

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

TESE

**Estudos anatômicos, ultraestruturais e topoquímicos do lenho de
seringueiras provenientes de floresta natural**

Letícia Maria Alves Ramos

2018



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

**Estudos anatômicos, ultraestruturais e topoquímicos do lenho
de seringueiras provenientes de floresta natural**

LETÍCIA MARIA ALVES RAMOS

Sob orientação do Professor

Dr. João Vicente de Figueiredo Latorraca

co-orientação da Professora

Dr.^a Helena Regina Pinto Lima

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

Seropédica, RJ
Fevereiro de 2018

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

LETÍCIA MARIA ALVES RAMOS

Tese submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Doutora em Ciências**, no Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Florestais, Área de Concentração em Tecnologia e Utilização de Produtos Florestais.

TESE APROVADA EM: 23/02/2018

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

Alexandre Monteiro de Carvalho Prof. Dr. UFRRJ

Cristina Moll Hüther Prof.^a Dr.^a UFF

Edy Eime Pereira Baraúna Prof. Dr. UFMG

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

DEDICATÓRIA

Aos meus amados pais, Maria e Paulinho, dedico.

AGRADECIMENTOS

Nesse momento tão importante, agradeço primeiramente a Deus e a Fé que me permitiram as conquistas e me seguraram nos momentos que mais precisei de sustento.

A Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, sobretudo o Instituto de Florestas, que tem sido a minha segunda casa desde ano de 2006; e ao Programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais e Florestais (PPGCAF), pelo apoio e oportunidade de participar como discente.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudos durante todo o curso.

Ao Prof. Dr. João Vicente de Figueiredo Latorraca, pela orientação e colaboração na minha formação acadêmica, desde a monografia até o doutorado.

À Prof.^a Dr.^a Helena Regina Pinto Lima, pela orientação e incentivo nas etapas do trabalho, na escrita e ajuda com material para consulta bibliográfica; e principalmente nos momentos em que as coisas não fluíam como o esperado.

A Universidade Federal do Acre e ao Prof. Dr. Moisés Lobão pelo suporte logístico à coleta do material utilizados no estudo.

A Prof.^a Dr.^a Maura da Cunha e equipe do Laboratório de Biologia Celular e Tecidual da Universidade Estadual do Norte Fluminense (LBCT-UENF), pelo auxílio na obtenção das imagens em MET.

Ao Pesquisador Dr. Thiago Vasconcelos e equipe da Divisão de Metrologia de Materiais pelo auxílio na obtenção das imagens em MEV.

Aos amigos Gisely Lima e Bruno Couto pela ajuda com as análises de microespectroscopia FTIR e interpretação dos espectros, bem como pelas conversas descontraídas e trocas de experiências.

A equipe do Laboratório de Anatomia Vegetal, do Departamento de Botânica (IB-UFRRJ), principalmente Kathlyn Gevú e Rodrigo, pela ajuda com o preparo do material para MET e tratamento das imagens resultantes.

A equipe do Laboratório de Anatomia e Qualidade da Madeira (IF-UFRRJ) pela ajuda e companheirismo. Glacyanne Santos, pela ajuda com as análises estatísticas, conversas e amizade, sempre disponível para ajudar e ouvir meus desabafos. Thyanne Neto e Dayane Santos, pela amizade, carinho e ajuda mútua nos momentos de dificuldades.

Aos meus pais, Paulinho e Maria, que foram os primeiros incentivadores e os primeiros a acreditar nas minhas conquistas. Por todo amor e suporte em todos os momentos da minha vida, e por tudo que ainda iremos construir.

A minha irmã Laís e aos primos/amigos que são quase irmãos, Pollyanna Rodrigues e Eluã Coutinho, pela amizade, carinho e incentivo de sempre.

Ao meu querido Antônio, meu parceiro de vida e meu amigo, por todo amor e pelos gestos de carinho, pela facilidade em me arrancar sorrisos, pela paciência e incentivo na caminhada.

E a todos que não foram citados aqui, mas que contribuíram de alguma forma para a realização de mais essa etapa. Sou muito grata, de coração, por todo o amor, carinho e apoio que recebi em todos os momentos.

RESUMO

RAMOS, Letícia Maria Alves Ramos. **Estudos anatômicos, ultraestruturais e topoquímicos do lenho de de seringueiras provenientes de floresta natural**. 2018. 60p. Tese (Doutorado em Ciências Ambientais e Florestais). Instituto de Florestas, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2018.

O lenho de reação nas angiospermas caracteriza-se principalmente pela presença de fibras gelatinosas, que são fibras diferenciadas com uma camada interior espessa e altamente celulósica, conhecida como camada gelatinosa. A presença e severidade do lenho de reação pode ser influenciada pelo estímulo gravitacional quando a árvore tem seus ramos e tronco desviados de seu eixo natural, como em terrenos acidentados, ação de fortes ventos, indução artificial, injúrias, entre outros. No caso da seringueira, é possível que a atividade exploratória do látex possa influenciar na atividade do câmbio e, conseqüentemente, na formação desse tipo de fibras. Portanto, o objetivo deste trabalho foi estudar indivíduos de *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Mull. Arg. a fim de caracterizar a estrutura do lenho de árvores nativas que passaram por exploração de látex, bem como caracterizar a química e distribuição de lignina, e ultraestrutura da parede celular de fibras gelatinosas. Para tanto, foram coletadas amostras do xilema de indivíduos de seringueira na Fazenda Experimental de Catuaba, localizada em Senador Guimard – AC (67.62711 O; 10.08433 S). Na caracterização anatômica, foram avaliados o comprimento das fibras (não-gelatinosas e gelatinosas); diâmetro total e diâmetro do lume de fibras não-gelatinosas; diâmetro e frequência dos elementos de vaso; largura, altura e frequência de raios e a proporção de tecidos. Foram observadas diferenças entre a estrutura anatômica de árvores exploradas e não-exploradas às características quantitativas. Apenas as variáveis comprimento de fibra gelatinosa; diâmetro do lume das fibras; frequência de raios, e proporção de elementos de vaso e raios não apresentaram diferenças estatísticas significativas. As observações mais importantes foram o aumento da largura e altura de raios nas árvores extraídas, bem como as maiores proporções de fibras gelatinosas nas árvores não-extraídas. Para a análise da ultraestrutura da parede celular das fibras, foram utilizados microscopia eletrônica de varredura (MEV), microscopia eletrônica de transmissão (MET), os quais revelaram que as fibras não-gelatinosas apresentam a típica configuração $P + S1 + S2 + S3$, enquanto as fibras gelatinosas apresentaram a configuração $P + S1 + S2 + G$, com a camada G apresentando estrutura lamelada. A análise química procedeu-se com testes histoquímicos de Wiesner e Mäule, e microespectroscopia por transformada de Fourier (FT-IR). O teste de Wiesner, pela coloração apresentada, mostrou indícios de um menor teor de lignina no material. A camada gelatinosa G não corou, indicando nenhuma ou muito pouca lignificação nesta porção da parede. O teste de Mäule revelou a presença de unidades guaiacil (G) na lignina, resultado que se alinhou com a análise FT-IR. Os espectros mostraram maiores intensidades para as bandas referentes às unidades G nas fibras gelatinosas que nas fibras não-gelatinosas. A relação S/G indicou que as unidades G e unidades S da lignina apresentam proporções parecidas, diferentemente do encontrado na literatura para essa espécie.

Palavras-chave: *Hevea brasiliensis*, fibras gelatinosas, parede celular, lignina

ABSTRACT

RAMOS, Leticia Maria Alves Ramos. **Anatomical, ultrastructural and topochemical studies of rubber trees from natural forest**. 2018. 60p. Thesis (Doctor of Sciences in Environmental and Forest Sciences). Instituto de Florestas, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2018.

The reaction wood in the angiosperms is characterized primarily by the presence of gelatinous fibers, which are differentiated fibers with a thick and highly cellulosic inner layer, known as tgelatinous layer. The presence and severity of the reaction wood can be influenced by the gravitational stimulus when the tree has its branches and trunk deviated from its natural axis, as in slopes, action of strong winds, artificial induction, injuries, and others. In the case of rubber tree, it is possible that the latex tapping may influence the cambium activity, leading to the formation of this type of fibers. Therefore, the aim of this work was to study *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Mull. Arg. trees in order to characterize the wood structure of native trees that have passed through latex exploitation, as well as characterize the chemistry and distribution of lignin, and ultrastructure of the gelatinous fibers cell wall. For this purpose, samples of xylem were collected from rubber trees at the Fazenda Experimental Catuaba, located in Senador Guimard - AC (67.62711 W; 10.08433 S). In the anatomical characterization, fiber length (non-gelatinous and gelatinous); total diameter and lumen diameter of non-gelatinous fibers; diameter and frequency of vessel elements; width, height and frequency of rays and tissue proportion were evaluated. Differences were observed between the anatomical structure of tapped and untapped trees to the quantitative characteristics. Only gelatinous fiber length; fiber lumen diameter; frequency of rays, and proportion of vessel elements and rays did not show significant statistical differences. The most important observations were the increase of ray width and height in the tapped trees, as well as the greater proportions of gelatinous fibers in the untapped ones. For the observation of the fiber cell wall ultrastructure, scanning electron microscopy (SEM), transmission electron microscopy (TEM) were used, which revealed that the non-gelatinous fibers present the typical configuration P + S1 + S2 + S3, while the gelatinous fibers presented the configuration P + S1 + S2 + G, in which G layer presented a lamellar structure. The chemical analysis was performed by histochemical tests of Wiesner and Mäule, and Fourier transform infrared microspectroscopy (FT-IR). The staining presented in Wiesner test showed evidence of a lower lignin content. The gelatinous layer G did not stain, indicating none or insignificant lignification in this portion of the wall. The Mäule test revealed the presence of guaiacil (G) units in the lignin, a result that was aligned with the FT-IR analysis. The spectra showed higher intensities for the bands assigned to G units in the gelatinous fibers than observed in non-gelatinous fibers. The S / G ratio indicated that the lignin G and S units had similar proportions, unlike that found in the literature for this species.

Key words: *Hevea*, gelatinous fibers, cell wall, lignin

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** - Seções transversais vistas em microscopia eletrônica de transmissão (MET) de (a) *Acer sp.*, (b) *F. sylvatica* e (c) *Q. rubur*. Legendas: CC = canto celular; CML lamela média composta (camada P + lamela média); S₁, S₂ = Parede secundária; GL = camada gelatinosa. Retirado de Lehringer et al. (2009). 7
- Figura 2** - Anatomia da madeira de *Hevea brasiliensis*. A: Plano transversal, mostrando região com presença de fibras gelatinosas (FG); B: plano tangencial; C: plano radial, mostrando a presença de raios heterogêneos..... 24
- Figura 3** - Características comuns aos grupos de indivíduos de *Hevea brasiliensis* estudados. A: camadas de crescimento pouco distintas; B: cristais em tilos; C: fibras gelatinosas no plano transversal; D: fibras normais; E: fibra gelatinosa dissociada; F: fibra normal dissociada; G: elemento de vaso dissociado, evidenciando a placa de perfuração simples; H: células dissociadas de parênquima radial contendo cristais. 25
- Figura 4** - Representação gráfica de indivíduos de *Hevea brasiliensis* explorados e não-explorados, pela análise de Escalonamento Multidimensional. 28
- Figura 5** - Fibras do lenho de seringueira visualizadas sob MEV (A, B e C) e MET (D, E e F). A: fibras não-gelatinosas. B: fibras gelatinosas. C: camadas da parede celular de fibras gelatinosas, evidenciando a estrutura lamelada da camada gelatinosa. D: fibras não-gelatinosas. E: camadas da parede celular de fibras não-gelatinosas. F: camadas da parede celular de fibras gelatinosas, também evidenciando a estrutura lamelada. Legendas: FN – fibra não-gelatinosa; FG – fibra gelatinosa; S₁, S₂ e S₃ – camadas da parede secundária; G₁ e G₂ – camadas gelatinosas. Barras: A, B e D= 20 µm; C e E= 5 µm; F= 10 µm. 38
- Figura 6** - Testes histoquímicos de Wiesner (A, B e C) e Mäule (C e D). A: seta indicando maior intensidade da lignina na região dos ângulos comuns às células. B: seta indicando cor mais intensa na parede do vaso. C: detalhe para as camadas lignificadas das fibras. D: observa-se um tom marrom nas paredes das fibras, evidenciando a presença de mais unidades G na lignina; seta indicando tom ligeiramente mais intenso na parede do vaso. E: seta indica a não lignificação na camada gelatinosa. Legendas: PA – parênquima axial; PR – parênquima radial; V – vaso; FN – fibra não-gelatinosa. Barras: A, C e E= 25 µm ; B e D= 50 µm..... 39
- Figura 7** - Espectros no infravermelho para amostras contendo fibras não-gelatinosas (A1FN, A2FN e A3FN) e amostras com fibras gelatinosas (A1FG, A2FG e A3FG)..... 41

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Parâmetros quantitativos do lenho de <i>Hevea brasiliensis</i> nos dois grupos avaliados. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os valores pelo teste de Mann-Whitney para $\alpha=0,05$	26
Tabela 2 - Resumo da importância das variáveis anatômicas para a divisão dos clusters e os centros de cluster.	27
Tabela 3 - Atribuições dos sinais espectrais obtidos para amostras de seringueira, com base na literatura consultada.....	40
Tabela 4 - Razão das intensidades dos sinais FTIR em relação à presença de fibras gelatinosas.	42
Tabela 5 - Relação dos indivíduos coletados, DAP's e seus respectivos números de registro na xiloteca do IF-UFRRJ.....	49

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	1
2. OBJETIVOS	2
2.1. Geral	2
2.2. Específicos	2
3. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	2
3.1. Formação, extensão e componentes estruturais da parede celular	2
3.2. Lenho de tração	4
3.2.1. Estímulo indutor e controle hormonal da formação do lenho de tração.....	4
3.2.2. Características estruturais e topoquímicas.....	6
3.2.3. Consequências da presença do lenho de tração nas propriedades da madeira	7
3.3. Seringueira – Aspectos históricos e biológicos	9
3.3.1. Breve histórico da heveicultura	9
3.3.2. Aspectos gerais sobre a anatomia dos latescentes, atividade exploratória do látex e sua influência no crescimento da planta	10
4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	13
CAPITULO I	19
VARIAÇÃO INTRAESPECÍFICA NA ANATOMIA DO LENHO DE <i>Hevea brasiliensis</i> (Willd. ex A. Juss.) Mull. Arg. RELACIONADA À EXTRAÇÃO DE LÁTEX	19
RESUMO	20
ABSTRACT	21
1. INTRODUÇÃO.....	22
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	22
2.1. Área de estudo e amostragem	22
2.2. Análises anatômicas	23
2.2.1. Preparo das amostras	23
2.2.2. Dimensões celulares e proporção de tecidos	23
2.2.3. Análise estatística	23
3. RESULTADOS	23
3.1. Características comuns	23
3.2. Dimensões celulares e proporção de tecidos	25
3.3. Análise de agrupamento (<i>Two Step Cluster</i>)	26
3.3. Escalonamento multidimensional.....	27
4. DISCUSSÃO	28
5. CONCLUSÕES	30

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	30
CAPITULO II.....	33
ESTRUTURA E QUÍMICA DA PAREDE CELULAR DE FIBRAS GELATINOSAS DE SERINGUEIRAS NATIVAS.....	33
RESUMO	34
ABSTRACT	35
1. INTRODUÇÃO.....	36
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	37
2.1. Coleta e preparo do material.....	37
2.2. Microscopia eletrônica de varredura (MEV).....	37
2.3. Microscopia eletrônica de transmissão (MET).....	37
2.4. Testes histoquímicos	37
2.5. Microespectroscopia de infravermelho por transformada de Fourier (FT-IR).....	37
3. RESULTADOS	38
3.1. Estrutura da parede celular	38
3.2. Testes de Wiesner e Mäule.....	39
3.3. Microespectroscopia de infravermelho (FT-IR)	40
4. DISCUSSÃO	42
4.1. Organização estrutural da parede celular das fibras de seringueira.....	42
4.2. Características químicas das fibras gelatinosas	43
5. CONCLUSÕES	44
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS	45
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	45
APÊNDICE I.....	49

1. INTRODUÇÃO GERAL

A seringueira (*Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg.), pertencente à família Euphorbiaceae, destaca-se como fonte de borracha natural no mundo. Entretanto, com o fim do ciclo de extração de látex, surge a perspectiva de utilização da seringueira como matéria-prima industrial para a fabricação de produtos à base de madeira. A trabalhabilidade desta madeira, no entanto, é dificultada de certo modo por características presentes no lenho de tração. O lenho de reação apresenta características anatômicas e químicas diferenciadas, decorrentes dos fatores externos, como o vento, incidência de luz (PERRE et al., 2012); 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 do lado oposto, por sua vez, pode apresentar características próprias, diferentes do lenho denominado lenho normal.

Na análise macroscópica, observa-se, com certa frequência, excentricidade na seção transversal do tronco sugerindo maior taxa de crescimento no lado tracionado (DÉJARDIN et al., 2010). O lenho de reação também pode ocorrer em aglomerações locais ou em bandas parcialmente concêntricas em vários anéis de crescimento (LEHRINGER et al., 2009). Na análise microscópica, o lenho de reação nas angiospermas caracteriza-se principalmente pela presença de um tipo diferenciado de fibras, as fibras gelatinosas. Essas fibras caracterizam-se pela presença de uma camada interior espessa e altamente celulósica, conhecida como camada gelatinosa ou camada G, e tendem a ser mais longas que as fibras não-gelatinosas (DÉJARDIN et al., 2010). Esta camada é pouco coesa com as outras camadas da parede celular e apresenta características bioquímicas, mecânicas e ultraestruturais próprias (PRAMOD et al., 2013).

Schweingruber (2007) considera o lenho de reação, assim como a produção celular, diferenciação de tecidos, alongamento e espessamento da parede celular, indicativos da otimização mecânico-fisiológica do xilema. Ou seja, mecanismos de adaptação das árvores às situações adversas. Chaffey (2000) vai ainda mais além quando considera a capacidade do sistema de formação da madeira em produzir quase qualquer ângulo microfibrilar desejado para o uso final, com potencial para serem atingidos ainda na fase juvenil da árvore, produzindo-se assim, madeiras com melhor estabilidade dimensional.

Estudos anteriores apontam que as fibras gelatinosas da madeira de seringueira se distribuem em faixas, tanto na parte superior quanto na parte inferior de ramos inclinados (FISHER; STEVENSON, 1981). Essa distribuição difere do padrão mais comum encontrado nas espécies mais estudadas, que é a concentração dessas fibras na parte superior da inclinação, ou seja, na parte mais tracionada. Ramos et al. (2016) investigaram a distribuição das fibras gelatinosas na base e no meio do fuste de seringueiras cultivadas e que haviam passado por exploração de látex, porém já não mais em produção. Foram observadas ampla distribuição dessa fibra por todo o lenho, com maior concentração na região chamada de lenho oposto no meio do fuste. No entanto, as características do lenho de tração em seringueiras nativas ainda eram uma incógnita.

Neste contexto, o presente estudo trabalhou com as hipóteses: 1) produção de fibras gelatinosas está relacionada com a extração de látex, sendo menor ou inexistente em árvores que nunca foram extraídas; 2) indivíduos que crescem *in situ* formam fibras gelatinosas com menor intensidade que indivíduos provenientes de plantios; e 3) a ultraestrutura e química da parede celular de fibras gelatinosas e não-gelatinosas são diferentes. Neste sentido, o estudo foi dividido em dois capítulos que apresentam contextos próprios, porém contribuem para o tema proposto. O capítulo I visou caracterizar a anatomia do lenho de seringueiras nativas e identificar as alterações do xilema provocadas pela exploração do látex. O capítulo II visou caracterizar ultraestrutura e a química das fibras gelatinosas presentes no lenho de seringueiras nativas.

2. OBJETIVOS

2.1. Geral

Estudar indivíduos de *Hevea brasiliensis* a fim de caracterizar a estrutura do lenho de árvores nativas que passaram por exploração de látex; e caracterizar a química e distribuição de lignina, e ultraestrutura da parede celular de fibras gelatinosas.

2.2. Específicos

- Descrever e comparar a estrutura anatômica do lenho de seringueiras nativas submetidas ou não a atividade de extração de látex;
- Avaliar quantitativamente os caracteres anatômicos do lenho de seringueiras nativas exploradas e não-exploradas;
- Caracterizar a ultraestrutura da parede celular de fibras não-gelatinosas e gelatinosas em *Hevea brasiliensis*;
- Determinar os grupos funcionais químicos presentes na parede celular de fibras gelatinosa.

3. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

3.1. Formação, extensão e componentes estruturais da parede celular

Uma das estruturas mais interessantes das células vegetais é a parede celular, que, por característica, é composta de celulose disposta em fibrilas. Fornece suporte e proteção ao protoplasto, fortalecendo o tecido ao qual a célula pertence; bem como dá forma à célula. A parede celular aparece primeiro com a placa celular, ao final da telófase (DICKINSON, 2000).

Na telófase, é formado o fragmoplasto, que se trata de um sistema de fibrilas em forma de fuso. O fragmoplasto se forma entre dois núcleos filhos e suas fibrilas são constituídas de microtúbulos organizados de maneira oposta, em cada plano de divisão da célula (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2001; EVERT, 2006). A placa celular se desenvolve na região do fragmoplasto, que funciona como uma moldura (EVERT, 2006).

A placa celular em desenvolvimento se funde com a parede da célula mãe na região demarcada pela banda pré-prófase (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2001), que é uma banda de microtúbulos de fragmentos de actina que indica o plano equatorial onde será a citocinese (GUNNING; WICK, 1985). Durante a expansão da placa celular, os microtúbulos de fragmoplasto são despolimerizados no centro e são repolimerizados sucessivamente nas margens da placa celular. A placa celular cresce centrifugamente até atingir as paredes da célula em divisão, completando sua separação em duas células filhas (EVERT, 2006).

A placa celular é então transformada em lamela média (LM), a medida que substâncias pécticas são sintetizadas pelos dictiossomas e transportadas para lá. A lamela média age como uma substância cimentante que une as células filhas juntas. Essa camada é constituída de substâncias pécticas e é visualizada como uma camada extremamente fina entre duas células adjacentes (DICKINSON, 2000) e compartilhada por elas (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2001). É comumente chamada de substância intercelular, a qual mantém juntas as paredes primárias de células adjacentes (CUTTER, 1986).

Após a formação da lamela média, a parede primária é depositada pelo protoplasto de cada célula filha, anteriormente à lamela média (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2001). As novas paredes formadas são relativamente flexíveis e permanecem assim até a célula atingir sua maturidade, quando podem ser adicionadas celulose e outras substâncias para a formação da parede secundária, interior à parede primária (STERN; JANSKY; BIDLACK, 2003). A parede

celular original da célula mãe se estica e se rompe a medida que a célula filha aumenta seu volume (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2001).

O crescimento da parede celular é um processo irreversível que ocorre pela absorção de água e pressão de turgescência acompanhado pela síntese e expansão da parede celular (DICKINSON, 2000; COSGROVE, 2005). A parede celular em crescimento possui uma combinação de resistência e flexibilidade, que a permite resistir às forças mecânicas que surgem com a pressão de turgescência da célula, ao mesmo tempo que permite uma distensão controlada criando um espaço para a ampliação do protoplasto (COSGROVE, 2000).

Há duas hipóteses para o processo de expansão celular. Uma delas sugere que a expansão da célula resulta do processo simultâneo de secreção e síntese de componentes da parede celular (DICKINSON, 2000), crescendo em superfície e em espessura (CUTTER, 1986; DICKINSON, 2000). A síntese da parede, por si só, não é suficiente para promover o alargamento da célula. É necessário que a rede de suporte de carga da parede enfraqueça, provocando a absorção de água (COSGROVE, 1993). A orientação da expansão é governada principalmente pelo sistema de microtúbulos paralelos no citoplasma, que regula a expansão guiando a deposição de microfibrilas de celulose na parede, que são depositadas na mesma direção dos microtúbulos adjacentes, circundando a célula (DICKINSON, 2000).

A outra hipótese considera o afrouxamento bioquímico da parede, seguida da expansão guiada pela turgescência da rede de polímeros da parede celular. Nesse processo ocorrem alterações nas ligações químicas entre as moléculas de celulose por enzimas ácidas associadas à auxina (DICKINSON, 2000). Essa teoria é conhecida como crescimento ácido, pois foi observado em experimentos um aumento da taxa de crescimento das células quando colocadas em soluções ácidas. A extensibilidade da parede aumenta em pH mais baixo (COSGROVE, 1999). Um avanço nesse conceito surgiu com a descoberta de que as proteínas de parede podem ser adicionadas de volta para as paredes celulares desnaturadas, recuperando sua capacidade de extensão. Essa classe de proteínas é conhecida como expansinas (COSGROVE, 2000). Após cessar o crescimento, ocorrem modificações estruturais nos componentes moleculares da parede, fazendo com que fiquem mais rígidas e menos propensas à expansão (DICKINSON, 2000).

Alguns tipos celulares são limitados apenas pelas lamela média e parede primária, enquanto outros apresentam crescimento secundário da parede celular (BRETT; WALDRON, 1996). Após a célula completar seu alongamento, forma-se a parede secundária, e esta normalmente não sofre extensão. É depositada na parte interna da parede primária, junto do lúmen. As paredes secundárias são subdivididas em até três subcamadas - S1, S2 e S3 – que são caracterizadas pelos diferentes ângulos das microfibrilas de celulose (DICKINSON, 2000), conformação essa que fornece suporte mecânico à planta (DICKINSON, 2000; RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2001). A parede secundária geralmente está presente nas células que são mortas na maturidade, como os esclereides, as fibras e os elementos de vaso (CUTTER, 1986).

Os compostos mais abundantes na parede celular são os polissacarídeos, sendo os mais comuns a celulose, as hemiceluloses e pectinas; e a lignina. A celulose é um polímero constituído de unidades β -1,4-D-glucose, com grande número de ligações por ponte de hidrogênio, o que lhe confere alta insolubilidade à água e resistência às forças de tração (JUNQUEIRA; CARNEIRO, 2000). Sua proporção geralmente é maior nas paredes secundárias que nas paredes primárias (DICKINSON, 2000). Feixes de moléculas de celulose são agregadas em forma de microfibrilas, alternando porções altamente organizadas, ou cristalinas, e porções menos organizadas, ou amorfas (SJOSTROM, 2013).

As hemiceluloses são um grupo de heteropolissacarídeos, compostos por diferentes monômeros além da glicose, e que apresentam cadeias ramificadas (JUNQUEIRA; CARNEIRO, 2000). São compostas por glicose, manose, xilose, arabinose e ramnose; e essa

composição difere entre coníferas e folhosas (SJOSTROM, 2013), sendo a xiloglucana a principal hemicelulose encontrada nas paredes primárias dos dois grupos (DICKINSON, 2000; JUNQUEIRA; CARNEIRO, 2000).

Durante o processo de deposição da parede secundária, inicia-se o processo de lignificação, o qual acredita-se que se inicia na lamela média e se espalha pela parede primária até secundária (DONALDSON, 2001; PEREIRA; MONTEIRO; ABREU, 2012). A lignina é um polímero não-polissacarídico, constituído de unidades derivadas do fenilpropano (CUTTER, 1986; SJOSTROM, 2013). Trata-se de uma substância incrustante que cimenta e ancora as fibras de celulose e fornece rigidez e coesão ao tecido lenhoso, e fornece hidrofobicidade necessária para o transporte de água (PLOMION; LEPROVOST; STOKES, 2001).

A lignina é derivada dos monolignóis álcool cumarílico (lignina p-hidroxifenólica), álcool coniferílico (lignina guaiacólica), e álcool sinapílico (lignina siringólica) (LIU, 2012). A lignina de folhosas é uma mistura de ligninas com unidades guaiacil (G) e siringil (S), e é caracterizada pela razão (S/G) entre essas subunidades (NOVAES et al., 2010). O conteúdo de lignina também pode aumentar ou diminuir na madeira de reação (ANDERSSON-GUNNERAS et al., 2006).

3.2. Lenho de tração

As árvores, por definição, são plantas lenhosas com caules fixados ao solo por raízes e que possuem crescimento natural ereto. Porém, podem sofrer influências de fatores externos que dificultam a manutenção de seu hábito natural e, com isso, há o surgimento de um tipo diferenciado de lenho: o lenho de reação.

A Associação Internacional dos Anatomistas de Madeira (1964), citada em Jourez, (1997), define o lenho de reação como sendo a madeira com caracteres anatômicos mais ou menos distintos, se formando geralmente em partes de caules e ramos inclinados ou tortos, tendendo a restaurar a posição original, caso esta tenha sido perturbada, se dividindo em madeira de tração em dicotiledôneas e madeira de compressão em coníferas.

A formação de lenho de reação seria uma forma de compensação mecânica da árvore em condições de estresse (SCHWEINGRUBER, 2007). Essas condições de estresse podem resultar da ação de ventos, efeito da topografia, assimetria de copa (MONTEIRO et al., 2010), por exemplo. Alguns autores consideram o estímulo gravitacional como principal fator (JOUREZ; RIBOUX; LECLERQ, 2001; JOUREZ; AVELLA-SHAW, 2003; HELLGREN et al., 2004; WANG et al., 2014). Durante esse processo, há indícios da ação de reguladores de crescimento (DU; YAMAMOTO, 2007; FUNADA et al., 2008; JIANG et al., 2008; PRAMOD; PATEL; RAO, 2012). O câmbio, por sua vez, responde aos estímulos acelerando a formação de células (BAMBER, 2001) na parte superior ou na parte inferior da inclinação do tronco, fazendo com que um lado se desenvolva mais que o outro, causando o deslocamento da medula.

Apesar de sua importância funcional para a planta, a presença do lenho de reação também traz consequências indesejáveis para a indústria. Portanto, esse tópico traz informações acerca de suas características, sua influência nos aspectos tecnológicos da madeira e discute suas perspectivas de utilização.

3.2.1. Estímulo indutor e controle hormonal da formação do lenho de tração

Uma questão desafiadora é se o lenho de reação forma em resposta direta ao estímulo gravitacional, ou se forma em resposta outros estímulos, como as forças mecânicas (LOPEZ et al., 2014). Um fato importante que reforça a teoria de que o lenho de reação seja resultado de estímulo gravitacional em vez de mecânico é que o lenho de reação pode ser facilmente

induzido de maneira artificial. Neste sentido, existem trabalhos que abordam essa questão experimentalmente, onde plantas jovens são inclinadas em diferentes angulações e verifica-se o tempo que irá demorar para a planta começar a responder o estímulo. Segundo Jourez, Riboux e Leclerq (2000) plantas jovens de pópulus, por exemplo, são capazes de responder ao estímulo gravitacional com apenas duas horas e 15 minutos de exposição, formando o lenho de reação algum tempo depois.

Entretanto, Lopez et al. (2014) afirmam que, para haver estímulo gravitacional, a planta não deve ser tocada por nenhum objeto que exerça força ou a escora, o que caracterizaria estímulo tigmomorfogênico. Em boa parte dos estudos, a planta ou órgão é inclinado artificialmente sem ter sido escorado anteriormente. Eles explicam que, embora nessas condições ocorram movimentos gravitropicos, também permitem que o órgão incline sob a ação de seu próprio peso. Assim, ocorreriam tanto a percepção gravitacional como percepção mecânica simultaneamente.

A formação do lenho de tração provoca diferenças na estrutura anatômica e química do tronco. Os estímulos responsáveis pela diferenciação das fibras gelatinosas também modificam outros elementos da estrutura da madeira, embora as fibras tenham o papel principal (KAEISER; BOYCE, 1965). São afetadas as fases de diferenciação, com alteração no número de células (elementos de vasos, fibras, raios); e maturação, com alteração na dimensão das células (diâmetro do lúmen e comprimento) (JOUREZ; RIBOUX; LECLERQ, 2001).

Uma abordagem interessante que tem trazido informações importantes sobre a percepção da gravidade e respostas a estímulos em algumas espécies são os estudos moleculares e genômicos. Gerttula et al. (2015) descrevem células sensoras de gravidade no lenho de pópulus, e as conectam a mudanças no transporte de auxina durante a resposta gravitacional inicial. Azri et al. (2014) analisaram um perfil transcricional em pópulos que sugere que a gravidade aumenta a formação de células de parede secundária pela mudança da expressão de genes envolvidos na lignificação de componentes da parede celular e identificados genes candidatos que podem estar envolvidos na percepção dos sinais gravitacionais.

A resposta das árvores aos estímulos é importante para experimentos em biomecânica e crescimento adaptativo, que descreve como árvores modificam o lenho em resposta a ação de ventos, erosão e outras forças ambientais. Ainda, pode ser utilizada para a datação de distúrbios em ecossistemas florestais pela dendrocronologia, bem como fornecem excelente modelo experimental para o entendimento a regulação molecular e genética da formação da madeira (GROOVER, 2016).

Existem outros atores envolvidos nesse processo de formação do lenho de tração. Os hormônios vegetais têm importante papel na formação da madeira (ZHANG et al., 2014), bem como na formação do lenho de reação. 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). De 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).

A auxina é um hormônio responsável pela extensibilidade ou alongamento da parede celular, promovendo crescimento em superfície e da espessura (CUTTER, 1986). Está 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 e PALLARDY, 1997). Segundo Du e Yamamoto (2007), o conceito antigo da formação do lenho de tração 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. Porém, segundo os mesmos autores, não há um consenso sobre este conceito.

O etileno é um hormônio gasoso que desempenha um papel importante em vários processos vegetais e atua como mediador de sinais ambientais. Atua na germinação, alongamento celular, amadurecimento de frutos, defesa contra patógenos, e resposta à tensões externas (ALONSO; STEPANOVA, 2004). As tensões sofridas pela planta comumente estimulam o câmbio e a formação de madeira, incluindo o lenho de reação, sendo possível que o etileno tenha algum papel nesse processo (DU e YAMAMOTO, 2007). Pramod, Patel e Rao (2012) estudaram o efeito da aplicação exógena de etileno em diversas concentrações em *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. Os autores constataram que o etileno, interagindo com outros hormônios, atuou na formação de lenho de tração, induzindo o crescimento excêntrico nos brotos dos indivíduos estudados e alterações no crescimento das células. As alterações celulares consistiram na substituição das camadas S₂ e S₃ pela camada gelatinosa com o aumento das concentrações de etephon aplicadas.

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 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, os autores observaram, para todos os materiais avaliados, crescimento excêntrico dois meses após a aplicação de giberelina, bem como o surgimento de fibras gelatinosas. Nugroho et al. (2012) verificaram a ação da giberelina e de dois inibidores na formação do lenho de tensão em *Acacia mangium*. Foram observadas maiores regiões de lenho de tensão nos indivíduos tratados com giberelina, enquanto os indivíduos tratados com os inibidores de giberelina tiveram a formação de lenho de tensão suprimida.

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).

3.2.2. Características estruturais e topoquímicas

A composição morfoanatômica e química do lenho de tração difere notavelmente da madeira considerada normal (LEHRINGER; DANIEL; SCHMITT, 2009), sendo a forma mais típica de lenho de tração caracterizada pelo desenvolvimento da camada gelatinosa, ou camada G, nas fibras (RUELLE et al., 2007).

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. Existem ainda diferenças na espessura da camada 'G', que diminui da primeira à última na sequência de camadas descritas, e essa se lignifica menos que as demais camadas da parede celular.

Embora a principal característica do lenho de tração seja a presença dessa camada, podem ser encontradas espécies que não a apresentam. Yoshizawa et al. (2000) publicaram um estudo das características ultraestruturais do lenho de reação em *Magnolia obovata* Aiton Ex Link e *Magnolia kobus* DC. As espécies não apresentaram camada gelatinosa, apresentando outras características que qualificam o lenho de reação. Por exemplo, a camada S₃, comum a essas espécies, não foi observada na região de reação; e a porção mais interna da camada secundária apresentou baixos ângulos microfibrilares, mesma característica observada na camada gelatinosa.

A camada gelatinosa é caracterizada por altos níveis de celulose cristalina e pelo baixo ângulo microfibrilar, que fica próximo de 0° (DÉJARDIN et al., 2010). Wardrop e Dadswell (1948) consideram que a celulose no lenho de tração seria mais resistente quando comparada com a celulose do lenho normal, devido a presença de mais porções cristalinas que amorfas neste tipo de lenho.

A constituição quase que exclusiva de celulose na camada gelatinosa é explicada pelo processo: quando a formação do lenho de reação é induzida, se inicia a síntese da camada gelatinosa pelo prosseguimento da biossíntese de celulose, enquanto a síntese da camada S₂ é interrompida pela redução da biossíntese da lignina e das hemiceluloses (MELLEROWICZ; SUNDBERG, 2008). Essa mudança na biossíntese da camada S₂ para a camada gelatinosa no tecido de reação deve envolver o redirecionamento do metabolismo de carbono.

Apesar de a camada gelatinosa ser comumente considerada como uma camada deslignificada, há evidências da presença de lignina, ainda que em pouquíssimas quantidades. Joseleau et al. (2004) observaram lignina na camada gelatinosa em fibras de *Populus deltoides* W. Bartram ex Marshall, com abundantes quantidades de unidades siringila e evidências de que sua deposição é mais intensa na fase mais tardia da formação da parede secundária. Lehringer et al. (2009) também notou a presença de compostos aromáticos na camada gelatinosa em *Acer sp. L.*, *Fagus sylvatica L.* e *Quercus robur L.* (Figura 1).

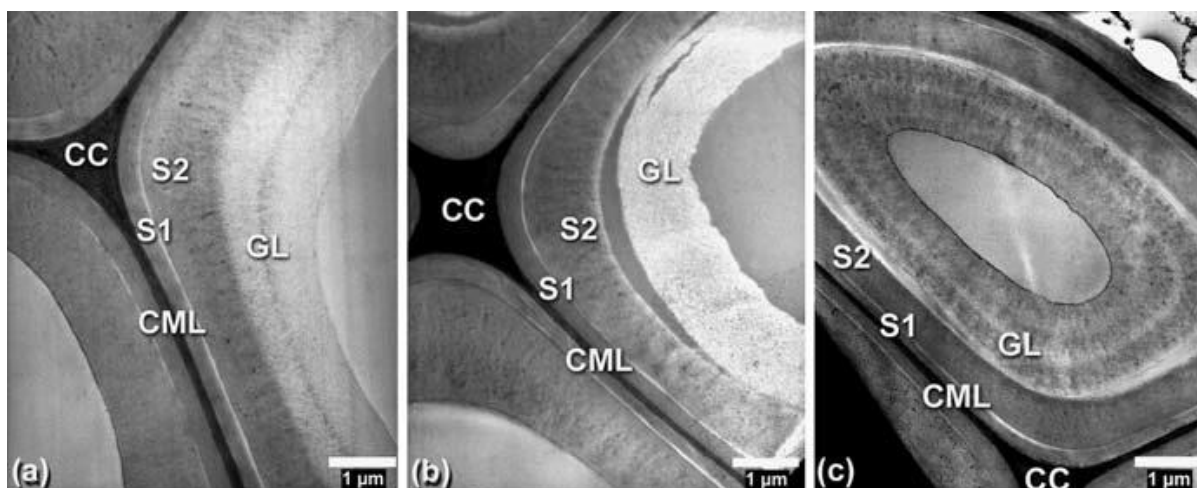


Figura 1 - Seções transversais vistas em microscopia eletrônica de transmissão (MET) de (a) *Acer sp.*, (b) *F. sylvatica* e (c) *Q. robur*. Legendas: CC = canto celular; CML lamela média composta (camada P + lamela média); S₁, S₂ = Parede secundária; GL = camada gelatinosa. Retirado de Lehringer et al. (2009).

3.2.3. Consequências da presença do lenho de tração nas propriedades da madeira

Sob o ponto de vista tecnológico, a presença de lenho reação traz consequências indesejáveis que muitas vezes limitam a utilização da madeira. Esse tipo de lenho pode causar distorções devido às tensões heterogêneas liberadas no corte transversal ou no desdobro, e esse gradiente de tensões pode causar quebras no caso específico de lenho de tração. Outro efeito é o que envolve sua estrutura química e anatômica, afetando suas propriedades físicas e mecânicas, bem como seu comportamento frente a umidade e características como cor e textura (CLAIR; THIBAUT, 2014).

A densidade é o fator que mais influencia as propriedades mecânicas da madeira, apresentando relação direta com essas, seguida pelo ângulo microfibrilar. Nas angiospermas, a densidade do lenho de tração não depende somente da espessura de parede, e sim da proporção

de tecidos, principalmente do número e tamanho dos vasos (CLAIR; THIBAUT, 2014). A densidade do lenho de tração, assim como o ângulo microfibrilar da camada S₂ e camada gelatinosa, pode influenciar o módulo de Young (COUTAND et al., 2004). Por outro lado, a diferença de densidade pode não ser tão evidente entre lenho de tração e lenho normal, como observado por Ruelle et al. (2011). Os pesquisadores observaram diferenças significativas para a madeira de *Eperua falcata* Aubl. em todas as regiões do lenho avaliadas, enquanto para *Laetia procera* (Poepp.) Eichler não houve variações. Já em *Simarouba amara* Aubl., foi observada alta densidade no lenho oposto.

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 com o aumento da cristalinidade (JIN; PASCAL KAMDEM, 2009).

Uma das características do lenho de tração é o baixo ângulo microfibrilar (CLAIR e THIBAUT, 2014). Essa propriedade pode estar relacionada com o aumento das tensões de crescimento, com a contração tangencial e com o aumento do MOE (RUELLE et al., 2010). Pode apresentar uma relação inversamente proporcional o módulo de Young (YAMAMOTO et al., 2005). 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 na direção transversal (PERRE et al., 2012). Isto pode estar associado, pois ângulos baixos conferem rigidez à parede celular (CHAFFEY, 2000).

Fang et al. (2007) observaram que a espessura da camada gelatinosa se correlacionou positivamente com as tensões de crescimento, enquanto as espessuras das 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).

De maneira geral, a permeabilidade da madeira à líquidos e gases influencia a polpação, a impregnação com preservativos químicos, sua aclimação e condicionamento para uso como madeira serrada, seu tempo de processamento e qualidade do produto (CÔTÉ JR, 1963). A permeabilidade longitudinal é conduzida principalmente pelos vasos, que funcionam como tubos interconectados, de forma que os líquidos não enfrentem muitos obstáculos. Sendo assim, o fluxo longitudinal de líquidos na madeira está relacionado com o diâmetro e comprimento dos vasos, e pontuações intravasculares (CÔTÉ JR, 1963; AHMED; CHUN, 2011). Segundo Côté Jr (1963), as fibras libriformes desempenham um papel menor na permeabilidade da madeira. Células como os fibrotraqueídeos, ao contrário das fibras, são melhor adaptadas para essa função, assim como os traqueídeos vasicêntricos. O parênquima axial também é aparentemente mais permeável que as fibras.

No lenho de tração, foi reportado por Tarmian e Perré (2009), em estudo com *Fagus sylvatica* L., baixa permeabilidade na direção radial devido às menores pontuações intervasculares. Também foi observada baixa permeabilidade longitudinal, atribuída à vasos de diâmetros menores e de menor proporção. Segundo Tarmian et al. (2009), o teor de umidade inicial também é menor no lenho de tração, devido à menor porosidade no lenho de *Fagus*. A

menor porosidade no lenho de tração também afetou a densidade da madeira, juntamente com as fibras de parede espessa, reduzindo a velocidade do processo de difusão.

Quanto ao coeficiente de difusão na madeira de *Fagus*, Tarmian et al. (2012) não observaram maiores diferenças entre lenho de tração e lenho oposto, apesar do coeficiente ter sido maior no primeiro. Nesse caso, os autores atribuíram esse fato também à menor porosidade, e também à presença de fibras gelatinosas. Eles acreditam que, apesar das fibras apresentarem paredes espessas, o que reduziria a difusão, a natureza celulósica da camada gelatinosa facilitaria a difusão da umidade.

Embora a presença do lenho de tração cause problemas no processamento mecânico da madeira, suas características ultraestruturais e químicas podem possibilitar outros tipos de uso. Um exemplo é a utilização na produção de certos tipos de polpas devido ao baixo teor de lignina e alto teor de celulose (GARDNER et al., 2014).

Mesmo apresentando um bom rendimento em polpa celulósica, o papel produzido pode não apresentar uma boa qualidade. O papel produzido com este material pode apresentar menor resistência. Em trabalho com uma espécie do gênero *Populus*, Parham et al. (1977) atribuíram estas dificuldades à morfologia e ultraestrutura das fibras do lenho de tração. 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, em trabalho recente com *Eucalyptus globulus* (MUÑOZ et al., 2011), foi visto que as diferenças no conteúdo de lignina favoreceram uma deslignificação mais rápida do lenho de tração durante o processo organosolv, indicando que condições menos severas podem ser aplicadas na obtenção de polpas com as mesmas características. Foi considerado, portanto, que tanto o lenho de tração quanto o lenho oposto desta espécie são bons materiais para a produção de bioetanol, mostrando rendimento satisfatório quando comparados com outros estudos com o mesmo objetivo.

Para estabelecer usos adequados, independentemente do tipo de material, é necessário o conhecimento de suas propriedades. No caso da madeira, conhecer suas características anatômicas, químicas e físicas, é de extrema importância, pois elas ditam o comportamento tecnológico da madeira. Esses estudos somados à perspectiva do uso da madeira de seringueira após o seu ciclo de extração de látex, é motivador para pesquisas desta natureza.

3.3. Seringueira – Aspectos históricos e biológicos

3.3.1. Breve histórico da heveicultura

O gênero *Hevea* pertence à família Euphorbiaceae e ocorre naturalmente na Amazônia brasileira e em países vizinhos, como Bolívia, Colômbia, Peru, Venezuela, Equador, Suriname e Guiana (COSTA et al., 2001). A *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg. é a espécie mais importante economicamente por ser a principal fonte de borracha natural no mundo (LEONELLO et al., 2012). Esta espécie é conhecida como seringueira-real ou seringueira, sendo esta última denominação também utilizada para determinar os indivíduos clonais de qualquer dessas espécies ou híbridos (GONÇALVES et al., 2013). A seringueira é uma árvore de porte ereto, casca normalmente cinza e moderadamente macia, podendo ultrapassar 40 metros em seu habitat e atinge cerca de 25 metros em plantios comerciais devido à atividade de sangria (GONÇALVES et al. 1990).

O Brasil foi o principal fornecedor de látex de seringueira no século XIX, impactando no desenvolvimento da cidade de Manaus no início do século XX (KILLMANN e HONG, 2000). A disseminação do mal das folhas, doença causada pelo fungo *Microcyclus ulei*, foi um fator importante na diminuição da produtividade, culminando na perda de espaço do Brasil perante os países asiáticos também produtores, como Indonésia, Malásia e Tailândia (COSTA

et al., 2001). Apesar de sua origem região amazônica, o Brasil continua importando boa parte da borracha natural que consome. Nos últimos anos, tem aparecido no cenário produtor com pouco mais de 1% do total mundial (COSTA et al., 2001; JUNIOR; GONÇALVES, 2011), e importa cerca de 75% do que consome (COSTA et al., 2001).

A Malásia foi o maior produtor de borracha do mundo até o final dos anos 80 (BALSIGER; BAHDON; WHITEMAN, 2000) e hoje ocupa a terceira posição, precedida pela Indonésia e pela Tailândia, que ocupa a primeira posição (SHIGEMATSU et al., 2011). Entretanto, a Malásia ainda é referência no que diz respeito ao cultivo e à utilização da seringueira (RATNASINGAM; IORAS, 2012). Segundo o IAC (s.d.), das 11.327 mil toneladas de borracha natural produzida no mundo, mais de 7.390,5 mil toneladas são originárias do Sudeste Asiático, incluindo países como a Tailândia (31,00%), Indonésia (26,61%), Malásia (7,63%), Índia (8,11%) e Vietnã (7,60%). Em 2012, a Tailândia produziu 3.511,70 mil toneladas, Indonésia 3.014,80 mil t. e Malásia 864 mil t. No mesmo ano, o Brasil produziu 171,5 mil t., cerca de 1,51% da produção mundial.

De maneira resumida, a ascensão de países asiáticos no mercado produtor se deu a partir do aumento da demanda mundial pela borracha natural – devido ao crescimento da indústria automobilística e de pneumáticos – e investimentos do governo britânico em pesquisas necessárias à aclimação de espécies produtoras de látex em seus domínios na Ásia, no final do século XIX (LIMA, 2008). O caminho traçado para a domesticação da seringueira iniciou-se com a coleta de 70.000 sementes, feita pelo inglês Henry Alexander Wickham em 1876 (GONÇALVES et al., 1990; LIMA, 2008; RATNASINGAM et al., 2012).

A domesticação da seringueira é considerada um processo de seis etapas (GONÇALVES et al., 1990): 1 – a disseminação da cultura da seringueira nas áreas tropicais do sul e sudeste asiático; 2 - a chegada das plântulas ao Jardim Botânico de Singapura, e posteriormente o aperfeiçoamento do sistema de corte, causando menos danos às árvores, permitindo a sangria de mais de 100 vezes por ano; 3 – a fixação genética das árvores pelo método da enxertia; 4 – Hibridação seletiva de clones superiores e propagação dos clones obtidos; 5 – descoberta e desenvolvimento da resistência ao “mal-das-folhas”, permitindo a expansão dos plantios na Ásia; 6 – e a produção estimulada de látex (com uso de estimulantes químicos).

Além da borracha, a madeira é outra matéria-prima que pode ser obtida nos plantios de seringueira. Após o declínio da produção de látex – após 25 a 30 anos – a madeira pode ser colhida na renovação do plantio. No passado, essa madeira derrubada era queimada no campo ou usada como combustível, na queima de tijolos ou na cura do látex (KILLMANN; HONG, 2000).

3.3.2. Aspectos gerais sobre a anatomia dos latescentes, atividade exploratória do látex e sua influência no crescimento da planta

A ocorrência de látex é observada em 12,500 espécies, pertencentes a 900 gêneros e cerca de 20 famílias botânicas, das quais a maioria são dicotiledôneas, e algumas poucas monocotiledôneas (METCALFE, 1967). Apresentam laticíferos, que são células longas que ramificam em vários tecidos da planta, como o córtex, medula, mesófilo e especialmente no tecido vascular, próximos ao floema e raios do xilema (DICKINSON, 2000).

O termo látex se refere ao fluido que pode ser excretado por essas células ou grupos de células especializados. Pode ser claro, leitoso ou amarelo, contendo várias substâncias em solução ou suspensão coloidal: carboidrato, ácidos orgânicos, sais, esteróis, alcaloides, mucilagens; e também várias partículas distribuídas, incluindo terpenos, óleos, resinas e borracha (CUTTER, 1986). Os terpenóides estão entre os componentes mais comuns, com a borracha sendo um dos representantes mais conhecidos (EVERT, 2006).

A borracha natural é obtida das partículas contidas no látex, extraído continuamente dos vasos laticíferos situados na casca das árvores por meio de cortes sucessivos de finas fatias de casca, processo denominado de sangria (IAC, s.d.). A borracha não ocorre no látex de todas as plantas e, quando presente, é normalmente encontrado em concentrações muito baixas. Ela ocorre em quantidades comercialmente úteis em apenas um pequeno número de espécies, notavelmente em *Hevea brasiliensis*. O teor de borracha de *Hevea* é de cerca de 25% do peso seco por volume de látex aproveitado, o que corresponde a cerca de 2% do peso seco da planta (KOZLOWSKI; PALLARDY, 1997).

Os laticíferos, são geralmente estruturas tubulares, que podem ser ramificadas ou não-ramificadas. Em muitas espécies é formado um complexo sistema de células que, por anastomose ou a partir de células isoladas (METCALFE, 1967). Sendo assim, os laticíferos podem ser articulados ou não-articulados (DICKINSON, 2000).

Em seringueiras, os laticíferos são do tipo articulado anastomosado (BONNER; GALSTON, 1947; METCALFE, 1967; PREMAKUMARI; PANIKKAR, 1992). Evert (2006) define esse laticífero como cadeias longitudinais de células nas quais as paredes terminais entre as células adjacentes permanecem intactas, tornam-se perfuradas ou são completamente removidas. A perfuração das paredes origina laticíferos tubulares que se assemelham aos vasos do xilema. Surgem tanto no corpo primário quanto no corpo secundário da planta. Alguns destes laticíferos consistem em longas cadeias celulares ou tubos compostos, não conectados uns aos outros lateralmente. Outros formam anastomose lateral com cadeias de células similares ou tubos, formando um retículo. As duas formas de laticíferos são chamadas, respectivamente, de laticíferos articulados não-anastomosado e laticíferos articulados anastomosado.

Os laticíferos localizados na casca, em especial na casca interna, são derivados do câmbio. Entretanto alguns na parte externa da casca podem se originar do felogênio (METCALFE, 1967). Os laticíferos são dispostos em anéis sucessivos na casca, se estendendo pelo comprimento do tronco, porém é anastomosado tangencialmente (BONNER; GALSTON, 1947). Não há conexões entre laticíferos de anéis adjacentes. No caso da seringueira, quando a árvore é “sangrada”, o látex exsudado se origina do tubo que foi cortado e também dos vasos conectados no mesmo anel que não foi cortado (PRIYADARSHIAN, 2011). O número de anéis laticíferos e os diâmetros de suas células individuais variam entre clones e sua produção de látex é de certa forma proporcional ao diâmetro do tubo. Porém, tubos maiores nem sempre apresentam alta produção (METCALFE, 1967).

Acredita-se que os laticíferos mais antigos sejam os localizados na parte externa da casca, enquanto os mais novos seriam da parte interna (METCALFE, 1967). Na parte mais antiga da casca, grupos dispersos dessas células apresentam espessamento, se tornando células pétreas, descontinuando os laticíferos. Por isso, estes tubos são improdutivos, considerando a produção de látex.

Grande parte do látex obtido da casca da seringueira durante a sangria do painel vem das camadas de laticíferos localizados no floema não-condutor. Durante o corte, toma-se cuidado para não penetrar nas células condutoras do floema, bem como evitar injúrias no câmbio (EVERT, 2006).

Polhamous (1962) *apud* Kozlowski e Pallardy (1997) concluiu que a borracha é um produto final, e que não é reutilizado pelo metabolismo. Por esse motivo, considera-se que sua função seja de proteção contra a herbivoria. Segundo Dickinson (2000), o látex é conhecido por ser impeditivo ao ataque de insetos e que plantas que tem seu látex extraído se tornam mais palatáveis para os insetos.

A extração do látex, é iniciada entre o quinto e sétimo ano após o plantio e continua nos 25-30 anos seguintes, quando a produção de látex diminui. Após esse período é feita a renovação do plantio (KILLMANN e HONG,2000). Nesse processo, é feita uma incisão na casca utilizando-se uma ferramenta especial, visando romper os canais laticíferos, evitando

danificar o câmbio vascular (DICKINSON, 2000; SILPI et al., 2006). O processo é repetido sucessivamente a fim de reabrir os vasos laticíferos que ficam bloqueados por látex coagulado decorrente do processo anterior de drenagem e coleta (PEE, 1982). É comum o uso de estimulantes à base de etileno para aumentar o fluxo de látex (KOZLOWSKI; PALLARDY, 1997; SILVA et al., 2007), diminuindo-se a frequência de sangrias, o que reduz os custos de produção (SILVA et al., 2007). Este procedimento tornou-se comum após a descoberta do etephon no final dos anos 1960 (PEE, 1982).

Toda vez que a árvore é sangrada, a casca é ferida e parcialmente removida, consequentemente obstruindo a translocação de assimilados (SILPI et al., 2006). A drenagem do látex geralmente diminui o crescimento da planta pois a regeneração do fluxo de látex consome carboidratos que poderiam ser utilizados para o crescimento (KOZLOWSKI; PALLARDY, 1997; SILPI et al., 2007). Com essa atividade, cria-se uma demanda adicional que desvia o carboidrato das atividades normais para a regeneração do látex, evidenciada pela grande concentração de amido encontrada no lenho dessas árvores (SILPI et al., 2007).

A regeneração do fluxo de látex entre as drenagens depende do influxo de carboidratos, primariamente a sucrose, dos tubos crivados do floema (EVERT, 2006). Novas células que são diferenciadas na regeneração da casca apresentam maiores diâmetros que as produzidas pelo câmbio na área não sangrada. Portanto, uma reorientação qualitativa no funcionamento do câmbio poderia contribuir para o decréscimo na produção de madeira (SILPI et al., 2006).

Silpi et al. (2007) avaliaram o comportamento de reservas de carboidratos atuam na relação fonte-dreno em seringueiras sangradas tratadas com Etephon (ET), sangradas não-tratadas (NT) e seringueiras não sangradas (NS). Suas principais observações foram: 1) o amido foi o principal componente, correspondendo por 74% dos carboidratos totais não-estruturais (CTN) nas árvores controle; e 2) os açúcares solúveis foram quase inteiramente compostos por sacarose. Valores de glicose e frutose foram expressivos apenas durante a refolha, quando os açúcares solúveis estão no nível máximo e o amido no mínimo; as concentrações médias de carboidratos totais não-estruturais foram significativamente maiores em árvores sangradas (tratadas ou não com etephon) que nas árvores controle, refletindo uma maior concentração de amido nessas plantas; e que a aplicação de Etephon aumentou significativamente o amido e concentrações de CTN nas árvores sangradas.

Aplicações de Etephon também podem influenciar a permeabilidade da madeira de seringueira. Cherdchim e Sudchada (2014) observaram permeabilidade 5 vezes maior na madeira de árvores tratadas com Etephon que em madeiras não tratadas, atribuída ao aumento dos diâmetros de poros. Os autores também observaram maior contração radial nas madeiras tratadas, que pode limitar aplicações onde a estabilidade dimensional é necessária.

Apesar das evidências da influência da atividade de sangria no crescimento da seringueira, Severo et al. (2013) não observaram alteração nas propriedades da madeira de seringueira sob influência do painel de sangria. Os autores atribuem esse resultado à boa prática de sangria, visto que apenas más práticas poderiam afetar negativamente as características da madeira. Entretanto, não foi informado se as árvores estudadas foram estimuladas com Etephon.

Um corte no painel feito com pouca precisão pode atingir o câmbio vascular e causar marcas de ferimentos na madeira. Ohashi et al. (2001) descreve as características anatômicas decorrentes de ferimento cambial. Os tecidos feridos consistem em fibras achatadas, células de parênquima axial com paredes mais finas, e alguns poros com diâmetros menores que o usual.

4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AHMED, S. A.; CHUN, S. K. Permeability of *Tectona grandis* L. As affected by wood structure. **Wood Science and Technology**, v. 45, n. 3, p. 487–500, 2011.
- ALONSO, J. M.; STEPANOVA, A. N. The Ethylene Signaling Pathway. **Science**, v. 306, n. 5701, p. 1513–1515, 2004.
- ANDERSSON-GUNNERÅS, S.; MELLEROWICZ, E. J.; LOVE, J.; SEGERMAN, B.; OHMIYA, Y.; COUTINHO, P. M.; NILSSON, P.; HENRISSAT, B.; MORITZ, T.; SUNDBERG, B. Biosynthesis of cellulose-enriched tension wood in *Populus*: global analysis of transcripts and metabolites identifies biochemical and developmental regulators in secondary wall biosynthesis. **The Plant Journal**, v. 45, n. 2, p. 144-165, 2006.
- AZRI, W.; ENNAJAH, A.; NASR, Z.; WOO, S. Y.; KHALDI, A. Transcriptome profiling the basal region of poplar stems during the early gravitropic response. **Biologia Plantarum**, v. 58, n. 1, p. 55–63, 2014.
- BALSIGER, J.; BAHDON, J.; WHITEMAN, A. **The utilization, processing and demand for rubberwood as a source of wood supply**. 2000. Disponível em: <<http://www.fao.org/3/a-y0153e.pdf>>.
- BAMBER, R. K. A general theory for the origin of growth stresses in reaction wood: How trees stay upright. **IAWA Journal**, v. 22, n. 3, p. 205–212, 2001.
- BONNER, J.; GALSTON, A. W. The physiology and biochemistry of rubber formation in plants. **The Botanical Review**, v. 13, n. 10, p. 543–596, 1947.
- BRETT, C. T.; WALDRON, K. W. **Physiology and biochemistry of plant cell walls**. Springer Science & Business Media, 1996.
- 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.
- CHERDCHIM, B.; SUDCHADA, R. Ethylene stimulation of rubberwood (*Hevea brasiliensis*) increases the water permeability of lumber. **Journal of Agricultural Science and Technology A**, n. 4, p. 129–134, 2014.
- CLAIR, B.; THIBAUT, B. Physical and mechanical properties of reaction wood. In: **The biology of reaction wood**. Springer, Berlin, Heidelberg, 2014. p. 171-200.
- COSGROVE, D. J. Enzymes and other agents that enhance cell wall extensibility. **Annual review of plant biology**, v. 50, n. 1, p. 391–417, 1999.
- COSGROVE, D. J. Loosening of plant cell walls by expansins. **Nature**, v. 407, n. 6802, p. 321–326, 2000.
- COSGROVE, D. J. Growth of the plant cell wall. **Nature Reviews: Molecular Cell Biology**, v. 6, n. 11, p. 850–861, 2005.
- COSTA, R. B.; GONÇALVES, P. S.; ODALIA-RÍMOLIA, A.; ARRUDA, E. J. Melhoramento e conservação genética aplicados ao Desenvolvimento Local – o caso da seringueira (*Hevea* sp). **Revista Internacional de Desenvolvimento Local**, v. 1, n. 2, p. 51-58, 2001.
- CÔTÉ JR, W. A. Structural factors affecting permeability of wood. **Journal of Polymer Science Part C**, v. 2, n. 1, p. 231–242, 1963.

- 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, 1 abr. 2004.
- CUTTER, E. G. **Anatomia vegetal. Parte I – Células e tecidos**. 2ª ed. São Paulo: Roca, 1986.
- DÉJARDIN, A.; LAURANS, F.; ARNAUD, D.; BRETON, C.; PILATE, G.; LEPLÉ, J. C. Wood formation in Angiosperms. **Comptes Rendus Biologies**, n. 333, p. 325-334, 2010.
- DICKINSON, W. C. **Integrative plant anatomy**. New York: Harcourt Academic Press. 2000.
- DONALDSON, L. A. Lignification and lignin topochemistry—an ultrastructural view. **Phytochemistry**, v. 57, n. 6, p. 859-873, 2001.
- 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.
- 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.
- 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, 2007.
- FERREIRA, S.; LIMA, J. T.; TRUGILHO, P. F.; MONTEIRO, T. C. Excentricidade da medula em caules de clones de *Eucalyptus* cultivados em diferentes topografias. **Cerne**, v. 14, n. 4, 2008.
- FISHER, J. B.; STEVENSON, J. W. Occurrence of reaction wood in branches of dicotyledons and its role in tree architecture. **Botanical Gazette**, v. 142, n. 1, p. 82–95, 1981.
- FUNADA, R. et al. Gibberellin-induced formation of tension wood in angiosperm trees. **Planta**, v. 227, n. 6, p. 1409-1414, 2008.
- GARDINER, B.; FLATMAN, T.; THIBAUT, B. Commercial implications of reaction wood and the influence of forest management. In: **The biology of reaction wood**. Springer, Berlin, Heidelberg, 2014. p. 249-274.
- GERTTULA, S.; ZINKGRAF, M.; MUDAY, G.; LEWIS, D.; IBATULLIN, F. M.; BRUMER, H.; HART, F.; MANSFIELD, S. D.; FILKOV, V.; GROOVER, A. Transcriptional and Hormonal Regulation of Gravitropism of Woody Stems in *Populus*. **Plant Cell**, v. 27, n. 10, p. 2800–2813, 2015.
- GONÇALVES, P. S.; CARDOSO, M.; ORTOLANI, A. A. Origem, variabilidade e domesticação da *Hevea*: uma revisão. **Pesquisa agropecuária brasileira**, v. 25, n. 2, p. 135-156, 1990.
- GONÇALVES, R. C.; DE SÁ, C. P.; DUARTE, A. A. F.; BAYMA, M. M. A. **Manual de Heveicultura para a Região Sudeste do Estado do Acre**. Embrapa Acre-Documents (INFOTECA-E), 2013.
- GROOVER, A. Gravitropisms and reaction woods of forest trees: evolution, functions and mechanisms. **New Phytologist**, v. 211, n. 3, p. 790–802, 2016.

- GUNNING, B. E. S.; WICK, S. M. Preprophase bands, phragmoplasts, and spatial control of cytokinesis. **Journal of Cell Science**, v. 1985, n. Supplement 2, p. 157-179, 1985.
- HELLGREN, J. M. et al. Patterns of Auxin Distribution during Gravitational Induction of Reaction Wood in Poplar and Pine 1. **Plant physiology**, v. 135, n. May, p. 212–220, 2004.
- IAC. **A importância da borracha natural**. S.d. Disponível em: <<http://www.iac.sp.gov.br/areasdepesquisa/seringueira/importancia.php>>. Acesso em: 31/05/2014.
- JIANG, S. et al. Role of GA3, GA4 and uniconazole-P in controlling gravitropism and tension wood formation in *Fraxinus mandshurica* Rupr. var. *japonica* Maxim. seedlings. **Journal of integrative plant biology**, v. 50, n. 1, p. 19–28, jan. 2008.
- JIN, X.; PASCAL KAMDEM, D. Chemical composition, crystallinity and crystallite cellulose size in populus hybrids and aspen. *Cellulose Chemistry & Technology*, v. 43, n. 7, p. 229, 2009.
- JOSELEAU, J.P.; IMAI, T.; KURODA, K.; RUEL, K. Detection in situ and characterization of lignin in the G-layer of tension wood fibres of *Populus deltoides*. **Planta**, v. 219, n. 2, p. 338–45, jun. 2004.
- JOUREZ, B. Le bois de tension 1. Définition et distribution dans l’arbre. **Biotechnology, Agronomy, Society and Environment**, v. 1, n. 2, p. 100–112, 1997.
- JOUREZ, B.; AVELLA-SHAW, T. Article original Effet de la durée d ’ application d ’ un stimulus gravitationnel sur la formation de bois de tension et de bois opposé dans de jeunes pousses de peuplier (*Populus euramericana* cv “ Ghoy ”). **Annals of Forest Science**, v. 60, p. 31–41, 2003.
- 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.
- JUNIOR, S. E. J.; GONÇALVES, P. S. Seringueira: panorama, pesquisa e perspectiva de clones. **Pesquisa & Tecnologia**, v. 8, n. 47, 2011.
- JUNQUEIRA, L. C.; CARNEIRO, J. **Biologia Celular e Molecular**. 7ª edição; Ed. Guanabara e Koogan, Rio de Janeiro, 2000.
- KAEISER, M.; BOYCE, S. G. The relationship of gelatinous fibers to wood structure in eastern cottonwood (*Populus deltoides*). **American Journal of Botany**, p. 711-715, 1965.
- KILLMANN, W.; HONG, L. T. **Rubberwood - the success of an agricultural by-product**. Disponível em: <<http://www.fao.org/docrep/x4565e/x4565e11.htm>>. Acesso em: 31/05/2014.
- KOZLOWSKI, T.T.; PALLARDY, S. G. **Physiology of woody plants**. 2nd Edn. Academic Press, San Diego. 1997.
- 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.
- LIMA, A. M. Negócios da borracha: Uma abordagem da economia gomífera amazônica através da teoria do desenvolvimento econômico de Schumpeter. **Revista de Estudos Sociais**, v. 10, n. 20, p. 3, 2008.

- LOBÃO, M. S. **Dendrocronologia, fenologia, atividade cambial e qualidade do lenho de árvores de *Cedrela odorata* L., *Cedrela fissilis* Vell. e *Schizolobium parahyba* var. *amazonicum* Hub. ex Ducke, no estado do Acre, Brasil.** 2011. Tese (Doutorado em Recursos Florestais) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2011.
- LOPEZ, D.; TOCQUARD, K.; VENISSE, J. S.; LEGUÉ, V.; ROECKEL-DREVET, P. Gravity sensing, a largely misunderstood trigger of plant orientated growth. **Frontiers in Plant Science**, v. 5, n. November, p. 1–6, 2014.
- 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.
- METCALFE, C. R. **Distribution of latex in the plant kingdom.** **Economic Botany**, v. 21, n. 2, p. 115–127, 1967.
- 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.
- MUÑOZ, C.; BAEZA, J.; FREER, J.; MENDONÇA, R. T. Bioethanol production from tension and opposite wood of *Eucalyptus globulus* using organosolv pretreatment and simultaneous saccharification and fermentation. **Journal of industrial microbiology & biotechnology**, v. 38, n. 11, p. 1861-1866, 2011.
- NOVAES, E.; KIRST, M.; CHIANG, V.; WINTER-SEDEROFF, H.; SEDEROFF, R. Lignin and biomass: a negative correlation for wood formation and lignin content in trees. **Plant Physiology**, v. 154, n. 2, p. 555-561, 2010.
- NUGROHO, W. D. YAMAGISHI, Y.; NAKABA, S.; FUKUHARA, S.; BEGUM, S.; MARSOEM, S. N.; KO, J. H.; JIN, H. O.; FUNADA, R. Gibberellin is required for the formation of tension wood and stem gravitropism in *Acacia mangium* seedlings. **Annals of Botany**, v. 110, n. 4, p. 887–895, 2012.
- OHASHI, Y. et al. Annual rhythm of xylem growth in rubberwood (*Hevea brasiliensis*) trees grown in Malaysia. **Holzforschung**, v. 55, n. 2, p. 151–154, 2001.
- 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.
- PEE, T. Y. **Technical Innovations in Natural Rubber.** Commodities and Export Projections Division, Economic Analysis and Projections Department, Development Policy Staff, World Bank, 1982.
- PEREIRA, R. P. W.; MONTEIRO, M. B. O; ABREU, H. S. Bioinformação do Processo de Lignificação. **EDUR/UFRRJ**. 124p, 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.
- PLOMION, C.; LEPROVOST, G.; STOKES, A. Wood Formation in Trees Wood Formation in Trees. **Plant physiology**, v. 127, n. December, p. 1513–1523, 2001.
- 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, 18 set. 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.
- PREMAKUMARI, D.; PANIKKAR, A. O. N. Anatomy and ultracytology of latex vessels. In: **Developments in crop science**. Elsevier, 1992. p. 67-87.
- PRIYADARSHIAN, P. M. **Biology of Hevea rubber**. Wallingford: CABI, 2011.
- RAMOS, L. M. A.; LATORRACA, J. V. F.; CASTOR NETO, T. C.; MARTINS, L. S.; SEVERO, E. T. D. Anatomical characterization of tension wood in *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Mull. Arg. **Revista Árvore**, v. 40, n. 6, p. 1099-1107, 2016.
- 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.; RAMASAMY, G.; KANER, J.; IORAS, F.; WENMING, L. Production potential of rubberwood in Malaysia: its economic challenges. **Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca**, v. 40, n. 2, p. 317-322, 2012.
- RAVEN, P. H., EVERT, R. F., EICHHORN, S. E. **Biologia Vegetal**. 6ª ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 17-39, 2001.
- RUELLE, J.; BEAUCHÊNE, J.; YAMAMOTO, H.; THIBAUT, B. Variations in physical and mechanical properties between tension and opposite wood from three tropical rainforest species. **Wood Science and Technology**, v. 45, n. 2, p. 339–357, 27 abr. 2011.
- RUELLE, J.; BEAUCHENE, J.; THIBAUT, A.; THIBAUT, B. 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.
- SEVERO, E. T. D.; OLIVEIRA, E. F.; SANSIGOLO, C. A.; ROCHA, C. D.; CALONEGO, F. W. Properties of juvenile and mature woods of *Hevea brasiliensis* untapped and with tapping panels. **European Journal of Wood and Wood Products**, v. 71, n. 6, p. 815-818, 2013.
- SHIGEMATSU, A.; MIZOUE, N.; KAJISA, T.; YOSHIDA, S. Importance of rubberwood in wood export of Malaysia and Thailand. **New Forests**, v. 41, n. 2, p. 179-189, 2011.
- SILPI, U.; THALER, P.; KASEMSAP, P.; LACOINTE, A.; CHANTUMA, A.; ADAM, B.; GOHET, E.; THANISAWANYANGKURA, S.; AMÉGLIO, T. 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.
- SILPI, U.; LACOINTE, A.; KASEMPSAP, P.; THANYSAWANYANGKURA, S.; CHANTUMA, P.; GOHET, E.; MUSIGAMART, N.; CLÉMENT, A.; AMÉGLIO, T.; THALER, P. Carbohydrate reserves as a competing sink: evidence from tapping rubber trees. **Tree physiology**, v. 27, n. 6, p. 881-889, 2007.
- SILVA, J. Q.; SOUZA, M. I. T.; GONÇALVES, P. S.; PINOTTI, R. N. Sistemas de exploração de seringueira utilizados em clones asiáticos Prang Besar no Oeste paulista. **Pesquisa agropecuária brasileira**, v. 42, n. 7, p. 949-955, 2007.
- SJOSTROM, E. **Wood chemistry: fundamentals and applications**. Elsevier, 2013.

- STERN, K. R.; JANSKY, S.; BIDLACK, J. E. **Introductory plant biology**. New York: McGraw-Hill, 2003.
- TARMIAN, A. REMOND, R.; FAEZIPOUR, M.; KARIMI, A.; PERRÉ, P. Reaction wood drying kinetics: tension wood in *Fagus sylvatica* and compression wood in *Picea abies*. **Wood Science and Technology**, v. 43, n. 1-2, p. 113–130, 2009.
- TARMIAN, A. REMOND, R.; DASHTI, H.; PERRÉ, P. Moisture diffusion coefficient of reaction woods: compression wood of *Picea abies* L. and tension wood of *Fagus sylvatica* L. **Wood Science and Technology**, v. 46, n. 1-3, p. 405–417, 22 mar. 2012.
- TARMIAN, A.; PERRÉ, P. Air permeability in longitudinal and radial directions of compression wood of *Picea abies* L. and tension wood of *Fagus sylvatica* L. **Holzforschung**, v. 63, n. 3, p. 352–356, 2009.
- WANG, C.; ZHANG, N.; GAO, C.; CUI, Z.; SUN, D.; YANG, C.; WANG, Y. Comprehensive transcriptome analysis of developing xylem responding to artificial bending and gravitational stimuli in *Betula platyphylla*. **PLoS ONE**, v. 9, n. 2, 2014.
- WARDROP, A.; DADSWELL, H. E. The nature of reaction wood. **Australian Journal of Biological Sciences**, 1948.
- YOSHIZAWA, N. ABE, K.; ARAKAWA, Y.; OKUYAMA, T.; GRIL, J. Anatomy and lignin distribution of reaction wood in two Magnolia species. **Wood Science and Technology**, v. 34, n. 3, p. 183–196, 2000.
- ZHANG, J.; NIEMINEN, K.; SERRA, J. A. A.; HELARIUTTA, Y. The formation of wood and its control. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 17, n. 1, p. 56–63, 2014.

CAPITULO I

VARIAÇÃO INTRAESPECÍFICA NA ANATOMIA DO LENHO DE *Hevea brasiliensis*
(Willd. ex A. Juss.) Mull. Arg. RELACIONADA À EXTRAÇÃO DE LÁTEX

RESUMO

Neste trabalho, a influência da exploração do látex na anatomia do lenho de seringueiras provenientes de floresta natural foi estudada. Foi avaliada a hipótese de que as características anatômicas são afetadas pela atividade de extração do látex. Para isso foram coletadas, de forma não-destrutiva, amostras em árvores exploradas e não exploradas. As coletas foram feitas na Reserva Experimental de Catuaba, localizada em Senador Guiomard – AC. Foi analisada a estrutura anatômica do lenho, sendo avaliados o comprimento das fibras (não-gelatinosas e gelatinosas); diâmetro total e diâmetro do lume de fibras não-gelatinosas; diâmetro e frequência dos elementos de vaso; largura, altura e frequência de raios e a proporção de tecidos. Árvores exploradas e não-exploradas diferiram na estrutura anatômica em relação às características quantitativas. Apenas as variáveis comprimento de fibra gelatinosa; diâmetro do lume das fibras; frequência de raios, e proporção de elementos de vaso e raios não apresentaram diferenças significativas pelo teste de Mann-Whitney. Os resultados mais contundentes consistiram no aumento da largura e altura de raios nas árvores extraídas, bem como as maiores proporções de fibras gelatinosas nas árvores não-extraídas. As diferenças observadas entre os grupos avaliados podem estar atribuídas à demanda de carboidratos que a regeneração do fluxo de látex ocasiona nestes indivíduos. Recomenda-se maiores estudos acerca do consumo de carboidratos não-estruturais relacionado diretamente às mudanças na estrutura do xilema de seringueira.

Palavras-chave: Seringueira, largura de raios, fibras gelatinosas, floresta natural

ABSTRACT

In this paper, the influence of tapping on the wood anatomy of naturally grown rubber trees was studied. The hypothesis that the anatomical characteristics are affected by the tapping activity was evaluated. Thus, non-destructive samples were collected from tapped and untapped native trees. The sampling was carried at Catuaba Experimental Reserve, located in Senador Guimard - AC. The anatomical structure of the wood was analyzed, including the fiber length (non-gelatinous and gelatinous); total fiber diameter and lumen diameter of the non-gelatinous fiber; tangential diameter and frequency of vessel elements; width, height and frequency of rays; and tissue proportion. Tapped and untapped trees differed in anatomical structure in terms of quantitative characteristics. Only the following variables did not show significant differences by the Mann-Whitney test: gelatinous fiber length; fiber lumen diameter; frequency of rays, and proportion of vessel elements and rays. The most remarkable results were the width and height of rays increasing in tapped trees, as well as the greater proportions of gelatinous fibers in untapped trees. The observed differences between the evaluated groups may be attributed to the carbohydrate demand that the regeneration of the latex flow causes in these individuals. Further studies on the non-structural carbohydrate intake related directly to changes in the structure of the rubber tree xylem are strongly recommended.

Key words: Rubberwood, ray width, gelatinous fibers, natural forest

1. INTRODUÇÃO

A seringueira (*Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg.), é uma espécie que ocorre naturalmente na Amazônia brasileira e em países vizinhos. Tem sido plantada em áreas tropicais com o objetivo de extrair látex para a fabricação de borracha (NOBUCHI *et al.*, 2011). Mais recentemente têm-se desenvolvido clones visando também a produção de madeira (NOBUCHI *et al.*, 2011; SAFFIAN *et al.*, 2014). No entanto, a colheita de madeira de seringueiras em florestas naturais, primitivas ou regeneradas é proibida de acordo com o Art. 29 do Decreto n° 5.975, de 30 de novembro de 2006 (BRASIL, 2006).

A influência da extração de látex no crescimento e propriedades da madeira de seringueira tem sido estudada a fim de avaliar os impactos desta atividade no fluxo de látex e de fotoassimilados, em decorrência de alterações na recuperação da casca que foi removida (SILPI *et al.*, 2006; SILPI *et al.*, 2007; JUNJITTAKARN *et al.*, 2012; SEVERO *et al.*, 2013). Neste contexto, experimentos com plantas submetidas à métodos de extração, ou sangria são importantes para uma melhor compreensão dos reflexos desta atividade nas características do xilema (SILPI *et al.*, 2006; SILPI *et al.*, 2007), uma vez que a drenagem do látex pode diminuir o crescimento da planta, pois a regeneração de seu fluxo consome carboidratos que poderiam ser utilizados para o crescimento (SILPI *et al.*, 2007). Com essa atividade, cria-se uma demanda adicional que desvia o carboidrato das atividades normais para a regeneração do látex, evidenciada pela grande concentração de amido encontrada no lenho dessas árvores (SILPI *et al.*, 2007).

A regeneração do fluxo de látex entre as drenagens, depende do influxo de carboidratos, primariamente a sacarose, dos elementos de tubo crivado do floema condutor (EVERT, 2006). Novos elementos do tubo crivado, diferenciados na regeneração da casca, apresentam maiores diâmetros que os produzidos pelo câmbio na área não sangrada. Portanto, uma reorientação qualitativa no funcionamento do câmbio poderia contribuir para o decréscimo na taxa de formação de novos elementos do xilema (SILPI *et al.*, 2006). Além disso, ferimentos no câmbio pode levar a diversas reações, dependendo de sua profundidade e extensão, tais como a compartimentalização da área afetada pelo bloqueio de vasos por tilos, ou produzida pelas células de parênquima radial, na região adjacente à afetada pela injúria. Nesse contexto, mudanças no conteúdo das células parenquimáticas durante as reações do câmbio oferecem informações sobre estas reações (NAKABA *et al.*, 2016).

Neste trabalho, a influência da exploração do látex na anatomia do lenho de seringueiras provenientes de floresta natural foi estudada, avaliando a hipótese de que as características anatômicas quantitativas, são afetadas pela exploração do látex.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo e amostragem

Foi realizada uma coleta de amostras do xilema de 10 árvores de *Hevea brasiliensis* na Fazenda Experimental de Catuaba, localizada em Senador Guimard – AC (67.62711 O; 10.08433 S). A área de Reserva caracteriza-se por floresta aberta com bambus e palmeiras, floresta densa, floresta secundária e pastagens (FUNTAC, 1990; IMAC, 2000 *apud* LOBÃO, 2011), com relevo suavemente ondulado e rede de drenagem composta por 9 igarapés (MORATO, 2004 *apud* LOBÃO, 2011).

Dos 10 indivíduos amostrados, cinco passaram por extração de látex por tempo desconhecido. A coleta foi feita de maneira não destrutiva, utilizando-se uma sonda de Pressler, na altura do painel de sangria e, as amostras radiais de cada árvore, foram retiradas em quatro regiões do tronco, de acordo com a orientação dos pontos cardeais. O material coletado foi

tombado na Xiloteca do Departamento de Produtos Florestais – FPDw, do Instituto de Florestas da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (Apêndice A).

2.2. Análises anatômicas

2.2.1. Preparo das amostras

Cortes histológicos com espessura média de 18 μm a partir de amostras da região intermediária entre a medula e a casca foram obtidos com o auxílio de um micrótomo de deslize. Foram obtidos cortes histológicos orientados nos planos de corte transversal (ST), longitudinal tangencial (SLT) e longitudinal radial (SLR). O material remanescente dos cortes histológicos foi dissociado em solução aquecida de ácido acético glacial e peróxido de hidrogênio (1:1), a 60° C, por aproximadamente 12 horas. Os cortes histológicos e os tecidos dissociados foram tratados numa solução aquosa de safranina 1% e de azul de astra 1% (6:4) (BUKATSCH, 1972), seguindo-se da montagem de lâminas semipermanentes.

2.2.2. Dimensões celulares e proporção de tecidos

Imagens digitais foram obtidas com o auxílio de uma câmera acoplada num microscópio óptico 40 para medição do diâmetro tangencial dos elementos de vaso e determinação da proporção de elementos anatômicos. A partir de imagens do plano longitudinal tangencial, foram mensuradas a largura, altura e frequência de raios. Com o material macerado foram mensurados o comprimento e a largura das fibras gelatinosas (quando presentes), comprimento, largura e diâmetro do lume de fibras não-gelatinosas. As mensurações seguiram os parâmetros estabelecidos normas da IAWA Comitee (1989), com adaptações no que diz respeito à análise da proporção dos elementos anatômicos (Ramos et al., 2016).

2.2.3. Análise estatística

Com os dados obtidos foi realizada a estatística descritiva, seguida de teste de Mann-Whitney para verificar a distribuição dos dados das variáveis analisadas entre os grupos de árvores exploradas e árvores não-exploradas. Ainda, foram avaliadas associações entre as variáveis anatômicas dos grupos estudados por análise de cluster em duas etapas (*Two Step Cluster*) e Escalonamento Multidimensional (EMD).

A análise de cluster procedeu-se segundo o Critério de Informação Bayesiana (BIC), utilizando a probabilidade de log como medida de distância. A significância das variáveis dentro dos clusters foi testada pelo teste de Bonferroni T-Student ao nível de 95% de confiança. O Escalonamento Multidimensional foi realizado a partir de entradas métricas (dados quantitativos) utilizando algoritmo PROXCAL a partir de matrizes de dissimilaridade.

3. RESULTADOS

3.1. Características comuns

Os indivíduos de seringueira apresentaram, independentemente do grupo avaliado, as seguintes características: camadas de crescimento pouco distintas (Figura 3A); elementos de vaso em arranjo radial, solitários ou em grupos de 2 ou mais elementos com seção circular a oval (Figuras 3A e 3B), placa de perfuração simples (Figura 3G), pontoações intervasculares pequenas, alternas; fibras não septadas, fibras gelatinosas presentes (Figuras 2A, 3C, 3E); parênquima axial apotraqueal em faixas estreitas, por vezes reticulado (Figuras 2A e 3A), em séries de até 8 ou mais células, paratraqueal escasso; raios multisseriados (Figuras 2C), heterogêneos, com células do corpo do raio procumbentes com até 2 camadas de células

marginais quadradas e eretas (Figura 2C); raios fusionados (pouco frequente); presença de cristais prismáticos; inclusões minerais: Cristais prismáticos presentes em células de parênquima axial; radial (Figura 3H), e em tilos (Figuras 3B).

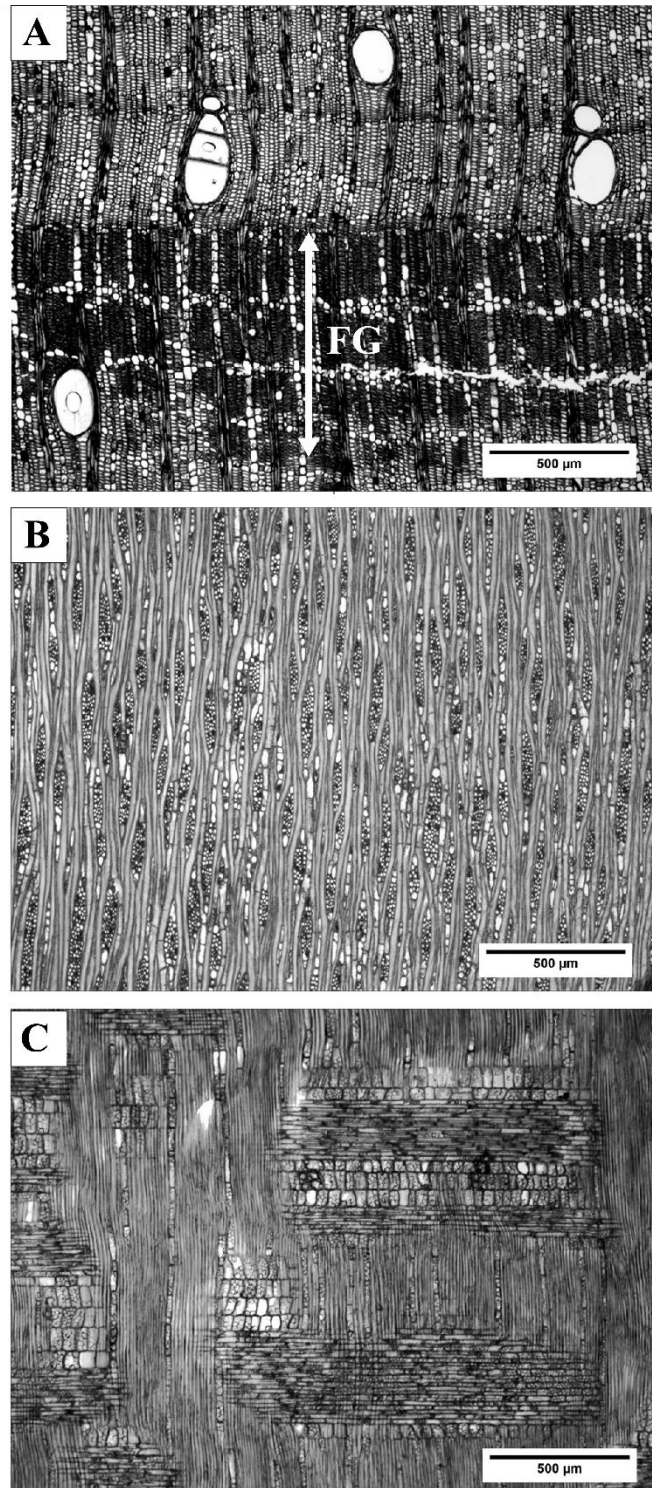


Figura 2 - Anatomia da madeira de *Hevea brasiliensis*. A: Plano transversal, mostrando região com presença de fibras gelatinosas (FG); B: plano tangencial; C: plano radial, mostrando a presença de raios heterogêneos.

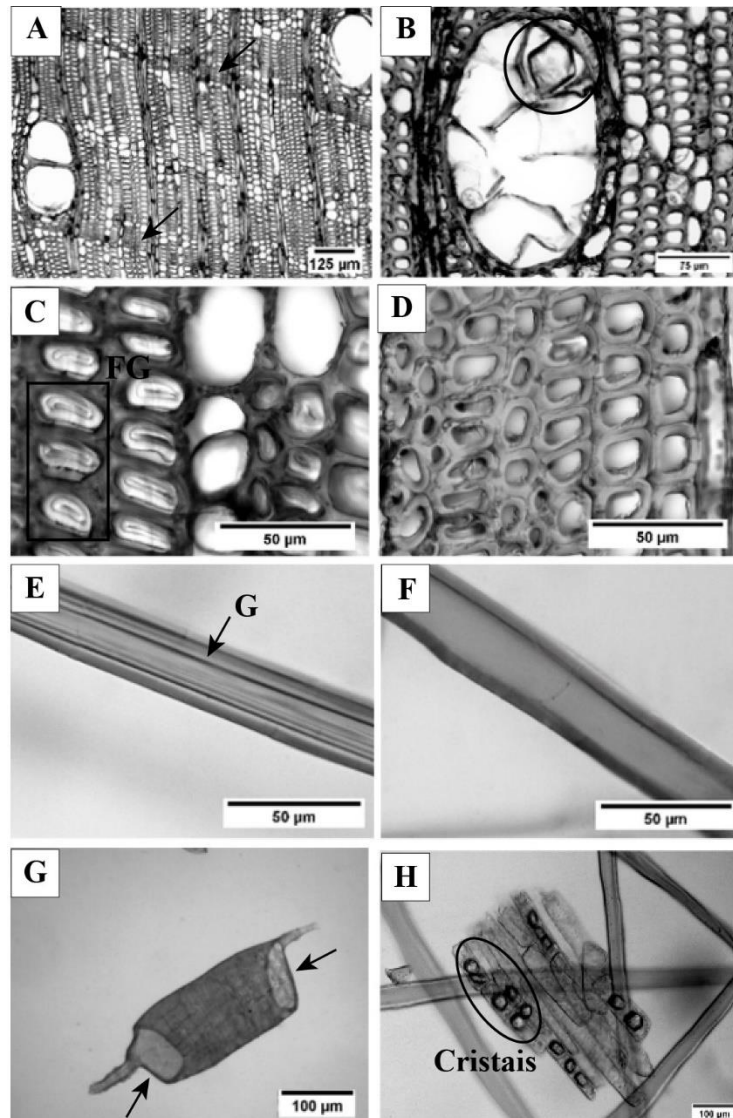


Figura 3 - Características comuns aos grupos de indivíduos de *Hevea brasiliensis* estudados. A: camadas de crescimento pouco distintas; B: cristais em tilos; C: fibras gelatinosas no plano transversal; D: fibras normais; E: fibra gelatinosa dissociada; F: fibra normal dissociada; G: elemento de vaso dissociado, evidenciando a placa de perfuração simples; H: células dissociadas de parênquima radial contendo cristais.

3.2. Dimensões celulares e proporção de tecidos

Na tabela 1 observam-se as médias e medianas para as 15 características anatômicas avaliadas. As variáveis do lenho apresentaram diferenças estatísticas entre árvores exploradas e não-exploradas pelo teste de Mann-Whitney, com exceção das variáveis comprimento de fibra gelatinosa; diâmetro do lume das fibras; frequência de raios, e proporção de elementos de vaso e raios.

As fibras não-gelatinosas de árvores não-exploradas apresentaram médias de suas dimensões –comprimento ($1266 \mu\text{m} \pm 153$), largura ($32 \mu\text{m} \pm 6$) e espessura de parede ($5 \mu\text{m} \pm 1$) - ligeiramente maiores que as dimensões das árvores exploradas ($1244 \mu\text{m} \pm 153$; $30 \mu\text{m} \pm 5$; $22 \mu\text{m} \pm 5$, respectivamente). As fibras gelatinosas, por sua vez, não foram abundantes em

ambas as situações analisadas. Quando presentes, apresentaram comprimento maior que o comprimento das fibras não-gelatinosas.

Os indivíduos explorados apresentaram maiores largura e altura de raios, e maior proporção de parênquima axial. Quanto às médias do diâmetro tangencial de vasos e a porosidade, observa-se maior diâmetro e menor porosidade para as árvores não exploradas.

Tabela 1 - Parâmetros quantitativos do lenho de *Hevea brasiliensis* nos dois grupos avaliados. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os valores pelo teste de Mann-Whitney para $\alpha=0,05$.

Grupo		VARIÁVEIS ANATÔMICAS														
		Fibras					Elementos de vaso		Raios			Proporcionalidade Celular				
		CF	LF	DLF	EPF	CFG	DV	FV	LR	AR	FR	PR	PPA	PV	PFG	PFN
Não-explorada	Mediana	1262 ^a	30 ^a	21 ^a	5 ^a	1287 ^a	149 ^a	2 ^a	38 ^a	469,5 ^a	8 ^a	29 ^a	19 ^a	4 ^a	4,5 ^a	40 ^a
	Média	1266	32	21	5	1318	146	2,5	38	481	8	29	19	4	13	35
	DP	153	6	5	1	164	37	1	8	111	2	6	4	2	17	16
Explorada	Mediana	1240 ^b	30 ^a	22 ^a	4 ^b	1300 ^a	142 ^b	3 ^b	47 ^b	509 ^b	8 ^a	27 ^a	17 ^b	4 ^a	0 ^b	48 ^b
	Média	1244	30	22	4	1295	140 ^b	3,3 ^b	47	523	8	28	17	4	4	47
	DP	153	5	5	1	137	31	2	9	121	1	5	4	2	9	11

CF = Comprimento das fibras (μm); LF = Largura das fibras (μm); DLF = Diâmetro do lume das fibras (μm); EPF = Espessura da parede das fibras (μm); CFG = Comprimento de fibras gelatinosas; DV = Diâmetro dos Elementos de vaso (μm); FV = Frequência de Elementos de Vaso (Vasos/ mm^2); LR = Largura dos raios (μm); AR = Altura dos raios (μm); FR = Frequência de raios (Raios/ mm); PR = Proporção de raios (%); PPA = Proporção de Parênquima Axial (%); PV = Proporção de elementos de vaso (%); PFG = Proporção de fibra gelatinosa (%); PFN = Proporção de fibra não-gelatinosa (%).

3.3. Análise de agrupamento (*Two Step Cluster*)

A análise *Two Step Cluster* distribuiu os dados em dois clusters distintos, ou grupos, em função das variáveis analisadas. O primeiro grupo ou cluster representa as árvores não-exploradas, cujo tamanho corresponde à 46% dos dados, e o segundo grupo representa as árvores exploradas.

A tabela 2 apresenta os centros de cluster, que são valores médios das variáveis que definem cada cluster. As variáveis analisadas foram classificadas de acordo com sua importância dentro dos clusters. Em ambos os clusters, as variáveis classificadas como mais importantes foram a largura de raios, seguida da proporção de fibras não-gelatinosas.

O cluster 1, correspondente às árvores não-exploradas, caracteriza-se principalmente por fibras ligeiramente mais compridas e largas, com parede celular mais espessa; vasos de maior diâmetro; raios mais finos e de menor altura; e maior proporção de fibras gelatinosas. O cluster 2 corresponde às árvores exploradas, caracterizado principalmente por fibras ligeiramente menores e finas; raios mais largos e de maior altura; e menor proporção de fibras gelatinosas.

Tabela 2 - Resumo da importância das variáveis anatômicas para a divisão dos clusters e os centros de cluster.

Ordem de importância geral	Variáveis	Cluster	
		1 - Não-Exploradas	2 - Exploradas
1	***Largura de raios (μm)	38.76	47.31
2	**Proporção de fibras não-gelatinosas (%)	35.81	45.82
3	*Proporção de fibras gelatinosas (%)	12.11	4.31
4	*Proporção de parênquima axial (%)	18.84	16.75
5	*Espessura de parede das fibras (μm)	5.04	4.43
6	*Frequência de elementos de vaso (Vasos/ mm^2)	2.51	3.26
7	*Altura de raios (μm)	484.53	523.34
8	*Diâmetro dos elementos de vaso (μm)	149.57	140.29
9	*Largura de fibras (μm)	31.62	30.33
10	Proporção dos elementos de vaso (%)	4.05	4.45
11	Comprimento de fibras normais (μm)	1265.4	1242.77
12	Proporção de raios (%)	28.22	27.68
13	Frequência de raios (raios/ mm)	8.06	7.94
14	Diâmetro do lúmen das fibras (μm)	21.55	21.53
15	Comprimento de fibra gelatinosa (μm)	1317.95	1297.80

*** = Muito importante; ** = Importante; * = Pouco importante. As variáveis de 10 a 15 não foram importantes para a divisão dos clusters.

3.3. Escalonamento multidimensional

Na figura 3 é apresentado o mapa perceptual, que é a representação gráfica dos espécimes de seringueira no espaço bidimensional, no qual os pontos representam os indivíduos explorados e não-explorados agrupados a partir da análise das características anatômicas: largura de raios; proporção de fibras não gelatinosas, gelatinosas e de parênquima axial; espessura de parede; frequência de elementos de vaso; altura de raios; diâmetro de elementos de vaso; e largura das fibras.

Observa-se a existência de agrupamentos, onde os indivíduos puderam ser distribuídos em três grupos ao analisar a dimensão 1, onde: dois grupos são compostos apenas por indivíduos não-explorados e o outro é composto apenas por indivíduos explorados. Cada grupo reuniu indivíduos com características similares entre si, enquanto a A9_E não compartilhou características similares para se inserir em um dos grupos formados.

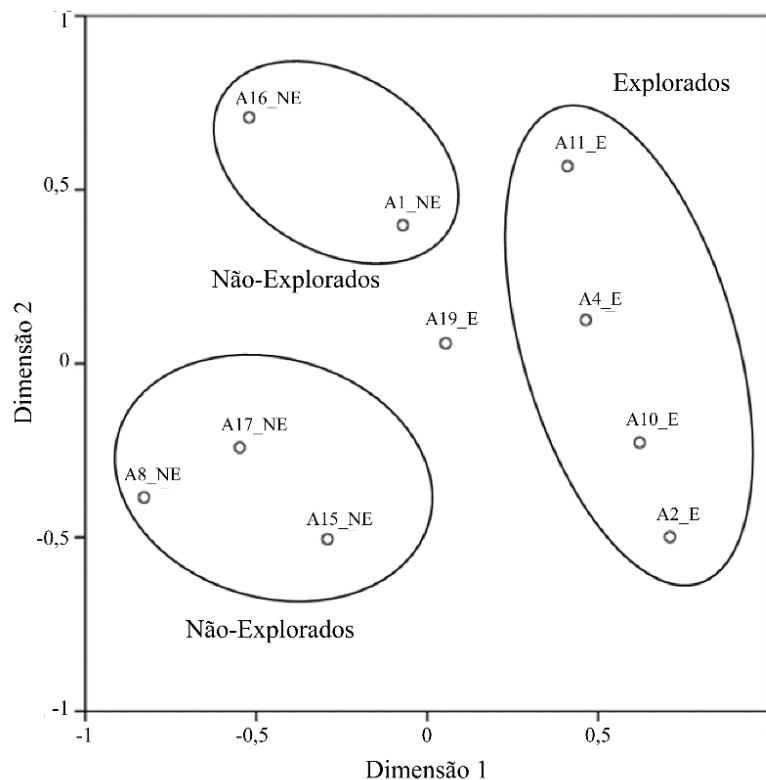


Figura 4 - Representação gráfica de indivíduos de *Hevea brasiliensis* explorados e não-explorados, pela análise de Escalonamento Multidimensional.

4. DISCUSSÃO

De maneira geral, as árvores exploradas e não-exploradas apresentaram caracteres qualitativos semelhantes condizentes com a literatura. Entre as principais características podem ser destacados: porosidade difusa, placa de perfuração simples, presença de tilos, presença de cristais, parênquima axial em faixas estreitas, parênquima reticulado, raios largos e multisseriados, entre outras (INSIDE WOOD, 2004).

Maiores diferenças entre os grupos analisados foram observadas nas características anatômicas quantitativas. Foram observadas diferenças estatísticas significativas entre algumas variáveis analisadas pelo teste de Mann-Whitney. Os indivíduos explorados apresentaram maiores médias para a comprimento de fibra, espessura de parede das fibras, frequência de vasos, largura de raios, altura de raios e proporção de fibras não-gelatinosas.

As diferenças nas características quantitativas do lenho entre os dois grupos de árvores estudados foram suficientes para que esses grupos pudessem ser reconhecidos e divididos pela análise *Two Step Cluster*. A exploração dos dados na EMD demonstrou padrão parecido com o padrão apresentado pela a *Two Step Cluster* na divisão dos grupos. Essa resposta pode indicar que a exploração do látex influencia as características do xilema.

A largura de raios foi a característica mais importante na diferenciação dos grupos, pela *Two step Cluster*. Os raios, assim como o parênquima axial, correspondem à porção viva no xilema secundário, entremeado com o tecido não-vivo, que são as fibras e os elementos de vaso (MORRIS; JANSEN, 2016). Dentre suas funções podem ser citados o armazenamento de transporte de carboidratos não-estruturais (CNE) (SILPI *et al.*, 2006; SILPI *et al.*, 2017; FONTI *et al.*, 2015; MORRIS *et al.*, 2016); defesa contra patógenos; armazenamento de minerais; reforço biomecânico; e armazenamento e transporte de água, assim como os elementos de vaso

(MORRIS *et al.*, 2016). As proporções de raios em folhosas costumam variar de 10-20%, enquanto o parênquima axial pode variar de 1-30% (PLAVCOVÁ; JANSEN, 2015). O volume de tecido parenquimático pode ser considerado como um compartimento disponível para armazenamento de substâncias, das quais os CNE são as mais abundantes (PLAVCOVÁ; JANSEN, 2015).

Sabe-se que as plantas são capazes de responder à fatores externos de naturezas diversas com alterações no lenho. Por exemplo, plantas que sofreram ferimento cambial podem apresentar alterações no parênquima, vasos e raios (MYBURG; SEDEROFF, 2001; ARBELLAY *et al.*, 2012). A injúria do câmbio induz a formação de elementos de vaso mais estreitos e de menor frequência, voltando a aumentar quando o lenho se normaliza. Os resultados do trabalho de Arbella *et al.* (2012) com *Faxinus excelsior* L. demonstram essa plasticidade do xilema em responder a estímulos. Os autores observaram ainda aumento do número de raios nos anéis de crescimento localizados após a injúria, aumentando em direção à margem do ferimento, bem como aumento na iniciação dos raios com pelo menos três anos após a cicatrização.

A diferença na proporção de fibras gelatinosas também foi um resultado interessante. Fibras gelatinosas são características do lenho de seringueira (NOBUCHI *et al.*; RAMOS *et al.*, 2016). As seringueiras de floresta natural, no entanto, apresentaram fibras gelatinosas em menores proporções que o observado por Ramos *et al.* (2016) em estudo com seringueiras cultivadas. As fibras gelatinosas são características de lenho de tração, cuja função é reorientar troncos e ramos, reforçar pontos de tensão, manutenção dos ângulos de ramos (HUNG *et al.*, 2016; GROOVER, 2016). Este fenômeno ocorre em resposta à estímulos ambientais e gravitacionais (HUNG *et al.*, 2016), visando reforçar ou reorientar troncos e ramos (GROOVER, 2016). Sua composição morfológica e química difere notavelmente do lenho normal (LEHRINGER *et al.*, 2009). Esse tipo diferenciado de fibras apresenta uma camada interna à camada S₂, chamada camada gelatinosa, caracterizada por altos níveis de celulose cristalina e pelo baixo ângulo microfibrilar, que fica próximo de 0° (DÉJARDIN *et al.*, 2010).

Seringueiras cultivadas apresentam maiores proporções de fibras gelatinosas (NOBUCHI *et al.*, 2011; RAMOS *et al.*, 2016). Ramos *et al.* (2016) estudaram a anatomia do lenho de tração em clones de seringueiras e observaram proporções de fibra gelatinosa variando de 38 a 51%. Nas árvores estudadas no presente trabalho as proporções dessas fibras gelatinosas variaram de 4% (árvores exploradas) a 13% (árvores não-exploradas). As condições às quais seringueiras de floresta natural e cultivadas são submetidas podem ser a chave para explicar essa diferença. Seringueiras cultivadas são plantas enxertadas, algumas vezes tricompostas (cavalo, enxerto de caule e enxerto de copa), o que pode causar desequilíbrio da copa, levando à o deslocamento do tronco em relação ao eixo natural da planta. As seringueiras de floresta natural, por sua vez, crescem e se desenvolvem naturalmente, sendo assim menos suscetíveis a esse tipo de desequilíbrio.

No processo de biossíntese da camada gelatinosa no lenho de tração em desenvolvimento há uma série de genes expressos envolvidos na reprogramação do metabolismo de carboidrato, resultando no aumento das atividades para biossíntese da celulose e degradação de pectina (ANDERSSON-GUNERAS *et al.*, 2006). Portanto pode-se pensar que a extração do látex pode reduzir o desenvolvimento das fibras gelatinosas devido ao desvio de fotoassimilados durante a regeneração do fluxo de látex, o que pode limitar a diferenciação desses elementos do xilema bem como a síntese dos componentes da parede celular.

A extração do látex é realizada com cuidado para que o câmbio não seja atingido, de maneira a não feri-lo e prejudicar sua atividade. No entanto, a regeneração do fluxo de látex após sua extração é uma atividade que apresenta alta demanda de fotoassimilados. De fato, quando a árvore é sangrada, a casca é ferida e parcialmente removida, persistindo no painel de

sangria o câmbio e o floema jovem. Consequentemente, a translocação de assimilados vindos da copa é parcialmente obstruído (SILPI *et al.*, 2006). Ao induzir a regeneração do látex, a sangria desvia uma proporção significativa de fotoassimilados (SILPI *et al.*, 2007).

5. CONCLUSÕES

Os resultados obtidos permitem concluir que:

- A extração de látex tem influência nas características quantitativas do lenho de seringueiras.
- As diferenças entre os indivíduos explorados e não-explorados são observadas na largura de raios, comprimentos e largura de fibra, espessura de parede das fibras, altura de raios, frequência e diâmetro dos elementos de vaso, e proporções de fibras normais, fibras gelatinosas e de parênquima axial.
- Os indivíduos explorados apresentaram raios mais largos e mais altos, sendo a largura de raios a variável mais importantes na divisão dos grupos segundo a análise estatística. Este resultado é um importante indício da necessidade da planta em aumentar o volume de armazenamento de carboidratos para uso conforme a necessidade.
- Árvores exploradas apresentaram menor proporção de fibras gelatinosas do que as árvores não-exploradas, podendo este fato ser atribuído ao desvio de fotoassimilados para a regeneração do látex após sua extração, o que pode limitar a diferenciação dos elementos do xilema.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDERSSON-GUNNERÅS, S.; MELLEROWICZ, E. J.; LOVE, J.; SEGERMAN, B.; OHMIYA, Y.; COUTINHO, P. M.; NILSSON, P.; HENRISSAT, B.; MORITZ, T.; SUNDBERG, B. Biosynthesis of cellulose-enriched tension wood in *Populus*: global analysis of transcripts and metabolites identifies biochemical and developmental regulators in secondary wall biosynthesis. **The Plant Journal**, v. 45, n. 2, p. 144-165, 2006.

ARBELLAY, E.; FONTI, P.; STOFFEL, M. Duration and extension of anatomical changes in wood structure after cambial injury. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, p. 3271–3277, 2012.

BRASIL. **Decreto n. 5.975, de 30 de nov. de 2006. Brasília, DF, novembro de 2006.** Disponível em: <http://www.planalto.gov.br/ccivil_03/_ato2004-2006/2006/decreto/d5975.htm. /> Acesso em: 22 Nov. 2017.

BUKATSCH, F. Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. **Mikrokosmos**, Stuttgart, v.61, n.8, p.255, 1972.

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

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.

FONTI, P.; TABAKOVA, M. A.; KIRDYANOV, A. V.; BRYUKHANOVA, M. V.; ARX, G. von. Variability of ray anatomy of *Larix gmelinii* along a forest productivity gradient in Siberia. **Trees**, v. 29, p. 1165-1175, 2015.

- GROOVER, A. Gravitropisms and reaction woods of forest trees—evolution, functions and mechanisms. **New Phytologist**, v. 211, n. 3, p. 790-802, 2016.
- HUNG, L. F.; TSAI, C. C.; CHEN, S. J.; HUANG, Y. S.; KUO-HUANG, L. L. Study of tension wood in the artificially inclined seedlings of *Koelreuteria henryi* Dummer and its biomechanical function of negative gravitropism. **Trees**, v. 30, n. 3, p. 609-625, 2016.
- InsideWood. 2004. Publicado na internet. Disponível em: <<http://insidewood.lib.ncsu.edu/search>>. Acesso em 29 Ago. 2017.
- JUNJITTAKARN, J.; LIMPINUNTANA, V.; PANNENGPETCH, K.; AYUTTHAYA, S. I. N.; ROCHETEAU, A.; COCHARD, H.; DO, F. Short term effects of latex tapping on micro-changes of trunk girth in *Hevea brasiliensis*. **Australian Journal of Crop Science**. V. 6, n. 1, p. 65–72, 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.
- MORRIS, H.; JANSEN, S. Secondary xylem parenchyma—from classical terminology to functional traits. **IAWA Journal**, Leiden v. 37, p. 1-13, 2016.
- MORRIS, H.; PLAVCOVÁ, L.; CVECKO, P.; FICHTLER, E.; GILLINGHAM, M. A. F.; CABRERA, H. I. M.; MCGLINN, D. J.; WHEELER, E.; ZHENG, J.; ZIEMINSKA, K.; STEVEN JANSEN, S. A global analysis of parenchyma tissue fractions in secondary xylem of seed plants. **New Phytologist**, v. 209, n. 4, p. 1553-1565, 2016.
- MYBURG, A. A.; SEDEROFF, R. R. Xylem Structure and Function. **Enciclopedia of Life Sciences**, 2001.
- NAKABA, S.; MORIMOTO, H.; ARAKAWA, I.; YMAGISHI, Y.; NAKADA, R.; FUNADA, R. Responses of ray parenchyma cells to wounding differ between earlywood and latewood in the sapwood of *Cryptomeria japonica*. **Trees**, v. 31, n. 1, p. 27-39, 2016.
- NOBUCHI, T.; MUNIANDY, D.; SAHRI, M. H. Formation and anatomical characteristics of tension wood in plantation-grown *Hevea brasiliensis* (Willd.) Muell.-Arg. **Malaysian Forester**, Kuala Lumpur, v. 74, n. 2, p. 133-142, 2011.
- PLAVCOVÁ, L.; JANSEN, S. The role of xylem parenchyma in the storage and utilization of nonstructural carbohydrates. In: **Functional and ecological xylem anatomy**. Springer International Publishing Switzerland, p. 209-234, 2015.
- RAMOS, L. M. A.; LATORRACA, J. V. D. F.; CASTOR NETO, T. C.; MARTINS, L. S.; SEVERO, E. T. D. Anatomical characterization of tension wood in *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Mull. Arg. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 40, n. 6, p. 1099-1107, 2016.
- SAFFIAN, H. A.; TAHIR, P. M.; HARUN, J.; JAWAID, M.; HAKEEM, K. R. Influence of planting density on the fiber morphology and chemical composition of a new latex-timber clone tree of rubberwood (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.). **BioResources**, Raleigh, v. 9, n. 2, p. 2593-2608, 2014.
- SEVERO, E. T. D.; OLIVEIRA, E. F.; SANSIGOLO, C. A.; ROCHA, C. D.; CALONEGO, F. W. Properties of juvenile and mature woods of *Hevea brasiliensis* untapped and with tapping panels. **European Journal of Wood and Wood Products**, v. 71, n. 6, p. 815-818, 2013.
- SILPI, U.; THALER, P.; KASEMSAP, P.; LACOINTE, A.; CHANTUMA, A.; ADAM, B.; GOHET, E.; THANISAWANYANGKURA, S.; AMÉGLIO, T. Effect of tapping activity on

the dynamics of radial growth of *Hevea brasiliensis* trees. **Tree physiology**, Victoria, v. 26, n. 12, p. 1579–87, dez. 2006.

SILPI, U; LACOINTE, A.; KASEMPSAP, P; THANYSAWANYANGKURA, S.; CHANTUMA, P.; GOHET, E.; MUSIGAMART, N.; CLÉMENT, A.; AMÉGLIO, T.; THALER, P. Carbohydrate reserves as a competing sink: evidence from tapping rubber trees. **Tree Physiology**, Victoria, v. 27, p. 881–889, 2007.

WHEELER, E. A.; BAAS, P.; GASSON, P. E. (Ed.). **IAWA list of microscopic features for hardwood identification**. Leiden, 1989.

CAPITULO II

ESTRUTURA E QUÍMICA DA PAREDE CELULAR DE FIBRAS GELATINOSAS DE SERINGUEIRAS NATIVAS

RESUMO

A ocorrência de fibras gelatinosas no lenho de seringueiras é um assunto pouco debatido na literatura, principalmente no que diz respeito à estrutura da parede celular e características químicas de indivíduos nativos. Neste capítulo, a estrutura da parede e as características químicas das fibras gelatinosas de *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Mull. Arg., provenientes de floresta nativa foram estudadas. Para isso, foram utilizados microscopia eletrônica de varredura (MEV), microscopia eletrônica de transmissão (MET), testes histoquímicos de Wiesner e Mäule, e microespectroscopia por transformada de Fourier (FT-IR). As fibras não-gelatinosas apresentam a típica configuração $P + S1 + S2 + S3$, enquanto as fibras gelatinosas apresentaram a configuração $P + S1 + S2 + G$, com a camada G apresentando estrutura lamelada. O teste de Wiesner não mostrou forte coloração nas paredes lignificadas, indicando um menor teor de lignina; enquanto a camada G não reagiu, indicando nenhuma ou muito pouca lignificação nesta porção da parede. O teste de Mäule revelou a presença de unidades guaiacil (G) na lignina, principalmente na região dos vasos. A análise FT-IR detectou maiores intensidades para as bandas referentes às unidades G nas fibras gelatinosas que nas fibras não-gelatinosas. A relação S/G indicou que as unidades G e unidades S da lignina apresentam proporções parecidas, diferentemente do encontrado na literatura para essa espécie.

Palavras-chave: Topoquímica, camada gelatinosa, *Hevea brasiliensis*

ABSTRACT

The occurrence of gelatinous fibers in the rubber tree is not much debated in the literature, especially with respect to its cell wall structure and chemical characteristics of wild plants. In this chapter, the cell wall structure and the chemical characteristics of the gelatinous fibers of *Hevea brasiliensis* (Willd. Ex A. Juss.) Mull. Arg., from a native forest were studied. For this purpose, scanning electron microscopy (SEM), transmission electron microscopy (TEM), Wiesner and Mäule histochemical tests, and Fourier transformed infrared microspectroscopy (FT-IR) were carried. The non-gelatinous fibers presented a typical P + S1 + S2 + S3 configuration, while the gelatinous fibers presented a P + S1 + S2 + G configuration, in which the G layer presenting a lamellar structure. The Wiesner test did not show strong staining in the lignified walls, indicating a lower lignin content, while the layer G did not stain, indicating none or very little lignification in this portion of the wall. The Mäule test revealed the presence of guaiacil (G) units in lignin, mainly in the vessel region. FT-IR analysis detected higher intensities for bands related to G units in the gelatinous fibers than in the non-gelatinous fibers. The S / G ratio indicated that G and S lignin units are in equal proportions, differently from the information on literature for this species.

Key-words: topochemistry, G-layer, *Hevea brasiliensis*

1. INTRODUÇÃO

A formação do lenho de tração está correlacionada à resposta das árvores às tensões mecânicas, cuja consequência é a modificação e especialização de células do xilema. Recebe o nome de lenho de tração quando se trata de folhosas e lenho de compressão para coníferas (PILATE et al., 2004).

A principal característica do lenho de tração, em muitas espécies lenhosas, é a presença de fibras gelatinosas, cuja estrutura da parede celular pode apresentar características totalmente diferentes da parede celular de fibras libriformes comuns (RUELLE, 2014). Estas fibras são mais longas e apresentam uma camada celulósica em seu interior, muitas vezes preenchendo quase totalmente o lume da célula, comumente denominada de camada gelatinosa ou camada *G* (DÉJARDIN et al., 2010).

A camada *G* é caracterizada por altos níveis de celulose cristalina e pelo baixo ângulo microfibrilar (próximo de 0°), quando comparada às fibras do lenho normal (WARDROP; DADSWELL, 1948; DÉJARDIN et al., 2010). Seu nome vem da aparência mais ou menos transparente, sua baixa interação com corantes específicos para a lignina e; pelo seu maior conteúdo de celulose cristalina (MELLEROWICZ; GORSHKOVA, 2012). A formação dessa camada interior, adicional à parede secundária durante o desenvolvimento das fibras no xilema, é um exemplo da capacidade de adaptação das plantas às condições do meio ambiente (JOSELEAU et al., 2004).

Outra importante característica do lenho de tração é ocorrência de menor depósito de lignina nas fibras. A lignina é um dos principais polímeros a parede celular de plantas lenhosas, conferindo-lhe resistência e rigidez, fornecendo suporte mecânico (DONALDSON, 2001; JOSELEAU et al., 2004; NAWAWI, 2017). Sua presença confere propriedade hidrofóbica, o que beneficia o transporte de água e auxilia na defesa contra patógenos e insetos (PRAMOD; REGHU; RAO, 2017). Para os vegetais, a lignina é fundamental para as funções mecânicas que a parede celular das fibras desempenha. No entanto, sob o ponto de vista econômico, dependendo do uso final pretendido, pode interferir positivamente ou negativamente (LEV-YADUN, 2010). Trata-se de um tema de alta importância tecnológica, principalmente para a indústria de polpa e papel onde a remoção da lignina é primordial para o processo. Devido à sua influência e importância na utilização comercial de madeiras, estudos topoquímicos da lignina têm sido de grande interesse desde o início da década de 1950 (DONALDSON, 2001).

Pesquisas associam a lignina ao fenômeno das tensões de crescimento, uma vez que são observadas diminuição no seu conteúdo e modificações na sua composição e distribuição em função desse fenômeno (OKUYAMA et al., 1994). Testes histoquímicos, como safranina-light green ou teste de Mäule indicam que a camada *G* não se lignifica ou apresenta um baixo teor de lignina, enquanto outras camadas da célula (PILATE et al., 2004) e região do ângulo comum às células (XU et al., 2005) apresentam uma forte lignificação. Em experimento com *Salix gordejecii*, Xu et al (2005) observaram que o lenho de tração apresentou distribuição de lignina similar ao lenho normal, exceto na camada *G*.

Quanto a estrutura da parede celular de fibras gelatinosas, Scurfield (1973) cita três tipos de organização para as paredes, sendo: tipo I - S1+S2+G; tipo II - S1+G; e tipo III - S1+S2+S3+G. A camada secundária tem sua espessura reduzida e pode ser parcialmente substituída pela camada *G* (PRAMOD; RAO; SUNDBERG, 2013), que é bastante espessa.

Embora a madeira de seringueira tenha como característica importante a formação de fibras gelatinosas no lenho de tração (LIM, 1998; RAMOS et al., 2016), há pouca informação na literatura disponível acerca das características deste tipo de lenho, principalmente no que diz respeito às suas características químicas, distribuição de lignina e estrutura da parede celular.

Neste contexto, o objetivo deste trabalho foi caracterizar a estrutura e os polímeros (celulose, lignina e hemiceluloses) da parede celular de fibras gelatinosas e não-gelatinosas do lenho de seringueiras nativas.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Coleta e preparo do material

Foram coletadas amostras radiais do lenho de três árvores de seringueiras provenientes de povoamento natural, na Reserva Experimental de Catuaba, localizada em Senador Guimard – AC (67.62711 O; 10.08433 S). As amostras foram obtidas de forma não destrutiva, através de trado de incremento de 5 mm de diâmetro, inserido na altura do DAP. As amostras coletadas foram tombadas na Xiloteca do Departamento de Produtos Florestais – FPDw, do Instituto de Florestas da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, sob os números de registro: 7653, 7658 e 7678.

Cortes histológicos orientados nos planos de corte transversal (ST), com espessura média de 18 μm , foram obtidos a partir de amostras da região intermediária entre a medula e a casca, com o auxílio de um micrótomo de deslize MICRON HM 450.

2.2. Microscopia eletrônica de varredura (MEV)

Imagens em alta resolução das fibras foram obtidas utilizando-se um MEV FEI Magellan 400 L. Foram utilizados cortes histológicos e blocos de madeira levados à uma câmara de vácuo por 10 minutos antes da análise propriamente dita. As amostras foram observadas no MEV a um feixe de elétrons de 1KV e um feixe corrente de 13 pA, sem nenhum revestimento metálico.

2.3. Microscopia eletrônica de transmissão (MET)

Para realização das análises em microscopia eletrônica de transmissão, o material foi fixado em solução de glutaraldeído 2,5%, formaldeído 4,0% e cacodilato de sódio 0.01M, pós-fixado com tetróxido de ósmio 1% e o mesmo tampão por 1h. Após essa etapa o material foi desidratado com acetona em uma série crescente de concentrações (30%, 50%, 70%, 90% e 100%), infiltrado e incluso em resina epóxi (Epon®, Polybed). Foram obtidas seções ultrafinas, coradas com azul de toluidina e observados à 80 kV em microscópio JEOL 1400 Plus.

2.4. Testes histoquímicos

Foram realizados testes histoquímicos para a determinação da lignina na madeira de seringueira. Para isso, utilizou-se tratamentos com Floroglucinol-etanol-HCL (teste de Wiesner) e KMnO_4 + Floroglucinol-HCL (teste de Mäule) (NAKANO; MESHITSUKA, 1992). O teste de Wiesner reage com as unidades coniféricas e sinapílicas da lignina é utilizado para confirmar a presença de lignina, e sua intensidade de cor aumenta com o teor da lignina, evidenciada pela intensidade da cor vermelha (YOSHIZAWA et al., 2000). O teste de Mäule reage com a lignina, corando o tecido em vermelho, para predominância de unidades S, e marrom quando há predominância de unidades G (NAKANO; MESHITSUKA, 1992).

2.5. Microespectroscopia de infravermelho por transformada de Fourier (FT-IR)

A análise de microespectroscopia de infravermelho por transformada de Fourier (FT-IR) foi realizada para obtenção dos espectros de infravermelho com objetivo de identificar os principais grupos funcionais presentes nas fibras não-gelatinosas e gelatinosas do lenho de seringueira. Para tanto, a análise foi aplicada em seções transversais contendo apenas fibras gelatinosas e em seções contendo apenas fibras não-gelatinosas.

As seções foram liofilizadas em nitrogênio líquido por 12 horas. Seus espectros foram registrados utilizando-se um microscópio acoplado a um espectrômetro de infravermelho VARIAN 640-IR FT-IR spectrometer, em modo de transmitância, com resolução de 4cm^{-1} , 128 varreduras, com amplitude de 4000 a 700cm^{-1} , e suavização de 11 pontos. Os espectros tiveram

a linha base corrigida para a determinação da relação comparativa dos sinais espectrais específicos calculando-se a razão entre a intensidade do sinal alvo e a intensidade do sinal em 1500 cm^{-1} . Este último foi utilizado como sinal padrão por não sofrer alteração da intensidade causado pelos substituintes do anel aromático (ABREU, 1995). A razão S/G foi estimada pela razão entre os sinais $1338 - 1341\text{ cm}^{-1}$ e $1267 - 1273\text{ cm}^{-1}$, referentes ligninas S e G, respectivamente (ANTONOVIC et al., 2010; SAFOU-TCHIAMA et al., 2017).

3. RESULTADOS

3.1. Estrutura da parede celular

As análises por MEV e MET mostraram que a parede celular das fibras não-gelatinosas apresenta configuração $LMC + S2 + S3$, sendo: a lamela média composta (LMC), que é a lamela média + parede primária; e parede secundária ($S1$, $S2$ e $S3$) (Figuras 7A, 7B e 7D). As camadas $S1$ e $S3$ são mais finas, porém podem ser facilmente distinguidas da camada $S2$. As fibras gelatinosas apresentaram a configuração $LMC + S2 + 2G$, com a camada G substituindo a camada $S3$ nessas fibras e apresentando estrutura lamelar com até duas lamelas (Figuras 7C, 7E e 7F).

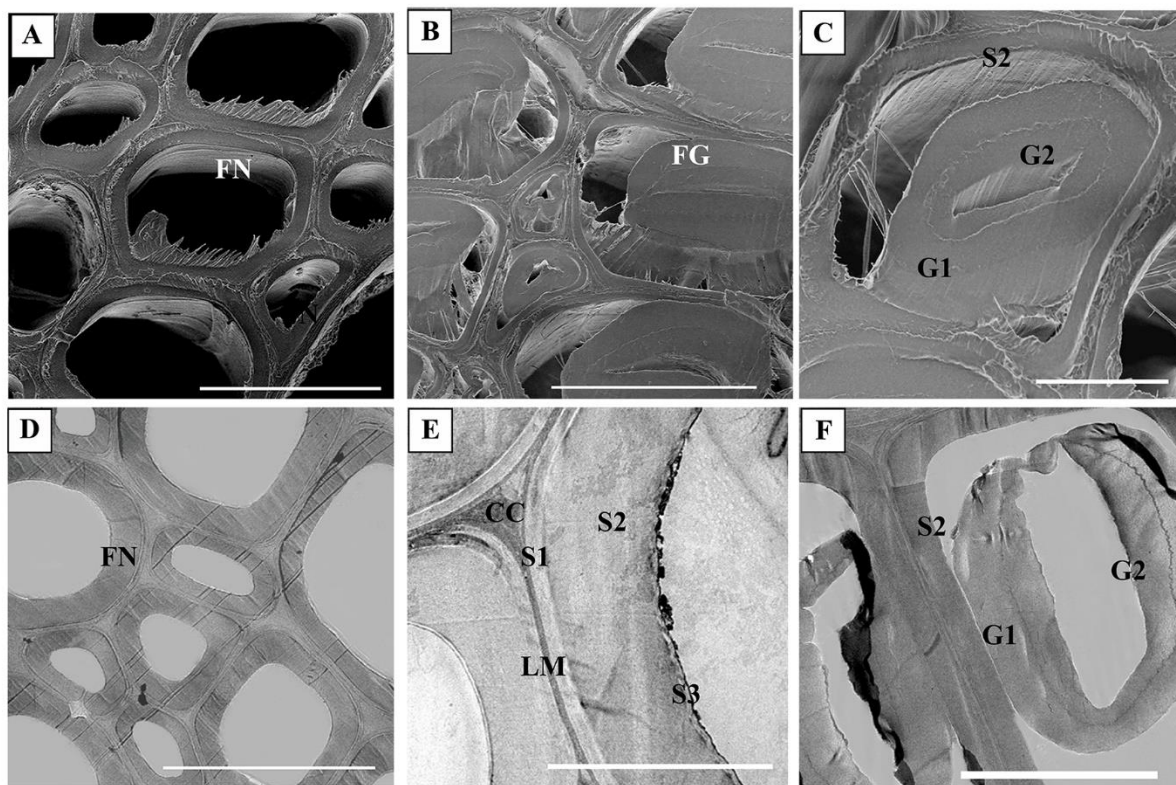


Figura 5 - Fibras do lenho de seringueira visualizadas sob MEV (A, B e C) e MET (D, E e F). A: fibras não-gelatinosas. B: fibras gelatinosas. C: camadas da parede celular de fibras gelatinosas, evidenciando a estrutura lamelada da camada gelatinosa. D: fibras não-gelatinosas. E: camadas da parede celular de fibras não-gelatinosas. F: camadas da parede celular de fibras gelatinosas, também evidenciando a estrutura lamelada. Legendas: FN – fibra não-gelatinosa; FG – fibra gelatinosa; S1, S2 e S3 – camadas da parede secundária; G1 e G2 – camadas gelatinosas. **Barras:** A, B e D= $20\text{ }\mu\text{m}$; C e E= $5\text{ }\mu\text{m}$; F= $10\text{ }\mu\text{m}$.

3.2. Testes de Wiesner e Mäule

Pelo teste de Wiesner, as células lignificadas apresentaram reação positiva devido à afinidade dos reagentes com a lignina (NAKANO; MESHITSUKA, 1992). As fibras não-gelatinosas apresentaram reação moderada à fraca na camada S2 da parede celular, enquanto a lamela média (LM) e a região do ângulo comum às células (CC) apresentaram forte reação (Figura 1A). Já as fibras gelatinosas apresentaram reação fraca, mesmo na camada S2, LM e CC, enquanto que a camada gelatinosa (camada G) não reagiu ao corante (Figura 1B). Os elementos de vaso apresentaram reação forte, observando-se um tom mais escuro, próximo ao observado na LM e CC (Figura 1B).

No teste de Mäule, as fibras não-gelatinosas, assim como as gelatinosas, apresentaram forte coloração marrom. Não houve diferenças na intensidade de cor para a LM e CC para os dois tipos de fibra. Entretanto, a parede dos vasos apresentou cor ligeiramente mais forte (Figuras 1C e 1D). A coloração observada indica a presença de mais unidades guaiacila (G) que siringila (S) no material analisado. Paredes que contém apenas unidades S ou unidades G e S simultaneamente, apresentam coloração predominantemente vermelha frente à reação de Mäule (WATANABE et al., 2004; RANA, 2009).

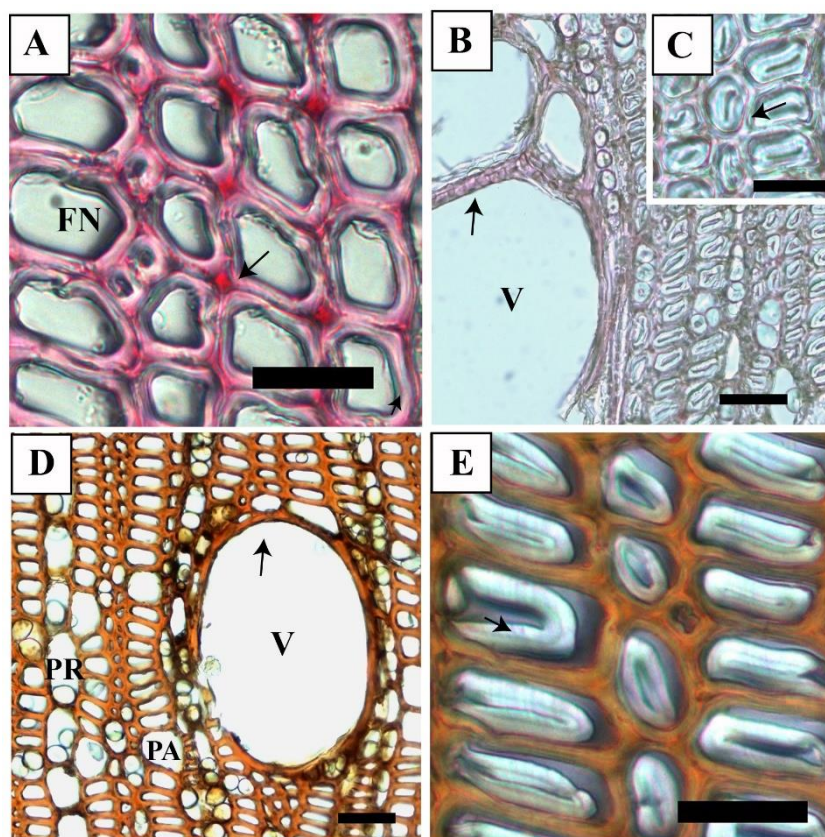


Figura 6 - Testes histoquímicos de Wiesner (A, B e C) e Mäule (C e D). A: seta indicando maior intensidade da lignina na região dos ângulos comuns às células. B: seta indicando cor mais intensa na parede do vaso. C: detalhe para as camadas lignificadas das fibras. D: observa-se um tom marrom nas paredes das fibras, evidenciando a presença de mais unidades G na lignina; seta indicando tom ligeiramente mais intenso na parede do vaso. E: seta indica a não lignificação na camada gelatinosa. **Legendas:** PA – parênquima axial; PR – parênquima radial; V – vaso; FN – fibra não-gelatinosa. **Barras:** A, C e E= 25 μ m ; B e D= 50 μ m.

3.3. Microspectroscopia de infravermelho (FT-IR)

Os espectros obtidos com a análise FTIR para a madeira de seringueira apresentaram sinais referentes aos grupos funcionais na região de 1800 – 700 cm^{-1} (Figura 9), os quais foram designados de acordo com a literatura consultada (Tabela 3). As bandas em torno de 3400 cm^{-1} , correspondente ao estiramento de O-H, e a região em torno de 2927, correspondente ao C-H, tem contribuições tanto de ligninas, celulose e hemiceluloses, e não apresentaram diferenças.

Tabela 3 - Atribuições dos sinais espectrais obtidos para amostras de seringueira, com base na literatura consultada.

Nº de onda (cm^{-1})	Atribuição	Polímero	Referência
1736 - 1746	Vibração do C-O de ésters, cetonas aldeídos em hemicelulose	Hemicelulose	FAIX, 1991; REYES-RIVERA; TERRAZAS, 2017
1647 - 1656	Água associada com a lignina ou celulose; Água adsorvida; C-O conjugada	-	MARCHESSAULT, 1962; POPESCU et al, 2007; REYES-RIVERA; TERRAZAS, 2017
1590 - 1601	Vibrações do esqueleto aromático mais estiramento C=O; S>G; G condensada > G eterificada; G>S	Lignina	FAIX, 1991
1500 - 1507	Vibração do esqueleto aromático	Lignina	FAIX, 1991
1459 - 1467	Deformação assimétrica C-H	Lignina e xilana	PANDEY; PITMAN, 2002
1423 - 1431	Vibrações do esqueleto aromático combinado com deformação C-H no plano; Deformação C-H	Lignina e carboidratos	FAIX, 1991; PANDEY, 1998
1372 - 1383	Deformação C-H, e estiramento alifático em OH de metil e fenol	Celulose e hemicelulose	REYES-RIVERA; TERRAZAS, 2017
1338 - 1341	Vibrações C-O em S	Lignina	POPESCU et al., 2007
1267 - 1273	Respiração do anel guaiacílico; estiramento C-O e ligações C-O nos grupos metoxil em guaiacil	Lignina	POPESCU et al., 2007
1171 - 1172	Estiramento assimétrico C-O-C	Celulose e hemicelulose	POPESCU et al., 2007
1158 - 1165	Vibração C-O-C; Estiramento assimétrico C-O-C	Celulose	PANDEY; NAGVENI, 2007; CHANG et al., 2014
1131 - 1137	Deformação aromática de C-H no plano, G>S; mais deformação no C-O em álcoois primários; mais estiramento C=O	Lignina	FAIX, 1991
899 - 905	Deformação C-H	Celulose	PANDEY; NAGVENI, 2007; REYES-RIVERA; TERRAZAS, 2017

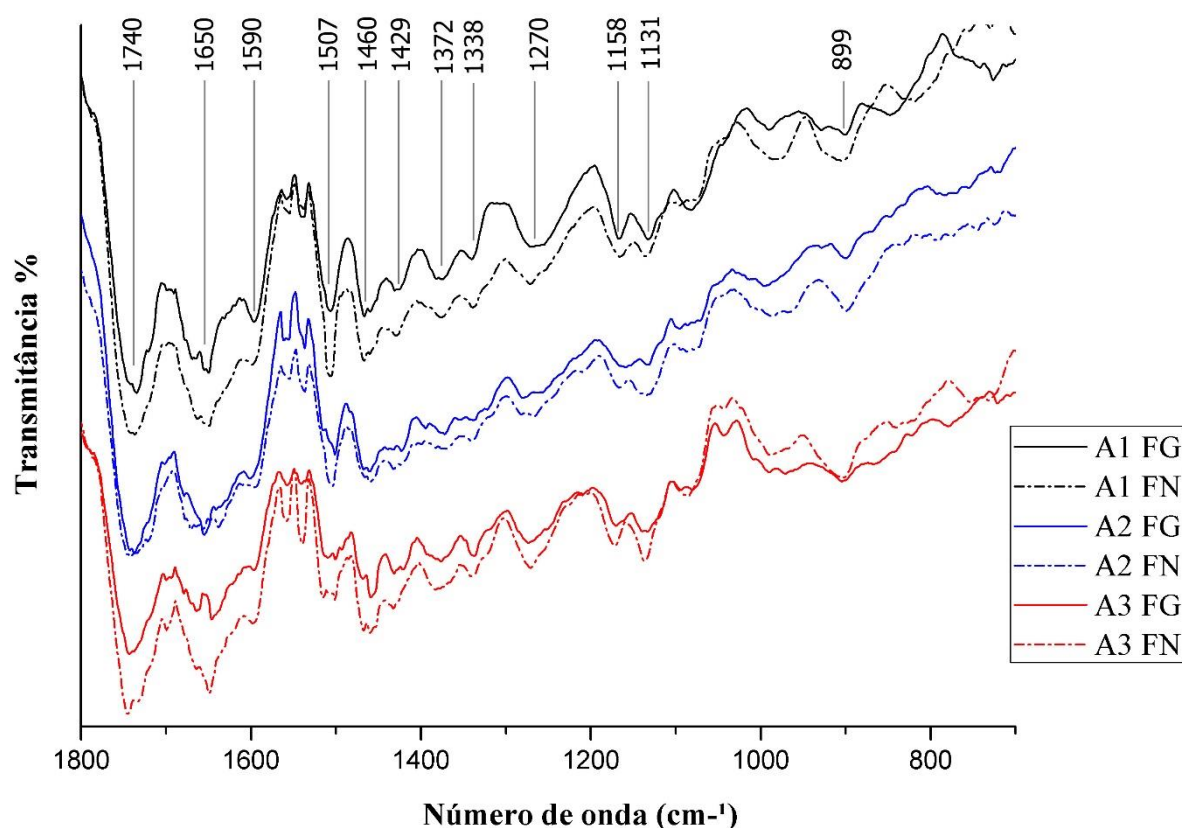


Figura 7 - Espectros no infravermelho para amostras contendo fibras não-gelatinosas (A1FN, A2FN e A3FN) e amostras com fibras gelatinosas (A1FG, A2FG e A3FG).

De maneira geral, os espectros para todas as amostras avaliadas (fibra gelatinosa presente ou ausente) apresentaram a mesma tendência. Entretanto, alguns sinais possibilitaram a observação de diferenças em função da presença de fibras gelatinosas. As fibras gelatinosas apresentaram maiores sinais para as bandas: As fibras gelatinosas apresentaram maiores razões de intensidade para os sinais referentes à hemicelulose (1736 – 1746 cm^{-1}), celulose (1372 – 1383 cm^{-1} ; 899 – 905 cm^{-1}) e lignina (1590 – 1601 cm^{-1} ; 1459 – 1467 cm^{-1} ; 1338 – 1341 cm^{-1} ; 1267 – 1273 cm^{-1} ; 1131 – 1137 cm^{-1}). As fibras não-gelatinosas apresentaram maiores sinais para as bandas 1423 a 1433 cm^{-1} , referentes à lignina e carboidratos. As bandas referentes à lignina, em sua maioria, evidenciaram a presença de unidades G (1590 – 1601 cm^{-1} ; 1267 – 1273 cm^{-1} ; 1131 – 1137 cm^{-1}), e apenas um sinal exclusivo para a presença de unidades S (1338 cm^{-1} – 1341 cm^{-1}).

A madeira de seringueira pode ser classificada como tipo GS, pois apresenta os dois tipos de lignina (S e G) em proporções equivalentes, embora as razões S/G sejam ligeiramente menores nas fibras não-gelatinosas (Tabela 4).

Tabela 4 - Razão das intensidades dos sinais FTIR em relação à presença de fibras gelatinosas.

Nº onda (cm ⁻¹)	Presença de fibra gelatinosa			Ausência de fibra gelatinosa		
	A1FG	A2FG	A3FG	A1FN	A2FN	A3FN
1736 - 1746	1.28	1.3	1.52	1.15	1.24	1.55
1646 - 1656	1.21	1.26	1.32	1.14	1.15	1.39
1590 - 1601	1.03	1.22	1.06	0.96	1	1.11
1459 - 1467	1.01	1.04	1.22	0.95	0.99	1.15
1372 - 1383	0.90	0.92	1	0.84	0.87	0.99
1338 - 1341	0.82	0.88	0.98	0.82	0.83	0.93
1267 - 1273	0.78	0.79	0.92	0.75	0.76	0.89
1171 - 1172	0.75	0.71	-	0.68	0.65	-
1158 - 1165	-	-	0.82	-	-	0.81
1131 - 1137	0.75	0.7	0.85	0.67	0.68	0.86
899 - 905	0.37	0.36	0.57	0.43	0.38	0.54

A1FG = Árvore 1, fibras gelatinosas; A2FG= Árvore 2, fibras gelatinosas; A3FG= Árvore 3, fibras gelatinosas; A1FN= Árvore 1, fibras não-gelatinosas; A2FN= Árvore 2, fibras não-gelatinosas; A3FN= Árvore 3, fibras não-gelatinosas.

4. DISCUSSÃO

4.1. Organização estrutural da parede celular das fibras de seringueira

Com as técnicas empregadas foi possível observar diferenças na estrutura dos dois tipos de fibras analisados. As fibras não-gelatinosas apresentaram uma parede composta de: lamela média (*LM*), parede primária (*P*) e parede secundária (*S*). A parede secundária, por sua vez, divide-se em três subcamadas (*S1*, *S2* e *S3*), sendo a *S3* a mais interna e próxima do lúmen.

Na seringueira, podem ser observadas fibras gelatinosas do tipo I, na qual a camada *G* substitui a subcamada *S3*. No entanto, a característica mais notável é a ocorrência de camada *G* multilamelar, a qual constitui-se de duas camadas *G* subsequentes. Estrutura semelhante foi observada em outros indivíduos de seringueira (ENCINAS; DANIEL, 1997), e na espécie *Mallotus japonicus* Müll. Arg, também da família Euphorbiaceae (NAKAGAWA et al., 2012). Nesta última, a estrutura multilamelar da camada *G* também pode ser observada nas fibras gelatinosas do floema (NAKAGAWA et al., 2014). Outras espécies como *Laetia procera* (Poepp.) Eichl. e outros membros da família Salicaceae também apresentam essa estrutura (RUELLE et al. 2007; GHISLAIN et al. 2016).

Acredita-se que a camada *G* desempenha um papel importante no fenômeno das tensões de crescimento, por apresentar maior força de tração que as demais camadas da parede celular (FANG et al. 2008). Por conta disso, ela tem sido apontada como a responsável pela força de tração que mantém a postura de troncos e ramos durante o crescimento da planta (MELLEROWICZ; GORSHKOVA, 2012). Os mecanismos que originam essas forças de tração e as hipóteses que os norteiam têm sido debatidos na literatura (YOSHIDA; OKUDA; OKUYAMA, 2000; YOSHIDA et al., 2002; CLAIR et al., 2006). Em estudo sobre influência do lenho de reação na arquitetura de árvores, Fisher e Stevenson (1981) listaram mais de 50

espécies conhecidas à época com ocorrência de fibras gelatinosas. Dentre elas, 13 apresentavam forte relação com a reorientação de ramos e troncos, incluindo a seringueira.

A ocorrência de fibras gelatinosas é a característica do lenho de tração que mais tem despertado interesse por parte de pesquisadores, embora elas não se formem em certas espécies ou sejam raras em outras, como Côté, Day e Timell (1969) já apontavam. Um dos motivos é a geração de tensões nessa fibra, uma vez que a compreensão desse mecanismo pode levar ao desenvolvimento de novos materiais com propriedades similares (MELLEROWICZ; GORSHKOVA, 2012). Porém, esse mecanismo ainda não foi elucidado e, portanto, pesquisas focadas em entender o desenvolvimento da camada gelatinosa ainda são necessárias (ABEDINI et al., 2015).

4.2. Características químicas das fibras gelatinosas

A presença de fibras gelatinosas na seringueira, em maiores ou menores proporções, pode estar relacionada com a origem do material – cultivada ou nativa. Ramos et al. (2016), em estudo com seringueiras cultivadas, observaram altas proporções de fibras gelatinosas distribuídas no xilema, enquanto árvores nativas (RAMOS et al., no prelo) apresentaram menores proporções deste tipo celular. As fibras gelatinosas costumam apresentar alto teor de celulose, na camada gelatinosa, e baixo teor de lignina, concentrada nas camadas lignificadas (PILATE et al., 2004).

As fibras não-gelatinosas da seringueira apresentaram reação moderada pelo teste de Wiesner, enquanto as fibras gelatinosas apresentaram reação fraca, mesmo em suas paredes lignificadas. As paredes dos vasos e regiões da *LM* e *CC* apresentaram forte reação para os dois tipos de fibra, o que pode indicar maior intensidade de lignina rica em unidades guaiacila e, conseqüentemente, mais rigidez nessas estruturas (RANA et al., 2009). O teste de Mäule confirmou a presença de unidades guaiacila, revelada pela coloração marrom na *LM*, *CC*, paredes secundárias de fibras gelatinosas e não-gelatinosas, e parede dos vasos. Esse resultado indica a predominância desse monômero nas estruturas observadas. A localização e composição da lignina são determinantes para as funções de resistência e proteção para a planta (LOURENÇO et al., 2016).

A análise FT-IR mostrou diferenças para as fibras gelatinosas e não-gelatinosas, indicando que a presença desse tipo de fibra promove alterações nas quantidades dos principais compostos da madeira. De maneira geral, os sinais observados estão consistentes com os apresentados na literatura para a madeira de seringueira (PANDEY; PITMAN, 2002; JANTAMAS et al., 2016). Entretanto, os referidos trabalhos não abordam a temática do lenho de tração na espécie.

De fato, a análise FT-IR corroborou o resultado obtido com o teste de Mäule, demonstrando a presença de unidades G. Os maiores sinais para lignina no lenho de tração significam que as camadas lignificadas dessas fibras apresentam maior quantidade de lignina que fibras não-gelatinosas, apesar de apresentarem paredes mais finas.

De acordo com Bentum et al. (1969), fibras do lenho de tração que formam camada *G* costumam apresentar camada *S2* mais lignificadas que as fibras do lenho normal. Entretanto, a relação *S/G* estimada mostrou que a madeira de seringueira nativa apresentou unidades *S* e *G* em proporções próximas de 1, indicando que os dois tipos de lignina possuem proporções parecidas, podendo ser classificada então como lignina do tipo *GS*. Quando comparadas as razões *S/G* entre fibras gelatinosas e não-gelatinosas, os valores para as fibras não-gelatinosas foram ligeiramente menores que os valores para as fibras gelatinosas, exceto para uma árvore (*A1*). Em estudo com três clones diferentes de seringueira, Pramod, Reghu e Rao (2017) encontraram alta relação *S/G* na madeira para dois clones (2.13 a 2.61), enquanto o terceiro apresentou uma menor relação (1.22), indicando maior proporção de unidades *S* na lignina

desses indivíduos. Com isso, pode-se deduzir que existe diferenças no tipo de lignina entre seringueiras nativas e clones cultivados.

O processo de lignificação se inicia na LM, onde unidades G são depositadas num primeiro momento. À medida que o processo de lignificação avança, unidades S são depositadas em pequenas quantidades nas paredes secundárias. Como resultado, a LM e a camada S1 são ricas em unidades G (DONALDSON, 2001). No que diz respeito às fibras gelatinosas, a substituição da camada S3 e de partes da camada S2 pela camada G pode resultar em maior proporção de paredes com unidades G, que foram depositadas nos estágios iniciais da lignificação (PRAMOD et al., 2013).

É comum a ocorrência de unidades guaiacila condensadas nas paredes dos vasos, contribuindo para a condução de líquidos, reduzindo a pressão por capilaridade (XU et al., 2006). Em trabalho com *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit, Pramod et al. (2013) observaram fibras do lenho de tração ricas em unidades guaiacila nas paredes lignificadas. Entretanto, os autores ressaltam que a composição monomérica no lenho de tração e no lenho normal em diferentes espécies ainda gera controvérsias. Joseleau et al. (2004) observaram mais unidades S nas fibras gelatinosas de *Populus deltoides* W. Bartram ex Marshall; enquanto Jin e Kwon (2009) observaram o contrário para o lenho de tração de *Liriodendron tulipifera* L. Já Yoshizawa et al. (2000) não observaram diferenças na relação S/G entre o lenho de tração e o lenho normal para espécies do gênero *Magnolia*.

Ainda não é claro o papel da lignina no lenho de tração de seringueiras, uma vez que foi visto que existe diferença na relação S/G entre indivíduos nativos e clones. Entretanto, pode-se atribuir os resultados do presente estudo, onde foi observada maior proporção de unidades G no material do que o reportado na literatura, a substituição da camada S3 e de parte da S2 pela camada gelatinosa. Essa condição, segundo Pramod et al. (2013), faz com que as camadas lignificadas da fibra gelatinosa sejam ricas em unidades G depositadas nos estágios iniciais da lignificação. Outros estudos, no entanto, são recomendados para uma melhor compreensão do desenvolvimento de fibras gelatinosas nessa espécie.

5. CONCLUSÕES

Com base no que foi o exposto acima, podemos concluir que:

- As fibras gelatinosas de seringueira tem parte da camada S2 e a camada S3 em sua totalidade substituídas pela camada gelatinosa;
- A camada G, por sua vez, apresenta-se composta por até 2 camadas sucessivas internas à camada S2;
- As fibras gelatinosas e não-gelatinosas do lenho de seringueira apresentam sinais de unidades guaiacila na lignina presente nas camadas lignificadas (P, S1, S2 e S3, quando presente), LM e CC, com sinais mais intensos na LM;
- A madeira de seringueira nativa apresentou relação S/G menor do que a reportada na literatura para a madeira de clones, sugerindo que os tipos de lignina para essa espécie variam com a origem do material lenhoso.

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Conhecer as características anatômicas, químicas e físicas da madeira, é questão de extrema importância, pois elas ditam o comportamento final da madeira. As pesquisas sobre propriedades básicas de um material servem como subsídio para estudos aplicados. Entretanto, apesar da importância deste tipo de estudo, há pouquíssimas informações detalhadas acerca da anatomia da madeira de seringueira, bem como sobre a ultraestrutura e composição química da parede celular, principalmente sobre suas fibras gelatinosas. Boa parte da literatura sobre a madeira de seringueira trata de abordagens de aplicação direta, como usinagem e serraria. No entanto, são relatados alguns problemas que podem ser atribuídos à sua estrutura microscópica e química.

Como discutido na revisão e nos capítulos deste trabalho, as fibras gelatinosas podem ser responsáveis por parte considerável dos problemas que a madeira da seringueira apresenta. Sua madeira, porém, apresenta potencial para usos em produtos sólidos de madeira, como é comum em alguns países asiáticos, dos quais se originam a maior parte das pesquisas publicadas sobre o tema. Foi demonstrado que existem diferenças na estrutura anatômica entre seringueiras nativas que passaram por exploração de látex, e que essas diferenças estão atribuídas principalmente à presença de fibras gelatinosas e características dos raios, bem como observadas diferenças nas características químicas de fibras gelatinosas.

A presença de raios mais largos e mais altos em árvores exploradas é indício da necessidade da planta em aumentar o volume de armazenamento de carboidratos para uso conforme a necessidade. A menor proporção de fibras gelatinosas nas árvores exploradas, resultado esse que rejeitou uma das hipóteses iniciais do estudo, pode ser atribuída ao desvio de fotoassimilados para a regeneração do látex após sua extração, limitando a diferenciação dos elementos do xilema.

A análise ultraestrutural demonstrou que o surgimento da camada gelatinosa altera a conformação da estrutura da parede celular das fibras ao substituir completamente a camada S3 e parte da S2, que visivelmente diminui sua espessura. Essas características são sinais da adaptação da planta a situações adversas e podem alterar as propriedades tecnológicas da madeira enquanto matéria-prima para diversos fins. A análise histoquímica e química mostrou que a madeira de seringueira nativa pode apresentar menor teor de lignina, que apresentou maior proporção de unidades G que o observado na literatura consultada para a espécie. Isso sugere que os tipos de lignina para essa espécie variam com a origem do material lenhoso. Outra informação obtida foi a maior intensidade de sinais para as bandas designadas à lignina G para as fibras gelatinosas, podendo isso ser atribuído a maior reforço estrutural do lenho de tração.

Este trabalho trouxe informações importantes sobre a madeira de seringueiras nativas, seguindo uma direção diferente quando se observa que a maioria dos estudos são voltados a investigar a madeira de clones. Recomenda-se, portanto, estudos acerca do consumo de carboidratos não-estruturais relacionado diretamente às mudanças na estrutura do xilema de seringueira nativa quanto de seringueira cultivada, assim como estudos acerca do metabolismo da formação do lenho de tração em seringueiras e estudos que busquem alternativas de aproveitamento para madeiras contendo lenho de tração.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABEDINI, R.; CLAIR, B.; POURTAHMASI, K.; LAURANS, F.; ARNOULD, O. Cell wall thickening in developing tension wood of artificially bent poplar trees. **IAWA Journal**, v. 36, n. 1, p. 44-57, 2015.

BENTUM, A. L. K.; CÔTÉ, W. A.; DAY, A. C.; TIMELL, T. E. Distribution of lignin in normal and tension wood. **Wood science and technology**, v. 3, n. 3, p. 218-231, 1969.

- CLAIR, B. RUELLE, J.; BEAUCHÊNE, J.; PRÉVOST, M. F.; FOURNIER, M. Tension wood and opposite wood in 21 tropical rain forest species. **Iawa Journal**, v. 27, n. 3, p. 329-338, 2006.
- CÔTÉ JR, W. A.; DAY, A. C.; TIMELL, T. E. A contribution to the ultrastructure of tension wood fibers. *Wood Science and Technology*, v. 3, n. 4, p. 257-271, 1969.
- DÉJARDIN, A.; LAURANS, F.; ARNAUD, D.; BRETON, C.; PILATE, G.; LEPLÉ, J. C. Wood formation in Angiosperms. **Comptes Rendus Biologies**, n. 333, p. 325-334, 2010.
- DONALDSON, L. A. Lignification and lignin topochemistry—an ultrastructural view. **Phytochemistry**, v. 57, n. 6, p. 859-873, 2001.
- ENCINAS, O.; DANIEL, G. Degradation of the gelatinous layer in aspen and rubberwood by the blue stain fungus *Lasiodiplodia theobromae*. **IAWA Journal**, v. 18, n. 2, p. 107-115, 1997.
- FAIX, O. Classification of lignins from different botanical origins by FT-IR spectroscopy. **Holzforschung**, v. 45, n. s1, p. 21-28, 1991.
- FANG, C. H.; CLAIR, B.; GRIL, J.; LIU, S. Q. Growth stresses are highly controlled by the amount of G-layer in poplar tension wood. **Iawa Journal**, v. 29, n. 3, p. 237-246, 2008.
- FISHER, J. B.; STEVENSON, J. W. Occurrence of reaction wood in branches of dicotyledons and its role in tree architecture. **Botanical Gazette**, v. 142, n. 1, p. 82–95, 1981.
- GHISLAIN, B. NICOLINI, E. A.; ROMAIN, R.; RUELLE, J.; YOSHINAGA, A.; ALFORD, M. H.; CLAIR, B. Multilayered structure of tension wood cell walls in Salicaceae sensu lato and its taxonomic significance. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 182, n. 4, p. 744–756, 2016.
- JANTAMAS, S.; MATAN, N.; AEWSIRI, T. Improvement of antifungal activity of citronella oil against *Aspergillus flavus* on rubberwood (*Hevea brasiliensis*) using heat curing. **Journal of Tropical Forest Science**, p. 39-47, 2016.
- JIN, H.; KWON, M. Mechanical bending-induced tension wood formation with reduced lignin biosynthesis in *Liriodendron tulipifera*. **Journal of wood science**, v. 55, n. 6, p. 401, 2009.
- JOSELEAU, J.P.; IMAI, T.; KURODA, K.; RUEL, K. Detection in situ and characterization of lignin in the G-layer of tension wood fibres of *Populus deltoides*. **Planta**, v. 219, n. 2, p. 338–45, jun. 2004.
- 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.
- 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.
- LIM, S. C. Tension wood in rubberwood. **Timber Technology Bulletin**, n. 5, p. 1-3, 1998.
- LOURENÇO, A. Lignin composition and structure differs between xylem, phloem and phellem in *Quercus suber* L. **Frontiers in plant science**, v. 7, p. 1612, 2016.
- MARCHESSAULT, R. H. Application of infra-red spectroscopy to cellulose and wood polysaccharides. **Pure and Applied Chemistry**, v. 5, n. 1-2, p. 107-130, 1962.
- MELLEROWICZ, E. J.; GORSHKOVA, T. A. Tensional stress generation in gelatinous fibres: a review and possible mechanism based on cell-wall structure and composition. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, n. 2, p. 551-565, 2012.

- NAKANO, J.; MESHITSUKA, G. The detection of lignin. In: **Methods in lignin chemistry**. Springer, Berlin, Heidelberg, 1992. p. 23-32.
- NAKAGAWA, K.; YOSHINAGA, A.; TAKABE, K. Anatomy and lignin distribution in reaction phloem fibres of several Japanese hardwoods. **Annals of botany**, v. 110, n. 4, p. 897-904, 2012.
- NAKAGAWA, K.; YOSHINAGA, A.; TAKABE, K. Xylan deposition and lignification in the multi-layered cell walls of phloem fibres in *Mallotus japonicus* (Euphorbiaceae). **Tree Physiology**, v. 34, n. 9, p. 1018–1029, 2014.
- NAWAWI, D. S.; AKIYAMA, T.; SYAFII, W.; MATSUMOTO, Y. Characteristic of β -O-4 structures in different reaction wood lignins of *Eusideroxylon zwageri* T. et B. and four other woody species. **Holzforschung**, v. 71, n. 1, p. 11-20, 2017.
- OKUYAMA, T.; YAMAMOTO, H.; YOSHIDA, M.; HATTORI, Y.; ARCHER, R. R Growth stresses in tension wood: Role of microfibrils and lignification. **Annales des Sciences Forestieres**, v. 51, n. 3, p. 291–300, 1994.
- PANDEY, K. K. A study of chemical structure of soft and hardwood and wood polymers by FTIR spectroscopy. **Journal of Applied Polymer Science**, v. 71, n. 12, p. 1969-1975, 1998.
- PANDEY, K. K.; NAGVENI, H. C. Rapid characterisation of brown and white rot degraded chir pine and rubberwood by FTIR spectroscopy. **Holz als Roh-und Werkstoff**, v. 65, n. 6, p. 477-481, 2007.
- PANDEY, K. K.; PITMAN, A. J. Weathering characteristics of modified rubberwood (*Hevea brasiliensis*). **Journal of applied polymer science**, v. 85, n. 3, p. 622-631, 2002.
- PILATE, G.; DÉJARDIN, A.; LAURANS, F.; LEPLÉ, J. C. Tension wood as a model for functional genomics of wood formation. **New Phytologist**, v. 164, n. 1, p. 63–72, 2004.
- POPESCU, C. M. Popescu, M. C.; Singurel, G.; Vasile, C.; Argyropoulos, D. S.; Willfor, S. Spectral characterization of eucalyptus wood. **Applied spectroscopy**, v. 61, n. 11, p. 1168-1177, 2007.
- 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.
- PRAMOD, S.; REGHU, C. P.; RAO, K. S. Biochemical Characterization of Wood Lignin of *Hevea brasiliensis*. In: **Wood is Good**. Springer, Singapore, 2017. p. 199-209.
- RAMOS, L. M. A.; LATORRACA, J. V. F.; CASTOR NETO, T. C.; MARTINS, L. S.; SEVERO, E. T. D. Anatomical characterization of tension wood in *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Mull. Arg. **Revista Árvore**, v. 40, n. 6, p. 1099-1107, 2016.
- RAMOS, L. M. A.; LATORRACA, J. V. F.; LIMA, H. R. P.; SANTOS, G. C. V. Variação intraespecífica na anatomia do lenho de *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Mull. Arg. relacionada à extração de latex. **Floresta**, Curitiba, (no prelo).
- RANA, R. LANGENFELD-HEYSER, R.; FINKELDEY, R.; POLLE, A. FTIR spectroscopy, chemical and histochemical characterization of wood and lignin of five tropical timber wood species of the family of Dipterocarpaceae. **Wood Science and Technology**, v. 44, n. 2, p. 225-242, 2009.
- REYES-RIVERA, J.; TERRAZAS, T. Lignin Analysis by HPLC and FTIR. In: **Xylem**. Humana Press, New York, NY, p. 193-211, 2017.

- RUELLE, J. Morphology, anatomy and ultrastructure of reaction wood. In: **The biology of reaction wood**. Springer, Berlin, Heidelberg, 2014. p. 13-35.
- RUELLE, J.; BEAUCHENE, J.; THIBAUT, A.; THIBAUT, B. 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.
- SCURFIELD, G. Reaction wood: Its structure and function. **Science**, v. 179, p. 647-655, 1973
- TRAORÉ, M.; KAAL, J.; CORTIZAS, A. M. Application of FTIR spectroscopy to the characterization of archeological wood. **Spectrochimica Acta Part A: Molecular and Biomolecular Spectroscopy**, v. 153, p. 63-70, 2016.
- WARDROP, A. B.; DADSWELL, H. E. The nature of reaction wood. I. The structure and properties of tension wood fibres. **Australian Journal of Science and Research B**, v. 1, p. 1-16, 1948.
- WATANABE, Y.; KOJIMA, Y.; ONA, T.; ASADA, T.; SANO, Y.; FUKAZAWA, K.; FUNADA, R. Histochemical study on heterogeneity of lignin in *Eucalyptus species* II. The distribution of lignins and polyphenols in the walls of various cell types. **IAWA Journal**, v. 25, n. 3, p. 283-295, 2004.
- 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, p. 358-370, 17 nov. 2006.
- YOSHIDA, M.; OHTA, H.; YAMAMOTO, H.; & OKUYAMA, T. Tensile growth stress and lignin distribution in the cell walls of yellow poplar, *Liriodendron tulipifera* Linn. **Trees**, v. 16, n. 7, p. 457-464, 2002.
- YOSHIDA, M.; OKUDA, T.; OKUYAMA, T. Tension wood and growth stress induced by artificial inclination in *Liriodendron tulipifera* Linn. and *Prunus spachiana* Kitamura f. *ascendens* Kitamura. **Annals of Forest Science**, v. 57, n. 8, p. 739-746, 2000.
- YOSHIZAWA, N.; INAMI, A.; MIYAKE, S.; ISHIGURI, F.; YOKOTA, S. Anatomy and lignin distribution of reaction wood in two *Magnolia* species. **Wood Science and Technology**, v. 34, n. 3, p. 183-196, 2000.

APÊNDICE I

Tabela 5 - Relação dos indivíduos coletados, DAP's e seus respectivos números de registro na xiloteca do IF-UFRRJ.

Indivíduo	DAP (cm)	Sangria do látex	Nº de registro
1	45.84	N	7642; 7643; 7644; 7645
2	88.49	S	7646; 7647; 7648; 7649
3	51.25	S	7650; 7651; 7652; 7653
4	23.55	N	7654; 7655; 7656; 7657
5	49.02	S	7658; 7659; 7660; 7661
6	30.88	S	7662; 7663; 7664; 7665
7	25.15	S	7666; 7667; 7668; 7669
8	16.23	N	7670; 7671; 7672; 7673
9	24.19	N	7674; 7675; 7676; 7677
10	20.37	N	7678; 7679; 7680; 7681

S = Sim; N= Não.