

094

FUNDAÇÃO CARGILL

DEFICITS HÍDRICOS

E

FLUXO DE LÁTEX

Buttery, B.R.

Deficits hídricos e fluxo de látex, por B.R. Buttery e S.G. Boatman, tradução de Petrônio Chaves Hipólito, Campinas, Fundação Cargill, 1985.

120p. ilustr. 24cm.

Título original: Water deficits and plant growth. New York, Academic Press, c 1976.

CDD 634.9865

DEFICITS HÍDRICOS E FLUXO DE LÁTEX

B.R.BUTTERY

S.C.BOATMAN

Título original: WATER DEFICITS AND PLANT
GROWTH

Copyright 1976 da Academic Press, Inc.,
N.York, USA. Tradução autorizada feita
por Petrônio Chaves Hipólito, Eng^o Agr.

FUNDAÇÃO CARGILL

1985

APRESENTAÇÃO

A história da borracha no Brasil é bem conhecida. Originária da Amazônia e levada para o Sudoeste Asiático, a borracha desta procedência passou a dominar os mercados internacionais. De uma contribuição de apenas 2% em 1900; 20% em 1910, alcançou a 95% em 1930. O Brasil, a partir de 1951, passou a ser importador de borracha.

No Brasil, o trabalho de zoneamento da heveicultura que foi realizado demonstra o enorme potencial de produção em regiões não tradicionais como o Planalto Paulista, Zona da Mata, Vale do Rio Doce e Triângulo em Minas Gerais, o sul de Goiás, áreas de Mato Grosso do Sul, do Espírito Santo e do estado do Rio de Janeiro. A periodicidade estacional da disponibilidade térmica e hídrica nessas áreas impede o surgimento de moléstias das folhas, principalmente do M.ulei.

No planalto paulista, principalmente na região oeste, existem duas grandes opções de exploração agrícola, com plantas perenes: café e citrus. A cultura da laranja, em franca expansão, encontra-se ameaçada pelo cancro cítrico. A cafeicultura -opção ainda válida por muitos anos- se depara com problemas de empobrecimento dos solos e, em parte, por índices epifitóticos

de nematoides que reduzem drasticamente o vigor das plantas e, conseqüentemente, o rendimento. Nesse quadro surge a seringueira como terceira grande opção de apoio ao desenvolvimento regional. Além da riqueza do látex natural, insubstituível em vários processos industriais, a seringueira é considerada como essência de reflorestamento. Seu cultivo constitui-se prática prioritária para a manutenção e a recuperação dos solos podzolizados do oeste paulista. E essa potencialidade vem se traduzindo em realidade. Apenas na Região de São José do Rio Preto-SP., mais de 1 milhão de seringueiras foram plantadas e cerca de 40% estão em fase de sangria. E a produtividade já obtida nessa região, da ordem de 1,5 tonelada/ha/ano de borracha seca, significa um dos maiores rendimentos econômicos do Brasil, competitivos com os dos maiores centros mundiais de produção de borracha.

Para pleno desenvolvimento dessa exploração há necessidade de uma grande soma de conhecimentos técnico-científicos que envolvem desde a escolha do clone, a formação da muda, sistema de plantio, condução, nutrição, tipos de sangria e processamento industrial.

Levada para o Oriente e África Ocidental a *Hevea brasiliensis* vem sendo ali estudada sob vários aspectos e submetida a trabalhos de melhoramento genético em institutos de pesquisas lá existentes. É o que se desprende da leitura da revisão acerca dos fatores que afetam o fluxo de látex de autoria de B.R. Buttery,

Agricultural Canada Research Station, Harrow, Ontario, Canada e S.G. Boatman, ICI Plant Protection Division, Jeallot's Hill Research Station, near Bracknell, Berks, Inglaterra. Da versão para o vernáculo incumbiu-se o Engenheiro Agrônomo Petrônio Chaves Hipólito. Ela mereceu ainda revisão da terminologia botânica, pelo Dr. Condorcet Aranha, Chefe da Seção de Botânica do Instituto Agrônomo de Campinas.

A Fundação Cargill tem a satisfação de editar e de tornar acessível esta importante contribuição a todos quantos se interessam não só pela cultura de *H. brasiliensis* mas, sobretudo, visando incentivar seu cultivo nas áreas não tradicionais, e as pesquisas com esta valiosa planta de grande valor econômico para o Brasil.

CONTEÚDO

- I. INTRODUÇÃO
- II. EXISTÊNCIA E COMPOSIÇÃO DO LÁTEX
 - A. Tipos de látex e de vasos laticíferos
 - B. Anatomia
 - C. Citologia; Composição do látex
 - D. Biosíntese da borracha
 - E. Função do látex
 - F. Relações da água dos vasos laticíferos em plantas intatas
- III. SANGRIA
 - A. Métodos para a indução do fluxo do látex
 - B. Sequência de eventos durante o fluxo do látex
 - C. Índice de obstrução
 - D. Estimativa da área de drenagem
 - E. Características de cortex que afetam a produção
 - F. Mudanças diurnas e estacionais no fluxo do látex
- IV. MECANISMOS QUE AFETAM A CESSAÇÃO DO FLUXO DE LÁTEX
 - A. Obstrução
 - B. Outros fatores
- V. MÉTODOS PARA AUMENTAR O FLUXO DE LÁTEX
- VI. REFERÊNCIAS

I. INTRODUÇÃO

O fluxo do látex é, um fenômeno artificial provocado por ferimentos feitos sob controle, conhecidos por sangria. O látex aparece em diferentes espécies, mas as plantas que produzem mais borracha pertencem a uma ou outra de apenas cinco famílias: Euphorbiaceae, Moraceae, Apocynaceae, Asclepiadaceae e Compositae. Sem dúvida, tem sido voltada mais atenção para a seringueira, *Hevea brasiliensis*, Muell Arg., a respeito da qual este trabalho foi preparado.

Foram registrados na última década grandes progressos para explicar quais são os fatores que controlam o fluxo de látex em *Hevea*. A maior parte destes trabalhos foi realizada em pouquíssimos institutos de pesquisa do Oriente e da África Ocidental. Todos esses centros estão especialmente interessados em desenvolver métodos economicamente viáveis para a exploração da seringueira. Os estudos mais básicos que apareceram foram orientados no sentido de se conhecer melhor os fatores limitantes da produção, com o propósito de encontrar um meio de contornar tais dificuldades. A maior parte dos dados obtidos foram publicados em revistas especializadas como o Revue Générale des Caoutchoucs et Plastiques e o Journal of The Rubber Research Institute of Malaya e, por isso talvez não tenham alcançado grande número de pessoas interessadas.

A maioria dos primeiros trabalhos com seringueira, inclusive as relações entre água e fluxo de látex, foi revista por DIJKAMAN (1951). As revisões mais recentes e concisas são as de BLACKMAN (1965), SOUTHORN (1969), BOATMANN (1970) e ABRAHAM et al (1971a).

II. EXISTÊNCIA E COMPOSIÇÃO DO LÁTEX

A. TIPOS DE LÁTEX E DE VASOS LATICÍFEROS

O látex é muito variável em sua composição e com frequência, mas não necessariamente tem a aparência leitosa. Esse produto é encontrado em vasos laticíferos que podem ser: a) articulados, nos quais uma série de células aparecem unidas devido a dissolução parcial ou completa das paredes transversais; estes laticíferos podem estar anastomosados ou não: ou b) não articulados, constituídos de células individuais, com frequência alongadas e, em geral, bastante ramificadas (ESAU, 1965).

SHELDRAKE (1969) encontrou alta correlação entre a atividade da celulase no látex na presença de laticíferos articulados, em contraste aos não articulados. Ele sugeriu ser a celulase a enzima que destrói as paredes transversais durante a formação dos vasos articulados.

O látex pode ocorrer em células parenquimato-

sas comuns em guayule *Parthenium argentatum* (BONNER & GALSTON, 1947), ou pode ser encontrado em um sistema de vasos ramificados *Euphorbia* ou anastomosados *Hevea*. Os laticíferos também se inter-relacionam com idioblastos que contêm taninos, mucilagens, proteínáceos ou outros compostos. A situação é mais complicada pela ocorrência de canais esquizógenos contendo látex (KISSER, 1958). Desta forma, os vasos laticíferos não podem ser delimitados com precisão (ESAU, 1965).

As plantas que contêm látex são estimadas em aproximadamente 12.500 espécies incluídas em 900 gêneros (VAN DIE, 1955). Elas compreendem desde pequenas plantas herbáceas anuais como o "spurges" *Euphorbia*, até grandes árvores como *Hevea* e *Arctocarpus* e as trepadeiras tropicais como *Cryptostegia* e *Landolphia*.

Em muitas plantas, as resinas e a borracha são componentes característicos do látex. Os terpenos que aparecem em diferentes quantidades dependendo do tipo de planta e da borracha, por sua vez, podem estar completamente ausentes. O látex pode conter grande quantidade de proteínas (*Ficus callosa*), açúcar (*Compositae*), ou tanino (*Musa*, *Aroidae*). O látex de algumas *Papaveraceas* contém alcaloides importantes (por exemplo *Papaver somniferum* (FAIRBAIRN & KAPOOR, 1960) e o de *Carica papaya* é diferente, devido a ocorrência da enzima proteolítica papaína. Cristais de oxalatos e malatos podem aparecer em grande quantidade no látex. Algumas plantas

têm grãos de amido em seus laticíferos, geralmente junto à enzima diastase. Os grãos de amido no gênero *Euphorbia* podem apresentar grande tamanho e assumir formas variadas e, em alguns casos, peculiares (MAHLBERG, 1973).

A guta, um transisômero da borracha de mais baixo peso molecular, é obtido principalmente de *Palaquium guta*, *Minusopus balata* e *Achras sapota* (chicle), todos membros da família *Sapotaceae*.

O látex de várias plantas pode ser claro (*Morus*, *Nerium*) ou leitoso (*Asclepias*, *Euphorbia*, *Ficus*). Ele é amarelo-marron em *Cannabis* e amarelo ou laranja em *Papaveraceae*. A turvação ou aspecto leitoso do látex não depende diretamente de sua composição, mas resulta das diferenças entre os índices de refração das partículas e do meio de dispersão (ESAU, 1965).

Nos vasos laticíferos não articulados de muitas plantas sabe-se que os núcleos sofrem divisões que resultam em uma condição cenocítica multinucleada (MAHLBERG, 1959).

B. ANATOMIA

Somente algumas plantas produtoras de látex foram estudadas em detalhe.

O látex do *Taraxacum kok-saghyz* é encontrado em cilindros concêntricos e anastomosados. A raiz é a

principal fonte para extração comercial da borracha (KROTKOV, 1945). Na *Euphorbia wulffenii*, os vasos de látex se restringem ao floema e correm quase sempre em direção longitudinal, com bifurcações apenas ocasionais. Os vasos lactíferos são largos, alcançando 30 μm de diâmetro e são capazes de exsudar copiosa quantidade de látex (SPENCER, 1939a).

A *Cryptostegia grandiflora* e *C. madagascariensis* são árvores tropicais de regiões semiáridas, Nos caules, a borracha é encontrada somente em vasos de látex; nada foi observado no clorênquima cortical. Os vasos estão espalhados verticalmente em toda a medula e a casca (floema, raios de floema e córtex), entretanto, um pequeno número se estende lateralmente pelos raios do lenho, tornando possível um intercâmbio de látex entre a medula e o córtex. Os vasos ocasionalmente ramificados e essencialmente não septados, variam entre 5 e 35 μm (25 μm em média).

A *Cryptostegia* apresenta caules longos quase que desprovidos de folhas, conhecidos como "chicote" nos quais os vasos da medula são maiores e de tamanho mais uniforme do que aqueles do córtex (WHITTENBERGER et al. 1945). Cerca de 3200 vasos lactíferos podem ser encontrados num corte transversal de um "chicote" de grossura média: 800 na medula e 2400 na floema exterior e no córtex. Os vasos da medula usualmente têm 33,6 μm de diâmetro, ao passo que os vasos da casca têm somente

20 μ m. O volume total de vasos laticíferos num internódio normal é, portanto, de 0,18-0,24 ml pois os internódios, na porção central do chicote, têm entre 12 a 16cm de comprimento em média (CURTIS & BLONDEAU, 1946). A borracha é encontrada em vasos laticíferos não septados do pecíolo e da lâmina da folha. Os vasos existentes em aproximadamente igual número no tecido acima e abaixo das nervuras, são paralelos e se ramificam com as nervuras.

Os glóbulos de borracha aparecem também em todos os tipos de células verdes na folha (p.e. parênquima palissádico, parênquima lacunoso); estes glóbulos correspondem a 80% da borracha total na folha (WHITTENBERGER et al 1945).

Nas folhas de *Hevea*, os vasos laticíferos estão confinados principalmente ao floema, mas como HABERLANDT (1914) verificou em outras plantas laticíferas, numerosas ramificações partem do sistema principal, e seguem caminho ascendente entrando em último contato com as células do tecido palissádico, terminando em fundo cego junto à epiderme (SPENCER; 1939b).

Na região da camada de abscisão os vasos laticíferos estavam obstruídos em muitas partes por uma substância transparente, não pigmentada, altamente refratível (calose), em contato com a qual o látex adjacente freqüentemente formava meniscos bem côncavos. A deposi-

ção de calose se processa na época do engrossamento secundário dos pecíolos e do tronco onde eles tinham nascido, e se completa ao tempo em que as folhas ganham a posição e a cor verde final. Isto retira a base da teoria de HABERLANDT da função translocatória dos laticíferos.

O gineceu de *Hevea brasiliensis* têm a forma típica das euforbiáceas consistindo de três carpelos unidos em um ovário trilobular com um único óvulo anatropo e pêndulo, em cada lóculo. Depois da fertilização as paredes do ovário se diferenciam em duas partes: uma interna composta de células que crescem mais na direção radial, lignificando-se para formar a parede dura da cápsula; e a camada externa que retêm sua condição parenquimatosa, na qual se desenvolve um rico sistema laticífero. Os laticíferos não são tão extensos nos septos e na coluna central que suporta a placenta. O funículo e a rafe da semente em desenvolvimento são quase que destituídos de vasos laticíferos. Uma característica das sementes de *Hevea* é o sistema laticífero desenvolvido logo abaixo das camadas de células que antecedem o tegumento interno. As paredes entre estes laticíferos rompem-se, formando processos de crescimento a partir de muitas delas; alguns dos processos são ramificados. Esse sistema laticífero do tegumento interno consiste de um número de células que se comunicam umas com as outras devido à dissolução parcial das paredes intervenais e de processos não segmentados que se originam destas células. Parece ser uma combinação de tipos arti

culados e não articulados de laticíferos (PARKIN, 1900).

Nas partes vegetativas de *Hevea brasiliensis*, os vasos laticíferos se restringem quase que inteiramente à região secundária do floema do tronco, ramos e raízes (Fig.1). Eles são do tipo articulado, anastomosado, que se originam de fileiras de células longitudinalmente contíguas, das quais a maior parte das paredes transversais eventualmente desaparece, parcial ou completamente durante a diferenciação e a maturação. Os vasos correm mais ou menos longitudinalmente, paralelos ao eixo central da árvore. Como eles são diferenciados a intervalos bem uniformes pelo câmbio, aparecem como anéis (cilindros) concêntricos entre este e a casca externa: as anastomoses são frequentes quando vasos adjacentes de um mesmo anel tocam-se e se fundem, mas elas são raras entre cilindros adjacentes (DICKENSON, 1969).

Em *Hevea brasiliensis* há estreita correlação do alinhamento dos vasos laticíferos na casca, com a das fibras periféricas do lenho, e aparecem usualmente dispostos em suave espiral inclinada da parte esquerda, em baixo, para a parte direita em cima, se olharmos para uma árvore de pé. O ângulo de inclinação é uma característica clonal. Em 3 dos 27 clones examinados o ângulo inclinou de baixo à direita para cima à esquerda (GOMEZ & CHEN, 1967).

O número de anéis de vasos laticíferos têm sido usado como índice da futura produtividade (BOBILIOFF; 1923), mas não representa de modo adequado a quantidade

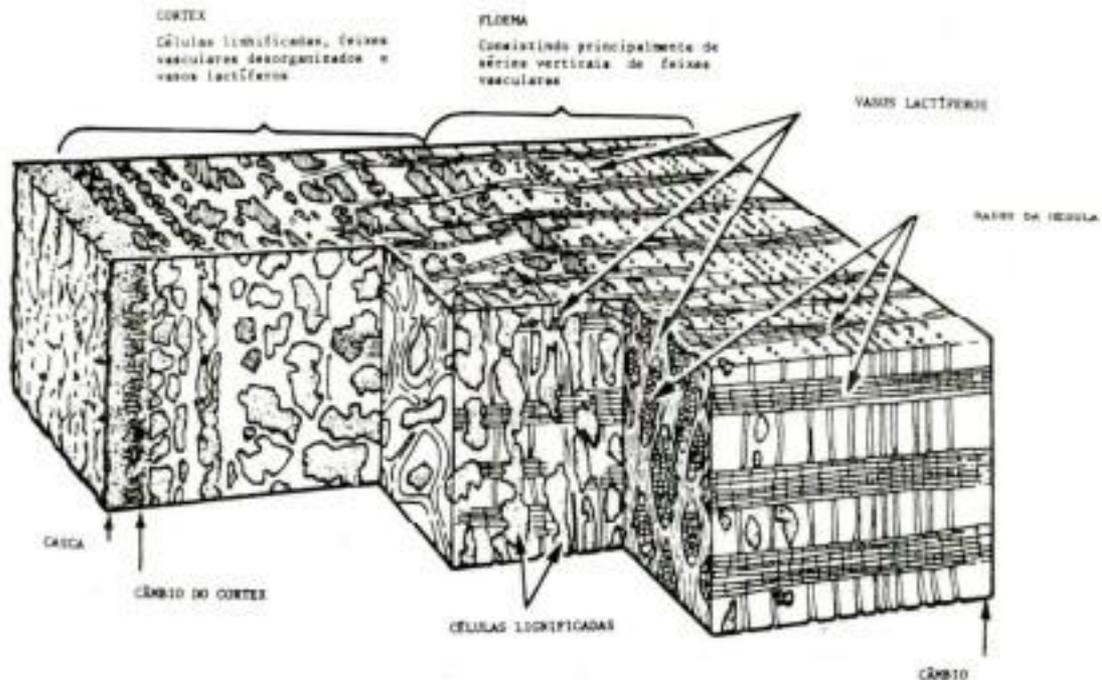


Fig.1 - Diagrama tri-dimensional da casca de árvore adulta de *Hevea brasiliensis*. Os feixes vasculares que constituem a maior parte de floema e o parênquima do floema e do cortex não são mostrados no diagrama. Redesenhado de RICHES & GOODING(1952).

de tecido laticífero utilizado na exploração da árvore. O tipo de material a ser plantado, se enxertado, ou de semente, a idade do tecido, a altura da amostragem influenciam na distribuição e na frequência dos anéis de vasos laticíferos, considerando-se também a densidade e o diâmetro dos vasos laticíferos. Nos últimos 30 anos o trabalho de melhoramento e de seleção para aumento da produção resultou em aumento do número médio de anéis de vasos laticíferos, de 13 para 27 (WYCHERLEY, 1969; GOMEZ et al, 1972; NARAYANAN et al, 1973).

Os vasos laticíferos dos galhos não têm relação direta com a produção da árvore; ARISZ (1918, citado por DIJKMAN, 1951) mostrou que em todos os ramos

mais altos, os vasos de látex entre o tronco e os galhos estavam rompidos, aparentemente devido a ação mecânica da tensão de arqueamento.

O felodema da casca não sangrada consiste de apenas algumas fileiras de células, enquanto que aquele formado pelo felogênio, após a sangria, torna-se muito grosso. O número de vasos laticíferos formados pelo câmbio depois que a casca foi sangrada em condições normais de crescimento, é maior do que originalmente. Quase todos os vasos laticíferos recentemente formados são funcionais, em contraste com as da casca não sangrada. Neste último, os cilindros dos vasos laticíferos são rompidos por forças tangenciais havendo a formação de um complexo de células não laticíferas e de células linhificadas que penetram nos cilindros dos vasos laticíferos.

A maior proporção de árvores de *Hevea* em produção comercial são enxertos: a borbulha enxertada em porta-enxerto. O número de cilindros de vasos laticíferos no enxerto não apresenta uma relação estreita com o do porta enxerto. Muitas vezes os cilindros dos vasos laticíferos do enxerto terminam de modo cego no floema do porta enxerto (BOBILIOFF, 1923).

Muitas evidências mostram que é pequena ou nenhuma a translocação do látex em uma árvore não sangrada, SCHWEITZER (1949) examinou uma árvore enxertada, na qual o tronco produzia látex branco, enquanto o do porta-enxerto era amarelo. Quando eram feitos furos na casca em cada lado da região do enxerto, mesmo a distâncias de 1 a 2 cm um do outro, as primeiras gotas de látex ex

sudado eram branco e amarelo, respectivamente. Após algumas gotas, o látex do enxerto apareceu tingido de amarelo. Assim, conquanto pareça haver continuidade entre os vasos, os processos de síntese aparentam serem diferentes nos dois tecidos. Também, nas duas espécies de *Taraxacum*, as partículas de borracha podem ser facilmente distinguidas por sua forma, e ficou comprovado quando a borbulha de uma espécie é enxertada em raiz de outra: ambas continuam a produzir suas partículas características.

C. CITOLOGIA; COMPOSIÇÃO DO LÁTEX

Nas primeiras fases de início de seu desenvolvimento, verifica-se que o vaso laticífero em *Hevea* se apresenta organizado como um sistema de células vivas, possuindo núcleos, citoplasmas e organelas características associadas e conjuntos de membranas. Assim que se processa a maturação essas características tornam-se progressivamente restritas às regiões periféricas do vaso, tornando-se eventualmente rudimentares até que na completa maturidade o látex, que é um produto derivado do citoplasma, ocupa a maior parte do lúmen (ARCHER et al, 1963; DICKENSON, 1969).

As mitocôndrias ocorrem frequentemente e estão igualmente dispersas no citoplasma em diferenciação nos vasos laticíferos muito jovens. À medida que a diferenciação se processa e a porção central adquire pro-

gressivamente estrutura característica de látex. as mitocôndrias ficam confinadas principalmente ao citoplasma periférico que persiste. À medida que os vasos amadurecem, o citoplasma periférico se degenera e o número de mitocôndrias diminui consideravelmente. De início, os núcleos ficam em suas posições e em número originais, pois os vasos laticíferos são formados pela dissolução das paredes transversais nas colunas de células. Os núcleos degeneram-se progressivamente durante a maturação dos vasos, tanto que a sua frequência diminui até que eles desaparecem por completo. Os números são muito raros em látex extraído de árvores adultas.

À medida que os vasos laticíferos envelhecem, processa-se acentuada degeneração da estrutura citológica de sorte que os vasos mais antigos da casca externa são pouco mais do que repositórios de partículas de borracha (ARCHER & AUDLEY, 1967). Esta transição ultraestrutural no vaso jovem é acompanhada também de mudança física da estrutura de gel do citoplasma periférico para um estado mais fluído de sol do látex, ou como têm sido sugerido, para o estado gel/sol reversível (ARCHER *et al*, 1963). Os principais constituintes do látex obtido pela sangria constam da Tabela I.

TABELA I

Constituintes orgânicos não borracha do látex em sangria de *Hevea brasiliensis*

Látex fresco ^b			
Soro ⁴⁸	Fase 37 borracha	Fração de fundo 15	Partículas Frey-Wyssling
Inositois 1,0 a 1,5	Proteína 0,5	Proteína 0,2	Carotenóides
Carboidratos	Fosfolipídios	Fosfolipídios	Plastocromanol
Proteínas 0,5	Tocotrienóis (li- vres e esterifica- dos) 0,09	Plastoquinona	Outros lipídios
Glutation 0,01 ⁽¹⁾		Ubiquinol	
Aminoácidos livres 0,08	Esteróis e ésteres	Esteróis	
Ácido ascórbico 0,02	Esteróis	Trigonelina 0,07	
Outros ácidos orgânicos	Gorduras e graxas	Ergotioneína 0,05	
Bases nitrogenadas 0,04			
Mononucleotídios 0,02			
Ácidos nucléicos 0,002			

(a) ARCHER et al (1969)

(b) Os números junto aos componentes indicam suas concentrações aproximadas em g/100g de látex.

As partículas de borracha no látex extraído na sangria, são em geral, bem esféricas mas, em alguns clones, as maiores podem ser ovóides ou excêntricas, com formato de pera. Estas podem ter de 5 a 6 μm de diâmetro ou, provavelmente, algo menos do que 100 \AA . As partículas em suspensão estão bem protegidas por uma fina película de proteína adsorvida e fosfolípido: um revestimento de colóides hidrófilos negativamente carregados. A microfotografia eletrônica de pequenas partículas de borracha parece mostrar sua estrutura molecular (Fig.2A).

Existem duas partículas não-borracha importantes no látex. O lutóide (HOMANS et al, 1948; RUINEN, 1950) é uma vesícula frágil, osmoticamente sensível de 2 a 10 μm de diâmetro, com um conteúdo líquido envolvido por uma membrana de uma só camada, com 80 a 100 \AA de espessura, com uma ultra estrutura complexa. A microscopia eletrônica revela arranjos ordenados de estruturas aneladas de acordo com os mais recentes conceitos micelares da arquitetura da membrana (GOMEZ & SOUTHORN, 1969; DICKENSON, 1969). As vesículas gradualmente adquirem, como numa fase de transição, inclusões microfibrilares proteicas características dos lutóides jovens de *Hevea brasiliensis*, mas não de todas as espécies do gênero (Fig.2B).

(¹) Tripeptídeo glutaminil - cisteinil - glicina, de gluta, glutânico, e thion, enxofre. Esclarecimento do Dr. Condorcet Aranha, Chefe da Seção de Botânica, Instituto Agrônomo, Campinas).

A função destas fibrilas é desconhecida (ARCHER et al, 1963; AUDLEY, 1965, 1966).

DICKENSON (1965) mostrou que microfibrilas semelhantes podem ser encontradas em látex de plantas pertencentes a outras famílias. Em *Ficus*, por exemplo, ainda que eles apresentem as mesmas características de grande comprimento e estrutura helicoidal, as hélices têm menor diâmetro e apresentam menor inclinação do que aquelas de *Hevea brasiliensis*.

Os lutóides possuem caracteres comuns aos vacúolos, tais como a capacidade para embeber e concentrar substâncias tais como o vermelho neutro; WIERSUM (1958) sugeriu que eles deviam ser considerados como vacúolos polidispersos. PUJARJISCLE (1968, 1970) assinalou que eles em muitos aspectos, são análogos aos lisossomas das células animais, possuindo um grupo de enzimas hidrolíticas englobadas por uma membrana com permeabilidade seletiva. O acúmulo no soro lutóide de Mg^{2+} , Ca^{2+} , Cu^{2+} , citrato e fostato decorre da maior acidez do soro lutóide e, como foi sugerido por RIBAILLER et al. (1971), os lutóides podem ter uma função importante no controle metabólico (especialmente da glicólise) pela liberação ou consumo seletivo destes compostos.

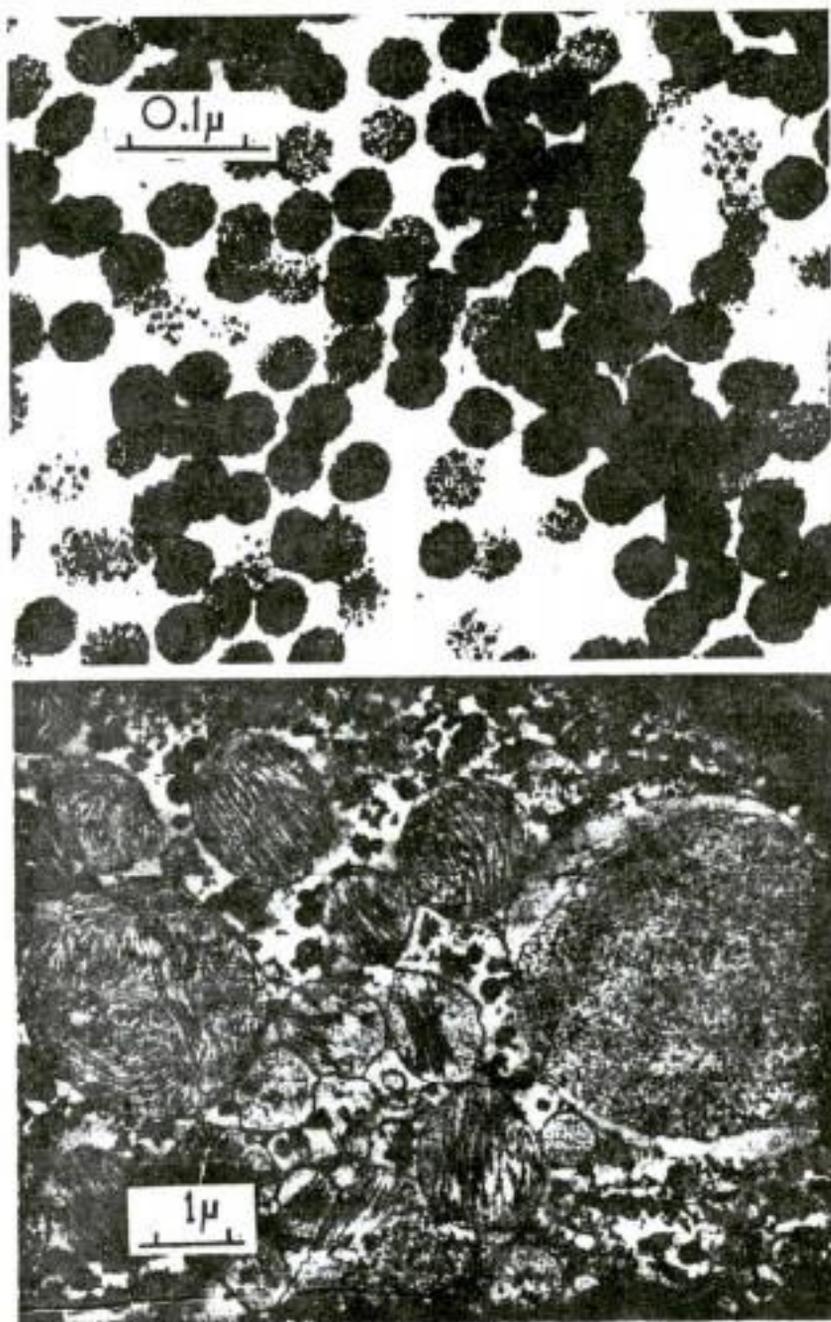


Fig.2 - (A) A micrografia eletrônica ao alto mostra pequenas partículas de borracha da camada Frey-Wyssling de látex centrifugado de *H. brasiliensis*. A aparência granular é a mesma da estrutura das moléculas de borracha (100.000 daltons) em uma matriz não-borracha, provavelmente proteína. (B) A micrografia eletrônica abaixo mostra o corte de um vaso laticífero com lutoídes contendo microfibrilas e partículas dispersas de borracha (densa). A membrana unitária envolvendo os lutoídes está contorcida por causa de ligeira plasmólise. Nos vasos mais antigos as microfibrilas desaparecem e aumenta a proporção de borracha. Seg. DICKENSON (1969).

Não está claro como é mantido o conteúdo de lutóide em alto nível a despeito das contínuas perdas durante a sangria. Não há evidência de regeneração dos lutóides no látex de vasos jovens ou adultos pela divisão ou regeneração. A outra hipótese, como já foi sugerido, para possível local da biogênese da borracha, seria de que os primórdios dos vasos laticíferos e o citoplasma periférico estariam constantemente desenvolvendo-se e diferenciando-se como parte do processo de crescimento, alcançando as fontes sempre disponíveis nas quais é mantida por auto-reprodução a população lutóide da área de drenagem (DICKENSON, 1965, 1969).

A segunda partícula não-borracha (a "partícula Frey-Wyssling") é composta principalmente de material lipídico pardo-amarelado ou laranja devido a presença de carotenóides de alto índice refrativo, mais denso que o da borracha, e da mesma ordem de tamanho das maiores partículas de borracha. Elas aparecem como inclusões de uma organela maior elaboradamente construída e que é rara em comparação aos lutóides, denominada complexo Frey-Wyssling.

A estrutura básica é a de uma vesícula esférica relativamente grande de 4 a 6 μm de diâmetro, frágil e deformável por forças centrífugas moderadas, mas necessariamente mais robusta e osmoticamente menos sensível que o lutóide. Ela é envolvida por uma membrana dupla típica e no interior, além do número variável de glóbu-

los Frey-Wyssling existem estruturas de grande complexidade, cuja natureza elaborada sugere tenham elas múltiplas atividades. A constante associação destas estruturas complexas com os glóbulos carotenóide/líquidos Frey-Wyssling e com as inclusões de borracha ou lipídios, envolvidos por uma membrana, indicam sua provável participação na síntese de uma ou mais destas substâncias. Frações enriquecidas por centrifugação, contendo essas organelas, quando incubadas com ^{14}C - Mevolonato, podem ser incorporadas ao ^{14}C - β -caroteno (DICKENSON, 1969).

O látex fresco após sangria, pode ser dividido por centrifugação em três frações principais: uma camada superior branca, um soro aquoso e a "fração do fundo" (HOMANS et al. 1948; ARCHER et al. 1969). A camada superior contém partículas de borracha estabilizada por uma camada adsorvida de proteína e fosfolípidios. O soro contém a maior parte das substâncias solúveis, normalmente encontradas nas células da planta, incluindo aminoácidos, proteínas, carboidratos, ácidos orgânicos, sais inorgânicos e materiais nucleotídicos. A fração do fundo consiste principalmente de lutóides, mas também inclui quantidades variáveis de borracha, partículas de Frey-Wyssling que contêm lipídios, mitocôndrias e outros componentes particulados, de densidade maior que a do soro, p.e., ribossomas (Mc MULLEN, 1962).

O látex contém aproximadamente 44% de borracha, 46% de soro de látex, 9% de soro lutóide e 1% de

sólidos diversos por volume (SOUTHORN & EDWIN, 1968). Isto pode constituir uma subestimativa do soro lutóide (ou fração de fundo) já que alguns dos lutóides podem ter explodido durante a coleta do látex.

Os látex das *Apocynaceae* examinados por VAN DIE (1955), não contêm lutóides. Somente cerca de 1% do látex centrifugado era constituído da fração de fundo e esta consistia apenas de sólidos granulares.

KOPACZEWAK (1951, citado por VAN DIE, 1955) afirmou que centrifugando (a 7000 rpm) o látex de *Euphorbia resinifera* e de *E. helioscopia*, encontrou uma fração de fundo amarelada (4mm de espessura) juntamente com uma camada superior elástica (1mm de espessura) bastante semelhante ao de *Hevea*. Os compostos similares aos esteróis são encontrados nas duas frações de *Euphorbia* e, na fração superior uma substância parecida com a borracha também. MATILE et al. (1970) encontraram vacúolos no látex de *Chelidonium* semelhantes aos lutóides de *Hevea*, mas contendo alcalóides característicos.

D. BIOSÍNTESE DA BORRACHA

A biosíntese da borracha tem sido várias vezes revista (ARCHER & AUDLEY, 1967; LYNEN, 1969), mas como é necessária a síntese continua devido à crescente demanda de látex, um breve resumo é aqui apresentado. O caminho principal parece estar bem esclarecido, começando com acetil-CoA, através do mevalonato até o pirofos-

fato de isopentenil (IPP), que pode ser usado, seja para estender a cadeia nas partículas de borracha existentes, como para a síntese "de novo" de novas partículas. A atividade polimerásica na interface entre o soro e as partículas de borracha parece facilitar a produção de borracha por um sistema no qual os substratos hidrofílicos, pirofosfato dimetilalil e IPP, são convertidos em um produto final lipofílico. As enzimas solúveis necessárias para os passos seguintes até IPP foram todas encontradas no soro do látex. Então, o IPP formado no soro poderia também ser usado para a produção de esteróis e carotenóides. Parece haver uma grande variação na capacidade de diferentes clones de *Hevea brasiliensis* em produzir borracha. Isto pode ser devido às diferenças da eficiência das enzimas que controlam as fases que limitam a velocidade das reações ou (em árvores em sangria) às diferenças na velocidade de substituição das enzimas perdidas durante o fluxo do látex.

O processo completo para síntese da borracha exige três componentes: acetil-CoA como blocos construtores, TPNH como um agente redutor e ATP como fonte de energia. Todos os três componentes são gerados pela degradação de carboidratos. Isso sugere claramente que *in situ* o metabolismo dos carboidratos pode se tornar em fator limitante da biosíntese da borracha. D'AUZAC (1964) achou que os açúcares endógenos gradualmente desapareceram no látex durante a sangria. A glicólise po

de ser uma das principais fontes de ATP necessária para a síntese da borracha (JACOB, 1970). Todas as enzimas do ciclo Embden-Meyerhof foram observadas no látex. O TPNH é gerado pela "ponte" do monofosfato de hexose (BEALING, 1965). As baixas velocidades de incorporação do acetato e do piruvato à borracha "in vitro", podem ser devido ao número muito pequeno de mitocôndrias no látex de sangria, em comparação com o que processa dentro da célula, que leva à uma redução na produção de acetil-CoA.

A atividade da hidroximetil-glutatil-CoA redutase foi a mais baixa dentre as enzimas do soro e ela pode ser a enzima que limita a velocidade (fluxo), como sucede na formação do colesterol em mamíferos (LYNEN, 1969).

TUPY (1969a) e TUPY & RESING (1969) mostraram que a taxa de metabolismo dos carboidratos no látex é determinada pela hidrólise da sacarose catalisada pela invertase. TUPY (1969a) verificou que a fase que limita a velocidade depende mais especificamente de condições desfavoráveis para a atividade da invertase, do que da escassez da própria enzima; o pH do látex é crítico.

A utilização da sacarose na regeneração dos constituintes do látex que se perdem, indica que a capacidade da árvore em fornecer sacarose para o sistema laticífero é um caráter importante da capacidade produto-

ra de látex de árvores regularmente sangradas (TUPY 1973a). Como a atividade da invertase limita o metabolismo global do látex, ela pode afetar a produção, controlando a formação de borracha. Por outro lado, há evidência que sugere haver relação direta entre a atividade metabólica do látex, dependente da invertase e do fluxo do látex (TUPY, 1973c). Clones de alta produtividade podem incorporar substratos na borracha com maior eficiência do que as variedades de baixa produção. As variações individuais foram, não obstante, muito pronunciadas oferecendo um critério seguro para a seleção de árvores com potencial de alta produtividade (WOO e EDWIN, 1970).

A fração do fundo é considerada essencial para a conversão de acetato, mas não do mevalonato, em borracha. As partículas do látex podem, então, ser importantes nas enzimas que catalizam o metabolismo de acetato a mevalonato; verificou-se que o mevalonato foi mais rapidamente incorporado do que o acetato e também que a remoção da fração do fundo reduziu, de forma acentuada, a incorporação do acetato, mas tinha, pelo menos, um efeito benéfico na incorporação do mevalonato. Com o clone RRIM600, o látex total incorporou 3,16% de acetato e 63,5% de mevalonato, enquanto que a fração superior (borracha mais soro) incorporou somente 0,77% de acetato, mas 80% de mevalonato (WOO e EDWIN, 1970). Verificou-se também que a conversão de β -hidroxil- β -metil-

-glutaril-CoA em borracha, "in vitro", depende da presença das partículas da fração do fundo (ARCHER e AUDLEY, 1967).

Estudos de d'AUZAC (1965) de árvores selecionadas de um clone (PR107) mostraram haver correlação entre a produção de látex e a velocidade de incorporação do acetado.

E. FUNÇÃO DO LÁTEX

Uma série das possíveis funções do látex foi apresentada por PARKIN (1900): (1) transporte e reservatório de materiais nutritivos; (2) proteção da planta cicatrizando as feridas ou controlando os ataques de insetos; e (3) reserva do suprimento de água. PARKIN mostrou-se favorável a esta última alternativa tendo por base o desenvolvimento de um sistema de tubos que percorrem toda a planta e que podem se encher de água durante a estação chuvosa a qual pode ser gradualmente retirada durante as épocas de seca. O gênero *Euphorbia* é encontrado principalmente em regiões secas e é um dos mais ricos em látex. SEN & CHAWAN (1972) consideram o sistema látex como um fator ecofisiológico muito importante para a adaptação de *Euphorbia caducifolia* a ambientes muito áridos do deserto indiano. FERNANDO & TAMBIAH (1970a) sugeriram que a correlação da produção de *Hevea* com a queda de chuvas e temperatura indica que as funções do látex são um sistema que regula a água dentro

da planta. A capacidade da planta em sobreviver e a crescer satisfatoriamente em condições de seca parece melhorar com a sua maior capacidade para a produção de látex. Eles também assinalam que *Hevea*, praticamente não é atacada por moléstias causadas por vírus e isso pode ser devido ao efeito protetor do sistema látex contra insetos velozes.

HABERLANDT (1914) verificou que o sistema látex (1) constituía parte das fibras condutoras e (2) apresentava ramificações que se espalhavam entre o tecido palissádico das folhas. Mesmo aceitando que os resultados experimentais diretos não eram ainda conclusivos, ele admitiu que o látex era, provavelmente, mais um fluído nutritivo, tendo em vista grandes quantidades de substâncias plásticas nele incluídas, mas que também continha materiais de natureza essencialmente excretora. HABERLANDT (1914) citou duas funções ecológicas importantes: (1) o látex coagula-se prontamente quando exposto ao ar e desse modo funciona perfeitamente como material de proteção, no caso de injúria mecânica, e (2) proteção contra animais predadores, especialmente quando o látex contém toxinas, como acontece frequentemente.

Nas seringueiras, pelo menos, os vasos laticíferos dos pecíolos tornam-se logo obstruídos pela calose num estágio inicial, e por isso podem não participar no transporte do fotosintetizado das folhas (BOBILIOFF, 1923, SPENCER, 1939b). BOBILIOFF notou movimento das

partículas em vasos intatos de *Ficus elastica*, mas parece que não havia direção do fluxo, que era de curta duração e ser devida a causas estranhas aos vasos laticíferos, principalmente alterações na pressão da turgidez sobre a parede de células adjacentes. Os movimentos eram, então, fenômenos localizados.

SPENCE & McCALLUM (1935) mostraram que o conteúdo de borracha de *Parthenium argentatum* decrescia em condições de "stress" e podia, portanto, servir como um depósito de alimentos de reserva. Observações posteriores, entretanto, mostraram que condições favoráveis ao crescimento ativo de *Parthenium* promoviam o acúmulo de borracha mais do que sua utilização (TRAUB, 1946; BENEDICT, 1949, 1950).

Foi encontrada uma correlação semelhante de crescimento e formação de borracha nas sementes de *Hevea* por DE HANN & VAN AGGELENBOUT (1948) e, também que não se esgotava o conteúdo de borracha mesmo em plantas estioladas, após o desaparecimento do aproximadamente 60% das reservas de carboidratos.

BEALING (1965) encontrou uma relação entre a síntese da borracha e o metabolismo cíclico do fosfato-pentose. Ele sugeriu dois aspectos bem distintos na formação da borracha: (1) como mecanismo respiratório auxiliar em plantas sujeitas a periódicas deficiências de oxigênio (especialmente em folhas de xerófitas e dentro dos vasos laticíferos das árvores e (2) como um ar-

tifício especializado para sustentar o fornecimento de metabólitos do ciclo-pentose, que é um pré-requisito para o crescimento ativo.

Em muitas plantas, particularmente em espécies xerofíticas, a borracha tende a ser produzida indiscriminadamente por todas as células de um tecido, enquanto que em outras, isso ocorre somente em elementos bem definidos de um sistema laticífero. Essa localização mais freqüente entre os representantes produtores de borracha da vegetação tropical de crescimento rápido, levou BEALING à conclusão de que a maior função do látex contendo borracha ou mesmo o látex em geral, é prover os tecidos circunvizinhos de um suprimento contínuo de derivados do ciclo-pentose.

F. RELAÇÕES DA ÁGUA DOS VASOS LATICÍFEROS EM PLANTAS INTATAS

As observações sobre o látex obtido pelos métodos convencionais de sangria não refletem necessariamente a composição do látex "in situ". FERRAND (1941) desenvolveu um método para obter pequenas amostras de látex mais representativas do que as obtidas dos vasos laticíferos. Ele lembrou que se uma pequena punctura for feita na casca, as primeiras gotas de látex que fluem seriam prensadas pela contração dos vasos laticíferos injuriados e sofreriam pequena ou nenhuma diluição. GOODING (1952a) pode detectar uma pequena ou nenhuma al

teração na percentagem de sólidos totais nas primeiras seis gotas obtidas por essa técnica.

Entretanto, usando um microsmômetro sensível, PARKIANATHAN (1967) mostrou uma progressiva queda na concentração osmótica de gotas de 1 a 7 coletadas pela técnica de FERRAND. A primeira gota apresentou um valor de 445 mOsm/litro, valor esse que foi decrescendo até 375 mOsm/litro para a sétima gota. Extrapolando-se para o tempo zero, verificou-se que a concentração osmótica do látex "in situ" foi de 451 mOsm/litro. Isso sugere que a diluição, isto é, a penetração de água dos tecidos vizinhos, tem início logo que o látex começa a fluir. Então as medições feitas em látex exsudado precisam ser interpretadas com cuidado.

BUTTERY & BOATMAN (1966) usaram um método direto de medir a pressão da turgidez na casca de *Hevea* e de outras plantas laticíferas. Foram usados simples manômetros capilares, semelhantes aquele desenvolvido por BOAURDEAU & SCHOPMEYER (1958) para a oleoresina. Foi feito na casca um pequeno orifício até o lenho e um fino tubo de aço ajustado a um capilar de vidro selado foi inserido no orifício. O látex fluiu rapidamente e a pressão foi calculada pela diferença entre os comprimentos inicial e final da coluna de ar no tubo capilar.

Em *Hevea brasiliensis* a pressão da turgidez bem cedo, pela manhã, variava de 8 a 15 atmosferas, decrescendo durante o dia e aumentando durante a noite

(Tabela II). Essas alterações na pressão durante o dia estão correlacionadas positivamente com a umidade relativa da atmosfera e negativamente, com as alterações da temperatura, evaporação dos atmômetros, deficit em água das bolhas e abertura dos estômatos: estes não aparecem nas árvores sem folhas (Fig.3). Então, a perda de turgidez durante o dia, provavelmente resulta da perda da água dos tecidos do floema pelo "stress" provocado pela transpiração.

As pressões na base do tronco normalmente excedem às do topo (Fig.4); o gradiente aproxima-se de 1 atm/10m à noite, aumentando gradativamente até seis vezes o valor obtido durante o dia. Esse aumento, provavelmente, reflete o desenvolvimento dos gradientes de tensão no xilema durante a transpiração. Não há evidência de alterações estacionais de turgidez nas condições observadas na Malasia (BUTTERY & BOATMAN, 1964,1966).

Medidas registradas em outras árvores laticíferas deram valores ligeiramente inferiores aos obtidos em *Hevea*. Alguns desses valores baixos têm sido atribuídos ao vazamento de látex no tecido da casca que circunda o orifício do manômetro (Tabela II).

Pode ser esperado no xilema um gradiente de pressão hidrostática de aproximadamente 1 atm/10m mesmo em condições de completa turgidez e a existência desse gradiente no xilema seria suficiente para estabilizar um gradiente semelhante no tecido do floema laticífero.

TABELA II

Pressões de turgidez observadas nos sistemas laticíferos de várias espécies^(b)

Espécies	Nº de árvores	Pressão média observadas
<i>Hevea brasiliensis</i> , Muell-Arg.	> 100	7,9 - 15,0
<i>Ficus elastica</i> , Roxb.	3	8,0 - 10,4
<i>Alstonia scholaris</i> , R.Br.	4	4,2 - 8,5 ^c
<i>Plumeria acutifolia</i> , Poir.	2	7,4 - 8,2
<i>Cerbera manghas</i> , L.	2	6,6 - 8,1 ^c
<i>Euphorbia pulcherrima</i> , Willd.	2	6,9 - 7,5

a. BUTTERY & BOATMAN, 1966

b. Medidas feitas entre 06:00 e 08:00 horas a alturas não superiores a 1,5 m do solo.

c. Excesso de sangria provavelmente dando subestimativa.

Foi mencionado que a queda da pressão da turgidez do látex durante o dia é causada pela passagem de água do floema para o xilema em condições de rápida transpiração. Isso implica em que: (1) o potencial químico da água no xilema caia durante a transpiração, isto é, sob tensão; (2) a água possa mover-se livremente entre os tecidos do floema e do xilema; e que (3) o sistema dos vasos laticíferos funcione como osmômetro.

A primeira proposição tem boa comprovação (e.g. SLATYER, 1967) e a segunda parece ser uma boa hipótese. O terceiro ponto é corroborado pela sensibilidade observada nas pressões de turgidez em condições meteorológicas que deveriam afetar as velocidades de transpiração, pelo relacionamento de deficit água-folha e abertura estomática, assim como pelas grandes diferenças de comportamento de árvores folhosas e sem folhas.

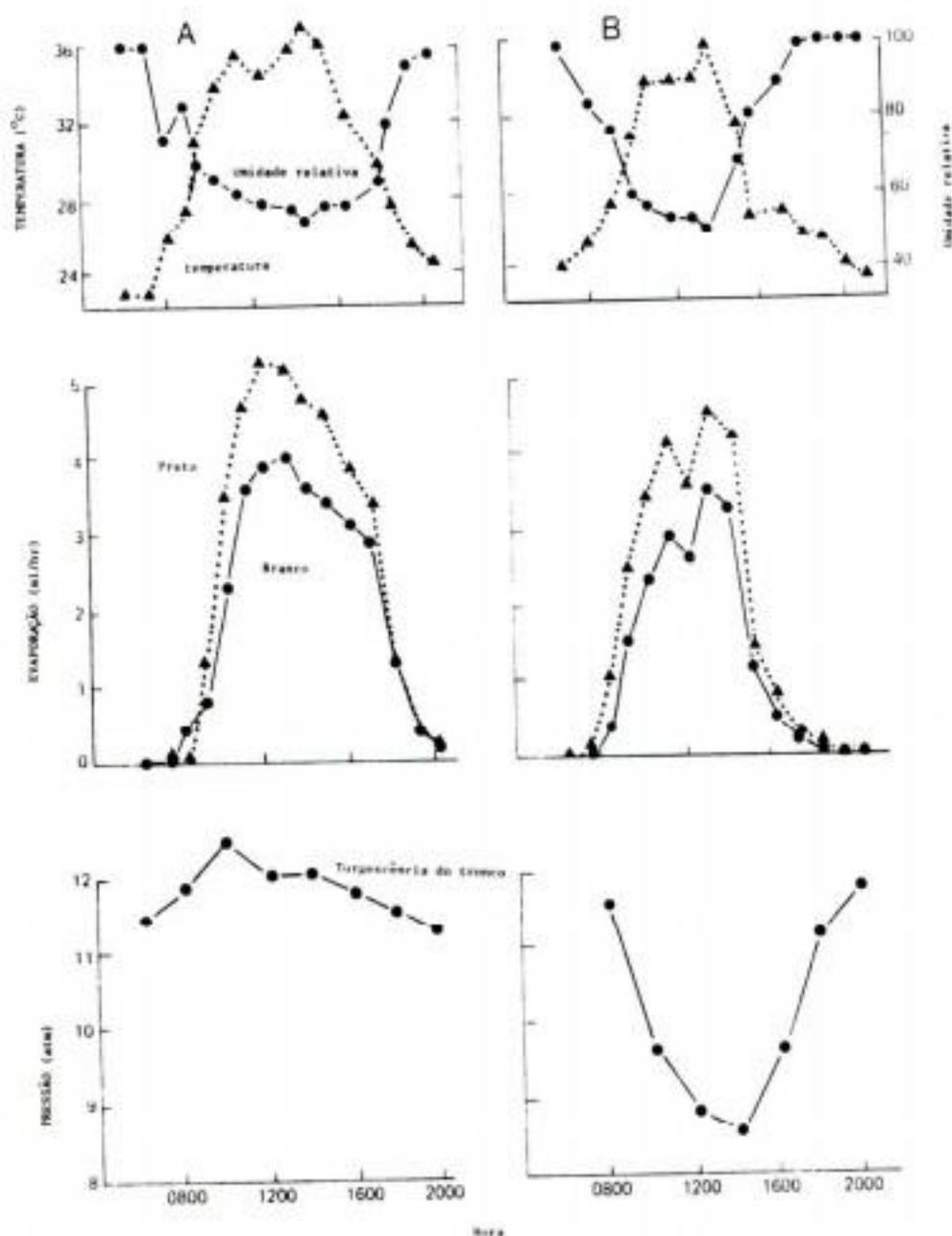


Fig.3 - Alterações diurnas na pressão de turgor do sistema latífero de *Hevea*.

(A) 21 de fevereiro, 1964. Árvores "hibernando" destituídas de folhas.

(B) 24 de março, 1964. Árvores rebrotadas. Para facilitar a comparação entre dias, estão incluídos temperatura do ar, umidade relativa e evaporação de atmômetros brancos e negros. BUTTERY & BOATMAN (1966).

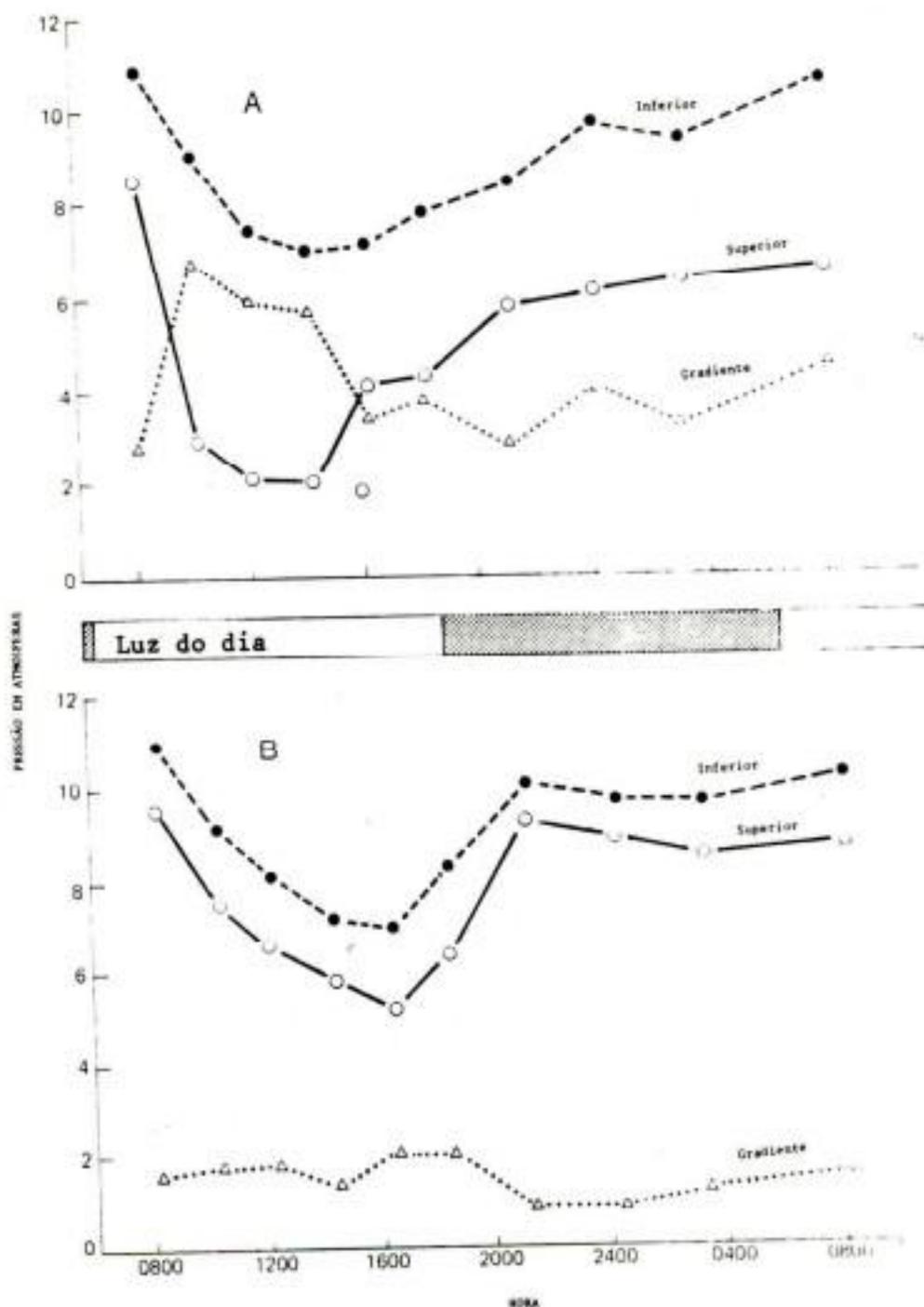


Fig.4 - Alterações diurnas da pressão de turgescência em duas posições (mais alta e mais baixa) a 900 cm uma da outra no tronco de *Hevea brasiliensis*. Medidas efetuadas no mesmo período de 24 horas em duas árvores (A) e (B). O gradiente de pressão de turgescência entre as posições mais baixa e mais alta é dada em atm/10m. BUTTERY & BOATMAN (1966).

Como o gradiente da pressão da turgidez observada no sistema laticífero à noite corresponde grosseiramente ao que era esperado no xilema em condições de turgidez completa, e como a magnitude das variações diurnas na turgidez observada parece depender da taxa de transpiração, é provável que, se as condições discutidas anteriormente estão satisfeitas, os maiores gradientes de pressão da turgidez medidos durante o dia refletem a presença de tensões do xilema de mesma amplitude.

Depois de forte chuva à tarde, as pressões hidrostáticas aumentam na casca do tronco sem qualquer decréscimo aparente no deficit de água da folha (DAF). Como a entrada de água nas folhas pela superfície externa só se processa vagarosamente na maioria das espécies investigadas (SLATYER, 1967), então podemos entender que o maior efeito imediato da chuva foi o de reduzir a transpiração. Parece, pois, que isto, por seu turno provocou um relaxamento da tensão do xilema e uma restauração parcial da turgidez no tronco, antes que pudesse haver qualquer redução significativa do deficit de água da folha. Isso deve indicar que, ou a diminuição da tensão do xilema se dá vagarosamente da base ao topo da árvore, ou que o equilíbrio entre xilema e outros tecidos se processa de forma mais rápida no caule do que nas folhas.

A interrelação entre a pressão da turgidez no sistema de látex e do potencial de água do xilema foi

demonstrada diretamente, ainda que em condições artificiais. B.R.BUTTERY (não publicado) usando um pedaço tirado do tronco, com 1,2m de comprimento, mostrou que uma solução 0,27M de sacarose aplicada ao xilema fez reduzir a pressão da turgidez do sistema do látex pela metade, enquanto que dobrando a osmolaridade do açúcar, reduz a turgidez a valores muito baixos. A substituição da solução de açúcar por água provocou um grande, ainda que não completo, restabelecimento da turgidez do látex por um período de 2 a 3 horas.

Em alguns casos as pressões de turgidez foram medidas ao mesmo tempo que as pressões osmóticas do látex obtidas por meio de microsangrias de *Hevea*. A diferença entre as duas dá o déficit da pressão de difusão (DPD), ou pressão de sucção. Mesmo com as medidas tomadas cedo pela manhã, esses valores para DPD estavam sempre acima de zero, variando de 0,9 a 2,9 atm (potenciais de água de aproximadamente -0,9 a -2,9 bars). A variação "dentro da árvore" era pequena e os dados de uma árvore variavam de 0,9 a 1,3 atm, enquanto que em outra, a variação foi de 2,2 a 2,9 atm (S.W. PAKIANATHIAN & G. F. MILFORD, não publicado).

Em outro teste, medidas feitas às 04:00;08:30 e 12:30 horas, revelaram pressões de turgidez de 12,3; 11,4 e 9,9 atm e pressões osmóticas de 13,6; 13,2 e 13,2 atm, respectivamente. Então o DPD aumentou de um valor de 1,3 atm às 04:00 horas para 1,8 às 08:30 e 3,5

atm às 12:30 horas.

Não existem dados sobre a variação do DPD em relação à altura. Mas neste ponto há um problema que precisa ser resolvido. Se existe uma pressão hidrostática positiva no xilema, durante a madrugada, de 1 a 2 atm (dependendo da altura da árvore) isso deveria conduzir a um DPD negativo, isto é, a pressão de turgidez do látex deveria ser mais elevada que a pressão osmótica. Os dados, no entanto, indicam que mesmo ao amanhecer a árvore não está totalmente turgida, e que pode apresentar ainda uma tensão no xilema. Isto é mais surpreendente quando se leva em conta os rápidos ajustes que ocorrem na pressão de turgidez e no diâmetro do tronco em resposta à variação da temperatura. SCHOLANDER et al. (1965) observaram que o valor das pressões negativas na seiva do xilema de plantas vasculares depende muito mais da pressão osmótica da raiz, assim como da altura da planta do solo e da umidade relativa da atmosfera. De igual forma parece que o xilema da *Hevea* está sob pressão negativa, mesmo na ausência de transpiração, a fim de balancear a pressão osmótica da água do solo.

PYKE (1941) mostrou que os caules da *Hevea* sofreram variações diurnas no diâmetro, semelhantes às observadas por McDOUGAL (1924) em muitas árvores da zona temperada. Houve uma rápida redução do diâmetro pouco depois da aurora e que continuou a uma taxa menor durante toda a manhã e à tarde, caindo a um mínimo entre 2 e

3 horas da tarde, seguido de uma elevação que continuou durante a tarde e, muito vagarosamente, durante a noite para alcançar um máximo pouco antes do alvorecer. PYKE verificou que essa resposta era seguida de perto por alterações da umidade atmosférica. A variação diária foi maior nos dias quentes e ensolarados, quando a redução a 1,6m acima do solo de um tronco de 20 cm de diâmetro podia ser de 0,25 mm entre 08:00 da manhã e às 02:00 horas da tarde. Nos dias chuvosos ou nublados, a redução total podia ser apenas a metade. As árvores respondiam muito rapidamente às alterações da insolação; então, observando durante o encobrimento do sol ao meio dia por 22 minutos, um tronco aumentou o diâmetro de 0,007 mm, ainda que previamente ele estivesse sem dúvida diminuindo rapidamente. Isto está de acordo com o rápido ajuste da pressão de turgidez durante uma tempestade, observada por BUTTERY & BOATMAN (1966).

III. SANGRIA

A. MÉTODOS PARA A INDUÇÃO DO FLUXO DE LÁTEX

O látex pode surgir em muitas plantas por meio de corte ou sangria do tecido apropriado. Somente em poucos casos o fluxo foi suficientemente prolongado e produziu borracha em quantidade suficiente para o estudo na ocasião.

BANGHAM (1934) observou que perfurando-se a haste da fruteira *Cryptostegia grandiflora* produziu-se um jato de látex até a distância de 1m, que se manteve por vários segundos indicando alta pressão hidrostática interna. Os caules finos semidesfolhados ou "chicotes" de *Cryptostegia* contêm vasos laticíferos que ramificam-se horizontal e verticalmente na medula e no cortex, como o micélio fúngico. Quando o ápice é cortado, há de início uma alta taxa de fluxo que cai muito rapidamente e pára, após 2 a 12 minutos. Congelando pontos dos chicotes a distâncias diferentes do ápice, ficou demonstrado que o látex provém de uma distância de pelo menos, 70 cm. Aparece mais látex se uma pequena porção (2 a 6 cm) é cortada no dia seguinte (mas um descanso de vários dias é mais aconselhável). Este procedimento pode ser repetido até que tenha sido alcançado a base do chicote (CURTIS & BLONDEAU, 1946; BLACKMAN, 1965). Em vasos laticíferos adultos, como aqueles da medula, a regeneração da borracha é aparentemente nula ou muito pequena, e parece que sua formação se restringe aos novos vasos que surgem em baixo na casca. Uma produção normal de borracha situa-se por volta de 130 Kg/ha/ano.

Em *Castilloa*, o sistema laticífero está confinado ao cortex, e como os vasos consistem de células simples alongadas sem inter-conexões, todos os vasos devem ser cortados para se conseguir máxima produção.

Isto na prática exige o corte do câmbio até o

lenho. Durante o processo de regeneração da casca, é formado um rígido e extenso calo difícil de ser cortado. E por isso, as sangrias subseqüentes são feitas transversalmente, ou se paralelas, a uma considerável distância do corte anterior. O fluxo de látex é muito rápido e pode continuar por até 2 horas. Este fluxo rápido e prolongado pode vir associado a uma baixa viscosidade, e alta estabilidade do látex e, causa portanto, pequeno ou nenhum entupimento dos vasos. Um grande volume de látex é coletado em cada sangria, mas devido à taxa muito baixa em que o conteúdo dos vasos é restabelecido, as árvores somente podem ser sangradas uma a quatro vezes por ano. Em ótimas condições pode ser obtida uma produção de 900-1100 kg/ha/ano (BLACKMAN, 1965).

A *Hevea* tem a grande vantagem de poder ser sangrada frequentemente, pois o látex se regenera rapidamente. O corte não alcança o câmbio, então a casca pode regenerar-se facilmente, e, eventualmente, ser sangrada de novo. Alguns dos melhores clones podem produzir mais de 3500 kg/ha/ano.

A sangria de *Hevea* reduz o crescimento. Após o primeiro ano de sangria a redução média da taxa de crescimento do caule, de seis clones altamente produtivos, era de 29% mas a variação entre clones era considerável, com variações de 10 a 63% (RUBBER RESEARCH INSTITUTE O MALAYA, 1962). Isto faz supor que a regeneração do látex consome reservas de alimentos que poderiam, de

outra forma, ser usados no crescimento. A borracha colhida durante os dois primeiros anos de sangria representa 3 a 11% do acúmulo de matéria seca em diferentes clones, mas esta proporção, provavelmente, aumenta para mais de 20% nos anos seguintes (TEMPLETON, 1969).

O método mais comum de exploração é cortar um sulco em espiral na casca em volta da metade da circunferência do tronco, inclinando-se para baixo, da esquerda para a direita a um ângulo de 25° a 30° a partir da horizontal. O corte é feito até cerca de 1 a 1,5mm do câmbio. O látex flui do corte para a biqueira metálica e, daí, para uma caneca de cerâmica ou de vidro. As árvores são normalmente sangradas nas primeiras horas da manhã e o fluxo continua em geral por algumas horas. A caneca é esvaziada ao final da manhã e o látex levado para o processamento. O material coagulado no corte e qualquer látex que caiu no copo após ter sido este esvaziado e, coagulou-se ali, dá um produto adicional de mais baixo valor, que é coletado na sangria seguinte, normalmente dois dias depois. O corte é então reaberto pela remoção de 1,5mm de tecido mais abaixo, e todo o processo é repetido.

O corte na sangria avança vagarosamente para baixo até o chão, ou até que a união do enxerto seja atingida, processo esse que leva normalmente cinco anos. Um novo corte é então reaberto no lado oposto da árvore, na casca não sangrada. Ao tempo que este corte também

alcança a base da árvore, a atividade cambial terá renovado suficientemente a casca do painel original de sangria, para que esta seja sangrada novamente.

Em algumas regiões, principalmente na Indochina e parte da África Ocidental, é preferido um corte em espiral completa. Este estende-se por toda a volta da árvore que é sangrada a cada quatro ou cinco dias.

B. SEQUÊNCIA DE EVENTOS DURANTE O FLUXO DO LÁTEX

1. Relações hídricas:

Cortando-se um vaso laticífero há uma rápida expulsão elástica do fluido citoplasmático, uma perda de turgor e de fluxo através do vaso ao longo do gradiente de pressão. Ao mesmo tempo, a água penetra no vaso pelos tecidos adjacentes, devido ao gradiente em potencial de água e causa a diluição do látex, mencionada anteriormente (FREY-WYSSLING, 1952; RICHES & GOODING, 1952).

De acordo com a lei de Poiseuille, o fluxo nos capilares é dado pela taxa do fluxo volumétrico:

$$dQ/dt = \pi PR^4/8LN$$

isto é, a taxa do fluxo volumétrico dQ/dt é diretamente proporcional ao gradiente de pressão P/L e à quarta potência do raio R , e inversamente proporcional à viscosidade N do líquido que escorre.

Tubos elásticos permitem não só o fluxo capilar mas, ao mesmo tempo, estes são reservatórios do líquido que escorre. Então, a perda de látex causa um decréscimo de P e R e daí resulta uma mudança no perfil do tubo. Além disso, os valores Q, P e R mudam de posição no capilar à medida que aumenta a distância do corte; eles também dependem do tempo decorrido desde a abertura dos vasos.

No início do fluxo, predomina a contração elástica dos tubos de látex (decréscimo exponencial da descarga) enquanto que, após algum tempo, o fluxo é regulado pelo aumento do comprimento do capilar (decréscimo hiperbólico da taxa de fluxo) até que este finalmente cessa assim que o látex coagula.

As paredes das células dos tubos de látex não são somente elásticas, mas também permeáveis. O decréscimo em pressão de turgor nos tubos, causado pela sangria é seguido por infiltração de água dos tecidos vizinhos. FREY-WYSSLING mostrou que os componentes solúveis e insolúveis em água do látex estavam diluídos na mesma proporção, o que sugere que a diluição foi causada por água pura. Em uma "ilha" na casca, foi observada penetração de água de até 40%, enquanto isso a sangria em painéis intatos causou diluição de apenas 10%.

A viscosidade do látex fresco cai com a decrescente concentração de matéria seca no látex (FREY-WYSSLING, 1952), tanto que, foram encontradas em concen

tração de 45, 40 e 35% de matéria seca, viscosidades relativas de 13,0; 8,7 e 6,0.

Nenhum dos valores que controla o fluxo, segundo a lei de Poiseuille, é constante durante a descarga do látex, pois o raio R , o potencial de pressão P/L e a viscosidade N mudam consideravelmente quando os tubos de látex são sangrados. Não obstante, face a dificuldade para uma análise matemática do fluxo do látex, FREY-WYSSLING (1952) mostrou que, no início, a descarga de látex é governada pela contração elástica dos tubos (descarga elástica) enquanto que, mais tarde, o aumento do comprimento dos capilares é que regula o fluxo.

O valor mais importante é o raio R do capilar, pois este aparece em quarta potência. Durante o fluxo, R diminui para $1/4$ de seu valor original. O comprimento do capilar L aumenta parabolicamente com o tempo; em áreas isoladas do tronco seu valor máximo é dado pela extensão da área, mas para sangrias normais, L não pode ser determinado porque as linhas de fluxo afastam-se abaixo do corte da sangria. A pressão de turgor (P) é a única quantidade que mantém o seu valor, isto se forem consideradas áreas bem distantes do corte. O potencial de pressão (P/L) decresce hiperbolicamente com o tempo. O látex pode ser diluído até 40% durante o fluxo em uma área da casca: isto causa uma queda de viscosidade de aproximadamente a metade do valor original.

Enquanto que um decréscimo no raio R e do po-

tencial de pressão (P/L) diminuem a intensidade do fluxo, o decréscimo em viscosidade trabalha de modo antagônico já que este facilita o fluxo.

BOATMAN (1966) relatou que o fluxo de látex pode ser muito prolongado pela retirada de camadas adicionais de tecido (1-2 mm de espessura) da superfície de corte, a curtos intervalos de tempo (5 a 15 minutos), depois do corte inicial. Esta resistência ao fluxo que aparece bem próxima ao corte foi denominada de obstrução. Desse modo, além da contração elástica do vaso e gradual aumento da área de vasos laticíferos que contribuem para o fluxo de látex, o entupimento das extremidades dos vasos cortados, é um terceiro fator que controla o fluxo de látex. Assim, como PAADEKOOPEER & SAMOSORN (1969) mostraram, é improvável que uma simples equação matemática possa representar com precisão o fluxo de látex desde seu início até o final, numa situação tão complexa. Apesar disso, eles descobriram muitos modelos relativamente simples do fluxo de látex que quase correspondem a curvas de fluxo determinadas empiricamente.

Talvez a equação mais exata para fluxo tenha sido a expressão de "die away":

$$y = be^{-at}$$

na qual a razão de fluxo (y) em um dado tempo (t) é função da taxa inicial de fluxo (b) e da constante tempo-

-fluxo (a). A aplicação deste modelo aos dados de dois clones deu razoáveis correlações, enquanto que o fluxo, imediatamente após o corte, desviou-se do modelo. NINANE (1967a) e NINANE & DAVID (1971) desenvolveram uma equação semelhante independentemente.

2. Mudanças bioquímicas e metabólicas durante o fluxo;

Quando uma árvore é sangrada pela primeira vez, o látex obtido é muito viscoso, com alta porção de partículas e o fluxo cessa rapidamente. Sucessivos cortes a intervalos regulares (usualmente em dias alternados) resultam em aumento da produção de látex mais diluído até que é alcançada uma posição mais ou menos estável de equilíbrio (Fig.5). O peso total de borracha obtida realmente aumenta com sangrias regulares, pois o aumento de volume mais do que compensa a diluição do látex.

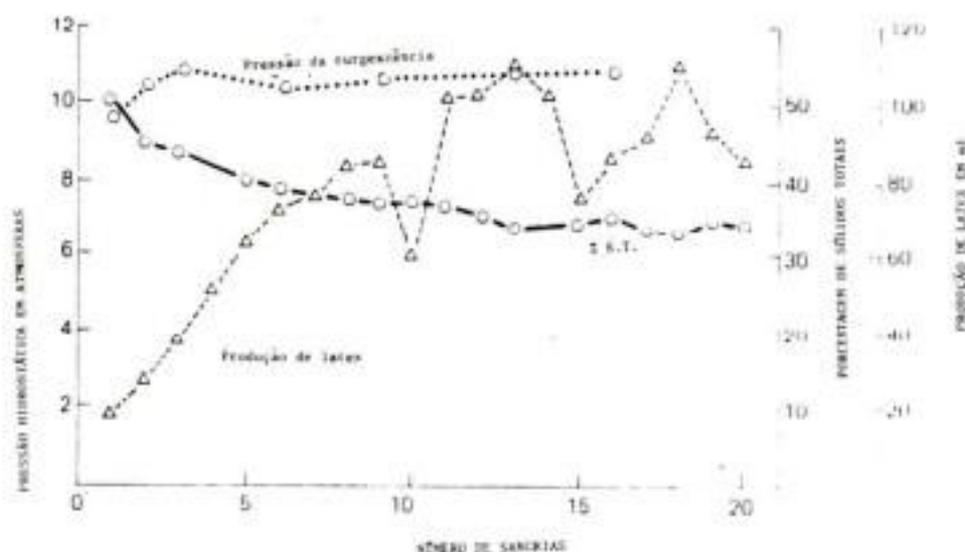


Fig.5 - Efeito de sangrias diárias alternadas sobre a pressão de turgescência abaixo do corte, medido imediatamente antes da sangria, volume de látex produzido e porcentagem do conteúdo de sólidos totais do látex. BUTTERY & BOATMAN (1967).

Os resultados obtidos por GOODING (1925b) veem em apoio ao sugerido por ARISZ (1928) e SCHWEIZER (1949) de que a taxa de formação de borracha na casca apresenta uma relação inversa da concentração de borracha no látex. Durante o período de sangria havia um volume mais ou menos constante de sólidos totais no látex. A retirada de látex pela sangria não parecia reduzir a capacidade da árvore de produzir quantidades similares (tanto em volume quanto nos seus constituintes) em sangrias subsequentes; o látex estava sendo regenerado tão rapidamente quanto estava sendo retirado.

Assim que a árvore era posta em descanso, a concentração do látex aumentava rapidamente primeiro, depois mais vagarosamente até atingir o máximo.

Em geral, sistemas de sangria de alta intensidade (isto é, sangrias frequentes e/ou cortes mais longos) produzem látex de mais baixa concentração do que nos sistemas de mais baixa intensidade. GOODING comparou árvores exploradas em meia espiral em dias alternados, com outras exploradas em um terço de espiral, também em dias alternados, após um período de calibração em meia espiral. Aquelas em sistema de 1/3 de espiral mostraram: (a) mais alta porcentagem de sólido totais do látex "in situ" (método Ferrand); (b) maior porcentagem de sólidos totais no látex; (c) diferença não significativa na diluição do látex; (d) volume menor de látex por sangria.

Já que o índice de diluição é o mesmo nos dois sistemas de sangria, não se pode dizer que o látex mais diluído obtido por sangria mais intensa seja devido a uma reação de diluição mais alta. Índices de diluição similares indicam que o afluxo real de água a um dado volume de látex original nos vasos, é aproximadamente o mesmo em cada vaso. A menor concentração do látex extraído dos cortes em meia espiral devem resultar direta mente da menor concentração do látex nos vasos.

As mudanças dos teores de sólidos totais durante a sangria refletem as variações na composição química bem como nas propriedades bioquímicas e coloidais que se processem durante o período de fluxo (PUJARNIS-CLE et al. 1970). A taxa de fluxo cai rapidamente a princípio e, depois, mais devagar; o conteúdo de borraça cai vagarosamente até 75% do nível inicial; o nível de magnésio também cai continuamente do começo ao fim do fluxo. A atividade biosintética, baixa nas primeiras 3 ou 4 frações, e aumenta bastante até o fim. Entretanto, um experimento semelhante conduzido no Vietnam por D'AUZAC (1964), com árvores muito mais velhas, mostrou exatamente tendência contrária. A estabilidade dos lúptóides aumenta com o tempo durante o fluxo; o volume da fração de fundo aumenta rapidamente nas três frações e depois mantem-se mais ou menos constante.

Na ocasião da primeira sangria, a maioria dos caracteres estudados, como a taxa de biosíntese e ativi

dade hidrolítica, estavam em seu mais baixo nível, mas o conteúdo de borracha, índice de obstrução e índice de rompimento dos lutóides, estavam em seu máximo.

A sangria destrói o equilíbrio dentro dos vasos laticíferos, não só pela perda do conteúdo dos vasos, mas também pela reação de choque provocada pelo ferimento. Estes eventos induzem a: (a) um aumento da síntese de proteína, síntese de borracha e, provavelmente, da síntese de lutóides, a se julgar pelo rápido aumento em hidrolases e especialmente fosfatase e fosfodiesterases; estas atingem seu valor máximo de 11 a 15 sangrias (espiral completa, duas vezes por semana) e (b) uma severa desestabilização dos lutóides ao tempo da primeira sangria.

Tendo passado o máximo, a maioria das propriedades do látex declina lentamente para um novo ponto de equilíbrio, ainda assim, acima daqueles valores da primeira sangria. Mas para conteúdo de borracha, índice de rompimento de lutóides, e índice de obstrução foi observado um acentuado declínio para um novo nível de equilíbrio (PUJARNISCLE & RIBAILLIER, 1970).

Então a exploração (sangria), por causar distúrbios no equilíbrio, começa a ativar processos metabólicos e a síntese de proteínas, assim como a desestabilização dos lutóides. Eventualmente, a árvore parece acostumada à repetição desses traumas. Os lutóides recobram sua estabilidade, seguindo talvez uma modificação da

sua estrutura ou a composição da sua membrana; os processos metabólicos estabilizam-se em um novo nível mais elevado de acordo com as novas exigências para a síntese da borracha.

TUPY (1937a) examinou os efeitos da sangria na concentração de sacarose do látex. Foi iniciada a sangria numa árvore e à cada sangria os primeiros 10 ml de látex eram coletados para análise. A pequena quantidade de látex que fluiu das primeiras sangrias resultou em forte decréscimo do teor de sacarose nos vasos latíferos; o ponto de mínimo foi na 4a. sangria. Mais tarde o nível de sacarose e a produção total de matéria orgânica por sangria aumentou progressivamente.

Assim, a despeito da formação de uma zona de concentração, o afluxo de sacarose para a área de saída do látex não aparenta ser muito acentuado durante o período compreendido entre a primeira e a quarta sangrias iniciais, mas subsequentemente, a despeito do esgotamento do látex nesta região, os teores de sacarose aumentam muito, não somente pelo aumento progressivo de seu nível, mas também pelo aumento da quantidade dos componentes de látex regenerados entre as sangrias.

Além disso, os constantes danos feitos no tronco durante o processo de sangria, induzem a um decréscimo metabólico que se nota na regeneração da casca. A existência deste outro agente mobilizador poderia explicar, como em geral é observada, uma pequena elevação

na concentração de sacarose no látex próximo ao corte. A velocidade de descarboxilação do ácido ^{14}C glutâmico é também elevada nas proximidades do corte, cerca de 10 vezes mais do que a 50 cm, acima ou abaixo dele (LUSTINEC et al. 1966).

Possivelmente, a sacarose no látex obtido pela sangria, poderia provir dos tubos de seiva, porque estes também são sangrados. Mas a concordância dos resultados encontrados pela análise de sucessivas amostras de látex sangrado em comparação com aqueles provenientes de amostras obtidas por microsangria a diferentes alturas no caule, parece descartar esta possibilidade. É difícil aceitar que os solutos que contem sacarose entrassem na mesma proporção, tanto no pequeno volume inicial obtido pela punctura como no látex obtido por um extenso corte de sangria.

Os resultados obtidos por TUPY mostraram que a concentração de sacarose na área de drenagem do látex (bacia) é menor em relação ao seu nível em pontos mais distantes, e que este decréscimo se verifica pela utilização da sacarose nos processos metabólicos de regeneração do látex.

Quando uma árvore é recentemente posta em sangria regular, a atividade metabólica geral do tecido laticífero que participa da regeneração do látex, aumenta gradualmente, como se verifica pelo progressivo aumento do nível de RNA e da atividade enzimática do látex

(TUPY, 1969b). A concentração e a síntese de RNA ajusta-se ao nível de regeneração do látex exigido pelo sistema de sangria. Os três primeiros cortes em um sistema de espiral completa induzem a uma drástica queda do conteúdo de sacarose dos vasos laticíferos, enquanto que nas seis sangrias posteriores, o nível de sacarose aumenta gradualmente. A produção por sangria cresce quase que linearmente após as primeiras nove sangrias. Então, o nível de sacarose tende a acompanhar um gradual ajuste do tecido laticífero à normal exploração e à drenagem, verificando-se translocação de sacarose para o interior do tecido em regeneração determinado principalmente pela região de maior metabolismo (sink) "per se", não apenas por um gradiente de concentração.

Por volta do terceiro dia de exploração, o nível médio é mais do que o dobro do nível registrado no primeiro dia; no 5º dia é notado um aumento de 3,6 vezes. Isto mostra que a queda do teor de sacarose após a sangria é muitas vezes maior do que a do látex como um todo. Logo, a diluição aquosa durante o fluxo só participa ligeiramente da diminuição da sacarose após a sangria. De igual forma, foi mostrado que as primeiras sangrias reduzem drasticamente o nível de sacarose, enquanto que o conteúdo de sólidos totais foi pouco reduzido. Assim, a redução do teor de sacarose devido à sangria deve ser tida principalmente como uma consequência de sua utilização na renovação dos constituintes do látex.

tex perdido.

Durante a sangria, a atividade da invertase decresce significativamente e é muito baixa ao cessar o fluxo. Indica isto que a concentração da invertase é maior próxima à região do corte e decresce quando esta se afasta dessa área. A área de alta atividade de invertase é ampliada pelo emprego de produtos químicos que prolongam o fluxo do látex. RUTHERFORD & BARD, 1971, encontraram estreita correlação entre a atividade da invertase e o aumento de consumo de água pelas células da raiz em chicória (*Cichorium intybus* L.). Assim, é possível que o metabolismo de invertase seja dependente da permeabilidade ao fluxo de água. No tecido laticífero esta relação parece existir pelo fato de que tratamentos que aumentam a atividade da invertase aumentam (sob certas condições), tanto a pressão hidrostática do tronco (BUTTERY & BOATMAN, 1967), quanto a diluição do látex durante o período de fluxo após o corte (LUSTINEC et al. 1977).

Em condições favoráveis à alta atividade metabólica do látex, uma série de perfurações feitas no tronco com uma agulha fina era suficiente para produzir uma quantidade de látex maior do que aquela produzida pela exploração normal em sistema de cortes em espiral inteira, quando a atividade da invertase era limitada pelos baixos teores de sacarose (TUPY, 1973c).

C. ÍNDICE DE OBSTRUÇÃO

A constante tempo-fluxo da equação "die away" $y = be^{-at}$ pode ser considerada como um índice de obstrução dos vasos laticíferos: quanto maior a extensão da obstrução (ou tamponamento) mais rápido o declínio da taxa de fluxo em relação ao tempo e maior a constante de tempo-fluxo. Esta constante a pode ser calculada a partir de duas simples medidas de produção (PAARDEKOOOPER & SAMOSORN, 1969).

$$a = \frac{\text{Taxa do fluxo inicial médio (ml/min)}}{\text{Volume total coletado (ml)}}$$

Por conveniência, o índice de obstrução é tomado como $100a$. MILFORD *et al.* (1969) mostraram que o índice de obstrução era relativamente constante num clone, independente da idade da árvore e relativamente pouco afetado por fatores locais. PAARDEKOOOPER & SAMOSORN (1969), no entanto, mostraram que ao sul da Tailândia havia um marcante efeito estacional, em que o índice de dezembro era a metade daquele obtido em maio; no entanto, dobrou a produção total durante esse período. O aumento usualmente observado nas produções de látex na segunda metade do ano, depois do inverno, resultou somente de mais longa duração do fluxo.

A taxa do fluxo inicial está correlacionada positivamente com a produção total, enquanto que o índi

ce de obstrução é correlacionado negativamente com a produção total. Diferenças em produção entre árvores do mesmo clone são causadas principalmente pelas diferenças nas taxas de fluxo inicial, enquanto que diferenças entre clones são frequentemente associadas a diferenças no período de fluxo.

Existe correlação altamente positiva entre o índice de obstrução e o conteúdo de borracha no látex, tendo por base determinado clone. Isto sugere que um alto teor de borracha (e conseqüentemente um látex mais viscoso) causa logo um tamponamento dos vasos. MILFORD et al. (1969) sugerem que outros fatores como a desestabilização dos lutóides controlam o tamponamento, que por sua vez, poderia influenciar no conteúdo de borracha. Mudanças no conteúdo de borracha podem advir de obstrução, ao invés do contrário. A falta de correlação entre o índice de obstrução e o conteúdo de borracha para árvores de um mesmo clone vem em apoio a esta segunda teoria. Também a variação sazonal observada no índice de obstrução não parece estar ligada a mudanças correspondentes no conteúdo de borracha (PAARDEKOOOPER & SAMOSORN 1969).

Árvores do clone Tjir 1, que apresenta alto índice de obstrução, mostraram um rápido aumento no turgor (próximo ao corte) cerca de 15 minutos após o corte, mais curta duração do fluxo e aumento da taxa de fluxo, após repetidas sangrias.

O clone RRIM 501, por outro lado, tem um baixo índice de obstrução, pequeno aumento no turgor, fluxo de longa duração e pouca resposta a repetidas sangrias. Está bem estabelecido que o volume do sistema laticífero definido por características anatômicas, como circunferência do tronco, número de anéis de vasos laticíferos, etc., tem importância em relação à produção (GOMEZ et al. 1972; NARAYANAN et al. 1973). A obstrução dos vasos de látex também afeta a produção, pois ela determina a intensidade em que é drenado o sistema laticífero na sangria.

A relativa importância dos caracteres anatômicos e da obstrução à produção foi examinada por MILFORD et al. (1969). Os coeficientes de correlação parcial indicaram que ambos os fatores contribuem independentemente para a produção; o número de anéis de vasos laticíferos contribuiu com 14% da variação da produção, a obstrução com 23% e ambos com 29%.

Sangrias em espiral completa tendem a prolongar o fluxo em clones com alto índice de obstrução (p. ex. Tjir 1) respondendo favoravelmente a esse sistema, enquanto as de baixos índices de obstrução (p. ex. RRIM 501) dão maiores produções nos sistemas de meia espiral.

NINANE & DAVID (1971) mostraram que a duração do fluxo e a constante de fluxo c (equivalente ao índice de obstrução) foram ambos afetados pela estação do ano).

D. ESTIMATIVA DA ÁREA DE DRENAGEM

O sistema laticífero é tanto a área de armazenamento da qual o látex é libertado na sangria, quanto o lugar dos estágios finais da síntese da borracha. Sua estrutura e extensão têm importância direta na produtividade.

Alguns métodos têm sido empregados para estimar a área do cortex da qual flui o látex, fazendo medidas a várias distâncias do corte e épocas diferentes desde a sangria:

1. Alterações do conteúdo de borracha, sólidos totais e outros componentes (amostragem pelo método Ferrand);
2. Alterações do diâmetro do tronco com relação à sangria;
3. Translocação de látex marcado com radioisótopos;
4. Alteração na pressão de turgescência;
5. Produção de microsangrias (pequenas puncturas na casca).

Três fatores diferentes, mas relacionados, devem ser considerados: (a) a região da qual flui o látex durante uma única sangria; (b) a área na qual ocorrem mensuráveis alterações (p.ex. pressão de turgescência), durante o curso de uma sangria; (c) a área afetada pela repetição de sangrias na sua seqüência normal.

1. GOODING (1952a) coletou amostras de látex usando a técnica Ferrand de micropuncturas, tanto antes da sangria quanto 2 horas após, quando o fluxo já havia cessado. A concentração de látex se apresentava muito reduzida nos pontos 2, 30 e 60 cm abaixo do corte no painel da árvore, ao nível do corte e 60 cm abaixo, no painel oposto, 2 horas após a sangria.

Em outros experimentos com árvores de mais alta produtividade, os sólidos totais acima do corte se apresentavam em menor quantidade. Os sólidos totais acima do corte estavam também reduzidos. Os sólidos totais voltaram ao normal mais rápido, próximos ao corte, de que em outras regiões do painel (acompanhando a recuperação da turgescência e do diâmetro do tronco observados em outras partes). Durante um período de vários meses de sangria regular, tornou-se evidente uma diminuição dos sólidos totais a consideráveis distâncias do corte. Quando da vigésima quinta sangria, o conteúdo de sólidos totais do látex caiu de cerca de 60% para bem menos de 30%, crescendo uniformemente no tronco até a uma altura de 9 m acima do solo. Então, poderia parecer que a longo prazo a sangria esgota os recursos de virtualmente todo o sistema laticífero da árvore. BLOOMFIELD, (1951) detectou mudanças no látex, atribuídas à sangria, em galhos situados a 10 m do corte. Portanto, a falta de continuidade entre os laticíferos do tronco e ramos, descrita por ARISZ (em DIJKMAN, 1951) não é perfeita.

Não foi possível detectar nenhuma alteração na concentração do látex em pontos distantes do corte em resultado de sangrias diárias, depois que o nível geral da concentração de látex na árvore caiu para o seu mais baixo nível de equilíbrio. GOODING postulou que a diluição do látex em qualquer ponto deve significar que houve uma redução na pressão de turgor até esse ponto, de forma a permitir o afluxo de água. Isto implica presumivelmente um movimento de látex em direção ao corte, pois a turgescência diminui. Sempre que a diluição aparece nos vasos laticíferos em resultado da sangria, isto significa que houve movimento de látex em direção ao corte, e, nas árvores em questão, a sangria foi seguida por um movimento de látex em direção ao corte desde as mais distantes partes da planta.

2. Foi demonstrado que há a contração do tronco abaixo do corte (PYKE, 1941) e que a máxima contração observada é menor, e de ocorrência mais tardia à medida que vai se tornando maior a distância do corte (GOODING, 1952a). Entretanto, uma pequena contração do tronco foi observada a uma distância de 90 cm abaixo do corte (LUSTINEC et al. 1969). A contração da casca é menor acima do corte cujo máximo, mal definido, é cerca de 30 a 40 cm de distância. LUSTINEC et al. (1969) atribuem isto ao fluxo de látex vindo da parte de cima do corte.

De acordo com uma análise matemática dos resultados eles deduziram que o fluxo lateral de látex

tornou-se relativamente mais importante à medida que aumentava a produção.

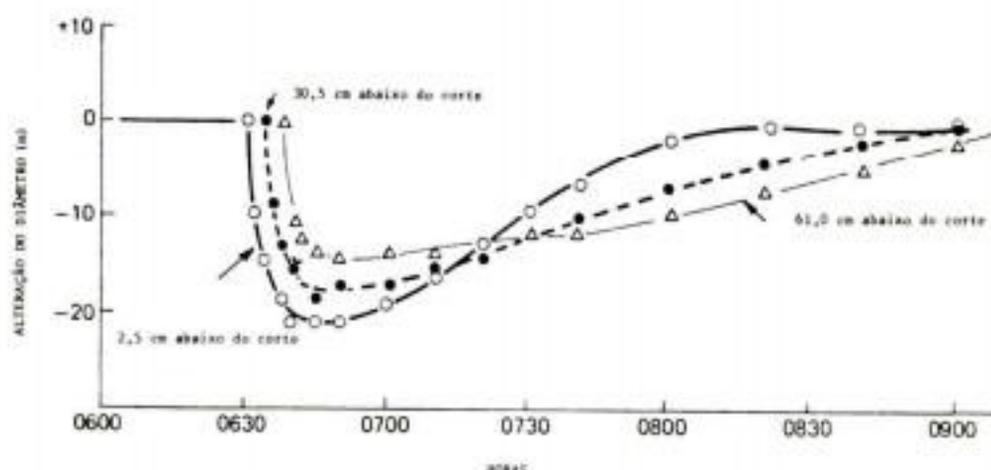


Fig.6 - Contração do tronco de *Hevea brasiliensis* após a sangria: árvores sem folhas (hibernação), para evitar os efeitos da redução diurna normal devido a perda por transpiração. Contração a três distâncias abaixo do corte 2,5, 30,5 e 61,0 cm. GOODING (1952a).

Tomando por base uma das figuras de GOODING (1952a), parece que a casca próxima ao corte começa a expandir-se de novo bem rápido, cerca de 20 minutos após a sangria (Fig.6).

3. Em outro método para estudar a área de drenagem foi injetado fosfato (^{32}P) ou acetato (^{14}C) marcados na casca 10, 25 e 45 cm abaixo do corte, e quando sangradas dois dias mais tarde, foram detectados três picos de radioatividade no látex que fluía, que correspondiam ao índice de recuperação de radioatividade de 0,9; 0,5 e 0,01%. O baixo nível de recuperação a 45 cm, presumivelmente indica que ela está próxima do limite da área drenada (durante uma sangria) em um sistema de espiral re-

duzida (Fig.7) (LUSTINEC & RESING, 1965).

Foram registrados picos de radioatividade semelhantes injetando-se radioisótopos acima do corte em casca virgem ou em renovação, mas mesmo assim, foram recuperações muito menores (LUSTINEC & RESING, 1965). O movimento dos sais solúveis não significa necessariamente que houve fluxo em massa de látex. Um método mais preciso, seria o de separar as partículas de borracha e medir o ^{14}C incorporado a partir do acetado marcado.

4. As pressões de turgor próximas ao corte são muito reduzidas logo após a sangria, enquanto que são observadas menores quedas de pressão a uma certa distância do corte depois de algum tempo (BUTTERY & BOATMAN, 1967).

A zona de deslocação do látex foi estimada pela queda de pressão de turgor observada a várias distâncias do corte, antes da sangria e a 10-12 minutos depois (S.W. PAKIANATHAN, não publicado). Em geral, a queda de pressão extende-se acima e abaixo do corte e no painel oposto. A área da casca mostrando 10% ou mais da queda da pressão de turgor foi considerada como apresentando alta correlação ($r = +0,83$; $P > 0,01$) com a produção do látex. A regressão linear não passou pela origem, porém indicou uma área de deslocação de 2.345 cm^2 na produção zero. Entretanto, se a área de deslocação ficasse restrita à área inferior ao corte, a linha de regressão para produção comporta-se-ia de modo semelhante (+ 0,77) e poderia então ser ajustada à origem. Por isso, PAKIA-NATHAN sugere que a área de deslocação acima do corte

não teria influência direta na produção.

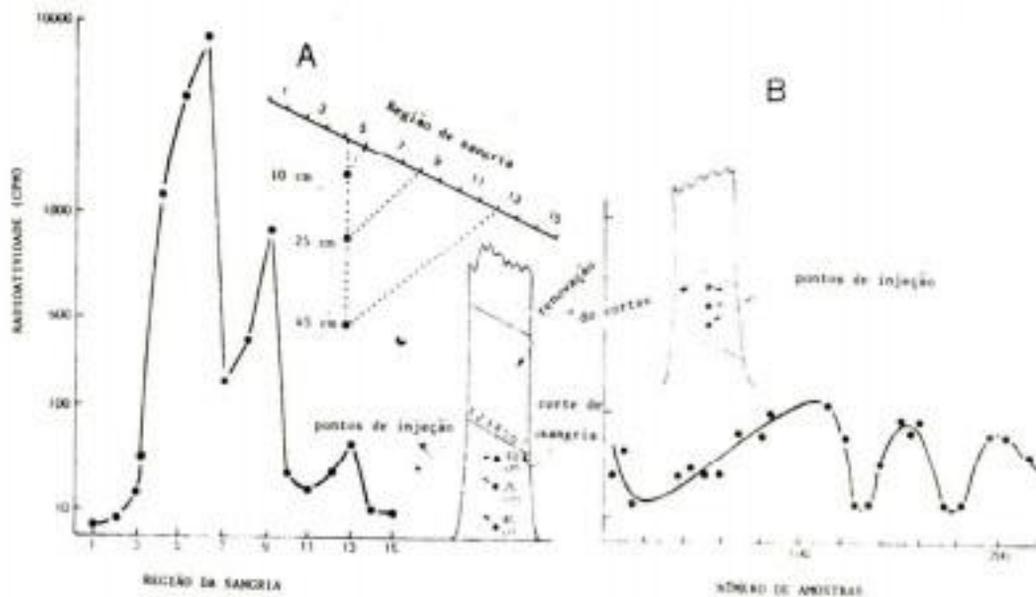


Fig. 7 - Recuperação da radioatividade no látex obtido por sangria. (A) um dia após a injeção de $\text{NaH}_2^{32}\text{PO}_4$ em três locais abaixo do corte. O látex foi coletado separadamente de regiões diferentes do corte. Notar que a quantidade de ^{32}P recuperada depende da distância do corte e que a região de recuperação move-se progressivamente para a direita nos locais mais baixos onde foi injetado. (B) Árvore diferente, dois dias após a injeção de $\text{NaH}_2^{32}\text{PO}_4$ em três lugares do cortex em renovação acima do corte. O látex foi coletado de todo o corte em sucessivas frações. Redesenhado de LUSTINEC & RESING (1965).

A perda de turgescência acima do corte, pode ser devida principalmente à perda d'água pelos vasos (p.ex. cilindros profundos não seccionados) e outros tecidos. Não se acredita que os anéis de vasos laticíferos estejam diretamente interligados com aqueles sangrados, conquanto presumivelmente os anéis mais velhos da casca em renovação estejam conectados lateralmente com anéis situados abaixo do corte. Ao que parece, a água se perde por osmose para a área de drenagem abaixo do

corte; a água deve mover-se de pontos mais altos da árvore para repor esta quantidade perdida.

Quando o corte estava próximo à região de contato com o cavalo, foram observados gradientes de pressão extendendo-se, ambos, para a raiz principal e laterais.

5. A "micropunctura" foi usada por LUSTINEC & RESING, (1965) para investigar os efeitos de sangrias regulares sobre as propriedades do látex a várias distâncias do corte. Por este método, são feitos pequenos furos simultaneamente até o lenho, nas posições indicadas. São colocados pequenos vasos coletores abaixo de cada orifício e o látex coletado é seco e pesado. A produção por micropunctura (antes da sangria normal) a intervalos de 10 cm ao longo de uma linha passando pelo principal corte de sangria, mostrou baixo níveis a 35-55 cm abaixo do corte e a 40-100 cm acima do corte. As produções por micropuncturas foram mais altas quando próximas ao corte e a maiores distâncias deles. Isto foi feito em árvores enxertadas que estavam em sangria aproximadamente um mês. Com árvores mais velhas originadas de sementes (sangradas há 4 anos), não foi detectada esta elevada produção ao redor do corte; maiores produções por micropunctura foram observadas próximo ao nível do solo, abaixo do corte.

A extensão vertical da área de deslocação é mais ou menos igual do início ao fim do corte. Em árvo-

res jovens produzindo 15 g de matéria seca em corte de meia espiral o comprimento era de cerca de 55 cm, enquanto que em corte de espiral completa produzindo 25g, a área de deslocação tinha 75 cm de comprimento.

Com altas produções no sistema de meia espiral, a área de deslocação pode estender-se a toda a volta do tronco (LUSTINEC et al. 1966).

E. CARACTERÍSTICAS DO CORTEX QUE AFETAM A PRODUÇÃO

Os estudos de FREY-WYSSLING (1952) e RICHES & GOODING (1952) mostram a influência do diâmetro dos vasos laticíferos na taxa de fluxo de látex usando a equação de POISEUILLE para fluxo viscoso em um capilar, em que fica patente que o volume de fluxo é proporcional à quarta potência do raio do capilar. O diâmetro médio dos vasos em oito clones varia de 21,6 a 29,7 micrometros, correspondendo a uma diferença de potencial em fluxo de mais de três vezes entre os vasos menores e os maiores (GOMEZ et al. 1972).

Um estudo sobre o número de anéis cortados foi feito por GOMES et al. (1972) que verificaram que cerca de 50% dos anéis de vasos laticíferos não eram cortados nas sangrias normais de árvores jovens e que essa proporção tornou-se ainda menor em árvores mais velhas. FERNANDO & TAMBIAH (1970b) também mostraram que árvores de alta produção tendem a apresentar tubos de seiva de maiores diâmetros. Possivelmente um câmbio com largos

tubos de seiva também tem vasos laticíferos amplos que favorecem altas produções.

SCHWEIZER (1949) mostrou que entre outras coisas, o pH variou de acordo com a profundidade de sangria. Os anéis mais exteriores deram látex com pH 6,8 enquanto que aqueles mais internos produziam látex com pH 5,9. Os conteúdos de borracha caíram de 55,7% para 31,6%, respectivamente.

Não tem sido possível estimar a contribuição do látex exsudado dos tubos de condução de seiva. SCHWEIZER (1949) sugeriu que ela poderia ser ponderável. DE JONGE (1969) encontrou um pronunciado efeito benéfico da profundidade de sangria na produção, depois de, pelo menos, 4 anos de sangria. Assim, com o clone GI1, a produção de borracha em três anos foi de 2.232 lb com sangria rasa, e 2.880 lb com sangria profunda. Isto foi acompanhado por um aumento no gotejamento final (após a coleta normal), que passou de 9,7% a 16,3% e uma queda no conteúdo de borracha seca de 34,8% a 30,9%. Mudanças anuais do painel de sangria de um lado para outro da árvore (usando o sistema de meia espiral) causaram redução da produção em sangria rasa, porém deram aumento de produção com sangria profunda.

F. MUDANÇAS DIURNAS E ESTACIONAIS NO FLUXO DO LÁTEX

O fluxo de látex varia tanto em volume quanto em concentração, de acordo com a hora do dia e a esta-

ção do ano. As mudanças diurnas parecem ser devidas principalmente a alterações na taxa de transpiração; efeitos sazonais podem ser parcialmente atribuídos à variação na precipitação pluvial e em parte à demanda fisiológica do "inverno" (queda da folha) e rebrotamento.

DIJKMAN (1951) cita produções de 100, 96 e 85% para sangrias realizadas às 7:00; 9:00 e 11:00 horas. Ele assevera que a queda real na produção varia dia a dia e de lugar para lugar dependendo, presumivelmente, do balanço entre a taxa de transpiração e o suprimento de água.

GOODING (1952b) comparou sangrias às 8:00 e 11:00 horas em árvores sangradas em dias alternados em meia espiral; a produção de látex era 15% menor às 11:00 horas enquanto que árvores sangradas em um terço de espiral, a produção foi 25% menor às 11:00 horas do que às 8:00 horas. Em ambos os casos, o conteúdo de borracha às 11:00 era 1,5 unidades maior do que às 8:00 horas.

NINANE (1967a) usando árvores do clone PR107, verificou um decréscimo na produção de 100% às 6:00 horas, para 86% às 14:00 horas, com uma leve recuperação às 16:00 horas. Em um outro experimento a produção foi de 81% daquela do primeiro valor matinal, entre o meio dia e 14:30 horas, sem indícios de recuperação entre 14:30 e 17:30 horas. O conteúdo de borracha era aproximadamente duas unidades maior à tarde se comparado às

6:00 horas. PAARDEKOOOPER & SOOKMARK (1969) sangraram árvores a intervalos durante um período de 24 horas. Não houve diferenças entre 2:00 e 7:00 horas. Ao longo do dia, a produção declinou gradativamente para um mínimo de cerca de 70% da produção noturna, por volta das 13:00 horas, mas depois ela voltou a aumentar novamente (Fig. 8). O conteúdo de borracha seguiu caminho oposto e ao meio dia era quatro unidades mais alta do que durante a noite.

NINANE (1976b) mostrou que a transpiração de árvores novas (seringueiras), influenciada tanto pela temperatura como pela umidade relativa do ar circundante, era altamente correlacionada com o déficit de saturação do ar.

A variação diurna na produção em cada sangria, segue o mesmo padrão do curso diário de déficit da pressão de valor (DPV) (Fig.8). Parece que a recuperação da produção no final da tarde antecipa a redução no DPV. A produção relativa alcança o nível "noturno" cerca das 20:00 horas, sendo que nesta hora o DPV ainda é de 3mm. Uma possível explicação para este fato é que a produção total depende não apenas da pressão de turgor nos vasos à hora da sangria, mas também de condições atmosféricas durante o decurso do fluxo.

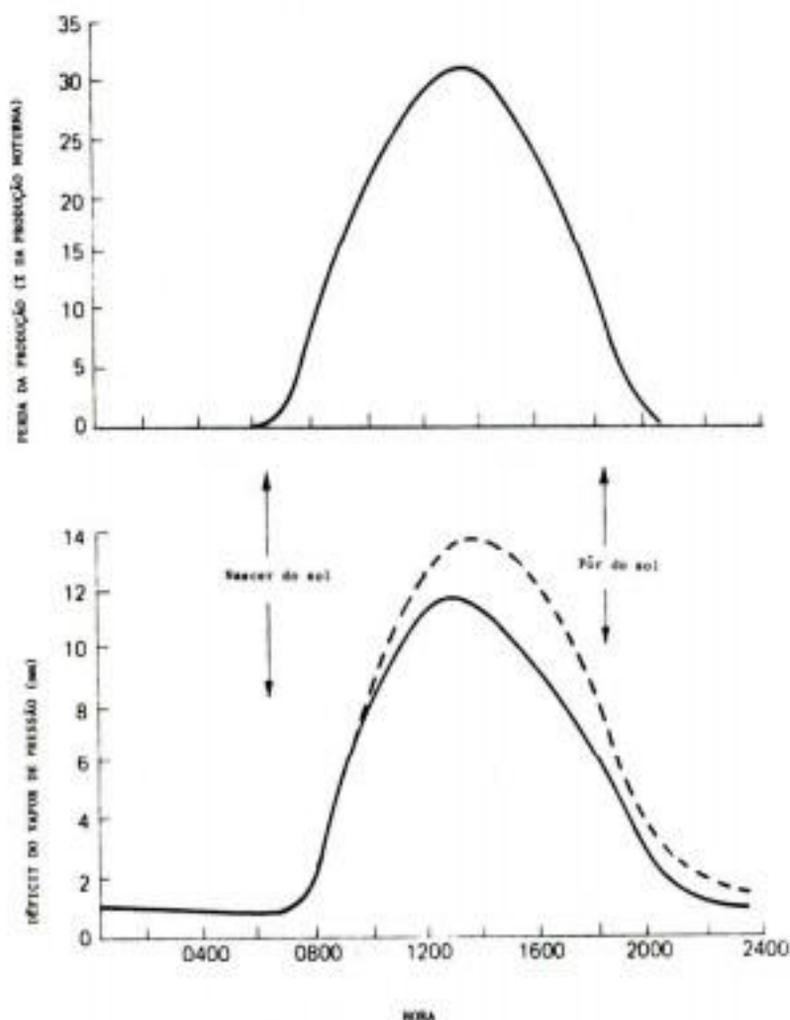


Fig.8 - Variação diurna da produção expressa como perda percentual da produção comparada com a variação diurna do déficit de pressão de vapor de ar em Haadyai, Tailândia. A linha sólida (na figura acima) representa a média de todos os dias, de maio a outubro; a linha tracejada representa a média dos dias sem chuva. PAARDEKOOPER & SOOKMARK (1969).

NINANE (1967a) sugeriu que a produção diminui muito sempre que o DPV atinge 8 mm. NINANE também achou que a restauração da produção à tarde, retarda-se quando há decréscimo do DPV. PAARDEKOOPER & SOOKMARK (1969) não aceitam este fato como conclusivo.

Dada a estreita relação entre DPV e a produção relativa, era de se esperar menores diferenças entre a produção "diurna" e "noturna", em dias com baixos valores de DPV (dias frescos ou úmidos). O exame de dados experimentais detalhados mostra que este verdadeiramente é o caso (PAARDEKOOPER & SOOKMARK, 1969). Possivelmente, o DPV seja geralmente mais elevado na Tailândia do que na Malásia ou Indonésia o que pode contribuir para a diferença de níveis baixos de produção ao meio dia, acima mencionados.

A produção de látex e borracha a partir de "chicotes", frutos e tronco de *Cryptostegia grandiflora* atinge um mínimo ao meio dia. Há grande correlação negativa entre o DPV e a produção de látex, especialmente a partir dos "chicotes". A produção total de látex em uma plantação de 400 acres sempre era baixa nos períodos onde um "siroco" local provocava condições de extrema aridez. CURTIS & BLONDEAU (1946) estimaram que a taxa de evaporação das folhas era maior do que a assimilação de água pelas raízes e que este déficit provocava a retirada da água do sistema laticífero, por conseguinte, um pequeno fluxo de látex após a sangria. Entretanto, a

produção máxima de látex pelo tronco foi registrada entre 9:00 e 10:00 horas, logo após a hora de máxima turgescência. A explicação para isto não é fácil, mas pode estar ligada à temperatura que aumenta, diminuindo a viscosidade do látex e, assim, reduzindo a resistência ao fluxo.

A sapota (*Achras sapota*) também mostra um ritmo diurno nas taxas de fluxo, o máximo ocorrendo por ocasião da alvorada, o que coincide com a máxima turgescência e máximo diâmetro do tronco (KARLING, 1934).

DIJKMAN (1951) após estudar os dados de ARISZ & SCHWEIZER concluiu que o período de mais baixa intensidade de formação de borracha sempre estava correlacionado com o de desenvolvimento de novas folhas. O desfolhamento sempre causou considerável decréscimo na produção. SCHWEIZER (1949) verificou que os efeitos típicos de hibernação ocorreram em planta enxertada em ponto mais alto do que o usual (entretanto os escudos do enxerto e o "cavalo" conservaram suas características). Após dois anos de observação, foi removido um anel da casca que realmente separou a casca do enxerto do "cavalo". Daí para a frente, os efeitos típicos de hibernação e rebrota só puderam ser observados no enxerto; o látex do "cavalo" manteve-se inalterado. Em outras palavras, a retirada do anel evitou que o enxerto viesse a impor suas características sobre o "cavalo".

Na Costa do Marfim, a produção de látex atin-

ge um pico em agosto, logo depois da principal estação chuvosa, em maio-junho. Um pico secundário de produção ocorre em novembro e começo de dezembro, após a época de menor precipitação pluvial (RIBAILLIER, 1971). Parece que em períodos de baixas produções (temporada seca), o conteúdo de sólidos totais do látex, o índice de rompimento dos lutóides e o índice de obstrução, são todos altos; todos eles indicam condições não favoráveis ao fluxo.

Nos distritos úmidos do Ceilão, o índice de obstrução atinge o máximo após o desfolhamento do inverno e declina gradualmente até o início do próximo período de inverno (WAIDYANATHA & PATHIRATNE, 1971).

Na maioria dos anos, a quantidade de chuvas e sua distribuição nas estações na Malásia, são provavelmente suficientes para a produção máxima. Entretanto, a chuva afeta a coleta do látex e por isso também a qualidade e a quantidade que poderia ser coletada (WYCHERLEY, 1963). Assim, próximo a Kuala Lumpur, os períodos de maior precipitação, de abril a outubro, eram de fato associados ao decréscimo na produção de látex de alta qualidade, mas com aumento de "refugo".

IV. MECANISMOS QUE AFETAM A CESSAÇÃO DO FLUXO DE LÁTEX

A. OBSTRUÇÃO

Em seringueiras em sangria regular, o fluxo de látex cessa após uma ou várias horas, depois da abertura do corte. Os resultados obtidos por BOATMAN (1969) mostraram que o fator principal foi o rápido aparecimento de uma resistência ao fluxo muito próxima à superfície do corte -que se tornou conhecido como "obstrução". MILFORD et al. (1969) e PAARDEKOOPEE e SAMOSORN (1969) confirmaram estes resultados e demonstraram que a importância da obstrução varia consideravelmente de clone para clone. Muitos trabalhos experimentais recentes têm sido realizados para identificar o mecanismo de obstrução.

É possível que a diminuição da turgescência resulte em um colapso localizado dos vasos. SOUTHORN (1967) mostrou que a contração da casca bem próxima do corte era de 70 a 120 μm (cerca de 5 minutos após o corte) o que correspondeu a uma contração por vaso da ordem de 3,5 a 6,0 μm . Esses são os valores máximos: não há dúvida que algumas dessas contrações poderiam ser atribuídas às células da casca, não às dos vasos laticíferos. Os valores são da mesma ordem dos obtidos por BOATMAN (1966) para posições mais distantes do corte. A recuperação começou 10 a 20 minutos mais tarde.

Uma contração de 25% do diâmetro do vaso poderia reduzir a taxa de fluxo em cerca de dois terços; se

a lei de Poiseuille for valida, o fluxo sera proporcio-
nal a quarta potencia do raio do vaso. Alguma compensa-
ao neste caso podia advir da reduao da viscosidade cau-
sada pelo afluxo de gua. Alem disso, o diametro real
dos vasos pode ser menor do que aquele medido microsco-
picamente devido ao revestimento de citoplasma viscoso.
Entretanto FREY-WYSSLING mostrou que, de acordo com
POISSEUILLE, o fluxo junto a parede do capilar, em ne-
nhum caso poderia ser zero.

Os vasos laticferos se contraem da mesma for-
ma muito proximos ao corte, como tambem mais afastados.
Nao ha evidencia de um bloqueio em um ponto devido a
colapso localizado dos vasos. Entao, a obstruao e uma
propriedade do proprio latex e nao dos vasos.

O exame microscopico da regiao de sangria mos-
tra que as obstruoes dentro dos vasos de latex sao for-
mados em sua maior parte por borracha e nao precisam
constituir parte fısica da "capa" que eventualmente for-
ma-se por sobre todo o corte. A microfotografia eletro-
nica tirada poucos minutos apos a sangria mostra alguns
vasos completamente livres e outros com tampoes de co-
gulo interno bem desenvolvidos. Isto sugere que a obs-
truao ocorre mais rapido em vasos individuais, diminuin-
do o fluxo proveniente do corte quando um maior numero
de vasos fica bloqueado. Em algumas seoes, parecia
que o material ainda estava sendo expelido em vasos par-
cialmente bloqueados, pois eram notadas linhas de fluxo.

O material efluente nestes casos estava muito distorcido em formas alongadas, ao longo das linhas de fluxo. Havia partículas distorcidas de borracha e apreciáveis quantidades de processos filiformes que, em alguns casos, aparentaram ser tubulares. Não há informações seguras se estes são fragmentos de retículos endoplasmáticos ou produtos do próprio corte saindo pelos vasos após a sangria.

Tanto nos tampões dos vasos quanto na capa de coágulo, são frequentemente encontrados lutóides danificados. O soro destes lutóides já teria sido liberado. WIERSUM (1958) foi, provavelmente, o primeiro a sugerir que a diluição que se verifica na árvore em sangria pode causar inchaço dos lutóides osmoticamente sensíveis, remanescentes nos vasos laticíferos e isto pode ser um dos fatores que provocam a cessação do fluxo do látex. HOMANS et al. (1948) mostraram que a adição de água ao látex fresco ou à fração separada de lutóides causou aumento da viscosidade e da coagulação. Na ausência de lutóides a fração superior do centrifugado (i.e., as partículas de borracha) permaneceram estáveis por vários dias.

SOUTHORN & EDWIN (1968) mostraram que o soro B, extraído dos lutóides, tem uma ação de floculação muito rápida e completa em suspensão aquosa de partículas de borracha. No látex total a situação é mais complexa pelo fato de que o soro B e o soro C (o principal soro do

látex) reagem entre sí. O efeito do soro B, liberado no látex total, portanto, depende de um equilíbrio das atividades entre esses dois soros. Se todos os lutóides se rompessem e liberassem seus conteúdos não haveria normalmente uma completa desestabilização devido à ação protetora do soro do látex. Entretanto, sempre que um lutóide se rompe, há alta concentração localizada de soro B que poderia produzir um microfoco de partículas de borracha desestabilizada. O tratamento ultrasônico do látex total, que rompe os lutóides, produz um grande número de microfocos. Se os lutóides são previamente removidos, esse tratamento não produz nenhum microfoco (SOUTHORN & EDWIN, 1968).

O processo de desestabilização dos lutóides parece ocorrer em duas etapas. Primeiramente, estas organelas permanecem íntatas, mas aumenta a permeabilidade da membrana em relação aos substratos. Em seguida, os lutóides rompem-se e espalham suas proteínas, embora algumas delas permaneçam aderidas à membrana por ligações iônicas. O efeito imediato de liberação de hidrolases poderia ser uma diminuição da biosíntese da borracha (PUJARNISCLE, 1969).

O soro B apresenta um grande conteúdo de material cationicamente ativo, tanto íons divalentes inorgânicos (Ca^{2+} e Mg^{2+}), quanto proteínas de alto ponto isoelétrico. O soro C, por outro lado, tem mais proteínas de ponto isoelétrico relativamente baixo e baixa concen

tração de cátions de metais divalentes. A diferença na distribuição de carga de proteínas dos dois soros, aparece claramente nos padrões de eletroforese em gel (MOIR & TATA, 1960). As partículas de borracha são protegidas por envoltórios coloidais, provavelmente uma proteína fosfolipídica (COCKBAIN & PHILPOTT, 1963). As partículas são todas carregadas negativamente e, assim sendo, repelem-se umas às outras.

A liberação do soro B no látex reduz seu fator de estabilidade eletrostática; se for adicionada suficiente quantidade de soro B, a carga ao nível da interface do cisalhamento da partícula de borracha (potencial Zeta) pode ser levada de seu normal -45 mV para próximo de zero. As proteínas dos soros B e C também interagem de modo um pouco semelhante e são retirados juntos da solução (SOUTHORN & YIP, 1968).

Se os cátions metálicos livres forem removidos do soro B por diálise, o soro ainda mantém a maior parte de sua rápida atividade de coagulação, o que indica que as proteínas devam ter mais participação no processo. TATA & YIP (1968) mostraram que a atividade da proteína pertence a um particular grupo de proteínas, dos padrões eletroforéticos em amido-gel do soro B. Eles foram capazes de separar grandes quantidades destas proteínas demonstrando que elas mantiveram a atividade coaguladora, enquanto que o soro B dializado, da qual elas foram removidas, não mostrou atividade signi-

ficativa.

Na prática o colóide pode perder estabilidade com perda parcial de carga, ao invés de eliminação completa. O tamanho e a configuração das proteínas pode ter alguma importância: na verdade as menores partículas de borracha podem ser menores do que algumas proteínas séricas; e há alguma evidência ao microscópio eletrônico de que podem ser formadas pontes protéicas entre as partículas, as quais tendem então a flocular. Como foi notado por RIES & MEYERS (1968) em outros sistemas coloidais, a neutralização da carga e a formação da ponte podem ocorrer simultaneamente.

Foram conduzidos experimentos nos quais foi evitada a formação de uma camada de coágulo pela lavagem do corte, não se detectando efeitos sobre o fluxo (SOUTHORN, 1964). A obstrução que ocorre em geral durante o período de altos gradientes de pressão não pode ser atribuída à capa de coágulo, embora ela possa vir a participar quando o fluxo haja diminuído por outros fatores. BOATMAN (1966) concluiu que há obstrução durante o fluxo rápido, detectável até 1,5 minutos após a sangria. É provável que a obstrução cesse abruptamente em um vaso quando se forma um microfoco. O fluxo pelos vasos remanescentes seria mais rápido do que o calculado pelo fluxo total dividido pelo número total de vasos seccionados em um corte transversal.

PAKIANATHAN et al. (1966) observaram que o

dano às partículas da fração de fundo do látex (principalmente lutóide) era muito maior no látex que primeiro aparece após a sangria do que é no látex coletado nos estágios mais tardios do fluxo, mas PAKIANATHAN & MILFORD (1973) mostraram que se as frações fossem coletadas em soluções hipertônicas, situação inversa era encontrada.

O afluxo de água dentro dos vasos laticíferos durante o fluxo de látex causa diminuição do conteúdo de borracha e da osmolaridade de sucessivas amostras coletadas conquanto haja usualmente recuperação na concentração ao se aproximar o fim do fluxo, (GOODING, 1952a; BOATMAN, 1966). A redução global da concentração osmótica não é tal, a ponto de causar generalizada ruptura dos lutóides (PUJANISCKLE et al. 1970), mas PAKIANATHAN et al. (1966) sugeriram que a rapidez do afluxo de água poderia causar "choques osmóticos" localizados, danificando os lutóides.

Mudanças osmóticas do látex após a sangria não correspondem necessariamente a alterações nos vasos. As amostras frescas de látex contêm mais lutóides danificados do que as mais velhas, mas a maioria dos danos observados na fração de fundo deve ter ocorrido após o látex ter deixado os vasos. Foi reduzido ou evitado o dano às partículas da fração de fundo pela coleta direta em solução tamponada de sacarose (PARKIANATHAN et al. 1966). Parece que as mudanças osmóticas, durante o fluxo, contri

buíram para danificar os lutóides, sem bem que não seja ainda certo, ser esta a única, ou a principal causa dos danos causados aos lutóides.

PAKIANATHAN & MILFORD (1973) mostraram que dentro dos vasos (puncturas na casca) tanto a pressão osmótica e as partículas da fração de fundo baixaram entre 13 e 14% depois da sangria. Mas no látex do corte de sangria, as partículas da fração de fundo decresceram mais ou menos continuamente durante o fluxo até que foram perdidos mais ou menos 50%. A pressão osmótica do látex sangrado foi 2 atmosferas mais baixa de que aquela dentro dos vasos. A julgar pelas medidas de pressão osmótica, a diluição dentro do sistema de vasos laticíferos é mais ou menos constante, entre 5 a 60 cm abaixo do corte e não cai abaixo de 400 mOsm/l; isto pode ser bastante baixo para afetar os lutóides mas não para causar rompimento. Entretanto, os valores muito mais baixos observados no látex que provem do corte sugerem que há um rápido afluxo de água (ou perda de material osmótico) nos 5 cm abaixo do corte; isto é, esta é a região de mais alto "stress" em termos de mudanças osmóticas, assim como em tensões de cisalhamento.

Micrografias óticas e eletrônicas dos vasos laticíferos mostram, algumas vezes, distorção de partículas ao longo das linhas de fluxo, o que sugere que as tensões de cisalhamento poderiam ser importantes (SOUTHORN, 1968a). As características de fluxo do látex

fresco são muito modificadas pelas suas partículas de fração de fundo (VAN GILS, 1951; VERHAAR, 1956).

Usando um microviscosímetro, SOUTHORN (1978b) mostrou que a viscosidade do látex fresco variou de acordo com o tempo deixado para "descanso". Uma leitura feita após 10 minutos de descanso deu valores de 60 a 70 centipoise, mas repetidas medidas com o viscosímetro de bola rolante causaram uma queda na viscosidade para cerca de 20 centipoise. Isto pode ser mostrado várias vezes na mesma amostra de látex. Parece que durante o período de descanso forma-se alguma estrutura no látex à qual este tipo de instrumento é extremamente sensível. A estrutura parece ser rompida pelas repetidas passagens da esfera (efeito de cisalhamento). Então, fica claro o caso de tixotropia.

YIP & SOUTHORN (1973) demonstraram ainda que as amostras de látex coletadas nos estágios posteriores de fluxo apresentaram maiores respostas ao cisalhamento do que aquelas obtidas logo após a sangria. Isto foi atribuído a uma proporção mais alta de partículas de lutóide relativamente não danificadas, existentes nas amostras colhidas posteriormente.

A separação dos componentes do látex por centrifugação e o estudo das suas viscosidades, mostram que a tixotropia era associada à fração lutóide.

Então, os lutóides poderiam influenciar o fluxo de duas maneiras. Uma influência direta sobre a reo-

logia, como partículas intatas nos vasos laticíferos de 20 a 50 μm de diâmetro poderiam afetar a taxa de fluxo sob um dado gradiente de pressão. Sua ruptura poderia liberar o soro B desestabilizante, dentro do látex.

YIP & SOUTHORN (1968), estudaram o fluxo de látex fresco de *Hevea* sob altas pressões por meio de capilares de vidro com diâmetros internos de 22 a 80 μm . Em 15 de 25 experimentos, houve o bloqueio dos capilares em gradiente de pressão variando de 0,2 a 1,0 atm/mm. Com o látex do qual foi removida a fração lutóide por centrifugação, nenhum bloqueio foi observado em quaisquer dos 21 experimentos. Na ausência de lutóides foi encontrada uma relação direta entre a taxa de fluxo e o gradiente de pressão até o máximo usado, 12,9 atm/mm, (Fig.9).

Com todo o látex sob altos gradientes de pressão, o exame do fluxo de látex logo antes de haver bloqueio, mostrou que haviam pouquíssimos lutóides, mas grandes quantidades de microflocos e um reduzido potencial zeta; as partículas mostraram menos movimento Browniano do que com o fluxo de látex sob baixa pressão.

Esses experimentos sugeriram que os lutóides são rompidos quando os gradientes de pressão atingem um nível crítico com conseqüente liberação do soro B, provocando o fechamento do capilar, e que a ruptura dos lutóides pelo cisalhamento dentro dos vasos laticíferos durante os primeiros estágios do fluxo rápido é um possível mecanismo para o bloqueio dos vasos laticíferos.

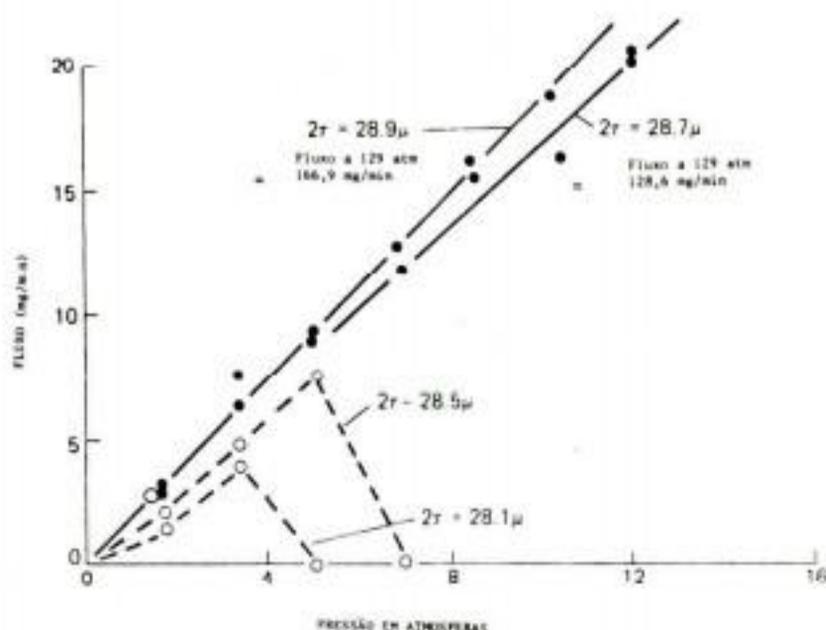


Fig.9 - Fluxo de látex fresco total (linhas tracejadas) e de látex, menos a fração de fundo (linhas contínuas) através dos capilares de vidro de 1 cm de comprimento sob pressão variável. O látex menos a fração de fundo manteve uma relação aproximadamente linear entre a taxa de fluxo e a pressão até o máximo que foi alcançado, 129 atm. YIP & SOUTHORN (1968).

Tem sido verificada uma relação entre a atividade livre e a atividade total da fosfatase ácida como a medida da integridade dos lutóides; isto porque a fosfatase ácida aparece principalmente dentro dos lutóides (RIBAILLIER, 1968).

$$\text{Índice de rompimento} = \frac{\text{atividade da fosfatase ácida livre}}{\text{atividade da fosfatase ácida total}} \times 100$$

RIBAILLIER estabeleceu uma correlação altamente significativa entre o índice de rompimento e o nível de Mg^{2+} no látex; também entre a atividade da fosfatase ácida livre e o teor de Mg^{2+} , e uma correlação inversa entre o

Índice de rompimento e a produção de látex. Ele concluiu que as concentrações de Ca e Mg tomam parte na estabilidade dos lutóides.

A proporção de lutóides e sua instabilidade aumenta no látex mais próximo ao câmbio. Isto foi mostrado por repetidas microsangrias na mesma região (RIBAILLIER, 1970). Apesar disso, a sangria até a "lenho" resultou em considerável aumento no fluxo. RIBAILLIER sugeriu que tal acontece porque o látex estável situado acima do painel é, neste caso, excluído da área de fluxo. Entretanto, parece que a maior parte do látex vinda de cima que alcança a região de corte causaria isto, fluindo em volta pelos lados e não por "debaixo" do corte: então a "sangria até o lenho" não alteraria a situação neste sentido. Uma explicação alternativa é que a sangria "até o lenho" aumenta o número total de vasos seccionados conduzindo a uma maior redução na turgescência, e menor bloqueio, como foi mostrado por SOUTHORN & GOMEZ (1970) em um corte extenso.

Se o cisalhamento é importante fator de bloqueamento de vaso, então, poderia ser esperada que a manutenção de altos gradientes de pressão próximos ao corte tivesse um apreciável efeito. Quanto mais rápido desaparece o gradiente inicial de alta pressão, menos efetivo será o mecanismo de bloqueio.

SOUTHORN & GOMEZ (1970) estudaram o efeito do comprimento do corte de sangria no índice de obstrução: i.e., o aumento de fluxo obtido pela reabertura do cor-

te após 20 minutos. A porcentagem média de recuperação do fluxo (e por conseguinte na pressão de turgor) é maior para cortes menores do que para os maiores. Em cortes repetidos na mesma árvore a tendência é, sucessivamente, uma menor recuperação de fluxo a cada reabertura, o que indica que as perdas cumulativas de fluido estão afetando a recuperação do turgor. Essa tendência é mais acentuada em cortes longos presumivelmente, porque a perda total de fluídos é maior (Fig.10). A produção por vaso laticífero provinda de um microcorte era mais do que dez vezes aquela obtida de um corte convencional em meia espiral, o que mostra que as forças de expulsão eram muito mais altas durante o fluxo no corte mais curto. Cortes muito curtos estavam associados com intenso bloqueamento, boa manutenção das pressões de turgor e altas taxas de fluxo por vaso (daí altos gradientes de pressão num período apreciável, dentro dos vasos). Isto está de acordo com a hipótese, reforçando a importância dos efeitos do cisalhamento danificando os lutóides e provocando o bloqueamento.

O valor numérico do índice de bloqueamento determinado pelo método de MILFORD et al. (1969), dependerá para uma dada árvore, da extensão do corte empregado.

Embora, o bloqueio possa ser o principal fator no reduzido fluxo de látex nos cortes em meia espiral de muitos clones, esse mecanismo é menos eficaz em cortes mais longos por causa da rápida e generalizada perda de turgor que provoca um menor "cisalhamento".

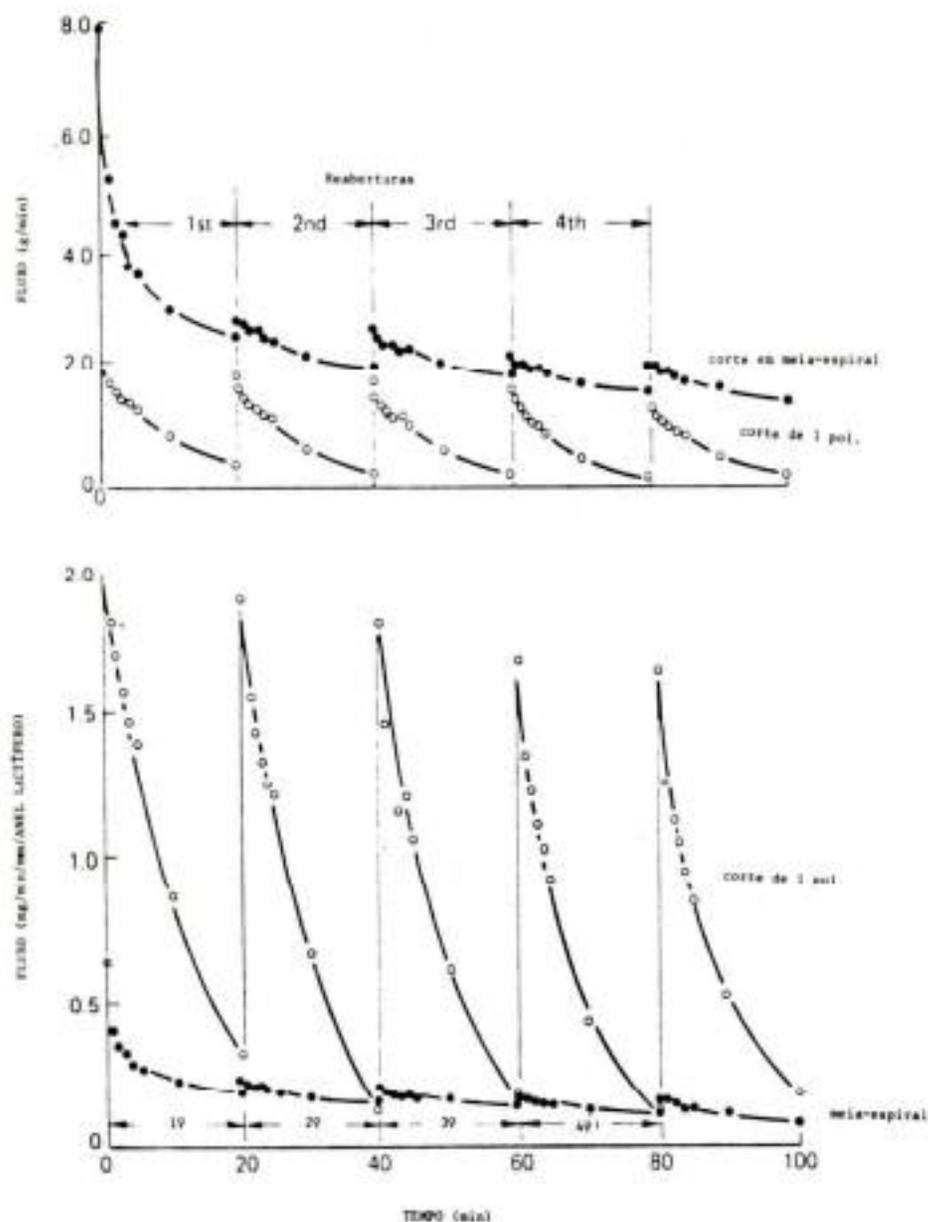


Fig.10- Curvas de fluxo em sangrias repetidas numa árvore do clone PR 107 para cortes em meia-espiral e de uma polegada de comprimento. A figura ao alto mostra o fluxo de cada um dos dois cortes: a figura abaixo mostra o fluxo por milímetro de corte por anel de vaso laticífero em cada um dos dois cortes. SOUTHORN & GOMEZ (1970).

Neste caso, a generalizada perda de turgor poderia eventualmente retardar o fluxo a um nível em que a coagulação, ao longo da casca, e a difusão posterior dos coagu

lautes poderia fechar os vasos.

PAKIANATHAN et al. (1966) acharam que a osmolaridade dos primeiros 5 ml de fluxo era 0,348 M, enquanto que aquela do látex ao fim do fluxo era de 0,491M. O dano à fração de fundo era alto na primeira fração, mas muito baixo na última. A adição de soro da primeira fração do látex, àquele látex resultante da última fração resultou em um considerável dano à fração de fundo. Algo diferente do cisalhamento deve estar operando aqui, possivelmente efeito osmótico ou quem sabe, químico.

Uma possível explicação para o bloqueio poderia ser a despolarização das partículas das membranas provocadas pelas respostas elétricas às sangrias. Quando a *Hevea* é sangrada, são produzidas respostas elétricas, que apresentam similaridade em polaridade, magnitude e duração àquelas observadas em *Mimosa pudica*. Essas respostas são transmitidas a pequenas distâncias, mas são muito mais localizadas do que em *Mimosa* (LIM et al. 1969). Respostas elétricas parecem estar associadas à transferência de materiais através das membranas, provocando súbitas mudanças na fisiologia da célula. Então, a seringueira tem disponível um rápido mecanismo de "percepção à sangria". Mas não é certo seu envolvimento no fluxo de látex e no bloqueio.

SOUTHORN (1969) sugere que o cisalhamento pode ter importante papel no dado aos lutóides e que o bloqueio interno acontece principalmente durante o rãpi

do fluxo inicial, enquanto que a coagulação na superfície do corte é eficiente no fim do fechamento do corte, quando a taxa de fluxo é baixa. É importante distinguir, entretanto, entre velocidade de movimento nos vasos laticíferos individuais e a taxa global de fluxo do corte. Parece que o látex obtido nos períodos de cessação do fluxo, provem de relativamente poucos vasos não ocluídos e que as taxas de fluxo através deles, podem de fato ser altas, especialmente como pressão de turgescência, que geralmente se recupera muito nesse período (BUTTERY & BOATMAN, 1967). Então, parece que não há forte motivo para supor que os dois tipos de oclusão são realmente diferentes.

Entretanto, já que o dano à fração de fundo muda com o tempo, deve haver, pelo menos, mudanças quantitativas no mecanismo de oclusão durante o fluxo.

É interessante que a cessação de fluxo dos tubos de seiva apresenta, pelo menos, uma semelhança superficial àquela dos vasos de látex. TAMMES et al. (1969, 1970) reportam duas fases no fluxo dos tubos de seiva de *Yucca*.

1. A expulsão por uns poucos segundos de seiva, toda a vez que uma nova fatia é cortada da superfície explorada, o que é também observado a 0°C.

2. Um fluxo contínuo de exsudato a uma taxa menor que para, gradualmente, depois de 24 horas a 0°C aproximadamente.

O mecanismo de fechamento dos tubos de seiva de *Yucca* é localizado muito próximo ao corte a uma distância de 1 mm ou menos (provavelmente o comprimento de um elemento de seiva). Então, se bem que a estrutura e funções destes dois sistemas do floema difiram muito, a resposta efetiva ao corte é semelhante.

B. OUTROS FATORES

Além do bloqueio que em muitos casos corta o fluxo durante uma sangria individual e a taxa de biosíntese que estabelece um limite superior à quantidade de látex que pode ser extraída por um longo período, a produção de látex também pode ser limitada pelo "brown bast".

A moléstia das árvores sangradas, conhecida como "brown bast", que as torna parcial ou completamente não produtivas, é conhecida há mais de 50 anos (RANDS, 1921). Nesta condição uma parte ou o todo do corte de sangria deixa de produzir látex e o floema interno apresenta característica coloração marron acinzentada. Num estágio posterior, algumas das árvores afetadas podem mostrar uma grande atividade meristemática que, em casos severos, resulta em extrema deformação de

todo o tronco, o que torna futuras sangrias impraticáveis.

O efeito da seca é maior quando é aumentada a intensidade da sangria. Em experimentos empregando-se sistemas intensivos de sangria, a frequência de sangria teve um papel mais importante do que o comprimento do corte ao provocar a seca, mas a combinação de ambos, aumentando-se a frequência de sangria e o comprimento do corte, resultou num considerável aumento de árvores secas. Exploração intensa resultou em um decréscimo do volume, conteúdo de borracha e de sólidos totais contidos no látex (CHUA, 1966, 1967).

Os níveis de carboidratos no tronco não parecem diminuir devido a grandes sangrias, mas o nitrogênio protéico e o nitrogênio total diminuíram de modo apreciável. Isso parecia estar associado com a excessiva perda dos "sólidos do soro" que, consistem em grande parte de proteínas solúveis e algum RNA.

Há um rompimento interno dos tecidos de árvores secas e uma geral desintegração da organização celular dos vasos de látex e dos tubos de seiva. O felogênio torna-se mais ativo e os tecidos danificados sofrem abscisão.

CHUA (1967) sugeriu que as árvores tornam-se secas porque os vasos laticíferos esgotam-se de enzimas até o ponto que não conseguem mais manter os processos

vitais. BOATMAN (1970) não acredita que esse mecanismo pudesse provocar um início muito súbito da condição, que é tão característico. Num estudo posterior, BEALING & CHUA (1972) informaram que, se bem que o conteúdo dos muitos compostos estivesse muito reduzido no látex em consequência de uma sangria muito pesada, a composição global do tronco, estava apenas ligeiramente afetada. Eles sugeriram que devido a sangria há menor permeabilidade dos vasos de látex, e os efeitos seriam diretamente proporcionais à intensidade da sangria. O começo do "brown bast" foi atribuído à coagulação "in situ" do látex em resultado de uma redução crítica da permeabilidade da membrana dos vasos.

V. MÉTODOS PARA AUMENTAR O FLUXO DE LÁTEX

Um grande número de produtos químicos têm sido usados para prolongar o fluxo de látex após a sangria em *Hevea*. Entre estes inclui-se o sulfato de cobre (COMPAGNON & TIXTER, 1950), o ácido 2,4-diclorofenoxiacético (2,4-D) (CHAPMAN, 1951), o ácido 2,4,5 triclorofenoxiacético (2,4,5-T) (BAPTISTE & DE JONGE, 1955), o óxido de etileno (TAYSUM, 1961a), vários compostos bactericidas (TAYSUM, 1961b), uma gama de reguladores de crescimento, herbicidas, organomercuriais, acetileno, etileno, parafinas halogênicas e o ácido 2-cloroetil-fosfônico (etephon) (ABRAHAM et al. 1968a,b; BANCHI & PO-

LINIÈRE, 1969).

CHACKO et al. (1972) mostraram que com a aplicação de etephon poderia mais do que dobrar a produção do látex sangrado do mamão (*Papaya*). Amchem Products Incorporated (1969) relatou ter havido aumento da produção de látex em árvores de *Ficus elastica* assim como *Hevea*, tratados com etephon.

Podem ser verificados os efeitos na produção de látex somente em estreita faixa de concentrações. A diferença entre o aumento de produção induzido por um composto muito ativo ou pouco ativo é pequeno (menos do que dez vezes) comparado com a variação de cerca de 1000 vezes observada na maioria dos extensivos bioensaios de crescimento (FAWCETT et al. 1955; PYBUS et al. 1959).

Ambos o 2,4-D e o 2,4,5-T têm sido largamente utilizados na Malásia por muitos anos. O material ativo é usualmente dissolvido em um veículo (óleo de dendê) a uma concentração de 1 a 1,5% de ácido equivalente (BAPTISTE & DE JONGE, 1955; PÜDDY & WARRIAR, 1961) e pincelado em uma estreita faixa raspada no tronco logo abaixo do corte de sangria. A largura da faixa a ser tratada é escolhida para que esta seja toda usada no processo normal de sangria em 4 meses, o que evita qualquer possível dano devido à indução da atividade meristemática provocada pelo regulador de crescimento. A aplicação à área recentemente explorada acima do cor

te é também eficiente e não requer a raspagem prévia para facilitar a penetração, mas ela acarreta alguns riscos de crescimento desigual da casca em renovação (ABRAHAM & BOATMAN, 1964).

A aplicação de etephon aumenta a produção de forma mais consistente do que os estimulantes auxínicos (ABRAHAM et al. 1971b,c), e também não há efeitos colaterais indesejáveis. RIBAILLER & D'AUZAC (1970) relataram que o etephon não induz a desorganizada proliferação de tecidos causada pelo 2,4,5-T e pelo 2-4-D.

A Fig.11 mostra uma típica resposta ao tratamento com 2,4,5-T. Dois grupos, cada um com dez árvores do clone Tjir 1, foram sangrados a cada dois dias e registrados o volume de látex obtido e o seu conteúdo de borracha. Após a terceira sangria as árvores foram um pouco raspadas logo abaixo do corte e foram pinceladas com 1% de 2,4,5-T enquanto que os controles receberam somente o veículo, óleo de dendê. Esse último tratamento causa, com frequência, um pequeno e transitório aumento da produção (BAPTISTE, 1955), mas negligível comparado à resposta obtida pelo regulador de crescimento. Os volumes de látex obtidos aumentaram de duas a três vezes e a duração de fluxo foi de igual forma prolongada, enquanto que havia uma diminuição comparativamente pequena do conteúdo de borracha. A duração desta resposta é bastante variável mas, em geral, cae a produção do controle dentro de 4 meses.

Em um ensaio foram continuadas as aplicações a interva-

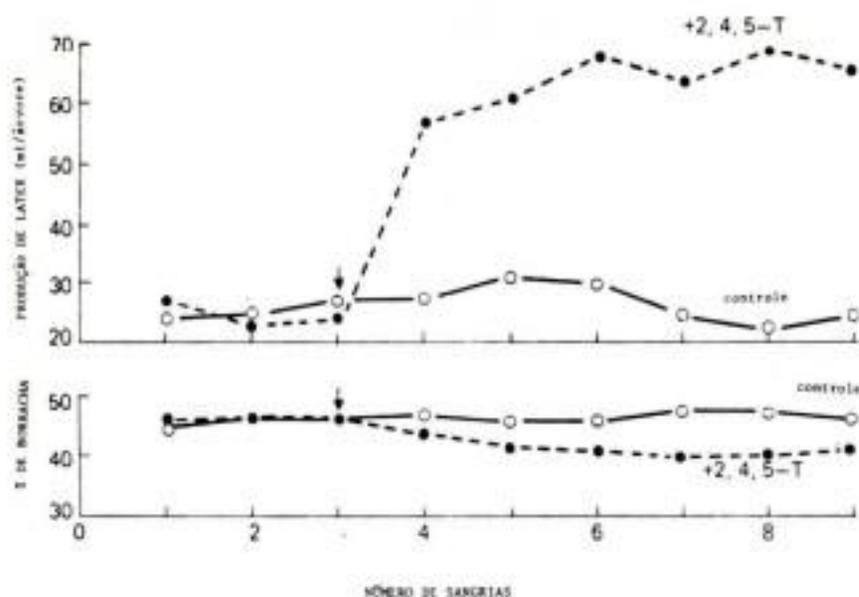


Fig.11- Efeito de 2,4,5-T sob o volume e conteúdo de borra do látex obtido por sangria em dias alternados. Os tratamentos foram aplicados após a terceira sangria tabulada como indicado pelas setas. Os controles receberam somente o veículo oleoso enquanto que as árvores experimentais foram tratadas com 1% de 2,4,5-T. BOATMAN (1970).

los de seis meses por 9 anos, o que deu um aumento global de 37% na produção, sem qualquer efeito danoso apreciável. Em geral as melhores respostas ao 2,4-D e ao 2,4,5-T são obtidas de árvores sangradas a uma intensidade moderada e pequenas respostas, ou mesmo respostas negativas, têm sido relatadas de áreas de produção muito sangradas (DE JONGE, 1961). Então, o uso de produtos químicos "estimulantes de produção" é mais recomendado como uma técnica para reduzir os custos operacionais e a utilização da casca resultante de sangrias de alta intensidade.

O tratamento com "estimuladores" químicos induz o menor crescimento do tronco causado pela sangria

e é, portanto, em geral evitado durante os primeiros anos de exploração, quando ainda são altas as taxas de crescimento. Estão sendo conduzidos trabalhos para combinar os sistemas de baixa intensidade com o uso de ete phon em árvores jovens, com o propósito de combinar satisfatoriamente o crescimento e a produção, com redução dos custos operacionais (RUBBER RESEARCH INSTITUTE OF MALAYA, 1972).

BOATMAN (1966) e BUTTERY & BOATMAN (1967) obtiveram evidências de que o 2,4,5-T retarda o bloqueio dos vasos cortados, e MILFORD et al. (1969) encontraram uma alta correlação positiva entre o índice de bloqueio e a resposta ao tratamento. PAKIANATHAN et al. (1966) verificaram que a proporção dos lutóides danificados em amostras de látex coletadas durante o fluxo aumentou mais do que diminuiu, com o tratamento com 2,4,5-T. Entretanto, PAKIANATHAN & MILFORD (1973) depois verificaram que em árvores tratadas com ete phon, ou com 2,4,5-T, a perda de lutóides só teve início cerca de 45 minutos após a sangria, aumentando em seguida até o fim do fluxo quando se perderam 50% dos lutóides (como em árvores não estimuladas). Então, por alguns dias o estimulante de produção parece retardar a retenção dos lutóides no final dos vasos cortados (ou pelo próprio corte mesmo) e, assim retardar o bloqueio e prolongar o fluxo. Foi constatado que a porcentagem de lutóides que se rompem durante o fluxo de látex diminui após o tratamento

com ctephon, de 13% para 6% (RIBAILLER, 1970). RIBAILLER (1972) mostrou que os estimulantes da produção aumentam a permeabilidade das membranas do lutóide e também têm um efeito estabilizante sobre os lutóides durante o fluxo.

A aplicação de 2,4,5-T ao clone Tjir 1 provocou aumento da produção e um decréscimo do índice de bloqueio (BOATMAN, 1966). Como não foi afetada a taxa de fluxo inicial as diferenças de produção podem ser atribuídas apenas à maior duração do fluxo. Em alguns clones, entretanto, parece que há um aumento nas taxas de fluxo inicial (RRIM 501 e PB5/63). BOATMAN (1966) sugeriu que nunca podem estar envolvidos dois mecanismos distintos.

O tratamento da casca de *Hevea brasiliensis* com o ácido 2,4-diclorofenoxiacético (2,4-D) ou ácido 1 naftilacético (NAA) aumentou muito o nível de sacarose, a atividade da invertase, e a utilização de sacarose no látex; a eficácia do 2,4-D é muito maior do que aquela do NAA. A maior utilização de sacarose é devido ao aumento da atividade da invertase. As mudanças ocorrem logo após as primeiras sangrias depois do tratamento da casca. Foi sugerido que o aumento, tanto no teor de sacarose quanto da sua utilização nos vasos laticíferos refletiu os efeitos das auxinas na produção de látex. Pensou-se estar isto relacionado aos aumentos das pressões de osmose e de turgor no tecido laticífero, que

ocasionou maior fluxo na sangria, bem como maior regeneração do látex (TUPY, 1969).

Foi obtida evidência de que o primeiro passo, necessário para a ação mobilizadora das auxinas foi ter ativado o metabolismo total do tecido tratado. Foi verificado ainda que devido ao metabolismo ativado, a sacarose era translocada ativamente para a bacia (sink) induzida, mesmo contra um gradiente de concentração e de turgor (TUPY, 1973).

Em árvores antes não sangradas, tanto a introdução da sangria quanto a aplicação de 2,4-D trouxe um aumento no nível de invertase. Em árvores regularmente sangradas, a quantidade de invertase do látex era muitas vezes maior do que em árvores não sangradas e foi obtida evidência de que essa atividade é regulada pela variação do pH do látex. Não houve aumento do conteúdo de invertase do látex quando árvores adaptadas à sangria regular foram tratadas com 2,4-D. O efeito das auxinas na atividade real da invertase foi essencialmente devido ao correspondente aumento do pH do látex. Verificou-se também que etephon e a raspagem da casca aumentam o pH do látex e o nível de sacarose em árvores sangradas (TUPY, 1973a), embora o nível de sacarose tenha caído abaixo do controle, após várias sangrias (TUPY, 1973d).

Em clones que respondem bem aos estimulantes químicos, a atividade da invertase é limitada principal

mente pelo baixo pH do látex. Por outro lado, quanto mais dependente for a atividade da invertase do látex na concentração de sacarose, menor é o aumento da produção de látex após o estímulo. Foi encontrada uma correlação positiva entre a resposta inicial do tratamento com o ácido 2-cloroetilfosfônico e o nível de sacarose do látex (TUPY, 1973c).

TUPY entende que em clones bons produtores, conhecidos pelo fácil fluxo de látex, a produção máxima deverá ser determinada principalmente pela capacidade destas árvores de suprir sacarose aos laticíferos. Naturalmente esta capacidade depende da disponibilidade de carboidratos de reserva, da capacidade fotossintética, do transporte de sacarose e da demanda, por outros tecidos da árvore, pelo mesmo material. Ele indica que o 2,4-D apresenta um efeito menos favorável que o etephon na sacarose, para a formação do látex.

A produção através de microsangrias foi somente afetada pela aplicação de 2,4-D logo abaixo do corte -o local de aplicação- onde a produção obtida pelas microsangrias aumentou duas ou três vezes. Aumento semelhante com microsangria (punctura) foi observado no local de aplicação, quando esta foi feita 65 cm abaixo do corte (LUSTINEC et al. 1977). Isto parece, de igual modo, estar relacionado com a menor condição localizada de formar bloqueios.

Foi observado um aumento da área de desloca-

mento quando foi grande o aumento da produção devido à aplicação do 2,4-D. Isto parece ser mais nítido se o hormônio fosse aplicado a certa distância do corte (LUSTINEC et al. 1967). Os níveis de N, P e K e Mg no látex obtidos em microsangrias e sua atividade descarboxilante (glutamato) foram elevadas, nas árvores tratadas com 2,4-D. A composição mineral foi afetada pelo 2,4-D mesmo quando foi pequena a resposta à produção, mas a descarboxilação (e portanto, presumivelmente, a biossíntese da borracha) foi somente aumentada de modo significativo quando foi grande a resposta a esse estímulo (LUSTINEC et al. 1967). É possível que o aumento da atividade biossintética pudesse trazer uma alteração na distribuição de partículas por tamanho ou na proporção de lutóides, em relação a outras partículas (GOMEZ, 1966).

Como a área de translocação apresenta pouca alteração, LUSTINEC et al. (1967) sugeriram que, para aumentos de produção de fracos a moderados (como resposta ao estímulo), ou os vasos de látex mais próximos ao câmbio devem ser postos em ação ou que esses mesmos vasos, como sempre sucede, são drenados de forma mais completa.

TAYSUM (1961b) explicou as atividades dos compostos bactericidas, tais como neomicina, pelos seus efeitos sobre a população bacteriana que habita a superfície do corte de sangria e penetra nas extremidades dos vasos de látex cortados. Entretanto, é também possível

um efeito direto sobre o metabolismo das árvores, especialmente tendo em vista a composição heterogênea dos compostos ativos. ABRAHAM et al. (1968a) sugeriram que o fator comum pode ser o seletivo e/ou sua limitada toxicidade e atualmente parece provável (ABRAHAM et al. 1968b) que todos os compostos ativos têm a capacidade de produzir etileno, ou induzir sua formação nos tecidos da planta. O trabalho de BAUR & MORGAN (1969) mostrando que o picloram estimula a produção de etileno pelas plantas está de acordo com a teoria.

PRATT & GOESCHL (1969) notam que pode haver a produção de etileno endógeno, normalmente, durante o desenvolvimento de um tecido ou em resposta aos estímulos externos, inclusive o tratamento com substâncias análogas da auxina, a aplicação de substâncias tóxicas ou simples injúria física. É interessante lembrar que a injúria física à *Hevea* é bem conhecida como estimuladora do fluxo de látex. Como exemplos temos a primeira sangria de uma árvore e sua regular sangria subsequente (BUTTETY & BOATMAN, 1967), ou raspagem da casca abaixo do corte sem qualquer tratamento químico (KAMERUN, 1912, citado por BAPTISTE, 1955). Finalmente, há agora evidência experimental de que os tecidos de *Hevea*, como os de outras plantas, produzem etileno após aplicação de 2,4,5-T ou 2,4-D (ARCHER et al. 1969). Então, alguns e, possivelmente todos os estimulantes da produção agem através do etileno. O acetileno provavelmente deve sua ati-

vidade à grande semelhança estrutural que apresenta ao etileno (ABRAHAM et al. 1971a).

OSBORNE & SARGENT (1974) propuseram um modelo para explicar o mecanismo de estímulo do fluxo de látex pelo etileno. Eles sugerem que o tratamento com etileno resulta em vasos de látex mais grossos, com paredes mais grossas e mais rígidas. Isto leva a uma menor constrição dos vasos cortados após a sangria, a menores forças no cisalhamento a nível do orifício, a uma mais baixa proporção de lutóides danificados e a uma coagulação menos enzimática das partículas de borracha. A retardada oclusão do orifício do vaso resulta em fluxo prolongado.

A principal objeção a este modelo é que apenas dois ou três dos cilindros de vasos de látex mais internos estariam, provavelmente, em estágio de crescimento suscetível a etileno, e esses cilindros não são cortados na sangria normal. A árvore adulta contém 20-30 cilindros de vasos laticíferos mas só 50 a 60% dos vasos das camadas externas são abertos em cada sangria (GOMEZ et al. 1972).

Este mecanismo aventado deveria ser submetido à comprovação experimental e viria, sem dúvida, estimular novas investigações.

VI. REFERENCIAS

- ABRAHAM, P.D. and Boatman, S.G. (1964). The influence of formulation on yield response and bark damage following the application of yield stimulants above the tapping cut. J.Rubber Res.Inst.Malaya, 18, 211-230.
- ABRAHAM, P.D.; BOATMAN, S.G.; BLACKMAN, G.E. and POWELL, R.G. (1968a). Effects of plant growth regulators and other compounds on the flow of latex in *Hevea brasiliensis*. Ann.Appl.Biol., 62, 159-173.
- ABRAHAM, P.D.; WYCHERLEY, P.R. and PAKIANATHAN, S.W. (1968b). Stimulation of latex flow in *Hevea brasiliensis* by 4-amino-3,5,6-trichloropicolinic acid and 2-chloroethanephosphonic acid. J.Rubber Res.Inst. Malaya, 20, 291-305.
- ABRAHAM, P.D.; BLENCOWE, J.W.; CHUA, S.E.; GOMEZ, J.B.; MOIR, G.F.J.; PAKIANATHAN, S.W.; SEKHAR, B.C.; SOUTHORN, W.A. and WYCHERLEY, P.R. (1971a). Novel stimulants and procedures in the exploitation of *Hevea*. I. Introductory review. J.Rubber Res.Inst.Malaya, 23, 85-89.
- ABRAHAM, P.D.; BLENCOWE, J.W.; CHUA, S.E.; GOMEZ, J.B.; MOIR, G.F.J.; PAKIANATHAN, S.W.; SEKHAR, B.C.; SOUTHORN, W.A. and WYCHERLEY, P.R. (1971b). Novel stimu

lants and procedures in the exploitation of *Hevea*.
 II. Pilot trial using 2-chloroethyl-phosphonic acid
 (ethephon) and acetylene with various tapping sys-
 tems. J.Rubber Res.Malaya, 23, 90-113-

ABRAHAM. P.D.; BLECOWE, J.W.; CHUA, S.E.; GOMEZ, J.B.;
 MOIR, G.F.J.; PAKIANATHAN. S.W.; SEKHAR, B.C.; SOU-
 THORN, W.A.; and WYCHERLEY. P.R. (1971c). Novel stimu-
 lants and procedures in the exploitation of *Hevea*.
 III. Comparison of alternative methods of applying
 stimulants. J.Rubber Res.Inst.Malaya. 23, 114-137.

AMCHEM PRODUCTS INCORPORATED (1969). "Ethrel," Tech.
 Serv. Data Sheet, E-172. Amchem Products Inc., Ambler
 Pennsylvania.

ARCHER, B.L. and AUDLEY, B.G. (1967). The biosynthesis
 of rubber. Advan.Enzymol., 29, 221-257.

ARCHER, B.L.; BARNARD, D.; COCKBAIN, E.G.; DICKENSON,
 P.B. and MCMULLEN, A.I. (1963). Structure, composi-
 tion and biochemistry of *Hevea* latex. In "The Che-
 mistry and Physics of Rubber-like Substances" (L.
 Bateman, ed), pp. 41-72. Maclaren, London.

ARCHER, B.L.; AUDLEY, B.G.; MCSWEENEY, G.P. and TAN
 CHEE HONG (1969). Studies on compositions of latex
 serum and "botton fraction" particles. J.Rubber
Res.Inst.Malaya. 21, 560-569.

- ARISZ, W.H. (1928). Physiologie van het tappen. Archf. Rubbercult.Ned.Indië. 12, 220-241.
- AUDLEY, B.G. (1965). Studies of an organelle in *Hevea* latex containing helical protein microfibrils. In "Proceeding of the Natural Rubber Producer Research Association Jubilee Conference. Cambridge, 1964" (L.Mullins ed.), pp. 43-51. Maclaren, Londo.
- AUDLEY, B.G. (1966). The isolation and composition of helical protein microfibrils from *Hevea brasiliensis* latex. Biochem.J., 98, 335-341.
- BANCHI, Y. and POLINIÈRE, J.P. (1969). Effects of minerals introduced directly into the wood and of acetylene applied to the bark of *Hevea*. J.Rubber Res. Inst.Malaya. 21, 192-206.
- BANGHAM, W.N. (1934). Internal pressure in latex systems Science. 80, 290.
- BAPTISTE, E.D.C. (1955). Stimulation of yield in *Hevea brasiliensis*. I. Pre-war experiments with vegetable oils. J.Rubber Res.Inst.Malaya. 14, 355-361.
- BAPTISTE, E.D.C. and DE JONGE, P. (1955). Stimulation of yield in *Hevea brasiliensis*. II. Effect of synthetic growth substances on yield and on bark renewal. J.Rubber Res.Inst.Malaya. 14, 362-382.

- BAUR, J.R. and MORGAN, P.H. (1969). Effects of picloram and ethylene on leaf movement in huisache and mesquite seedlings. Plant Physiol., 44, 831-838.
- BEALING, F.J. (1965). Role of rubber and other terpenoids in plant metabolism. In "Proceedings of the Natural Rubber Producers Research Association Jubilee Conference, Cambridge, 1964" (L. Mullins, ed.), pp. 113-122. Maclaren, London.
- BEALING, F.J. and CHUA, S.E. (1972). Output, composition and metabolic activity of *Hevea* latex in relation to tapping intensity and the onset of brown bast. J.Rubber Res.Inst.Malaya. 23, 204-231.
- BENEDICT, H.M. (1949). A further study of the non-utilization of rubber as a food reserve by guayule. Bot.Gaz. (Chicago), 111, 36-43.
- BENEDICT, H.M. (1950). Factors affecting the accumulation of rubber in seedling guayule plants. Bot.Gaz. (Chicago). 112, 86-95.
- BLACKMAN, G.E. (1965). Factors affecting the production of latex. In "Proceedings of the Natural Rubber Producers Research Association Jubilee Conference, Cambridge, 1964". (L.Mullins, ed.), pp. 43-51. Maclaren, London.

- BLOOMFIELD, G.F. (1951). Studies in *Hevea* rubber. VI. Characteristics of rubber in latex of untapped trees and branches of trees in regular tapping. J.Rubber Res.Inst.Malaya, 13, 10-34.
- BOATMAN, S.G. (1966). Preliminary physiological studies on the promotion of latex flow by plant growth substances. J.Rubber Res.Inst.Malaya, 19, 243-258.
- BOATMAN, S.G. (1970). Physiological aspects of the exploitation of rubber trees. In "Physiology of Trees Crops" (L.C. Luckwill and C.V. Cutting, edc.), pp. 323-333. Academic Press, New York.
- BOBILIOFF, W. (1923). "Anatomy of *Hevea brasiliensis*" (C. Yampolsky, transl.). Orell Fussli, Zurich.
- BONNER, J. and GALSTON. A.W. (1947). The physiology and biochemistry of rubber formation in plants. Bot. Rev., 13, 543-596.
- BORDEAU, P.F. and SCHOPMEYER. C.S. (1958). Oleoresin exudation pressure in slash pine; its measurement, heritability and relation to oleoresin yield. In "The Physiology of Forest Trees" (K.V.Thimann, ed.), pp. 313-319. Ronald Press, New York.
- BUTTERY, B.R. and BOATMAN, S.G. (1964). Turgor pressures in phloems: Measurements of *Hevea* latex. Science, 145, 285-286.

- BUTTERY, B.R. and BOATMAN, S.G. (1966). Manometric measurement of turgor pressures in laticiferous phloem tissues. J.Exp.Bot., 17, 283-296.
- BUTTERY, B.R. and BOATMAN, S.G. (1967). Effects of tapping, wounding and growth regulators on turgor pressure in *Hevea brasiliensis*. Muell., Arg.J.Exp.Bot., 18, 644-659.
- CHACKO, E.K.; RANDHAWA, G.S.; MENON, M.A. and NEGI, S.P. (1972). Stimulation of latex production in Papaya (*Carica papaya* L.) by 2-chloroethane-phosphonic acid. Curr.Sci., 41, 465.
- CHAPMAN, G.W. (1951). Plant hormones and yield in *Hevea brasiliensis*. J.Rubber Res.Inst.Malaya. 13, 167-176.
- CHUA, S.E. (1966). Physiological changes in *Hevea brasiliensis* tapping panels during the induction of dryness by interruption of phloem transport. I. Changes in latex. J.Rubber Res.Inst.Malaya. 19, 277-281.
- CHUA, S.E. (1967). Physiological changes in *Hevea* trees under intensive tapping. J.Rubber Res.Inst.Malaya. 20, 100-105

- COCKBAIN, E.G. and PHILPOTT, M.W. (1963). Colloidal properties of latex. In "The Chemistry and Physics of Rubber-like Substances" (L.Bateman, ed.), pp. 73-95. Maclaren, London.
- COMPAGNON, P. and TIXIER, R. (1950). Sur une possibilité d'améliorer la production d'*Hevea brasiliensis* par l'apport d'oligo-éléments. Rev.Gen.Caout., 27, 525-526, 591-594, and 663-665.
- CURTIS, J.T. and BLODEAU, R. (1946). Influence of time of day on latex flow from *Cryptostegia grandiflora*. Amer.J.Bot., 33, 264-270.
- D'AUZAC, J. (1964). Variation de l'activité enzymatique et de quelques constituants du latex durant la saignée de l'*Hevea brasiliensis*. Rev.Gen.Caout.Plast., 41, 840-842.
- D'AUZAC, J. (1965). Relations entre la composition biochimique du latex, l'intensité de quelques réactions métaboliques et la productivité de l'*Hevea brasiliensis*. Rev.Gen.Caout.Plast., 42, 1027-1036.
- DE HAAN, I. and VAN AGGELEN-BOT, G.M. (1948). De vorming van rubber bij *Hevea brasiliensis*. Archf.Rubbercult. 26, 121-180.

- DE JONGE, P. (1961). Intensive tapping of mature rubber. Proc.Natur.Rubber Res.Conf., 1960 pp.211-223.
- DE JONGE, P. (1969). Influence of depth of tapping cut on growth and yield. J.Rubber Res.Inst.Malaya. 21, 348-352.
- DICKENSON, P.B. (1965). The ultrastructure of the latex vessels of *Hevea brasiliensis*. In "The Proceedings of the Natural Rubber Producers Research Association Jubilee Conference, Cambridge, 1964". (L.Mullins,ed.), pp. 52-56. Maclaren, London.
- DICKENSON, P.B. (1969). Electron microscopical studies of latex vessels of *Hevea brasiliensis*. J.Rubber Res. Inst.Malaya. 21, 543-558.
- DIJKMAN, M.L. (1951). "Hevea: Thirty Years of Research in the Far East". Univ. of Miami Press, Coral Gables, Florida.
- ESAU, K. (1965). "Plant Anatomy". Wiley, New York.
- FAIRBAIN, J.W. and KAPOOR, L.D. (1960). The laticiferous vessels of *Papaver somniferum* L. Planta Med., 8,49-61.
- FAWCET, C.H.; WAIN, R.L. and WIGHTMAN, F. (1955). Studies on plant growth regulating substances.VIII.The growth-promoting activity of certain aryloxy and arylthio-alkane-carboxylic acids.Ann.Appl.Biol., 43, 342-354.

- FERNANDO, D.M. and TAMBIAH, M.S. (1970a). A study of the significance of latex in *Hevea* species. Rubber Res. Inst. Ceylon, Quart. J., 46, 69-77.
- FERNANDO, D.M. and TAMBIAH, M.S. (1970b). Sieve tube diameters and yields in *Hevea* spp. A preliminary study. Rubber Res. Inst. Ceylon, Quart. J. 46, 89-92.
- FERRAND, M. (1941). Nouvelle méthode permettant la détermination de la concentration du latex in situ, chez les plantes à laticifères et en particulier chez *Hevea brasiliensis*. Acta Biol. Belg., 1, 193-197.
- FREY-WYSSLING, A. (1952). Latex flow. In "Deformation and Flow in Biological Systems" (A. Frey-Wyssling, ed.), pp. 322-349. North-Holland Publ. Amsterdam.
- GOMEZ, J.B. (1966). Electron microscopic studies on the development of latex vessels in *Hevea brasiliensis* Muell-Arg. Ph.D. Thesis. University of Leeds.
- GOMEZ, J.B. and CHEN, K.T. (1967). Alignment of anatomical elements. J. Rubber Res. Inst. Malaya. 20, 91-99.
- GOMEZ, J.B. and SOUTHORN, W.A. (1969). Studies in luteoid membrane ultrastructure. J. Rubber Res. Inst. Malaya. 21, 513-522.

- GOMEZ, J.B.; NARAYANAN, R. and CHEN, K.T. (1972). Some structural factors affecting the productivity of *Hevea brasiliensis*. I. Quantitative determination of the laticiferous tissue. J.Rubber Res.Inst.Malaya, 23, 193-203.
- GOODING, E.G.B. (1952a). Studies on the physiology of latex. II. Latex flow on tapping *Hevea brasiliensis*: Associated changes in trunk diameter and latex concentration. New Phytol., 51, 11-29.
- GOODING, E.G.B. (1952b). Studies on the physiology of latex. III. Effects various factors on the concentration of latex of *Hevea brasiliensis*. New Phytol., 51, 139-153.
- HABERLANDT, G. (1914). "Physiological Plant Anatomy" (M. Drummond, transl.), 3rd ed. Macmillan, New York.
- HOMANS, L.N.S.; VAN DALFSEN, J.W. and VAN GILS, G.E. (1948). Complexity of fresh *Hevea* latex. Nature (London). 161, 177-178.
- JACOB, J.L. (1970). Particularités de la glycolyse et de sa régulation au sein du latex d'*Hevea brasiliensis*. Physiol.Veg., 8, 395-411..
- KARLING, J.S. (1934). Dendrograph studies of *Achras zapota* in relation to the optimum conditions for tapping. Amer.J.Bot., 21, 161-193.

- KISSER, J. (1958). Die ausscheidung von "atherischen Ölen und Harzen. In "Handbuch der Pflanzephysiologie" (W. Ruhland, ed.), Vol. 10, pp. 91-131. Springer-Verlag, Berlin and New York.
- KROTKOV, G. (1945). A review of the literature on *Taraxacum koksagkyz*. Bot.Rev., 11, 417-461.
- LIM, C.M.; SOUTHORN, W.A.; GOMEZ, J.B. and YIP, E. (1969). Electrophysiological phenomena in *Hevea brasiliensis*. J.Rubber Res.Inst.Malaya. 21, 524-542.
- LUSTINEC, J. and RESING, W.L. (1965). Méthods pour la délimitation de l'aire drainée a l'aide des micro-saignés et des radioisotopes. Rev.Gen.Caout.Plast., 42, 1161-1165.
- LUSTINEC, J.; CHAI, K.C. and RESING, W.L. (1966). L'aire drainée chez les jeunes arbres de l'*Hevea brasiliensis*. Rev.Gen.Caout.Plast., 43, 1343-1354.
- LUSTINEC, J.; LANGLOIS, S.; RESING, W.L. and CHAI, K. C. (1967). La stimulation de l'*Hevea* par les acides chlorophénoxyacétiques et son influence sur l'aire drainée. Rev.Gen.Caout.Plast., 44, 635-641.
- LUSTINEC, J.; SIMMER, J. and RESING, W.L. (1969). Trunk contraction of *Hevea*. Biol.Plant., 11, 236-244.

- LYNEN, F. (1969). Biochemical problems of rubber synthesis. J.Rubber Res.Inst.Malaya. 21, 389-406.
- MCDUGAL, D.T. (1924). Growth in trees and massive organs of plants. Carnegie Inst.Wash.,Publ. 350.
- MCMULLEN, A.I. (1962). Particulate ribonucleo-protein components of *Hevea brasiliensis* latex. Biochem.J., 85, 491-495.
- MAHLBERG, P.G. (1959). Karyokinesis in the non-articulated laticifers of *Nerium oleander* L. Phytomorphology, 9, 110-118.
- MAHLBERG, P.G. (1973). Scanning electron microscopy of starch grains from latex of *Euphorbia terracina* and *E. tirucalli*. Planta. 110. 770-80.
- MATILE, P.; JANS, B. and RICKENBACKER, R. (1970). Vacuoles of *Chelidonium* latex: Lysosomal property and accumulation of alkaloids. Biochem.Physiol.Pflanzen. 161, 447-458.
- MILFORD, G.F.J.; PAARDEKOOPER, E.C. and HO, C.Y. (1969). Latex vessel plugging; its importance to yield and clonal behaviour. J.Rubber Res.Inst.Malaya. 21, 274-282.

- MOIR, G.F.J. and TATA, S.J. (1960). The protein of *Hevea brasiliensis* latex. III. The soluble proteins of "botton fraction". J.Rubber Res.Inst.Malaya, 16, 155-165.
- NARAYANAN, R.; GOMEZ, J.B. and CHEN, K.T. (1973). Some structural factors affecting the productivity of *Hevea brasiliensis* II. Correlation studies between structural factors and yield. J.Rubber Res.Inst. Malaya, 23, 285-297.
- NINANE, F. (1967a). Relations entre les facteurs écologiques et les variations journalières dans la physiologie et les rendements de l'*Hevea brasiliensis*. Possibilités d'applications pratiques. Opusc. Techq., n° 12/67.
- NINANE, F. (1967b). Evapotranspiration réelle et croissance de jeunes hévéas soumis à différentes humidités du sol. Rev.Gen.Caout.Plant., 44, 207-212.
- NINANE, F. and DAVID, R. (1971). Problèmes relatifs aux fonctions mathématiques de l'écoulement du latex chez l'*Hevea brasiliensis*. Rev.Gen.Caout.Plant., 48, 285-289.
- OSBORNE, D.J. and SARGENT, J.A. (1974). A model for the mechanism of stimulation of latex flow in *Hevea brasiliensis* by ethylene. Ann.Appl.Biol., 78, 83-88.

- PAARDEKOOPEER, E.C. and SAMOSORN, S. (1969). Clonal variation in latex flow patterns. J.Rubber Res.Inst. Malaya. 21, 264-273.
- PAARDEKOOPEER, E.C. and SOOKMARK, S. (1969). Diurnal variation in latex yield. J.Rubber Res.Inst.Malaya., 21, 341-347.
- PAKIANATHAN, S.W. (1967). Determination of osmolarity in small latex samples by vapour pressure osmometer. J.Rubber Res.Inst.Malaya. 20, 23-26.
- PAKIANATHAN, S.W. and MILFORD, G.F.J. (1973). Changes in the botton fraction contents of latex during flow in *Hevea brasiliensis*. J.Rubber Res.Inst.Malaya. 23, 391-400.
- PAKIANATHAN, S.W.; BOATMAN, S.G. and TAYSUM, D.H. (1966). Particle aggregation following dilution of *Hevea* latex: A possible mechanism for the closure of latex vessels after tapping. J.Rubber Res.Inst.Malaya. 19, 259-271.
- PARKIN, J. (1900). Observation on latex and its functions. Ann.Bot.(London). 14, 193-214.
- PRATT, H.K. and GOESCHL, J.D. (1969). Physiological roles of ethylene in plants. Annu.Rev.Plant Physiol., 20, 541-584.

- PUDDY, C.A. and WARRIAR, S.M. (1961). Yield stimulation of *Hevea brasiliensis* by 2-4-dichlorophenoxyacetic acid. Proc.Natur.Rubber Res.Conf., 1960 pp. 194-210.
- PUJARNISCLE, S. (1968). Caractère lysosomal des lutoïdes du latex d'*Hevea brasiliensis* Muell.Arg.Physiol.Veg., 6, 27-46.
- PUJARNISCLE, S. (1969). Etude de quelques factures intervenant sur la perméabilité et la stabilité de la membrane des lutoïdes du latex d'*Hevea brasiliensis*. Physiol.Veg., 7, 391-403.
- PUJARNISCHE, S. (1970). Etude biochimique des lutoïdes du latex d'*Hevea brasiliensis* différence et analogie avec les lysosomes. Rev.Gen.Caout.Plast., 47, 175-178.
- PUJARNISCHE, S. and RIBAILLIER, D. (1970). Du rôle des lutoïdes dans l'écoulement du latex chez l'*Hevea brasiliensis*. I. Étude de l'évolution des hydrolases lutoïdiques et de quelques propriétés du latex lors de la mise en saignées d'arbres vierges. Rev.Gen.Caout.Plast., 47, 1001-1003.
- PUJARNISCLE, S.; RIBAILLIER, D. and D'AUZAC, J. (1970). Du rôle des lutoïdes dans l'écoulement du latex chez l'*Hevea brasiliensis*. II. Evolution des hydrolases lutoïdiques et de quelques propriétés du latex au cours de la saignée. Rev.Gen.Caout.Plast., 47, 1317-1321

- PYBUS, M.B.; SMITH, M.S.; WAIN, R.L. and WIGHTMAN, F. (1959). Studies on plant growth-regulating substances XIII. Chloro and methylphenoxyacetic and benzoic acids. Ann.Appl.Biol., 47, 173-181.
- PYKE, E.E. (1941). Trunk diameter of trees of *Hevea brasiliensis*. Experiments with a new dendrometer. Nature (London). 148, 51-52.
- RANDS, R.D. (1921). Brown Bast disease of plantation rubber, its cause and prevention. Archf.Rubbercult. Ned-Indië. 5, 233-271
- RIBAILLIER, D. (1968). Action in vitro de certains ions minéraux et composés organiques sur la stabilité des lutoïdes du latex d'*Hevea*. Rev.Gen.Caout.Plast., 45, 1395-1398.
- RIBAILLIER, D. (1970). Importance des lutoïdes dans l'écoulement du latex: Action de la stimulation. Rev.Gen.Caout.Plast., 47, 305-310.
- RIBAILLIER, D. (1971). Étude de la variation saisonnière de quelques propriétés du latex d'*Hevea brasiliensis*. Rev.Gen.Caout.Plast., 48, 1091-1093.
- RIBAILLIER, D. (1972). Quelques aspects du rôle des lutoïdes dans la physiologie et l'écoulement du latex d'*Hevea brasiliensis* (Kanth) Muell., Arg.Action de produits liberant de l'éthylène.Ph.D. Thesis, Abidjan

University, Ivory Coast; Hort.Abstr., 43, 9216.

RIBAILLIER, D. and d'AUZAC, J. (1970). Nouvelles perspectives de stimulation hormonale de la production chez l'*Hevea brasiliensis*. Rev.Gen.Caout.Plast., 47, 433-439.

RIBAILLIER, D.; JACOB, J.L. and d'AUZAC, J. (1971). Sur certains caractères vacuolaires des lutoïdes du latex d'*Hevea Brasiliensis*. Muell. Arg. Physiol .Veg. 9, 423-437.

RICHES, J.P. and GOODING, E.G.B. (1952). Studies in the physiology of latex. I. Latex flow on tapping-theoretical considerations. New Physiol., 51, 1-10.

RIES, H.W. and MEYERS, B.L. (1968). Flocculation mechanism: Charge neutralization and bridging. Science, 160, 1449-1450.

RUBBER RESEARCH INSTITUTE OF MALAYA. (1962). Annual Report, Effect of Tapping on Growth. pp. 60-61. Rubber Res.Inst., Malaya.

RUBBER RESEARCH INSTITUTE OF MALAYA. (1972). Annual Report, Field Investigations on Latex Flow and Stimulation. pp. 80-81. Rubber Res.Inst., Malaya.

RUINEN, J. (1950). Microscopy of the lutoïds in *Hevea* latex. Ann. Bogor., I, 27-45.

- RUTHERFORD, P.P. and BARD, D.R. (1971). Water uptake and invertase and hydrolase activities induced in chicory root disks by treatment with various plant growth regulators. Phytochemistry, 10, 1635-1638.
- SCHOLANDER, P.F.; HAMMEL, H.T.; BRADSTREET, E.D. and HEMMINGSEN, E.A. (1965). Sap pressure in vascular plants. Science, 148, 339-346.
- SCHWEIZER, J. (1949). *Hevea latex* as a biological substance. Archf. Rubbercult., 26, 345-397.
- SEN, D.N. and CHAWAN, D.D. (1972). Leafless *Euphorbias* on Rajasthan rocks. IV. Water relations of seedlings and adult plants. Vegetatio, Haag, 24, 193-214.
- SHELDRAKE, A.R. (1969). Cellulase in latex and its possible significance in cell differentiation. Planta, 89, 82-84.
- SLATYER, R.O. (1967). "Plant-Water Relationships". Academic Press. New York.
- SOUTHORN, W.A. (1964). A complex sub-cellular component of widespread occurrence in plant latices. J.Exp.Bot. 15, 616-621.
- SOUTHORN, W.A. (1967). Local changes in bark dimensions of *Hevea brasiliensis* very close to tapping cut. J. Rubber Res.Inst.Malaya., 20, 36-43.

- SOUTHORN, W.A. (1968a). Latex flow studies. I. Electron microscopy of *Hevea brasiliensis* in the region of the tapping cut. J.Rubber Res.Inst.Malaya. 20, 176-186.
- SOUTHORN, W.A. (1968b). Latex flow studies. IV Thixotropy due to lutoids in fresh latex demonstrated by a microviscometer of new design. J.Rubber Res.Ins. Malaya. 20, 226-235.
- SOUTHORN, W.A. (1969). Physiology of *Hevea* (latex flow). J.Rubber Res.Inst.Malaya. 21, 494-512.
- SOUTHORN, W.A. and EDWIN, E.E. (1968). Latex flow studies. II. Influence of lutoids on the stability and flow of *Hevea* latex. J.Rubber Res.Inst.Malaya. 20, 187-200.
- SOUTHORN, W.A. and GOMEZ, J.B. (1970). Latex flow studies. VII. Influence of length of tapping cut on latex pattern. J.Rubber Res.Inst.Malaya. 23, 15-22.
- SOUTHORN, W.A. and YIP, E. (1968). Latex flow studies. III. Electrostatic considerations in the colloidal stability of fresh *Hevea* latex. J.Rubber Res.Inst. Malaya. 20, 201-215.
- SPENCE, D. and MCCALLUM, W.J. (1935). The function of rubber hydrocarbons in the living plant. Trans.Inst. Rubber Ind., 11, 119-134.

- SPENCER, H.J. (1939a). The effect of puncturing individual latex tubes of *Euphorbia wulfenii*. Ann.Bot., (London). (N.S.) 3, 227-229.
- SPENCER, H.J. (1939b). On the nature of the blocking of the laticiferous system at the leaf base of *Hevea brasiliensis*. Ann.Bot. (London). (N.S.) 3, 231-235.
- TAMMES, P.M.L.; VONK, C.R. and VAN DIE, J. (1969). Studies on phloem exudation from *Yucca flaccida* Haw. VII. The effect of cooling on exudation. Acta Bot.Neer., 18, 224-229.
- TAMMES, P.M.L.; VAN DIE, J. and IE, T.S. (1971). Studies on phloem exudation from *Yucca flaccida* Haw. VIII. Fluid mechanism and exudation. Acta Bot.Neer. 20, 245-252.
- TATA, S.J. and YIP, E. (1968). A protein fraction from B-serum with strong destabilizing activity on latex. Res.Arch.Rubber Res.Inst.Malaya, Doc. 59.
- TAYSUM, D.H. (1961a). Effect of ethylene oxide on the tapping of *Hevea brasiliensis*. Nature (London). 191, 1319-1320.
- TAYSUM, D.H. (1961b). Yield increases by the treatment of *Hevea brasiliensis* with antibiotics. Proc.Natur. Rubber Res.Conf., 1960 pp.224-240.

- TEMPLETON, J.K. (1969). Partition of assimilates. J. Rubber Res.Inst.Malaya. 21, 259-263.
- TRAUB, H.P. (1946). Concerning the functions of rubber hydrocarbon (caoutchouc) in the guayule plant, *Parthenium argentatum* A. Gray. Plant Physiol., 21, 425-444.
- TUPY, J. (1969a). Stimulatory effects of 2-4-dichlorophenoxyacetic acid and 1-NAA on sucrose level, invertase activity and sucrose utilization in the latex of *Hevea brasiliensis*. Planta. 88, 144-153.
- TUPY, J. (1969b). Nucleic acids in latex and the production of rubber in *Hevea brasiliensis*. J.Rubber Res.Inst.Malaya. 21, 468-476.
- TUPY, J. (1973a). The level and distribution pattern of latex sucrose along the trunk of *Hevea brasiliensis*. Physiol.Veg., 11, 1-11.
- TUPY, J. (1973b). The sucrose mobilizing effect of auxins in *Hevea brasiliensis*. Physiol.Veg., 11, 13-23.
- TUPY, J. (1973c). The activity of latex invertase and latex production in *Hevea brasiliensis*. Physiol.Veg., 11, 633-641.

- TUPY, J. (1973d). Influence de la stimulation hormonale de la production sur la teneur en saccharose du latex d'*Hevea brasiliensis*. Rev.Gen.Caout.Plast., 50, 311-314.
- TUPY, J. (1973e). The regulation of invertase activity in the latex of *Hevea brasiliensis*. Muell. Arg. J. Exp.Bot., 24, 516-524.
- TUPY, J. and RESING, W.L. (1969). Substrate and metabolism of carbon dioxide formation in *Hevea* latex in vitro. J.Rubber Res.Inst. Malaya. 21, 456-467.
- VAN DIE, J. (1955). A comparative study of the particle fractions from Apocynaceae latices. Ann.Bogor., 2, 1-124.
- VAN GILS, G.E. (1951). The contribution of the yellow fraction to the viscosity of latex. J.Rubber Res. Inst.Malaya. 13, 131-132.
- VERHAAR, G. (1956). The structure of *Hevea* latex and its viscosity, Rubber Chem.Technol., 29, 1484-1487.
- WAIDYANATHA, U.P. de S. and PATHIRATNE, L.S.S.(1971). Studies on latex flow patterns and plugging indices of clones. Rubber Res.Inst.Ceylon.Quart.J. 48, 47-55.

- WHITTENBERGER, R.T.; BRICE, B.A. and COPLEY, M.J. (1945). Distribution of rubber in *Cryptostegia* as a factor in its recovery. India Rubber World. 112, 319-323.
- WIERSUM, L.K. (1958). Quelques aspects physiologiques de l'étude du latex. Rev.Gen.Caout. 35, 276-280.
- WOO, C.H. and EDWIN, E.E. (1970). Relationship between latex yield of *Hevea* and rubber biosynthesis in vitro. J.Rubber Res.Inst.Malaya. 23, 68-73.
- WYCHERLEY, P.R., (1963). Variation in the performance of *Hevea* in Malaya. J.Trop. Geogr., 17, 143-171.
- WYCHERLEY, P.R. (1969). Breeding of *Hevea*. J.Rubber Res. Inst.Malaya. 21, 38-55.
- YIP, E. and SOUTHORN, W.A. (1968). Latex flow studies. VI. Effects of high pressure gradients on flow of fresh *Hevea* latex in narrow bore capillaries. J.Rubber Res.Inst.Malaya. 20, 248-256.
- YIP, E. and SOUTHORN, W.A. (1973). Rheology of fresh latex from *Hevea* collected over successive intervals from tapping. J.Rubber Res.Inst.Malaya. 23, 277-284.



Impresso por
R. VIEIRA GRÁFICA E EDITORA LTDA.
Rua do Açúcar, 244 - Tel. (0192) 41-5813
Campinas - SP - CEP 13.100

FUNDAÇÃO CARGILL
Rua Tiradentes, 460
13 100 CAMPINAS, SP