

# QUANTIFICAÇÃO E USO DE CARACTERES ANATÔMICOS E FISIOLÓGICOS DE FOLHAS NA DETERMINAÇÃO DE EFICIÊNCIA HÍDRICA EM CLONES DE *Hevea* spp. (\*)

Moacyr Eurípedes Medri, DR. \*\*

Eduardo L Leras, PhD \*\*\*

## Resumo

Em trabalhos anteriores os autores em epígrafe determinaram caracteres anatomo-ecológicos de folhas para sugerir possível comportamento fisiológico de diversos clones de *Hevea* spp. e outros gêneros de interesse econômico. O presente trabalho correlaciona caracteres anatômicos com parâmetros fisiológicos, visando a determinar a dependência dos segundos com os primeiros. Foram determinados diversos índices anatômicos nas folhas de seis clones de *Hevea* spp. e correlacionados com medições fisiológicas nos mesmos, tais como, potencial hídrico, resistência estomática e eficiência fotossintética. Os resultados sugerem uma estreita correlação entre a estrutura da folha e seu comportamento, indicando que a anatomia pode ser utilizada eficientemente como indicador de tolerância à seca, eficiência fotossintética e conseqüentemente, produtividade. Com base nos índices de correlação, tornou-se possível situar os parâmetros anatômicos, fisiológicos e os fisi-anatômicos, relativos à magnitude de importância para diagnóstico de plantas com resistência à desidratação e à seca, sendo possível também, situar parâmetros relacionados com a produtividade. Todos os índices foram tomados com base na efi-

ciência fotossintética de folhas submetidas a diferentes graus de hidratação. Notou-se também que os parâmetros corrigidos foram invariavelmente, mais decisivos quando comparados com os resultados analisados sem correções.

## INTRODUÇÃO

Um grande número de evidências ou parâmetros anatômicos tem sido utilizado para caracterizar plantas ou populações vegetais xerofíticas. Através do estudo anatômico comparado, utilizando seis diferentes clones de *Hevea* spp., tenta-se colocar em evidência parâmetros anatômicos caracterizados como xerofíticos para efetuar correlações com parâmetros fisiológicos.

O problema da relação existente entre parâmetros anatômicos, fisiológicos e ecológicos, há muito tempo vem preocupando diversos pesquisadores. Zalenski (1904), postula índices xeromórficos para folhas; Salisbury (1927), revisa ex-

\* - Trabalho elaborado em colaboração com o Centro Nacional de Pesquisas da Seringueira.

\*\* - Universidade Estadual de Londrina - Depto. de Biologia Geral e Núcleo Interdisciplinar de Pesquisas.

\*\*\* - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA - Manaus.



tensivamente o significado do número de estômatos sob diversas condições do ambiente e Maximov (1931) cita as tentativas feitas na Rússia para determinar índices de tolerância à seca em bases anatômicas. Nosso esforço tem sido dirigido a problemas anátomo-ecológicos em *Hevea* spp. Entre outros cabe citar os de Lleras (1977, 1978), onde são postulados uma série de hipóteses sob a provável interpretação de caracteres anatômicos à luz de evidências fisiológicas e ecológicas e os de Lleras & Medri (1978), Medri & Lleras (1979, no prelo), onde são apresentados diversos aspectos da anatomia ecológica de *Hevea* spp. e outras plantas de interesse econômico.

Destacam-se como objetivos deste trabalho a evidência e a quantificação de parâmetros anatômicos, caracterizados como xerofíticos, de parâmetros fisiológicos relacionados diretamente a deficits hídricos, além de mensuração dos fatores ecológicos. Através das inter-relações destes parâmetros será possível buscar índices anatômicos, fisiológicos, fisio-ecológicos e anatomo-fisiológicos para estabelecer relações, quanto à magnitude de importância entre estes diversos índices e parâmetros. Torna-se objetivo final e prático, o estabelecimento de metodologia mais simplificada, como a utilização da anatomia como ferramenta para o diagnóstico de plantas, no que diz respeito à eficiência no uso da água e à produtividade.

## MATERIAL E MÉTODO

### — Material Vegetal Utilizado

No presente trabalho foram utilizados seis clones de *Hevea* spp., coletados nos jardins clonais do Centro Nacional de Pesquisas da Seringueira (CNPSe), Km-30 da Br AM-10 — Manaus Itacoatiara. Foram trabalhados clones de: *Hevea brasiliensis* Muell Arg.; clones IAN — 873 IAC—222, sendo o segundo um clone poliplóide derivado do primeiro; *Hevea benthamiana* Muell Arg. (F—4512); *Hevea pauciflora* Muell Arg. (P—10); IAN—717, híbrido interespecífico de *Hevea brasiliensis* (PB86) X *Hevea benthamiana* (F—4512); IAN—6484, híbrido interespecífico de *Hevea brasiliensis* (PB—86) X *Hevea pauciflora* (P-10).

Os clones IAN—873, F—4512 e P—10 são provenientes de sementes ilegítimas originadas de blocos monoclonais, em que só se conhece um dos parentais.

Após a multiplicação dos diferentes clones por enxertia, os mesmos foram envasados (70 plantas) em sacos (20 l) de polietileno contendo terra homogeneizada, sendo distribuídos ao acaso numa casa de vegetação. No campo foram plantadas 120 espécies, sendo 20 por clone. Tanto na casa de vegetação como no campo o solo foi mantido à capacidade de campo mediante irrigação.



## – Estudo Morfológico

Selecionaram-se 20 plantas de 1,5m de altura nos diferentes clones, para a amostragem de folhas e cascas de caules. As folhas e as cascas de caules foram sempre amostradas nas mesmas alturas, procurando trabalhar com as primeiras folhas do segundo lançamento. As coletas de cascas de caules foram realizadas a 30cm do solo e em caules com diâmetros de aproximadamente 3cm. Utilizaram-se, para os estudos anatômicos, entre 20 e 50 folhas e igual número de segmentos de caules, de diferentes clones.

As técnicas de seleção das áreas dos órgãos a serem seccionados e as técnicas de secção, fixação, coloração e montagem de lâminas de pecíolos, nervuras e lâminas foliolares, foram as mesmas utilizadas por Lleras & Medri (1978) e Medri & Lleras (1979). Para o estudo de laticíferos, os segmentos de cascas de caules e pecíolos foram fixados em álcool 80%, seccionados em micrótomo de congelação, corados com Sudan III e montados com glicerina. Na escolha das áreas epidérmicas, dissociação das mesmas, coloração e montagem, foram seguidas as técnicas empregadas por Medri (1977), Lleras & Medri (1978) e Medri & Lleras (1979). Todas as medidas de diâmetros dos elementos xilemáticos, floemáticos, parenquimáticos do mesófilo, elementos mecânicos, laticíferos e células epidérmicas, foram realizadas com lâmina micrometrada. Os cálculos de

área dos folíolos e percentagem de tecidos foram realizados com auxílio de planímetro (Medri, 1977; Lleras & Medri, 1978; Medri & Lleras, 1979).

## – Fatores Abióticos Medidos

### Temperatura e Umidade Relativa

A temperatura e a umidade relativa foram determinadas a cada duas horas com um higrômetro Taylor e consultadas as tabelas de Serra & Serebrenik (1938).

### Evaporação

Foi determinada pelo processo gravimétrico (Labouriau et al., 1961a), cuja conveniência e praticabilidade foram demonstrados por Bezerra de Oliveira & Labouriau (1961a, b), Labouriau et al. (1961b), Bezerra de Oliveira et al. (1962) e Válio et al. (1962), sendo realizadas pesagens em intervalos constantes de 5 minutos durante o período de 24 horas e ao lado das plantas em estudo.

### Radiação

As medidas de radiação foram tomadas com um radiômetro Eppley Precision Spectral Pyranometer acoplado a um registrador Speedomax-W, marca Leeds & Northrup, previamente calibrado.

## – Fatores bióticos medidos

Os parâmetros fisiológicos foram amostrados quando as plantas completaram 1 ano de idade, sendo



escolhidas as primeiras folhas adultas do segundo lançamento de plantas sorteadas, tanto em condições de casa de vegetação quanto nas de campo.

### Velocidade de Transpiração

A perda de água pelas folhas foi determinada gravimetricamente, pesando-se as folhas dos diferentes clones e com vaporímetro em intervalos constantes e sucessivos de 5 minutos (Ringoet, 1952; Parker, 1957; Eger, 1958; Bezerra de Oliveira et al., 1962; Válio et al., 1966). A cada 2 horas eram destacadas uma remessa de folhas dos diferentes clones e iniciada a seqüência de pesagens até atingir pesos constantes (geralmente 50 minutos após destacar a folha da planta). A transpiração relativa foi obtida através da relação transpiração/evaporação X 100. As vantagens de tal processo foram expostas por Labouriau et al., (1961a e 1961b).

### Conteúdo porcentual de H<sub>2</sub>O das folhas

O conteúdo porcentual de H<sub>2</sub>O foi determinado pela expressão:  $A = \frac{\text{peso fresco} - \text{peso seco}}{\text{peso seco}} \times 100$  conforme exposto por Válio et al., 1962).

### Déficit de saturação foliar

Foi determinado utilizando-se o índice de Stocker (1929)

$$D.S = \frac{\text{peso saturado} - \text{peso fresco}}{\text{peso saturado} - \text{peso seco}} \times$$

Para a obtenção do peso saturado, a cada 4 horas (durante um período de 24 horas) as folhas eram destacadas com os pecíolos imersos em um recipiente contendo água para evitar a quebra da coluna líquida de condução, sendo então pesados com o mesmo. A diferença entre o peso do recipiente contendo somente água e do mesmo contendo água e folha, mostrou o peso fresco da folha sem a interrupção da coluna líquida. Este recipiente era colocado dentro de uma câmara de saturação e pesado a cada 4 horas até atingir pesos constantes.

### Resistência difusiva dos estômatos

A resistência difusiva dos estômatos ao vapor de água foi determinada com um porâmetro de difusão Lambda, modelo LI-60, com câmara adaptada por Kanemasu et al. (1969). O fluxo de vapor de água que se difunde da folha para a câmara do porâmetro provoca variação na passagem de corrente elétrica num galvanômetro conectado a um sensor de umidade, sendo determinada a  $r$  em  $\text{seg. cm}^{-1}$  com base numa reta de calibração previamente construída.

### Potencial hídrico da seiva do xilema

Foi determinado por meio de uma bomba de pressão fabricada Plant Moisture Stress Instrument Company, modelo 600, descrita por Schollander et al. (1965). Quando



a folha é destacada da planta ocorre uma retração na coluna líquida dos vasos xilemáticos do pecíolo em razão da tensão no interior dos mesmos ser menor do que a pressão atmosférica (Schollander et al., 1965)

### Fotossíntese

Para efeito de comparação, as quantificações das taxas fotossintéticas foram realizadas por meio de dois métodos:

Potenciométrica (Kauko) e por Cromatografia de Gás (modelo CG 3537—D) sendo o segundo método descrito por Lleras & Medri, 1980 (em preparação). Os resultados apresentados pelos dois métodos foram similares. Optou-se pelo segundo método em razão da maior sensibilidade e precisão do cromatógrafo na quantificação do CO<sub>2</sub>.

As análises estatísticas foram realizadas, utilizando-se a distribuição t-Student e Análises de Regressão Linear (Siegel, 1956).

### RESULTADOS

As análises histológicas qualitativas permitiram verificar uma semelhança tecidual entre os diferentes clones aqui estudados, enquanto que diferenças significativas foram observadas ao serem analisados estes mesmos tecidos quantitativamente. Uma série de parâmetros morfológicos e anatômicos (Tabela-1) foram estudados, sendo efetuada seleção destes parâmetros (Tabela 1) por apresentarem impor-

tância como ferramenta para o diagnóstico de plantas com resistência à seca e produção de latex. As análises de regressão linear mostraram as relações diretas ou inversas entre estes parâmetros morfo-anatômicos amostrados dos 6 diferentes clones aqui estudados (Tabela 1).

É interessante notar que os laticíferos de pecíolos correlacionam-se direta e significativamente ( $r = 0,8416$ ) com os laticíferos de caules (Fig. 1A), sendo também significativas as correlações destes com a espessura do folíolo, respectivamente,  $r = 0,9558$  e  $r = 0,8555$  (Fig. 1B e C).

A Tabela 2 mostra a radiação, evaporação, temperatura e umidade relativa a que foram submetidas as plantas inteiras e folhas isoladas para as análises de resistência estomática, potencial hídrico da seiva do xilema, ponto de compensação lumínico, fotossíntese aparente e fotossíntese líquida (Tab. 3). As resistências estomáticas relacionam-se inversamente aos potenciais hídricos (Tab. 2). O clone IAC—222 apresenta folíolos com potenciais hídricos mais elevados em condições de desidratação, quando comparados aos dos outros clones, enquanto o clone p10 apresenta os mais baixos.

Os pontos de compensação lumínicos dos clones IAC—222 e F—4512 são relativamente maiores do que os dos outros clones, sendo mais elevados no primeiro, quando comparados ao segundo (Fig. 2A), sendo que as fotossínteses aparente



**TABELA 1 — Resultados obtidos através das análises de regressão linear dos diferentes parâmetros morfo-anatômicos em *Hevea* spp.**

PARÂMETROS MORFO ANATÔMICOS	PARÂMETROS MORFO-ANATÔMICOS						
	Compr. Pecíolo	Área Folha	Esp. Folha	Área epid. Superiores	Número Estomát.	Compr. Estom.	Diâmetro Lat. Caule
Diâmet. Pecíolo	+						
Esp. Folha		*					+
Esp. Paliç.			++				+
Esp. Lacunoso			+				
Área Ep. Inferior				++	*	+	
No. elem. Xilemático					+		
Diâm. Lat. Pecíolo			+				
Esp. pal. / Esp. lac.							+

- + = Relações diretas, signif. a nível de 5%
- ++ = Relações diretas, signif. a nível de 1%
- \* = Relações inversas, signif. a nível de 5%

e líquida relacionam-se diretamente com a radiação (Fig. 2A e B) e potencial hídrico (Tab. 3).

Através das análises do número de estômatos por mm<sup>2</sup> e da sua área porosa útil, pode obter-se a área transpiratória útil por área de folha, conseguindo-se desta forma, a área útil porosa por folha ou por planta. Uma vez calculada a fre-

qüência (mm<sup>2</sup>) e o tamanho (µm) estomático, a frequência de elementos xilemáticos (/pecíolo) e o diâmetro destes elementos condutores, pode quantificar-se a área útil de vasão do sistema folha. A grande importância do volume da folha em relação à sua área, tornou necessária a inclusão deste parâmetro dentro da análise do comportamento do sistema fo-



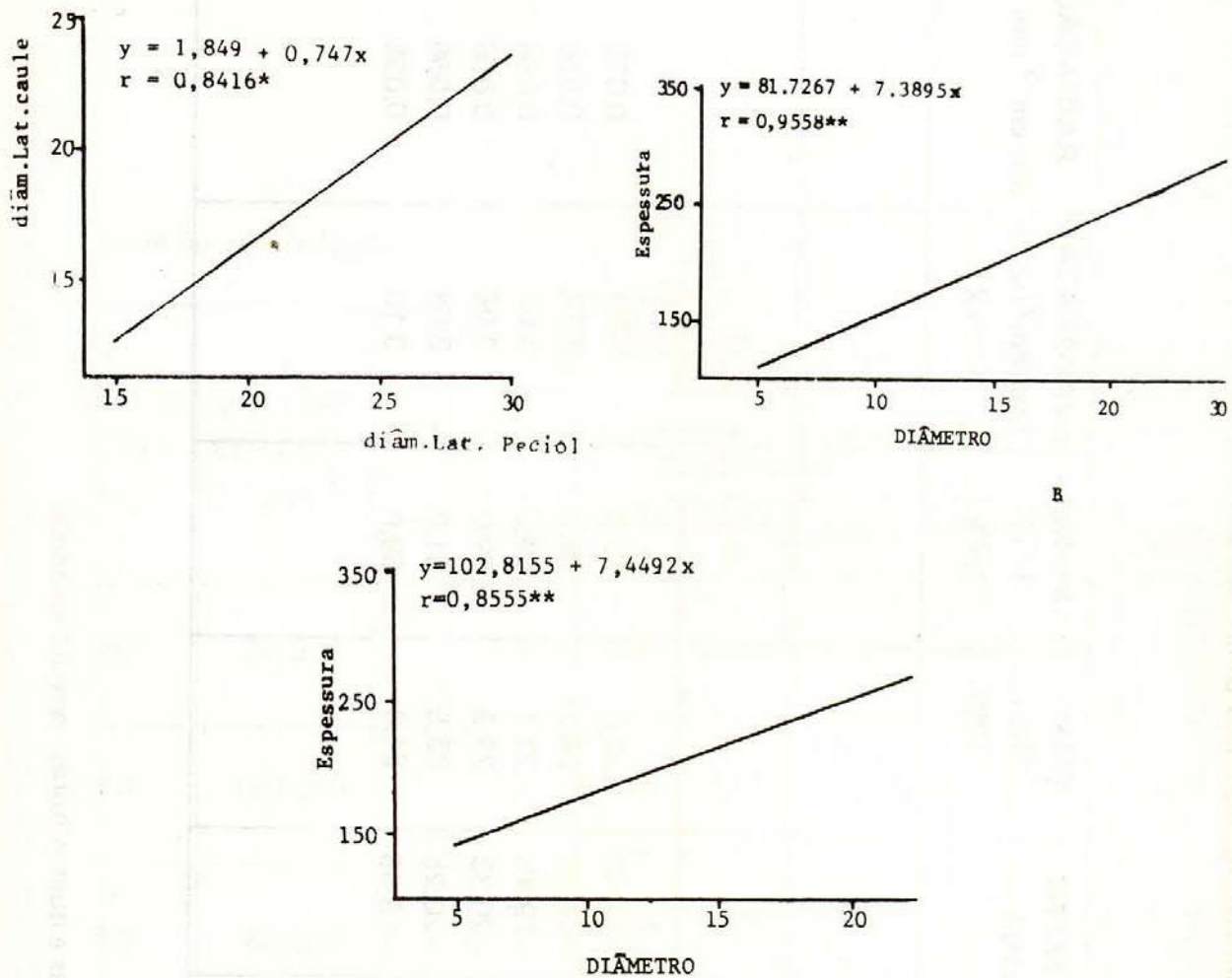


Fig. 1 — Análises de regressão linear entre os parâmetros: A — diâmetro de laticíferos de pecíolos e de caules; B — espessuras de folíolos e diâmetro de laticíferos de pecíolos; C — espessuras de folíolos e diâmetros de laticíferos de caules.

lha. Assim sendo, a relação "área de Lumen xilemático/cm<sup>2</sup>/área de abertura estomática/cm<sup>2</sup>", foi calculada com base no volume da folha. Este parâmetro formado pela interdependência de outros tantos, é designado neste trabalho como "índice de eficiência hídrica". A Tabela 4 mostra a seqüência de operações utilizadas para o cálculo do referido índice, enquanto que na Figura 3 observam-se diferenças significativas ( $P = 0,001$ ) entre os vá-

rios índices calculados a partir de 6 clones de *Hevea spp.* Estes índices têm sido maiores no clone poliplóide e naqueles que reúnem maior número de caracteres xeromórficos.

O estudo comparativo do andamento diário do balanço hídrico entre os clones estudados de 12 para 13 e de 26 para 27 de outubro de 1979 em condição de casa de vegetação, não mostra diferenças estatisticamente significativas ( $P = 0,40$ ) no comportamento transpiratório,



**TABELA 2 — Valores médios de resistência estomática e potenciais hídricos dos diferentes clones e fatores do meio durante o período de amostragem.**

CLONES	$\bar{X}$ RESISTÊNCIA ESTOMÁTICA (Seg. cm <sup>-1</sup> )			$\Psi$ — HÍBRIDO DA SEIVA DO XILEMA/FLORA (atm)			TEMP. (°C) (± 1°C)	Um. REL. (%) (± 2%)	EVAPORAÇÃO (mg/dm <sup>2</sup> /min) (± 0,2)	RADIAÇÃO (cal.cm <sup>-2</sup> min <sup>-1</sup> )
	H	D <sub>2</sub>	D <sub>4</sub>	H	D <sub>2</sub>	D <sub>4</sub>				
IAN-873	3,2	30,0	40,0	-8,83	-18,35	-19,43	23,0	59,0	3,00	0,056
IAC-222	4,5	17,4	26,2	-8,35	-14,25	-16,00	24,0	59,0	3,10	0,056
F-4512	0,9	17,4	21,8	-10,25	-18,60	-19,45	23,1	59,0	3,02	0,056
IAN-717	2,2	15,2	23,2	-6,93	-16,00	-20,33	23,8	59,0	3,08	0,056
P-10	8,6	38,6	73,0	-6,70	-18,10	-20,25	23,5	61,0	3,08	0,056
IAN-6484	6,0	18,2	29,8	-7,06	-18,50	-19,55	24,0	59,0	3,10	0,056

H — folha hidratada

D<sub>2</sub> e D<sub>4</sub> — folhas destacadas da planta e desidratadas por duas e quatro horas, respectivamente.







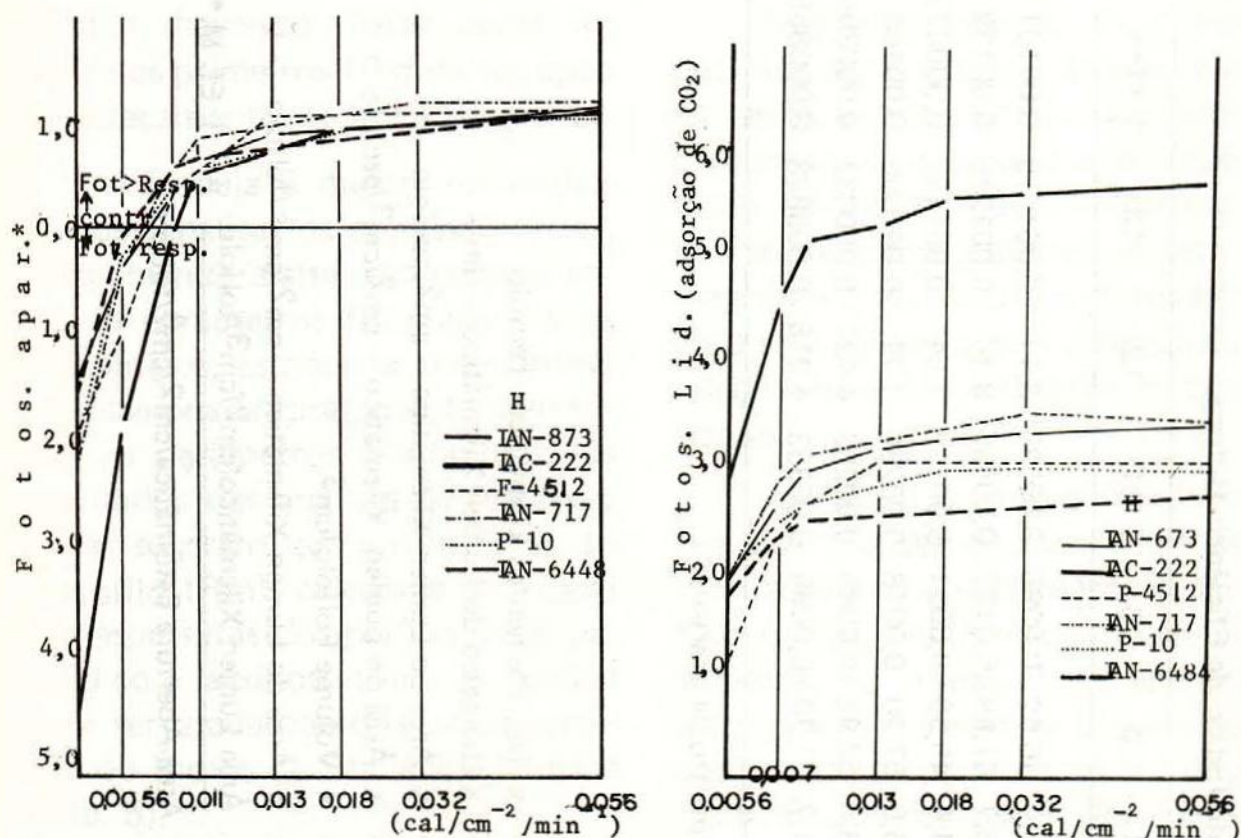


Fig. 2 — Fotossíntese aparente (A) e líquida (B) dos diferentes clones em folhas incubadas com o máximo de potencial hídrico submetidos a diferentes intensidades lumínicas.

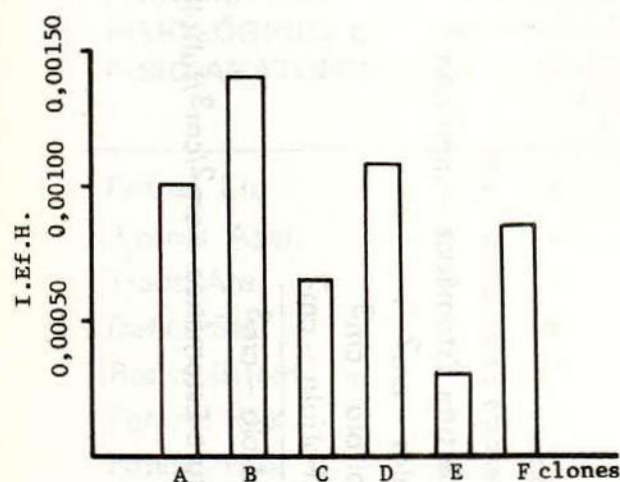


Fig. 3 — Índices de eficiência hídrica dos diferentes clones.

A — IAN-83; B — IAC-222;  
C — F-4512; D — IAN-717;  
E — P-10; F — IAN-6484.

estando agrupados a maioria dos valores das populações de dados. O andamento diário do balanço hídrico realizado de 02 para 03 de dezembro de 1979 em condição de campo comparado às duas coletas anteriores em casa de vegetação, mostra diferenças significativas, perdendo mais água por unidade de tempo nas condições de campo (Tab. 3).

A determinação progressiva de transpiração, comparando os diferentes clones, nas diferentes coletas, obtidas através do processo gravimétrico, permitiu verificar a sensibilidade dos estômatos ao deficit



TABELA 4 — Sequência de parâmetros anatômicos envolvidos no cálculo do Índice de Eficiência Hídrica.

CLONES	1	2*	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14**
IAN-873	388,6	4,23	0,0218915	150,4	3,11	48,36	1,058	278,0	66,62	0,0099	0,00333	3,11	0,001070	0,00101
IAC-222	170,3	6,94	0,0257749	113,5	3,16	35,60	0,917	338,7	67,88	0,0122	0,00406	3,16	0,001276	0,00139
F-4512	387,0	5,12	0,0319472	79,6	1,54	51,60	1,648	314,4	45,50	0,0051	0,00170	1,54	0,001103	0,000669
IAN-717	377,7	4,78	0,0267048	90,0	1,71	52,60	1,404	306,6	57,20	0,0078	0,00260	1,71	0,001520	0,00108
F 10	589,5	4,26	0,0337103	271,4	4,437	61,16	2,061	389,8	52,92	0,0085	0,00283	4,437	0,000637	0,000309
IAN-6484	353,5	4,12	0,0188798	206,5	4,018	51,30	0,068	331,7	61,70	0,0099	0,00333	4,018	0,000828	0,000855

\* O raio da área de abertura estomática foi calculado com base no perímetro da abertura.

\*\* Índice de Eficiência Hídrica (I. Ef. H.)

1 = X No. de Estômato/mm<sup>2</sup>

2 = X Raio da Abertura Estomática — um

3 = X Área de Abertura Estomática — mm<sup>2</sup>/mm<sup>2</sup>

4 = X Áreas Folíolos — cm<sup>2</sup>

5 = X Volumes Folíolo — cm<sup>3</sup>

6 = X  $\frac{\text{Superfície Folíolo} - \text{cm}^2}{\text{Volume Folíolo} - \text{cm}^3}$

7 = X Área Abertura Estomática — cm<sup>2</sup>/cm<sup>3</sup>/folíolo

8 = X No. Elementos xilemáticos/Pecíolo

9 = X Diâmetro do Lumen Xilemático — um

10 = X Área do Lumen Xilemático — cm<sup>2</sup>/pecíolo

11 = X Área do Lumen Xilemático — cm<sup>2</sup>/cm<sup>3</sup>/pecíolo

12 = X Volume Folíolo/cm<sup>3</sup>

13 = X Área do Lumen Xilemático — cm<sup>2</sup>/cm<sup>3</sup>/folíolo

14 =  $\frac{\text{Área Lumen Xilemático/cm}^2/\text{cm}^3/\text{folíolo}}{\text{Área Abertura Estomática/cm}^2/\text{cm}^3/\text{folíolo}} = \text{I. Ef. M.}^{**}$



hídrico, havendo maior perda de H<sub>2</sub>O nos primeiros 10 minutos após o destacamento da folha da planta.

A Tabela 5 mostra os resultados das análises de regressão linear, evidenciando a alta dependência entre os parâmetros fisiológicos e os anatômicos, estando a fotossíntese correlacionada diretamente com todos os parâmetros anatômicos. Os resultados das análises de regressão linear sugerem que a resistência do mesófilo (Rm), calculada com base nas espessuras dos parênquimas paliádico e lacunoso (Tab. 3), pode e deve ser usada como fator de correção do Índice de Eficiência Hídrica (Tab. 5).

As percentagens de tecidos em pecíolos e na própria lâmina foliolar, assim como a análise qualitativa e quantitativa dos tecidos de sustentação em folhas, não se mostraram eficientes como parâmetros para o diagnóstico de plantas com resistência à seca, quando os índices de correlação não tiveram nenhum significado.

A Tabela 6 mostra os resultados das análises de regressão linear efetuadas entre parâmetros físicos, fisiológicos, anatômicos e fisio-anatômicos. As fotossínteses aparente e líquida relacionam-se diretamente com todos os parâmetros em prova (Tab. 6). Os resultados das análises

**TABELA 5** — Resultados obtidos através de análises de regressão linear entre parâmetros fisiológicos, fisio-anatômicos e anatômicos.

PARÂMETROS FISIOLÓGICOS E FISIO-ANATÔMIC.	PARÂMETROS ANATÔMICOS					
	RM	I. Ef. H.	I.Ef.H x Rm	Compr. Cél. Crivada	Vol. Cél. Crivada	Diâmetro Laticífero
Fotoss. Líq.	+	+	++	+	++	+
Fotoss. Apar.	+	+	++	+	+	+
Trans. Abs.	+	+	++			
Deficit Sat.	*	*	**			
Resist. Estom.	*	*	**			
Potenc. Hídr.	+	+	++			
Potenc. Hídr.						
Resist. Mesof.	+	+	++			

- + Relações diretas, significativas a nível de 5%
- ++ Relações diretas, significativas a nível de 1%
- \* Relações inversas, significativas a nível de 5%
- \*\* Relações inversas, significativas a nível de 1%



TABELA 6 – Resultados obtidos através das análises de regressão linear entre os parâmetros físicos, fisiológicos, anatômicos e fisio-anatômicos.

PARÂMETROS FISIOLÓGICOS E ANATÔMICOS	PARÂMETROS FÍSICOS – FISIOLÓGICOS – ANATÔMICOS E FISIO-ANATÔMICOS										
	Fotoss. Líquida	Radiação	Rad. x Cont. H <sub>2</sub> O	H Xilema	Resist. Mesófilo	H/Rm	I.Ef.H.	I.Ef.H. X Rm	Compr. Cél. Crivada	Vol. Cél. Crivada	Diâmetro Laticíf.
Fotossínt. Líquida		+	++	+	+	++	+	++	+	+	+
Fotossínt. Aparente		+	++	+	+	++	+	++	+	+	+
Transpir. Absoluta	+	+	++	+		+	+	++			
Deficit Saturação	*			*	*	*	*	**			
Resistênc. Estomát.	*	*	**	*	*	*	*	**			
Resistênc. Mesófilo	+			+		+	+		+	+	+
Diâmetro Laticífero	+				+	++	+	+	+	+	

- + Relações diretas, significativas a nível de 5%  
 ++ Relações diretas, significativas a nível de 1%  
 \* Relações inversas, significativas a nível de 5%  
 \*\* Relações inversas, significativas a nível de 1%



sugerem que a resistência do mesófilo-Rm (espessura p. paliçádico/espessura p. lacunoso) pode e deve ser usada como fator de correção do potencial hídrico da seiva do xilema em folhas, assim como do Índice de Eficiência hídrica (Tab. 6). Os deficits de saturação foliar e as resistências estomáticas são inversamente proporcionais à maioria dos parâmetros anatômicos e fisi-anatômicos (Tab. 6).

A fotossíntese líquida ou aparente relaciona-se diretamente com a resistência do mesófilo e este último, quando correlacionado com os diâmetros dos vasos laticíferos, mostra índices significativos, havendo uma relação direta tanto em pecíolos quanto em caules (Fig. 4A). Os diâmetros de laticíferos de pecíolos ou de caules correlacionam-se diretamente com as taxas de fotossíntese líquida (Tab. 6; Fig. 4B).

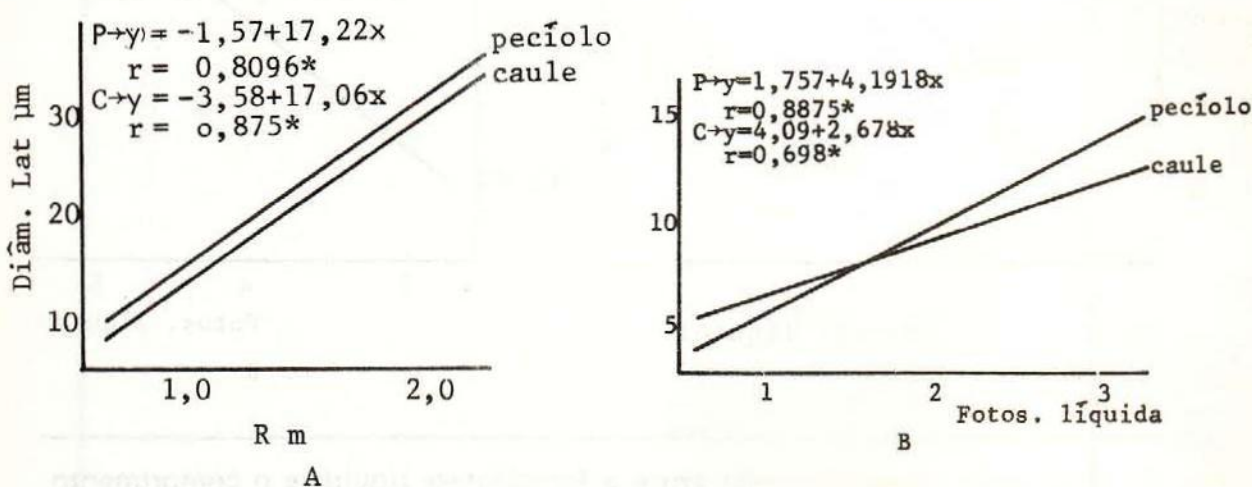


Fig. 4 — Análise de regressão linear (inter-clones). A — entre a resistência do mesófilo e o diâmetro de laticíferos de pecíolos e caules; B — entre a fotossíntese e o diâmetro de laticíferos de pecíolos e caules.

As análises de regressão linear entre as taxas de fotossíntese e as porcentagens de tecido floemático de pecíolos ou de nervuras principais não mostram índices de correlação significativos, entretanto, a correlação efetuada entre o primeiro parâmetro e o comprimento das células crivadas mostra índice significativo ( $r = 0,7196$ ) com uma relação direta (Fig. 5A). O índice de correlação é melhorado quando se

correlaciona a fotossíntese líquida e o volume das células crivadas ( $r = 0,993$ ) (Fig. 5B).

Os volumes dos tubos crivados de pecíolos relacionam-se diretamente com os diâmetros de laticíferos ( $r = 0,8600$ ) (Fig. 6).

Tomando como base os índices de correlação é possível situar os diferentes parâmetros anatômicos, fisiológicos e os fisioanatômicos, relativos à magnitude de im-



portância para o diagnóstico de plantas com resistência à desidratação e à seca, sendo possível também, situar parâmetros relacionados com a produtividade. Todos os índices calculados e analisados foram transferidos para a Figura 7, sendo

obtidos com base na Eficiência Fotossintética de folhas submetidas a diferentes graus de hidratação. Os parâmetros corrigidos, invariavelmente, foram mais valiosos quando comparados com os resultados analisados sem correção (Fig. 7).

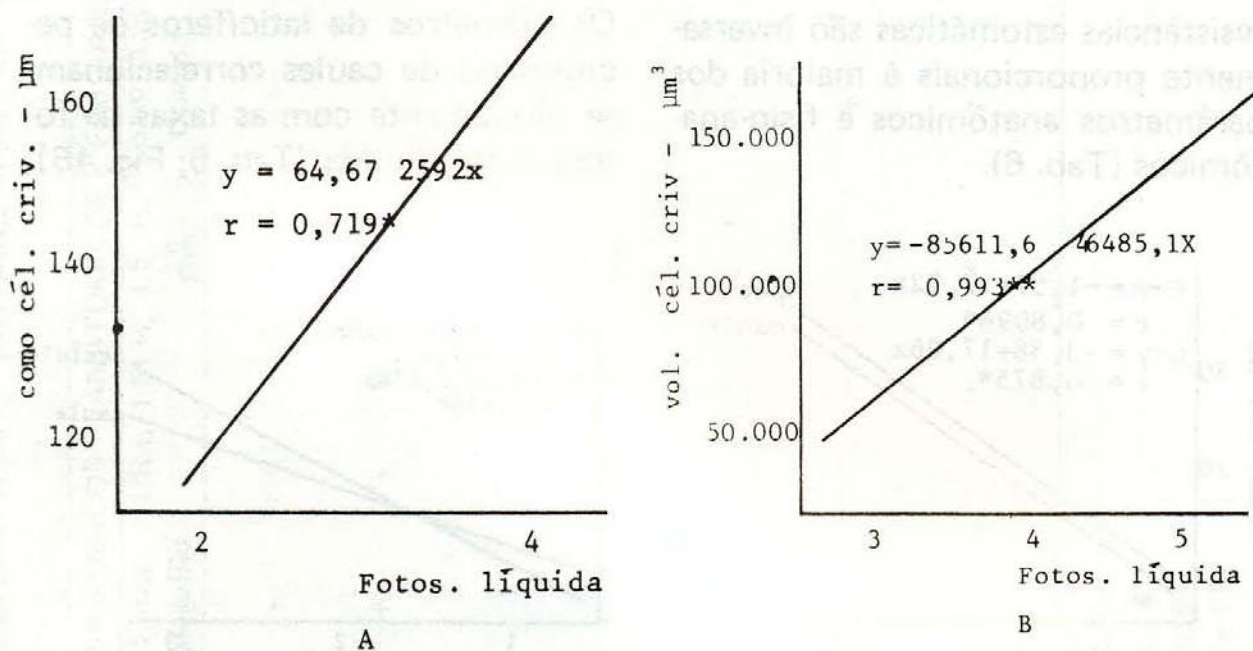


Fig. 5 — Análises de regressão linear entre a fotossíntese líquida e o comprimento (A) das células crivadas ou volume (B).

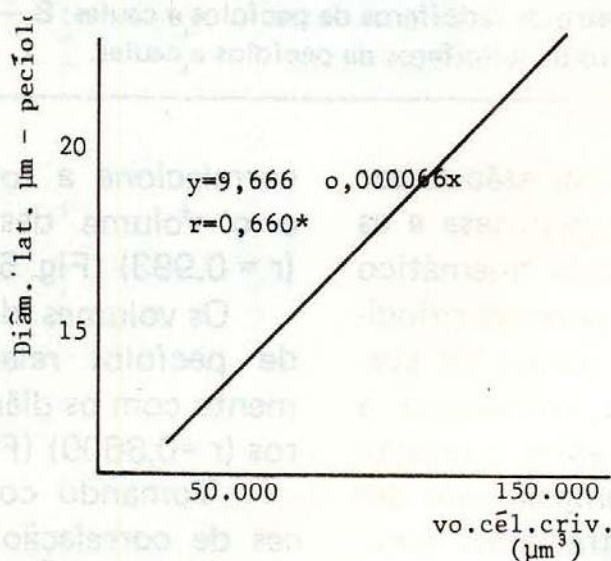


Fig. 6 — Análise de regressão linear (inter-clones) entre o volume das células crivadas de pecíolos (μm³) e o diâmetro de laticíferos (μm) de pecíolos.



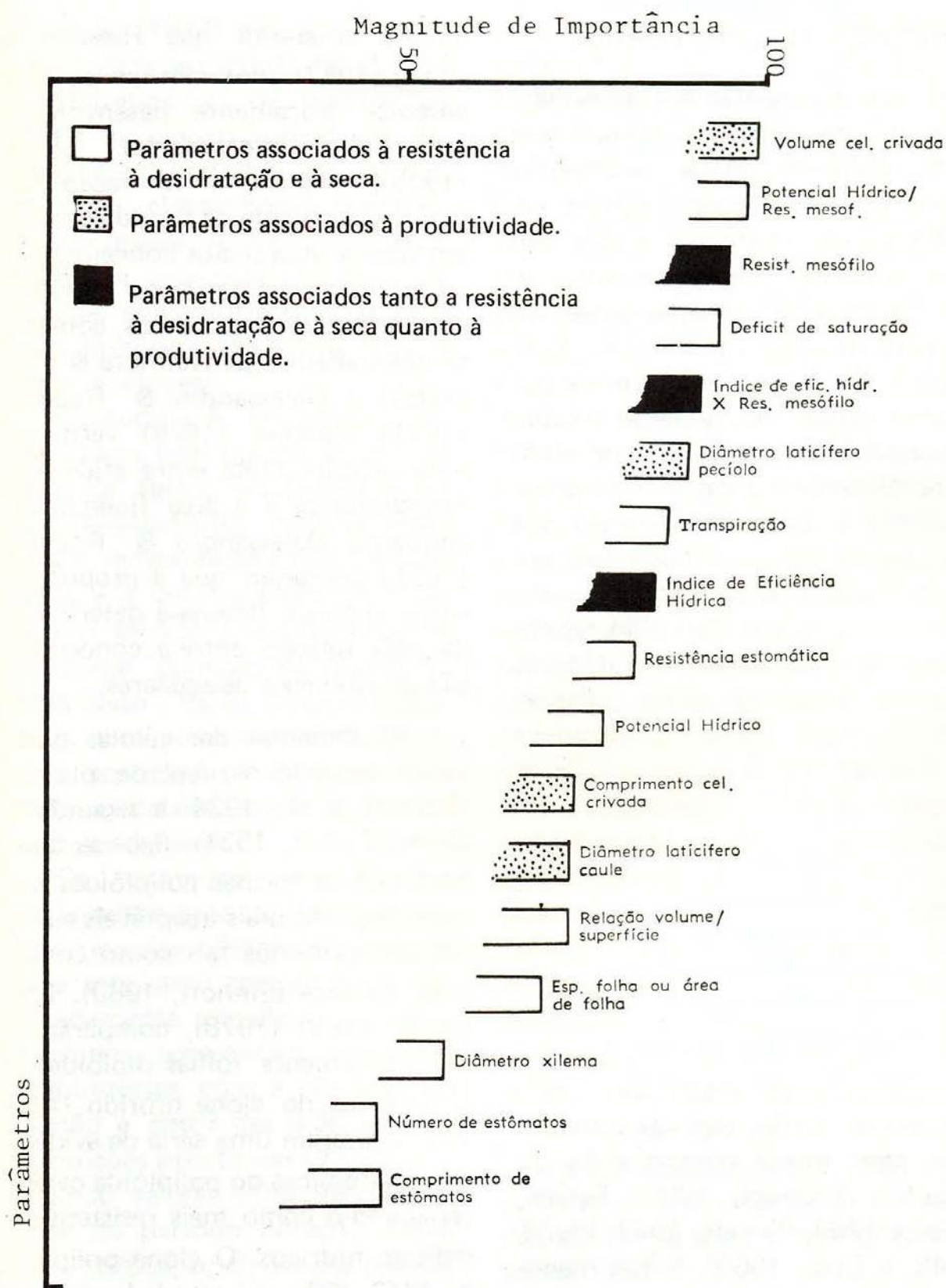


Fig. 7 – Magnitude de importância dos caracteres anatômicos, fisiológicos e fisio-anatômicos.

A eficiência fotossintética foi tomada como base das correlações porque corresponde, evidentemente

no mais forte parâmetro fisiológico, tanto com relação à eficiência no uso da água quanto à produtividade.



## DISCUSSÃO E CONCLUSÃO

Um grande número de evidências ou parâmetros anatômicos tem sido utilizados para caracterizar plantas ou populações vegetais xerofíticas. A resistência à seca tem sido de grande interesse nas pesquisas fisiológicas, especialmente em plantas de valor econômico. Maximov (1931) citou uma série de trabalhos russos, nos quais se tentava apresentar coeficientes anatômicos para determinar a capacidade de resistência à seca, considerando que as características xeromórficas em folhas fossem bons indicadores. Estas características têm sido repetidamente pesquisadas por diversos autores entre os quais Zalenski (1904), Yapp (1912), Brotherthon & Bartlett (1918), Salisbury (1927) Arens (1958a, 1958b); Lleras (1978), Medri (1977); Lleras & Medri (1978) e Medri & Lleras (1979). Entre os caracteres mais utilizados para a caracterização de xerofitismo podem ser citados; estômatos numerosos (Salisbury, 1927) e Lleras (1978), elevada relação volume/superfície (Shields, 1950; Esau, 1960 e Larcher, 1975), espessura das folhas com maior compactação do mesófilo (Cowart, 1935, Turrell, 1936 e 1944; Pickett, 1937; Wylie, 1949; e Esau, 1960), folhas menores (Shields, 1950; Anderson, 1955 e Sinnott, 1960), tecido condutor mais desenvolvido (Shields, 1950; Stalfelt, 1956; Esau, 1960 e Larcher, 1975), reforços mecânicos mais desenvolvidos (Vasilevskaia,

1954), enquanto que Hasman & Inanç (1957) anotaram um sistema vascular fracamente desenvolvido em folhas hidromorfas. Lleras (1978), explica a formação de maior quantidade de tecido vascular em base a uma maior concentração de auxinas no interior do mesófilo em condições mais xéricas, com base nos trabalhos de Wetmore & Rier (1963) e Dalessandro & Roberts (1971). Larcher (1975) verificou uma relação direta entre eficiência fotossintética e a área floemática, enquanto Dalessandro & Roberts (1971) anotaram que a proporção entre xilema e floema é determinada pela relação entre a concentração de auxinas e de açúcares.

O tamanho das células pode variar segundo o nível de ploidia (Sinnott et al., 1934) e segundo o clone (Tobler, 1931). Sabe-se também que as formas poliplóides comumente são mais adaptáveis a ambientes extremos tais como condições de seca (Sinnott, 1960). Lleras & Medri (1978), comparando anatomicamente folhas diplóides e poliplóides do clone híbrido IAN-717, anotaram uma série de evidências anatômicas do poliplóide caracterizando-o como mais resistente a deficits hídricos. O clone poliplóide IAC-222 aqui estudado mostra uma somatória maior de caracteres anatômicos com características xéricas que os outros clones, sendo que o P-10 apresenta-os em menor frequência.



Medri (1977) cita que o estudo das faixas de variação fenotípica de indivíduos ou de populações naturais ou clonais podem ser utilizados como critério de seleção para obter clones com características de maior tolerância à seca, podendo a anatomia, ao lado da fisiologia, constituir-se numa ferramenta efetiva e definitiva para a seleção de clones.

Samsuddin & Impens (1977), trabalhando com quatro diferentes clones de *Hevea*, encontraram taxas transpiratórias relativamente baixas à temperatura ambiente controlada e à uma radiação de  $480\mu$  Einstein  $M^{-2}.s^{-1}$  produzida por uma fonte luminosa de 6.000 W. Rocha Neto (1979), embora trabalhando com plântulas de clones de *Hevea*, apresenta resultados confirmando as baixas taxas transpiratórias da seringueira.

Os resultados comportamentais do andamento diário do balanço hídrico dos diferentes clones de *Hevea spp.*, aqui apresentados, são marcadamente semelhantes. Todos os clones apresentam aumentos transpiratórios com a elevação da radiação a partir das 5:30 horas e diminuições a partir das 12:00 horas, atingindo valores mínimos e constantes no período noturno. Válio et al., (1966a, b, c), Rocha (1976), correlacionaram radiação com taxas transpiratórias e abertura estomática, havendo uma relação direta entre os parâmetros.

Alvim (1965), Válio et al. (1966a, b, c) e Rocha (1976) corre-

lacionaram radiação solar com taxas transpiratórias e abertura estomática. A elevação das taxas transpiratórias dos diferentes clones de *Hevea spp.*, apresentam correlação direta com o aumento da radiação solar e com abertura estomática. Medições de abertura estomática têm sido realizadas por diversos métodos, sendo mais confiáveis os efetuados através de processos porométricos (Alvim, 1965; Válio et al., 1966a, b, c, Shimshi, 1967; Peaslee & Moss, 1968; Rocha, 1976; Rocha Neto, 1979). O comportamento estomático dos diferentes clones de *Hevea spp.*, foi metodicamente acompanhado através do processo porométrico, havendo correlações inversas entre resistências em folhas com maiores déficits hídricos. As menores taxas transpiratórias verificadas dentro da casa de vegetação quando comparadas às obtidas em condições de campo, são conseqüentes da ação, de fatores abióticos, tais como menor radiação, menor ventilação, maior temperatura e maior umidade relativa do ar. Estes fatores abióticos tornaram mais altas as resistências estomáticas diminuindo sensivelmente as perdas de água nas condições de "estufa", fornecendo uma resposta de prevenção da *Hevea spp.*, a condições adversas.

Os diferentes clones mostraram uma relação direta entre as resistências estomáticas e os déficits hídricos de folhas amostradas durante o período de radiação, havendo um aumento da resistência a



aumentos dos deficits hídricos. Barrs (1968) postula que a abertura estomática reflete o estado hídrico da planta e especialmente das folhas.

Rocha Neto (1979), estudando os clones IAN-873 e IAN-717, encontrou alta sensibilidade dos estômatos a deficits hídricos, isto é considerado por Resnik & Mendes (no prelo) como característico de plantas preventivas à deficits hídricos.

As resistências estomáticas encontradas nos diferentes clones de *Hevea spp.*, são relativamente maiores que as encontradas em cacau (Moraes, 1976), parecendo que a baixa densidade estomática apresentada por plantas de *Hevea spp.*, (Sananayake & Saramanayake, 1970; Medri 1977; Lleras & Medri, 1978) não justifica os resultados obtidos, já que os clones P-10 e IAN-6484 apresentam os maiores valores de resistências e possuem significativamente mais estômatos por unidade de área. Samsuddin & Impens (1977), correlacionando resistência estomática e número de estômatos de quatro diferentes clones de seringueira, encontraram maiores resistências difusivas no clone que apresentava maior número de estômatos. As eletromicrografias de varreduras utilizadas para análises neste trabalho, mostram a cutícula inferior com formações rugosas e sobre tudo maiores nas áreas estomáticas. Tais rugosidades são mais pronunciadas nos clones P-10, IAN-6484 e IAN-717, e, marcadamente

menos pronunciadas no clone IAC-222. Os valores de resistências estomáticas encontradas nos diferentes clones de *Hevea spp.*, aqui apresentados, estão próximos dos encontrados em outros clones de seringueira (Samsuddin & Impens, 1977) e nos clones IAN-873 e IAN-717 por Rocha Neto (1979).

O índice de Eficiência Hídrica aqui proposto constitui-se num bom parâmetro anatômico ao mostrar correlações significativas com os parâmetros fisiológicos. As taxas transpiratórias mais elevadas do clone IAC-222 podem ser consequentes, entre outros fatores e parâmetros, do maior índice de Eficiência Hídrica, por apresentar folhas mais irrigadas e ao mesmo tempo com maior efeito tampão, enquanto o clone P-10 apresenta as menores taxas transpiratórias, os maiores deficits hídricos e o menor índice de Eficiência Hídrica, quando comparado aos outros clones.

A semelhança dos potenciais hídricos encontrados em folhas hidratadas dos diferentes clones desaparece quando os mesmos sofrem desidratação, sendo então os potenciais hídricos do clone IAC-222 marcadamente maiores que os dos outros clones. O potencial hídrico apresenta-se como um parâmetro ótimo para correlações com outros parâmetros fisiológicos ou anatômicos, ao mostrar índices de correlação significativos. Tomando-se a relação  $E_{\text{pal}}/E_{\text{lac}}$  (resistência do mesófilo) como fator de correção do potencial hídrico, as correlações



são significativamente maiores, que quando este é utilizado sem correção.

O deficit hídrico tem influência direta sobre a assimilação de CO<sub>2</sub> (Brix, 1962; Zelitch, 1969; Plaut & Bravdo, 1973; Hsiao, 1973), sendo verificado por Brix (1962) que o efeito de "stress" hídrico em folhas diminui sensivelmente as taxas fotossintéticas e respiratórias, sendo a fotossíntese mais sensível ao deficit. Slavik (1965) verifica um aumento significativo nas taxas fotossintéticas com o aumento do conteúdo de água dos tecidos. Brix (1962), comparando taxas fotossintéticas e de transpiração de plântulas de *Pinus* e tomate, causando um stress progressivo pela não irrigação das plantas durante 10 a 12 dias, obteve um decréscimo progressivo nas taxas de fotossíntese e nas de transpiração, havendo um comportamento semelhante entre os dois parâmetros com um índice de correlação significativo.

A metodologia utilizada no presente trabalho para a determinação da eficiência fotossintética das folhas dos diferentes clones permite quantificar o saldo fotossintético de tecidos vegetais incubados e em progressiva desidratação. O saldo final, quantificado em base a mg de CO<sub>2</sub>, é o produto das atividades fotossintéticas e respiratórias em um período conhecido de incubação. As tomadas progressivas de resistência estomática e de potencial hídrico permite avaliar o saldo final em termos hídricos. O ponto de com-

penção lumínico, isto é, a intensidade de luz que a fotossíntese se iguala à respiração (Metodologia de Lieth & Ashton, 1961), foi mais elevado para o clone IAC-222, provavelmente porque as folhas apresentam maior frequência de cloroplastos nas células paliçádicas (Mendes, 1979) o que induz uma coloração verde mais intensa nas folhas.

Samsuddin & Impens (1977), trabalhando com quatro diferentes clones de *Hevea* (RRM 600, TJIRA GTI e PB 5/51), verificaram um acentuado decréscimo na resistência estomática e na resistência ao CO<sub>2</sub> com aumento da luminosidade, variando as resistências de 3,5 – 11,0 seg. cm<sup>-1</sup> com radiação saturante. Senanayake & Samaranayake (1970) situam o clone TJIR 1 no grupo de cultivares de *Hevea* com alta frequência estomática. Os valores de eficiência fotossintética, transpiração e eficiência hídrica obtidos para o clone TJIR 1 (Samsuddin & Impens, 1977) foram inferiores aos encontrados nos clones com estômatos menos freqüentes (RRM 600, GTI e PB 5/51), enquanto a resistência foi maior no TJIR que nos outros. Em experimentos sobre o uso da água, Rutter (1975) (cit. por Samsuddin & Impens, 1977) e Ceulemans et al. (1976), mostraram que clones com estômatos pequenos e numerosos eram menos eficientes do que aqueles que possuíam estômatos grandes e pouco numerosos.

Os resultados sobre comportamento estomático, transpiração



e comportamento fotossintético dos diferentes clones aqui estudados, mostraram grande proximidade aos resultados obtidos por Samsuddin & Impens (1977). O clone IAC-222 apresenta as maiores taxas fotossintéticas e transpiratórias e as menores resistências estomáticas nos períodos críticos com estômatos maiores e pouco numerosos, enquanto o clone P-10 mostra as menores taxas transpiratórias e fotossintéticas e os maiores deficits hídricos apresentando estômatos menores e mais numerosos.

As maiores taxas respiratórias por unidade de superfície foliar do clone IAC-222 pode ser consequência da maior relação volume/superfície deste clone sobre os outros, havendo maior quantidade de tecido por unidade de superfície. Houve redução significativa das taxas fotossintéticas com o aumento dos deficits hídricos e das resistências estomáticas, com efeito menos marcado nos clones que apresentaram maior índice de Eficiência Hídrica, sendo que existem correlações diretas entre este índice e o potencial hídrico do xilema ou a resistência do mesófilo ( $E_{pal}/E_{lac}$ ). As correlações entre parâmetros fisiológicos, mostraram índices mais significativos quando foram utilizados outros parâmetros fisiológicos.

Larcher (1975) verificou uma relação direta entre eficiência fotossintética e a área floemática. O índice de correlação de 0,999 encontrado entre a eficiência fotossintética e o volume das células floemáticas e,

as relações diretas e significativas destes dois parâmetros com os diâmetros de laticíferos de pecíolos ou de caules; sugere excelentes critérios para julgamento e seleção de clones.

Buttery & Boatman (1976), trabalhando com seringueiras adultas, anotaram relação inversa entre velocidade de sangria e o deficit hídrico foliar ou a resistência estomática, enquanto Bouychou (1963) relacionou a menor produção mensal por sangria (Kg) nos meses de temperaturas mais elevadas. Leva-se a crer que os clones com maior índice de eficiência hídrica e com características foliolares com maior efeito tampão, aqui encontrados, sejam os mais viáveis em regiões com períodos secos definidos.

Os índices de correlação significativos encontrados entre os parâmetros puramente anatômicos, e fisiológicos, e, entre anatômicos e fisiológicos, mostram que a anatomia pode e deve ser utilizada como ferramenta na caracterização de plantas quanto à resistência à desidratação e à seca, quando os resultados sugerem uma estreita correlação entre a estrutura da folha e seu comportamento.

A resistência do mesófilo (relação  $pal/lac$ ), espessura do folíolo,  $I_{E_f}$  H. (relação entre a área de abertura estomática/área de abertura de lúmen xilemático), sendo envolvido no último, o número e tamanho de estômatos além do número e diâmetro de elementos condutores xilemáticos, constituem-se nos melho-



res parâmetros anatômicos para a caracterização de resistência à desidratação em folhas de *Hevea spp.*, enquanto os melhores parâmetros fisiológicos são eficiência fotossintética, deficit de saturação foliar, potencial hídrico do xilema de folhas e resistência estomática.

Comprimento e volume das células crivadas, diâmetro de laticíferos, relação E. pal/E. lac (RM) e a espessura de folhas, constituem-se parâmetros eficientes para dimensionar produtividade em *Hevea spp.*

A fotossíntese aparente e a líquida mostram relações diretas e significativas com os seguintes parâmetros anatômicos: Resistência do Mesófilo, Índice de Eficiência Hídrica corrigido ou não pela Resistência do Mesófilo, Comprimento e Volume das Células Crivadas, Diâmetro de Laticíferos de Pecíolo e de Caule.

Os resultados das análises de regressão linear sugerem que a resistência do mesófilo (Rm) pode e deve ser usada como fator de correção do Índice de Eficiência Hídrica.

A fotossíntese aparente e a líquida mostram relações diretas e significativas com os seguintes parâmetros Fisiológicos e Físio-anatômicos: Potencial hídrico da seiva do Xilema corrigido ou não pela resistência do mesófilo (Rm), Transpiração absoluta.

Os resultados das análises de regressão linear sugerem que a Resistência do Mesófilo (Rm) pode ser usada como fator de correção do

potencial hídrico da seiva do Xilema em folhas.

A transpiração correlaciona-se diretamente com os seguintes parâmetros: Radiação, Radiação versus conteúdo relativo de água, Potencial Hídrico do Xilema corrigido ou não pela Resistência do Mesófilo (Rm), Índice de Eficiência Hídrica corrigido ou não pela Resistência do mesófilo (Rm).

Os deficits de saturação foliares são inversamente proporcionais aos seguintes parâmetros: Fotossíntese aparente e líquida, potencial hídrico da seiva do Xilema, Resistência do Mesófilo.

A Resistência Estomática é inversamente proporcional aos seguintes parâmetros: Radiação, Radiação versus o conteúdo de água, Potencial Hídrico da seiva do Xilema, Resistência do Mesófilo, índice de Eficiência hídrica corrigido ou não pela Resistência do Mesófilo.

O clone P-10 mostra deficits de saturação foliares significativamente maiores que os demais clones, enquanto o clone IAC-222 mostra os menores.

Os clones P-10 e IAN-6484 mostram as maiores Resistências estomáticas e os menores Índices de Eficiência hídrica. O clone IAC-222 comporta-se de forma inversa a estes dois clones.

Em ordem decrescente de valores, os clones IAC-222, IAN 717 e IAN 873, mostram maiores eficiências fotossintéticas e maiores eficiências no uso da água que os outros clones.



As análises de regressão linear efetuadas entre os diversos parâmetros anatômicos e fisiológicos ou entre os puramente fisiológicos, envolvendo folhas com diferentes graus de hidratação, mostraram geralmente valores mais críticos e mais conclusivos quando seus graus de hidratação não se encontravam com valores muito extremos. De maneira que folhas colocadas para desidratarem durante duas horas (D2) apresentaram melhores índices de correlação do que folhas hidratadas ou desidratadas durante 4 horas (D4). Isto pode ser compreendido pois, folhas hidratadas não constitui fator limitante da fotossíntese, enquanto que a desidratação extrema pode bloqueá-la totalmente. Muitos outros parâmetros, então, começam a tomar parte no problema, como a elevação substancial da temperatura da folha, a resistência estomática alta à difusão de gás carbônico, etc.

Com base nos índices de correlação torna-se possível situar os parâmetros anatômicos, fisiológicos e os fisio-anatômicos, relativos à magnitude de importância para diagnóstico de plantas com resistência à desidratação e à seca, sendo possível também, situar parâmetros relacionados com a produtividade. Todos os índices foram tomados com base na eficiência fotossintética de folhas submetidas a diferentes graus de hidratação. Os parâmetros corrigidos, invariavelmente, são mais poderosos quando comparados com os resultados analisados sem correção.

Os parâmetros anatômicos e os parâmetros fisiológicos não devem ser tomados e analisados isoladamente para diagnosticar e (ou) compreender mecanismos de plantas com resistência à seca, mas sim através das inter-relações das duas áreas de estudos. Os índices de correlação significativos encontrados entre os parâmetros anatômicos e fisiológicos, mostraram que a anatomia pode e deve ser utilizada como ferramenta na caracterização de plantas com resistência à desidratação e à seca.

Os caracteres morfológicos, tanto externos como internos, não são tão fortuitos quanto pode parecer a priori. Muitas características que aparentemente não apresentam valores adaptativos, na realidade refletem adaptações que não podem ser avaliadas sem estudos mais profundos da anátomo-fisiologia das plantas.

#### SUMMARY

Previous papers by the authors determined a series of anatomico-ecological characters of leaves that suggest possible physiological behaviors of several clones of *Hevea spp.* and other genera of economic interest. The present paper correlates anatomical characters with physiological parameters in an attempt to determine dependence of the latter with the former. Several anatomical indexes of leaves of six clones of *Hevea spp.* were determined and correlated with physiological measurements of the same, such as water potential, stomatal resistance and photosynthetic efficiency. The results suggest a strong correlation between leaf structure



and physiological behavior showing that anatomy can be used as an indicator of drought tolerance, photosynthetic efficiency, and thus, productivity. On the basis of these indices of correlation it is possible to place the anatomical, physiological, and physio-anatomical parameters relative to their magnitude of importance in order to diagnose the plants with resistance to hydration and to dayness. It is also possible to situate the parameters relative to productivity. All the indices were made on the basis of photosynthetic efficiency of leaves subjected to different grads of hydration. Also note that the corrected parameters were, invariably, more precise compared with the analyzed results without correction.

#### REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALVIM, P. de T.; DESSIMONI, P.C.M. ; BARBOSA, J. V. A.  
1965 — Determinação da resistência à desidratação pela medida de fotossíntese. In: Itabuna, Bahia, Brasil. Centro de Pesquisas do Cacau. **Relatório Anual**. pp. 16-17.
- ANDERSON, Y. G.  
1955 — Seasonal development in sun and shade leaves. **Ecology**, 36: 430-439.
- ARENS, K.  
1958a — Considerações sobre as causas de xeromorfismo foliar. **Bol. Fac. Fil. Ciênc. Letr. Univ. São Paulo**, 224 Bot. 15: 25-56.  
1958b — O cerrado como vegetação oligotrópica. **Bol. Fac. Fil. Ciênc. Letras Universidade de São Paulo**, 224, Bot.15: 57-77.
- BARRS, H. D.  
1968 — Effect of cycle variations in gas exchange under constant environmental conditions on the ratio of transpiration to net photosynthesis. **Physiol Plant** 21:918-922.
- BEZERRA DE OLIVEIRA, J. G. ; LABOURIAU, L. G.  
1961a — Transpiração de algumas plantas da caatinga aclimatadas no Jardim Botânico do Rio de Janeiro. I — Comportamento de **Caesalpinia pyramidalis** Tul., de **Zizypus joazeiro** Mart., de **Jatropha phyllacantha** Muell. Arg. e de **Spondios tuberosa** Arruda. **An. Acad. Brasil. Ci.**, 33(3/4), 351 — 373.  
1961b — Transpiração de algumas plantas da caatinga aclimatadas no Jardim Botânico do Rio de Janeiro. III — Comportamento de duas árvores da vegetação da margem dos rios: **Licania rigida** Benth. e **Tecoma Carafba** mart. **An. Acad. Bras. Ci.**, 33 (3/4), 387-398.
- BEZERRA DE OLIVEIRA, J. G.; VÁLIO I. F. M.; FÉLIPE, G. M. ; CAMPOS, S.M.  
1962 — Balanço d'água do hemiparasito **Struthanthus vulgaris** Mart. I — Estudo Comparativo com seu hospedeiro **Erythrina speciosa** Andr., na estação chuvosa (São Paulo, SP, Brasil). **An. Acad. Brasil. Ci.**, 34(4), 527-544.
- BOUYCHOU, J. G.  
1963 — La biologie de l'**Hevea**. **Revue Generale du Caoutchouc**, 254(3): 01-17.



- BRIX, H., apud CRAFTS, A. S.  
1962 — The effect of water stress on the rates of photosynthesis and respiration in tomato plants and loblolly pine seedlings. *Physiol. Plantarum* 15, 10. In: Kozlowski, T. T., ed. **Water Deficits and Plant Growth**. New York, Academic Press 1968. 2: 105.
- BROTHERTON, W. Jr., & BARTLETT, H. H.  
1918 — Cell measurement as an aid in the analysis of variation. *Amer. Jour. Bot.* 5:192–205.
- BUTTERY, B. R. & BOATMAN, S. G.  
1976 — Water deficits and flow of latex. In: Kozlowski, T. T., ed. **Water Deficits and Plant Growth**. Academic Press, New York. 4:233–289.
- CEULEMANS, R.; LEMEUR, R.; MOERMANS, R.; SAMSUDDIN, Z.; IMPENS, I.  
1976 — Rep. 3 puyenbroeck populieren ecosystem project, Belgium. In: Samsuddin Z. & Impens, I. **Water Vapour and Carbon Dioxide Diffusion Resistances of Four Hevea Brasiliensis Clonal Seedlings**. *Exp. Agric.* 14: 173–177, 1977.
- HOWART, F. F.  
1935 — Apple leaf structure as related to position of the leaf upon the shoot and to type of growth. *Am. Soc. Hort. Sci. Proc.*, 33:145–148.
- MALESSANDRO, G. & ROBERTS, L.W.  
1971 — Induction of xylogenesis in pith parenchyma explants of *Lactuca*. *Amer. Jour. Bot.*, 58:378–385.
- EGER, E.  
1958 — Untersuchungen Zur methode der transpiration — bestimmung durch Kurzfristige wajung abgeschnittener pflanlenteile besonders an wiesenspflanzen. *Flora*, 145, 374.
- EHRLER, W. L. & VAN BAVEL, C.H.M.  
1968 — Leaf diffusion resistance, illuminance and transpiration. *Plant Physiol* 43: 208–214.
- ESAU, K.  
1960 — **Anatomy of seed plants**. New York, Wiley & Sons. 376 p.
- HASMAN, M. & INANÇ, N.  
1957 — Investigations on the anatomical structure of certain submerged floating and amphibious hydrophytes, *Istambul Univ. Facul. Sci. Ser. B. Sci. Nat.*, 22; 137–153.
- HSIAO, T. C.  
1973 — Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 24: 519–570.
- KANEMASU, E. T.; TRURTELL, G. W.; TANNER, C. B.  
1969 — Design, calibration and field use of a stomatal diffusion porometer. *Plant Physiol.*, 44:881–885.
- LABOURIAU, L. G.; BEZERRA DE OLIVEIRA, J. G.; LABOURIAN SALGADO, M. L.  
1961a — Transpiração de *Schizolobium parahyba* (Vell.) Toledo. I. Comportamento na estação chuvosa, nas condições de Caeté, Minas Gerais, Brasil. *An. Acad. Brasil. Ci.*, 33(2):237-258



LABOURIAU; L. G.; BEZERRA DE OLIVEIRA, J. G.; ZAUZA, G. U.

1961b — Transpiração de algumas plantas da caatinga aclimatadas no Jardim Botânico do Rio de Janeiro. II. Comportamento de *Capparis yca* Mart., *An. Acad. Brasil. Ci.*; 33(3/4): 375—385.

LARCHER, W.

1975 — *Physiological plant ecology*. Berlin, Springer-Verlag. 252p.

LIETH, H. & ASHTON, D. H.

1961 — The light compensation points some herbaceous plants inside and outside deciduous woods in Germany. *Canadian Jour. of Bot.*, 39:1255—1259.

LLERAS, E.

1977 — Differences in stomatal number per unit area within the same species under different micro-environmental conditions: a working hypothesis. *Acta Amazonica*, 7(4): 473 — 476.

1978 — Aspectos básicos da morfologia e anatomia das folhas e sua relação com parâmetros fisiológicos. *Anais do II Congresso Latino Americano de Botânica* (no prelo).

LLERAS, E. & MEDRI, M. E.

1978 — Comparação anatômica entre folhas diplóides e poliplóides do híbrido *Hevea brasiliensis* e *Hevea benthamiana* (IAN-717). *Acta Amazonica*, 8 ( 4 ) : 565—575.

LLERAS, C. & MEDRI, M. E.

Emprego de cromatografia

de gás na determinação de eficiência fotossintética (em preparação).

MAXIMOV, N. A.

1931 — The physiological significance of the xeromorphic structure of plants. *Jour. Ecol.*, 19: 273—282.

MEDRI, M. E.

1977 — *Alguns aspectos da anatomia ecológica de folhas de Hevea brasiliensis* Muell. Arg. Tese de Mestrado — INPA — FUA.

MEDRI, M. E. & LLERAS, E.

1979 — Ecofisiologia de plantas da Amazônia. 2. Anatomia foliar e ecofisiologia de *Bertholletia excelsa* Humb. & Bonpl. (castanha do Pará). Lecythidaceas. *Acta Amazonica*, 9(1):15—23.

MENDES, O. T.

1979 — Cultivo da seringueira com clones poliplóides. *Elastômeros*, 5(1): 22—27

MORAES, A. S. de

1976 — Estudo comparativo de alguns métodos fisiológicos para diagnóstico da falta de água no cacauzeiro. Universidade Federal da Bahia. *Tese de mestrado*. 34p

PARKER, J.

1957 — Seasonal changes in some chemical and physical properties of living cells of *Pinus ponderosa* and their relation to freezing resistance, *Protoplasma*, 48 : 147—163. In: Kramer, P.J. & J. E. Kozlowski, T. T., ed. *Fisiologia das Árvores*. Lisboa, Fun. Cal. Gulbenkian — P. 355, 1960.

PEASLEE, D. E. & MOSS, D. N.

1968 — Stomatal conductivities in



- in K-deficient leaves of maize (*Zea mays*, L.). **Crop Sci.**, 8: 427-430. In: Sesták, Z.; Catský, J. & Jarvis P. G., ed. Netherlands, Zuid-Nederlandsche Drukkerij N. V., p. 561, 1971.
- PICKETT, W. F.  
1937 — The relationship between the internal structure and photosynthetic behavior of apple leaves. **Kansas Agr. Expt. Sta. Tech. Bull.**, 42.
- PLAUT, Z. & BRAVDO, B.  
1973 — Responses of carbon dioxide fixation to water stress. **Plant Physiol.**, 52:28-32.
- RESNIK, M. E. & MENDES, L. F.  
Water relations of young potted rubber plants subjected to various degrees of water stress. (no prelo)
- RINGOET, A.  
1952 — Recherches sur la transpiration et le bilan d'eau de quelques plantes tropicales, Inst. Natl. étude agron. **Congo Belge Pub.**, ser Sci., 56.
- ROCHA NETO, O. G.  
1979 — **Eficiência no uso da água em plantas jovens de seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell Arg.) submetidos a deficit hídrico.** Universidade Federal de Viçosa. **Tese de Mestrado**, 36 p.
- ROCHA, Z. M. M.  
1976 — **Estudo comparativo da tolerância à desidratação em cacauzeiro (*Theobroma cacao*, Linn.) e plantas de sombreamento.** Universidade Federal da Bahia. **Tese de mestrado**, 55 p.
- RUTTER, A. J.  
1975 — **Vegetation and the Atmosphere**, I (ed. Monteith, J. L.). London: Academic Press.
- SALISBURY, E. J.  
1927 — On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to woodland flora. **Phil. Trans. Roy. Soc. London ser. B.**, 46: 1-65.
- SAMSUDDIN, Z. & IMPENS, I.  
1977 — Water vapour and carbon dioxide diffusion resistances of four *Hevea brasiliensis* clonal seedlings. **Exp. Agric.**, 14: 173-177.
- SANANAYAKE, Y. D. A. & SARANAYAKE, P.  
1970 — Intraspecific variation of stomatal density in *Hevea brasiliensis*. **Muell Arg. Q. Jl. Rubb. Ras. Inst. Ceylon**, 46: 61-68.
- SCHOLANDER, P. F.; HAMMEL, H. T.; BRADSTREET, E. D.; HERMMINGSEN E. A.  
1965 — Sap pressure in vascular plants. **Science**, 148:339-346.
- SERRA A., & SEREBRENICK, S.  
1938 — **Tabelas psicrométricas.** Min. Viação e Obras Públ. Depto. Aer. Cível, Div. Meteorol. Rio de Janeiro, Pop. Ribeiro, 102p.
- SHIELDS, L. M.  
1950 — Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences **Bot. Rev.**, 16: 339-447.
- SHIMSHI, D.  
1967 — Some aspects of stomatal behaviour as observed by means of an improved



- pressure-drop porometer. *Israel J. Bot.*, 16: 19–28. In: Sesták, Z.; Catský, J. & Jarvis, P. G., ed. Netherlands, Zuid-Nederlandsche Drukkerij N. V., p.561, 1971.
- SIEGEL, S.**  
1956 – **Non parametric statistics for the behavioral sciences.** McGraw-Hill. New York. 312 p.
- SINNOTT, E. W.; HOUGHTALING, H. ; BLAKESLEE, A. F.**  
1934 – The comparative anatomy of extrachromosomal types in *Datura stramonium*. *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, 451: 1–50. (apud em Sinnott, 1960).
- SLAVIK, B. & CRAFTS, A. S.**  
1965 – The influence of decreasing hydration level on photosynthetic rate in the thalli of the hepatic *Conoccephalum conicum*. *Porc. Symp. Prague*, p.195, 1963 *Czech. Acad. Sci., Prague*. In: Kozłowski, T. T., ed. **Water Deficits and Plant Growth.** New York, Academic Press, 2: 106, 1968
- STALFELT, M. G.**  
1956 – Morphologia und anatomie des Blattes als Transpiration organ. In: **Handbuh der Phanzephiologia**, 3 : 324–341.
- STOCKER, O. & BEZERRA DE OLIVEIRA**  
1929 – Das Wasserdefizit von Gefaesspflanzen in Verschiedenen Klimazonen, *Planta*, 7(2/3): 382–387. IN : *An. Acad. Brasil. Ci.*, 34 (4): 528, 1962.
- TOBLER, M.**  
1931 – Zur variabilitat des Zellvolumen einer sippen kreuzung von *Funaria hygrometrica* und deren bivalenten rassen. *Zeitschr. Ind. Abs. Verehb* 60: 39–62.
- TURRELL, F. M.**  
1936 – The area of internal exposed surface of dicotyledon leaves. *Am. Jour. Botany*, 23: 255–264.  
1944 – Correlation between internal surface and transpiration rate in mesomorphic and xeromorphic leaves grown under artificial light *Bot. Gaz.*, 105: 413–425.
- VÁLIO, I. F. M.; FELIPE, G. M. ; CAMPOS, S. M.**  
1962 – Balanço d'água do hemiparásito *Struthanthus vulgaris* Mart. II. Comportamento na estação seca (São Paulo, sp., Brasil). *An. Acad. Brasil. Ci.*, 34(4): 545–552.
- VÁLIO, I. F. M.; MORAES, V., MARQUES, M., MATOS, M. E. R. ; ELIAS DE PAULA, J.**  
1966b – Sobre o balanço d'água de *Terminalia argentes* Mart. & Zucc., nas condições de cerrado, na estação chuvosa. *An. Acad. Brasil. Ci.*, 38 (Suplemento), 277 – 289.  
1966c – Estudo comparativo do balanço d'água de *Hymenaea stigonocarpa* Mart. e de *Hymenaea stilbocarpa* Hayne, em condições de cerrado, na estação chuvosa. *An. Acad. Brasil. Ci.*, 38 (Suplemento), 291 – 301.
- VÁLIO, I. F. M.; MORAES, V.; MARQUES, M.; CAVALCANTE, P.**  
1966a – Estudo comparativo do balanço d'água de *Hymenaea stigonocarpa* Mart. e Hy-



- menaea stilbocarpa** Hayne, em condições de cerrado, na estação seca. **An. Acad. Brasil. Ci.**, 38 (Suplemento), 261–276.
- VASILEVSKAIA, V. K.  
1954 – Formirovanie lista Zasukhoustoichivykn rastenii. (Formation of leaves of drought – resistance plants). Akad. Nauk Turkmen SSR. 183 pp. 376 p., 1960)
- WETMORE, R. H. & RIER, J. P.  
1953 – Experimental induction of vascular tissue in the callus of angiosperms. **Amer. J. Bot.**, 50: 418–430.
- WYLIE, R. B.  
1949 – Differences in foliar organization among leaves from four locations in the crown of an isolated tree (*Acar platanoides*). **Iowa Acad. Sci. Proc** 56:189 – 198.
- YAPP, R. H.  
1912 – **Spiraea Ulmaria** and its bearing on the problem of xeromorphy in marsh plants. **Ann. Bot.**, 25:815-870.
- ZALENSKI, V.  
1904 – Materials for the study of the quantitative anatomy of different leaves on the same plant. **Mem. Polytech. Kiv.**, 4: 1–20 (Apud Maximov, N. A. **The physiological significance of the xeromorphic stricture of plants. Jour. Ecol.**, 19: 273–282, 1931).
- ZELITCHE, I.  
1969 – Stomatal control. **Ann. Rev. Plant Physiol.** 20 : 329 – 350.

(Aceito para publicação em 11/4/83).