo de carboidratos, primariamente a sucrose, do tubos de seiva do floema condutor (EVERT, 2006).

Sendo a formação do lenho de reação um resultado de estresse devido à causas externas, juntamente com o desequilíbrio do balanço hormonal no tronco, pode-se inferir que indivíduos de *Hevea brasiliensis* podem desenvolver lenho de reação em razão de possíveis injúrias cambiais durante o processo de extração do látex. Mas não pode-se deixar de considerar que os indivíduos aqui avaliados apresentaram fibras gelatinosas também no lenho oposto. Pelozzi (2012) observou, em indivíduos provenientes do mesmo plantio, a presença de fibras gelatinosas em todas as posições cardiais do disco. Isto significa que a presença de fibras gelatinosas não está restrita à região excêntrica, dita região de tensão. Este comportamento contraria o que é visto convencionalmente em outros trabalhos com lenho de reação.

No presente trabalho, foi observada a presença de fibras com camadas gelatinosas pouco espessas e, as vezes, incompletas, bem como camadas muito espessas e com até três lamelas, ou ainda quase que preenchendo o lume da fibra. Já havia sido reportado que a fibra gelatinosa pode apresentar estrutura lamelar, assim como as camadas da parede secundária (CÔTÉ, 1969).

A variação na espessura da parede pode estar relacionada com a duração do estímulo para a produção de madeira de tração e para o estágio de diferenciação das células. Considera-se ainda que a camada gelatinosa seria totalmente livre de lignina, sugerindo uma forma de celulose pura (WARDROP e DADSWELL, 1948). A camada gelatinosa surge após o crescimento da célula e após a formação das primeiras camadas da parede secundária, requerendo tempo maior de formação devido sua estrutura volumosa (CHERNOVA e GORSHKOVA, 2006).

Outra característica aqui observada, foi a pouca coesão da camada gelatinosa com a camada S<sub>2</sub> da parede celular. Segundo Clair et al. (2005), ela pode se desprender facilmente da camada S<sub>2</sub> durante o corte com micrótomo, o que não acontece com outras camadas da parede. Uma explicação seria a própria composição da camada gelatinosa. Por ser composta quase exclusivamente por celulose, as microfibrilas são menos unidas do que nas camadas S<sub>1</sub> e S<sub>2</sub>, onde são envolvidas por hemiceluloses e lignina (CÔTÉ, 1969).

Há casos em que a espessura da camada S<sub>2</sub> no lado oposto é maior quando comparada com o lenho normal. Isso pode estar associado com a velocidade de diferenciação da fibra, na deposição da parede durante o crescimento excêntrico. Este processo pode ser mais lento no lenho oposto pois ele receberia menos estímulo hormonal responsável pela diferenciação celular (PRAMOD et al., 2013). A camada gelatinosa seria parte do processo regular de síntese da parede celular e não um produto da biossíntese após do fim das atividades básicas da parede celular (LEHRINGER et al., 2009).

Coté (1969) afirmava que questões acerca da ultraestrutura da camada gelatinosa ainda estavam em aberto. Hoje, muitas descobertas foram feitas mas ainda existem muitas questões a serem respondidas, principalmente sobre sua origem, formação e consequências de sua presença no lenho.

A presença de fibras gelatinosas geralmente está associada com o desenvolvimento do lenho de tração em decorrência de estresse mecânico devido à inclinações do tronco, e assim sua função seria tentar reestabelecer a sua posição original. Mas houve um caso em que as fibras gelatinosas foram relacionadas com a reserva de água devido à hidrofília da celulose, como em indivíduos de *Copaifera lagsdorffii* coletados no cerradão (MARCATI et al., 2001). Os autores acreditam, baseados em informações da literatura, que as fibras gelatinosas tiveram função de armazenamento de água e não estavam associados ao lenho de tração, pois os indivíduos estudados apresentavam fuste reto, e pelo fato do cerradão ter menos retenção de água que na floresta. Entretanto, informações sobre a excentricidade da medula não foram reportadas neste referido caso.

Ao analisar os grupos de diâmetros tangenciais de poros, foram observados poros de menor diâmetro nas regiões que continham grandes quantidades de fibras gelatinosas, independente da região do lenho, e também nos diâmetros no lado da reação. Suas proporções, no entanto, não variaram expressivamente, tanto no sentido radial quanto nos dois tipos de lenho estudados.

A redução do diâmetro dos vasos é uma forma de proteger estes elementos da cavitação e fornecer suporte mecânico para a planta, e também é uma característica comum no lenho de tensão (DICKINSON, 2000). Estas duas últimas podem estar relacionadas se pensarmos na necessidade de suporte mecânico associado ao próprio conceito de lenho de reação. Além das necessidades fisiológicas da planta, alterações nas dimensões, número e disposição dos vasos refletem no aspecto tecnológico do material madeira, como na permeabilidade e alterações no processo de secagem (TOMAZELLO FILHO, 1987).

Foi frequente a presença de poros com tilos, alguns com paredes espessas e/ou contendo cristais em seu interior. A formação de tilos se dá no processo de formação do cerne, quando ocorre o preenchimento também de células com materiais provenientes de processos metabólicos, como óleos e resinas, remanescentes nas células dos raios na região intermediária entre o cerne e o alburno (ALBUQUERQUE e LATORRACA, 2000).

A ocorrência de tilos pode alterar a permeabilidade da madeira, dificultando a aplicação de adesivos (ALBUQUERQUE e LATORRACA, 2000), porém podem dificultar a mobilidade de hifas e, conseqüentemente, o desenvolvimento de fungos (SOUZA et al., 2010).

A constante presença de cristais nesses indivíduos de seringueira foi um fato que chamou atenção, principalmente por estarem presentes principalmente nos tilos, e estes muitas vezes com paredes espessas. Evert (2006) explica que tilos podem desenvolver paredes secundárias e

é frequente células de parênquima contendo cristais apresentarem paredes com espessamento secundário, e que podem formar câmaras ou septos, com cada câmara contendo um único cristal. A lignificação de paredes celulares também pode ocorrer em resposta à injúrias e infecções (DICKINSON, 2000).

Apesar de não ter sido realizado teste para se determinar a natureza química destes cristais, seu formato se assemelha ao formato dos cristais de oxalato de cálcio. Na descrição anatômica de *Hevea brasiliensis* realizada por Richter e Dallwitz (2000) são mencionados cristais prismáticos apenas nos raios e parênquima axial. Os cristais são componentes inorgânicos, podendo ser de oxalato de cálcio, potássio ou de sílica. Suas proporções podem ser influenciadas pelas condições do ambiente onde a árvore se desenvolveu (GOULART et al., 2012).

Dentre as funções atribuídas à presença de cristais de oxalato de cálcio, estão a regulação de cálcio, em resposta à mudanças na concentração deste elemento no ambiente (Dickinson, 2000; NAKATA, 2003; EVERT, 2006; HE et al., 2013); suas quantidades podem aumentar quando a planta sofre ferimentos e herbivoria; e sua presença também pode estar associada à desintoxicação de metais pesados (NAKATA, 2003; EVERT, 2006; HE et al., 2013). A presença de biominerais nas plantas também podem fornecer rigidez e suporte mecânico (EVERT, 2006; HE et al., 2013).

A seringueira plantada para extração de látex sofre ferimentos cambiais decorrentes do processo de sangria. Isto associado à tendência de formação de lenho de tensão, pode ser a causa desta grande quantidade de cristais observados na madeira, considerando a informação de que suas quantidades podem aumentar em caso de injúrias, e a sua função de suporte mecânico.

Todos os grupos de fibras, dos dois tipos de lenho, apresentaram variação no sentido medula-casca, sendo as fibras gelatinosas do lado da reação as que apresentaram maior comprimento. Supõe-se que a atividade cambial dure mais na parte superior da inclinação do tronco e isso pode ser o causador do aumento dos comprimentos de fibra na região de tensão. Outros estudos apontam um aumento do comprimento de fibras gelatinosas é influenciado pela formação do lenho de reação (JOUREZ et al, 2001; PANDE, 2013), mas isso pode variar em cada espécie.

O termo ângulo microfibrilar é usado para descrever os ângulos helicoidais que as microfibrilas fazem em relação ao eixo longitudinal da célula e seu arranjo na camada S<sub>2</sub> influencia nas propriedades mecânicas e na contração (DERESSE et al., 2003). De maneira geral, os ângulos microfibrilares da camada S<sub>2</sub> não apresentaram valores muito elevados e as médias para lenho de reação e lenho oposto não diferiram. Outras espécies, como o *Eucalyptus sp.*, costumam apresentar valores médios de 30° (TIENNE et al., 2009; RAMOS et al., 2011). Os ângulos seguiram a tendência comum, com seus valores decrescendo no sentido medula-casca. Valores mais altos na porção próxima da medula são característicos do lenho juvenil, que fica localizado na região central da tora. Característica esta que tem grande influência na retratibilidade da madeira, impactando diretamente na sua qualidade tecnológica. (BHAT et al., 2001; DERESSE et al., 2008; RAMOS et al., 2011).

Segundo Tienne (2009), a variação do MFA influencia na flexibilidade da planta. Em árvores jovens, o ângulo é mais alto pois elas precisam de mais flexibilidade para que o tronco não se quebre com a ação dos ventos; em árvores mais velhas, nas quais o lenho adulto já está formado, o contrário acontece pois a árvore precisa de mais rigidez para se sustentar. No caso particular destes indivíduos de seringueira, houve pouca variação radial dos valores de ângulo e a média foi relativamente baixa. Isto pode estar relacionado à grande proporção de fibras gelatinosas, no lenho de reação e no lenho oposto, e a necessidade da planta manter uma certa estabilidade em sua sustentação, visto que há uma diminuição na espessura da parede lignificada para a formação da camada celulósica interior.



Segundo Lehringer et al. (2009), o ângulo microfibrilar no lenho de reação pode apresentar valores menores na camada S<sub>2</sub> e isto pode indicar que esta modificação no ângulo ajudam as camadas gelatinosas à resistir às forças de tensão. Em seu estudo com *Acer spp.*, *Fagus sylvatica* e *Quercus robur*, foi visto que o ângulo decresceu gradualmente de 35-40° na camada S<sub>1</sub> para aproximadamente 0° durante a formação da camada gelatinosa e, com isso, o alinhamento helicoidal das fibrilas da camada S<sub>2</sub> ajudaria o tecido de reação a conter as forças de tensão.

O ângulo microfibrilar, além de desempenhar sua função no crescimento e desenvolvimento da planta, sempre está relacionado com as propriedades tecnológicas do material madeira. Árvores com ângulos muito altos costumam apresentar alta contração longitudinal, e isto favorece a ocorrência de defeitos durante o processamento da madeira (TIENNE et al., 2009).

Ele também está relacionado com propriedades mecânicas importantes como os módulos de ruptura (MOR) e de elasticidade (MOE). No lenho de tensão o MOE costuma ser maior quando comparado com o lenho normal (COUTAND et al., 2004). No lenho de compressão em *Pinus resinosa*, o MOR e MOE aumentaram com a diminuição do ângulo microfibrilar, sendo este considerado um bom descritor para estas propriedades mecânicas (DERESSE et al., 2003). Os autores ainda afirmam que o ângulo pode ser maior em árvores provenientes de plantios e em árvores que apresentam crescimento muito rápido.

Na camada gelatinosa, os ângulos microfibrilares são muito baixos, próximos ou iguais à 0°, devido a orientação das microfibrilas ser quase paralela ao eixo longitudinal das fibras (PILATE et al., 2004). Côté (1969) já havia mencionado em seu trabalho que uma série de métodos mostravam que as microfibrilas de celulose na camada gelatinosa obedecem à esta orientação e que esta celulose é altamente cristalina.

Apesar de terem sido observadas fibras gelatinosas também no lenho oposto, a relação entre as características avaliadas foi diferente. Algumas correlações foram mais significativas e outras menos, mas é interessante ver como elas estão interligadas.

As correlações negativas entre ângulo microfibrilar e os comprimentos de fibra são esperadas nos dois tipos de lenho, visto que as duas variáveis apresentam comportamento inverso quando observamos a variação radial. Enquanto os comprimentos de fibra aumentam, os ângulos decrescem. Obviamente, as correlações entre as proporções de fibras gelatinosas e fibras não-gelatinosas nos dois lenhos também são negativas, visto que há aumento da produção de uma em detrimento da outra.

A relação negativa entre as proporções de FG e o diâmetro de poros confirma o que foi observado na avaliação dos diâmetros de poros nas regiões com FG e FN, como já discutido anteriormente. Esta observação faz sentido, visto que o lado oposto curiosamente apresenta maior proporção de fibras gelatinosas do que o lado da reação, e, de fato, as médias dos diâmetros de poros foram menores neste lenho. Pode ser inferido então que os poros são menores na região onde há maior proporção de fibras gelatinosas. A correlação positiva entre proporção de fibras não-gelatinosas e diâmetro de poros no lenho de reação também pode compartilhar da mesma explicação.

A relação positiva entre a proporção de fibras não-gelatinosas e seu comprimento no lenho de reação tem a ver com a diminuição da proporção de fibras gelatinosas na região próxima da casca, e os comprimentos costumam ser maiores ali. No lado oposto acontece o contrário, as proporções e os comprimentos de fibra normal tem correlação negativa devido à alta proporção de fibras gelatinosas.

A correlação positiva do ângulo microfibrilar com o diâmetro de poros e negativa com a proporção dos mesmos no lenho oposto indica que o ângulo é maior em regiões com poros de maior diâmetro e menor proporção, que deve ser consequência do maior diâmetro. Mas, as médias dos ângulos entre lenho de reação e oposto foram quase idênticas. Voltando no gráfico

dos valores de ângulo, observa-se que as médias para os dois lenhos se distanciam apenas na posição 2 do raio, e, por ser uma diferença visivelmente grande, pode ter influenciado nesta correlação.

O teste de Wiesner mostrou reação das paredes das fibras e dos vasos, indicando a presença de lignina nos dois tipos de lenho, demonstrando que o lenho de reação também sofre processo de lignificação, embora a lignina esteja ausente na camada gelatinosa.

Contudo, a reação de Wiesner mostrou coloração mais intensa na parede dos vasos que nas fibras, sobretudo fibras gelatinosas. Esta reação ocorre com as unidades sinapílicas e coniferílicas da lignina, porém pode ser pouco intensa ou ausente decorrente do aumento das unidades siringílicas na lignina da parede celular (YOSHIZAWA et al., 2000).

Evidências do processo de lignificação também são observadas no teste de fluorescência, onde foi visto que o processo se inicia nos cantos celulares devido à intensa fluorescência nesta região. De acordo com Lehringer et al. (2009) a lignificação se inicia um pouco depois da deposição de celulose na matriz da parede celular e os cantos celulares seriam as áreas iniciais, seguidas da lamela média, e a parede secundária. Alta fluorescência das paredes lignificadas podem estar associadas à ocorrência de unidades guaiacílicas condensadas (PRAMOD et al., 2013).

O teste de Mäule não mostrou uma diferença muito evidente na coloração dos dois tipos de lenho. Aparentemente, os dois tipos de lenho de reação apresentaram uma coloração marrom, sugerindo a presença de unidades siringílicas e guaiacílicas na lignina. Esta coloração se mostrou mais evidente nas paredes dos vasos do lenho oposto. Estes testes nos ajudam a identificar o possível tipo de unidades predominantes na lignina, porém é necessário utilizar outras metodologias em conjunto para determinar exatamente a composição química da parede celular.

Xu et al. (2006) atribui a ocorrência de unidades guaiacílicas condensadas nas paredes dos vasos à sua função de condução de líquidos, a qual precisa de mais unidades de lignina condensada para suportar as forças de compressão resultantes do estresse de transpiração. De maneira análoga, a possível presença de mais unidades guaiacílicas no lenho oposto da seringueira poderia ser atribuída a necessidade da planta em suportar a compressão sofrida nesta região do tronco. Alto conteúdo de unidades guaiacílicas se correlaciona com altos conteúdos de lignina de Klason, enquanto que alto conteúdo de unidades siringílicas correlacionam com baixo conteúdo de lignina (PILATE et al., 2004).

Em magnólia, que forma lenho de reação sem fibras gelatinosas, foi observado decréscimo no conteúdo de lignina, particularmente as unidades guaiacílicas comparadas com as unidades siringílicas, durante a mudança de normal para lenho de reação (YOSHIZAWA et al., 2000). Em *Leucaena leucocephala* foi observado padrão mais ou menos parecido entre lenho de reação e lenho normal, sendo que foi encontrada mais lignina nas paredes dos vasos que em outros elementos do xilema (PRAMOD et al., 2013).

A lignina é fundamental para as funções mecânicas das fibras não-gelatinosas em plantas vivas, no entanto, quando as plantas são matéria-prima, a lignina pode representar vantagem ou desvantagem (LEV-YADUN, 2010). Para madeira e energia, a lignina valoriza o produto enquanto que para a indústria de papel ela é indesejável.

## 6. CONCLUSÕES

A excentricidade da medula esteve associada com a presença do lenho de reação, que, em *Hevea brasiliensis*, foi caracterizado principalmente pela presença de fibras com a típica camada gelatinosa (G) em seu interior, tanto na região do lenho de reação como também na região oposta a este.

O lenho de reação e oposto apresentam distintas características anatômicas, especialmente em comprimento de fibras e diâmetro de poros, apesar de terem como característica comum a presença de fibras gelatinosas, que foram menores no lenho oposto.

A espessuras de camada G pode ser fina e escassa ou muito espessa preenchendo o lume da fibra em quase sua totalidade. A camada gelatinosa, quando espessa, pode apresentar de uma até três lamelas.

A fibra gelatinosa se lignifica tal como a fibra normal, com exceção na região da camada gelatinosa onde não há lignificação e aparentemente o tipo de lignina predominante é a guaiacífica.

## 7. RECOMENDAÇÕES

Este trabalho se ateve à investigação de algumas características anatômicas e químicas básicas, porém resultados são motivadores à aplicação de outras metodologias com técnicas mais modernas para o entendimento sobre a biologia do lenho de reação desta espécie, distribuição topoquímica da lignina e outros compostos na parede celular, e sua influência nas outras propriedades da madeira.

O entendimento destas questões que envolvem a presença de fibras gelatinosas, principalmente as suas consequências sobre as propriedades da madeira irá ajudar a designar os melhores usos, e assim estimular o seu aproveitamento de acordo com as novas tecnologias de materiais.

## 8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALBUQUERQUE, C.; LATORRACA, J. Influência das características anatômicas da madeira na penetração e adesão de adesivos. **Floresta e Ambiente**, v. 7, n. 1, p. 158–166, 2000.

BABA, K.; ASADA, T.; HAYASHI, T. Relation between developmental Changes on anatomical structure and on protein pattern in differentiating xylem of tension wood. **Journal of Wood Science**, v. 46, p. 1–7, 2000.

BARROS, C. F.; MIGUENS, F. C. 1998. Ultrastructure of the epidermal cells of *Beilshmedia rigida* (Mez) Kosterm. (Lauraceae). **Acta Microscopica**, v. 6, n. 3, p. 451-461, 1998.

BHAT, K. M.; PRIYA, P. B.; RUGMINI, P. Characterisation of juvenile wood in teak. **Wood Science and Technology**, v. 34, p. 517-532, 2001.

CALONEGO, F.W.; SEVERO, E.T.D.; ASSI, P.P. Mensuração do comprimento das fibras para a determinação da madeira juvenil em *Eucalyptus citriodora*. **Scientia Forestalis**, n. 68, p. 113-121, 2005.

CHAFFEY, N. Microfibril orientation in wood cells: new angles on an old topic. **Trends in plant science**, v. 5, n. 9, p. 360–362, 2000.

CHERNOVA, T. E.; GORSHKOVA, T. A. Biogenesis of plant fibers. **Russian Journal of Developmental Biology**, v. 38, n. 4, p. 221–232, 2007.

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.

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, 2006.

CÔTE, W. A.; DAY, A. C.; TIMELL, T. E. A. Contribution to ultrastructure of tension wood fibers. **Wood Science and Technology**, v.3, p. 257-271, 1969.

COUTAND, C.; JERONIMIDIS, G.; CHANSON, B.; LOUP, C. Comparison of mechanical properties of tension and opposite wood in *Populus*. **Wood Science and Technology**, v. 38, n. 1, p. 11–24, 2004.

CUTTER, E. G. **Anatomia vegetal. Parte I – Células e tecidos**. 2ª ed. São Paulo: Roca, 1986.

DÉJARDIN, A. et al. Wood formation in Angiosperms. **Comptes Rendus Biologies**, n. 333, p. 325-334, 2010.

DERESSE, T., SHEPARD, R. K.; SHALER, S. Microfibril angle variation in red pine (*Pinus resinosa* Ait.) and its relation to the strength and stiffness of early juvenile wood. **Forest Products Journal**, v. 78, n. 7/8, 2003.

DICKISON, W. C. **Integrative plant anatomy**. New York: Harcourt Academic Press. 2000.

DU, S.; YAMAMOTO, F. Ethylene evolution changes in the stems of *Metasequoia glyptostroboides* and *Aesculus turbinata* seedlings in relation to gravity-induced reaction wood formation. **Trees**, v. 17, n. 6, p. 522–528, 2003.

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.

EVERT, R. F. **Esau's plant anatomy, Meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development**, 3rd edn. Hoboken, NJ: John Wiley & Sons, Inc. 2006.

FANG, C.; CLAIR, B.; GRIL, J.; ALMÉRAS, T. Transverse shrinkage in G-fibers as a function of cell wall layering and growth strain. **Wood Science and Technology**, v. 41, n. 8, p. 659-671.

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 Products**, n. 69, p. 659–662, 2011.

FERREIRA, S.; LIMA, J. T.; TURGILHO, P. F. MONTEIRO, T. C. Excentricidade da medula em caules de clones de *eucalyptus* cultivados em diferentes topografias. **Cerne**, Lavras, v. 14, n. 4, p. 335-340, out./dez. 2008.

FUNADA, R. et al. Gibberellin-induced formation of tension wood in angiosperm trees. **Planta**, v. 227, n. 6, p. 1409-1414, 2008.

**Forest Products & Wood Science: An Introduction**. 2011. 6 th edition. Rubin Shmulsky and P. David Jones. Wiley-Blasckwell, ISBN-13: 978-0-8138-2074-3

FRANCISCO, V. L. F. S.; BUENO, C. R. F.; BAPTISTELLA, C. S. L. A cultura da seringueira no estado de São Paulo. **Informações Econômicas**, SP, v.34, n.9, set. 2004.

GARDINER, B., BARNETT, J., SARANPÄÄ, P., GRIL, J. **The biology of reaction wood**. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 2014.

GOULART, S. L.; MORI, F. A.; RIBEIRO, A. DE O.; et al. Análises químicas e densidade básica da madeira de raiz, fuste e galho de barbatimão de [*Stryphnodendron adstringens*) Coville] de bioma cerrado. **Cerne**, v. 18, n. 1, p. 59–66, 2012.

HE, H.; VENEKLAAS, E. J.; KUO, J.; LAMBERS, H. Physiological and ecological significance of biomineralization in plants. **Trends in plant science**, p. 1–9, 2013.

IAWA. List of microscopic features for hardwood identification. **IAWA Bulletin**. Leiden: v.10, n.3, p.219-312, 1989.

JIN, X. Z.; KAMDEM, D. P. Chemical composition, crystallinity and crystallite cellulose size in *Populus hybrids* and aspen. **Cellulose Chemical Technology**, v. 43, p. 229–234, 2009.

JOUREZ, B., RIBOUX, A., LECLERQ, 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, 2001.

KOZLOWSKI, T.T.; S.G. PALLARDY. **Physiology of woody plants**. 2nd Edn. Academic Press, San Diego, 1997.

LARA PALMA, H. A. et al. Influência da Qualidade das Lâminas no Desempenho Mecânico à Flexão de Painéis Compensados de *Hevea brasiliensis*. **Floresta e Ambiente**, n.19, v. 2, p. 133-140, 2012.

LEHRINGER, C.; DANIEL, G.; SCHMITT, U. TEM/FE-SEM studies on tension wood fibres of *Acer* spp., *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. **Wood Science and Technology**, n. 43, p. 691–702, 2009.

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

LEV-YADUN, S. Plant fibers: Initiation, growth, model plants, and open questions. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 57, n. 3, p. 305–315, 2010.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras – manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas no Brasil**. Nova Odessa: Ed. Plantarum, 360p, 1992.

MARCATI, C. R.; ALOSSY-ALFONSO, V. A.; BENETATI, L. Anatomia comparada do lenho de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae-Caesalpinoideae) de floresta e cerrado. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 24, n. 3, p. 1–10, 2001.

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, jun. 2008.

MONTEIRO, T. C. et al. Influência do lenho de tração nas propriedades físicas da madeira de *Eucalyptus* sp. **Journal of Biotechnology and Biodiversity**, v. 1, n. 2, p. 6-11, 2010.

MONTEIRO, C.; KRONKA, F.J.N.; RIBAS, C. **Uso potencial da madeira da seringueira**. Sociedade Brasileira de Silvicultura; 2006. Acessado em 20/10/2012. Disponível em: <[http://www.sbs.org.br/secure/Palestra2006\\_Heveicultura.pdf](http://www.sbs.org.br/secure/Palestra2006_Heveicultura.pdf)>

NAKATA, P. A. Advances in our understanding of calcium oxalate crystal formation and function in plants. **Plant Science**, v. 164, n. 6, p. 901–909, 2003.

OGATA, Y.; NOBUCHI, T.; FUJITA, M.; SAHRI, M. H. Growth rings and tree growth in young para rubber trees from peninsular malaysia. **IAWA Journal**, v. 22, n. 1, p. 43-56, 2001.

OKINO, E. Y. A. et al. Chapa aglomerada de cimento-madeira de *Hevea brasiliensis* Müll. Arg. **Revista Árvore**, Viçosa-MG, v.28, n.3, p. 451-457, 2004.

OKINO, E. Y. A. et al. Uso das madeiras de seringueira, pinus e cipreste na fabricação de chapas OSB. **Floresta**, Curitiba, PR, v. 39, n. 2, p. 457-468, abr./jun. 2009.

OLIVEIRA, G. L. et al. Histochemistry and Infrared Microspectroscopy of Lignified Tissue in Young Stems of *Struthanthus vulgaris* Mart. **Floresta e Ambiente**, v. 20, n. 2, p. 257-263, 2013.

PANDE, P. K. Influence of growth, wood anatomical properties and specific gravity on heartwood, sapwood and tension-wood in *Dalbergia sissoo* Roxb. **Journal of the Indian Academy of Wood Science**, v. 10, n. 1, p. 16–21, 18 abr. 2013.

PARHAM, R. A.; ROBINSON, K. W.; ISEBRANDS, J. G. Effects of tension wood on kraft paper from a short-rotatio hardwood (*Populus* “Tristis no. 1”). **Wood Science and Technology**, v. 11, p. 291–303, 1977.

PELOZZI, M. M. A. Estudo dos níveis de tensões de crescimento e influência da vaporização de toras na qualidade do desdobro da madeira de *Hevea brasiliensis*. 2012. 116 f. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) - Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Botucatu. 2012.

PERRE, P. et al. Stiffness of normal, opposite, and tension poplar wood determined using micro-samples in the three material directions. **Wood Science and Technology**, 13 out. 2012.

PRAMOD, S.; PATEL, P. B.; RAO, K. S. Ethylene and its interaction with other hormones in tension wood formation in *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. **Journal of the Indian Academy of Wood Science**, v. 9, n. 2, p. 130–139, 2012.

PRAMOD, S.; RAO, K. S.; SUNDBERG, A. Structural, histochemical and chemical characterization of normal, tension and opposite wood of Subabul (*Leucaena leucocephala* (lam.) De wit.). **Wood Science and Technology**, v. 47, n. 4, p. 777–796, 2013.

RAMOS, L. M. A.; LATORRACA, J. V. F.; PASTRO, M. S.; SOUZA, M. T.; GARCIA, R. A.; CARVALHO, A. M. Variação radial dos caracteres anatômicos da madeira de *Eucalyptus grandis* W. Hill Ex Maiden e idade de transição entre lenhoff juvenil e adulto. **Scientia Forestalis**, v. 39, n. 92, p. 411–418, 2011.

RATNASINGAM, J.; IORAS, F. Effect of heat treatment on the machining and other properties of rubberwood. **European Journal of Wood Products**, v. 70, n. 5, p. 759-761, 2012.

RATNASINGAM, J.; MA, T. P. Optimizing the cutting of tension wood in rubberwood: na economic and quality perspective. **Journal of Applied Sciences**, v. 10, n. 20, 2010.

RATNASINGAM, J.; SCHOLZ, F. Yield improvement in Rubberwood sawmilling through the saw, dry and rip (SDR) technique. **European Journal of Wood and Wood Products**, v. 70, n. 4, p. 525–526, 2011.

RICHTER, H. G., AND DALLWITZ, M. J. **Commercial timbers: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval**. In English, French, German, Portuguese, and Spanish. Version: 25th June 2009. Disponível em: < <http://delta-intkey.com> >

ROWELL, R. M. **Handbook of chemisty and wood composites**. CRC Press, Boca Raton, 2005.

RUELLE, J. et al. Comparison of physical and mechanical properties of tension and opposite wood from ten tropical rainforest trees from different species. **Annals of Forest Science**, v. 64, p. 503-510, 2007.

SCHWEINGRUBER, F. H. **Wood Structure and Environment**. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. 2007.

SCURFIELD, G. Reaction wood: Its structure and function. **Science**, v. 179, p. 647-655, 1973.

SILPI, U. et al. Effect of tapping activity on the dynamics of radial growth of *Hevea brasiliensis* trees. **Tree physiology**, v. 26, n. 12, p. 1579–87, dez. 2006.

SOUZA, F. et al. Resistência natural e alteração da cor da madeira de *Machaerium scleroxylon* Tul. submetida ao ataque de fungos apodrecedores. **Scientia Forestalis**, v. 38, n. 87, p. 449–457, 2010.

SULAIMAN, O. et al. Effect of sanding on surface roughness of rubberwood. **Journal of Materials Processing Technology**, v. 209, p. 3949–3955, 2009.

TIENNE, D.L.C. et al. Influência do espaçamento no ângulo das microfibrilas e comprimento de fibras de clone de eucalipto. **Revista Forestal Latinoamericana**, Mérida, v.24, n.1, p.67-83, 2009.

THOMAS, V. et al. Anatomical and histochemical aspects of bark regeneration in *Hevea brasiliensis*. **Annals of Botany**, n. 75, p. 421–426, 1995.

TOMAZELLO FILHO, M. Variação radial da densidade básica e da estrutura anatômica da madeira do *Eucalyptus globulus*, *E. pellita* e *E. acmenioides*. **Revista IPEF**, n. 36, p. 35–42, 1987.

WARDROP, A.; DADSWELL, H. E. The nature of reaction wood. **Australian Journal of Biological Sciences**, 1948.

**Wood Handbook, Wood as an Engineering Material - Centennial edition**. Forest Products Laboratory. Wisconsin, United States Department of Agriculture Forest Service, 2010.

XU, F.; SUN, R.-C.; LU, Q.; JONES, G. L. Comparative study of anatomy and lignin distribution in normal and tension wood of *Salix gordejecii*. **Wood Science and Technology**, v. 40, n. 5, 2005.

YOSHIZAWA, N. et al. Anatomy and lignin distribution of reaction wood in two *Magnolia* species. **Wood Science and Technology**, v. 34, n. 3, p. 183–196, 2000.