**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**

**Florescimento de gemas axilares em abacateiros não irrigados cultivados
em clima subtropical**

Mariana Freire Alberti

Dissertação apresentada para obtenção do título de Mestra
em Ciências. Área de concentração: Fitotecnia

**Piracicaba
2018**

Mariana Freire Alberti
Engenheira Agrônoma

Florescimento de gemas axilares em abacateiros não irrigados cultivados em clima subtropical

Orientadora:
Profa. Dra. **SIMONE RODRIGUES DA SILVA**

Dissertação apresentada para obtenção do título de Mestra
em Ciências. Área de concentração: Fitotecnia

Piracicaba
2018

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA – DIBD/ESALQ/USP

Alberti, Mariana Freire

Florescimento de gemas axilares em abacateiros não irrigados
cultivados em clima subtropical / Mariana Freire Alberti. - - Piracicaba, 2018.
97 p.

Dissertação (Mestrado) - - USP / Escola Superior de Agricultura "Luiz de
Queiroz".

1. *Persea americana* Mill 2. Fluxos de crescimento 3. Floração 4.
Diferenciação floral I. Título

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus pelo dom da vida, por todas as bênçãos e dons que confere a cada ser humano e, pelos quais, nos capacita a fazermos a diferença por onde passamos.

À minha família, meus pais Osvaldo e Neusa, e minha irmã Juliana, por serem alicerce fundamental e necessário diante de todas as situações vividas, pelo apoio e conforto nos momentos difíceis, e principalmente por serem fonte de um amor incondicional, sem o qual com certeza o caminho não seria tão feliz. Sou muito grata por toda paciência, apoio e incentivo que recebi de vocês!

À minha orientadora, Profa. Dra. Simone Rodrigues da Silva, pelas diversas oportunidades profissionais, por ter acompanhado e permitido meu crescimento desde os anos da graduação até o mestrado, e principalmente, agradeço pela amizade, por todos os momentos de convivência, pelos preciosos ensinamentos e por ser um exemplo de profissional.

Aos colegas da graduação Alexander e Raquel, e pós-graduação Bruna, Edypol, Guilherme, Isabela, Kimário, Lígia e Mariana, os quais compartilharam os momentos de alegria e trabalho e que, com sua amizade, com certeza deixaram os momentos exaustivos mais amenos. Agradeço, em especial, à pesquisadora Dra. Tatiana Eugenia Cantuárias-Aviles, por estar presente e nos auxiliando desde o primeiro momento da pesquisa, pelas conversas, conselhos e aprendizados.

Ao Prof. Dr. Marcílio de Almeida por ter permitido a realização das análises no Laboratório de Biologia e Morfogênese de Plantas da ESALQ/USP, à toda família Morfogênese por terem me acolhido e acompanhado meu trabalho mesmo na sala ao lado! Os longos dias de análises não seriam os mesmos sem suas histórias, risadas e convivência! Muito obrigada!

Em especial à Dra. Erika Mendes Graner, a qual não poupou esforços para ajudar no desenvolvimento das análises laboratoriais e sempre esteve prontamente disponível quando necessário. Obrigada Errrika, por sua amizade e doação!

Ao Ministério Universidades Renovadas (MUR), principalmente ao MUR-Piracicaba, por ter me acolhido com tanto carinho, por todos os abraços, consolos nos momentos em que as pedras no caminho apareceram, por terem mostrado que podemos unir “Fé e Razão” e, principalmente, pelas amizades formadas que guardarei com muito amor dentro do coração. Vocês fizeram toda a diferença nesse momento de minha vida!

Aos proprietários da Fazenda Santa Cecília e ao Sr. André, engenheiro agrônomo da fazenda, por sempre estar disponível e acompanhando o andamento da pesquisa.

À todos os docentes e funcionários da Escola Superior de Agricultura ‘Luiz de Queiroz’, Universidade de São Paulo, por terem sido figuras fundamentais na minha formação profissional e pessoal. Agradeço em especial à Luciane, por sempre estar disponível para esclarecer todas as dúvidas burocráticas no decorrer do mestrado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), por prover os recursos necessários para a minha permanência em Piracicaba/SP e realização da pesquisa de mestrado.

Muito obrigada à cada um que, de maneira especial, participou dessa importante etapa!

EPÍGRAFE

“¹Para tudo há um tempo, para cada coisa há um momento debaixo dos céus:

²tempo para nascer, e tempo para morrer;

tempo para plantar, e tempo parar colher;

³ tempo para matar, e tempo para sarar;

tempo de demolir, e tempo para construir;

⁴ tempo para chorar, e tempo para rir;

tempo de lamentar, e tempo de dançar;

⁵ tempo de atirar pedras, e tempo de ajuntá-las;

tempo de abraçar, e tempo de se separar;

⁶ tempo de procurar, e tempo de perder;

tempo de guardar, e tempo de esbanjar;

⁷ tempo de rasgar, e tempo de costurar;

tempo para calar, e tempo para falar;

⁸ tempo para amar, e tempo de odiar;

tempo para a guerra, e tempo para paz.

⁹ Que proveito tira o homem de sua obra?

¹⁰ Eu vi o trabalho que Deus impôs aos homens:

¹¹ todas as coisas que Deus fez são boas, a seu tempo. Ele pôs, além disso, no seu coração, a duração inteira, sem que ninguém possa compreender a obra divina de um extremo ao outro.

¹² Assim eu concluí que nada é melhor para o homem do que alegrar-se e procurar o bem estar durante a sua vida;

¹³ e que comer, beber e gozar do fruto de seu trabalho é um dom de Deus. ”.

(Eclesiastes 3, 1-13).

SUMÁRIO

RESUMO	7
ABSTRACT	8
LISTA DE FIGURAS.....	9
LISTA DE TABELAS.....	10
1. INTRODUÇÃO	11
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	13
2.1. ASPECTOS BOTÂNICOS E MORFOLÓGICOS DO ABACATEIRO.....	13
2.1.1. Centro de origem e morfologia.....	13
2.1.2. Exigências edafoclimáticas	13
2.1.3. Morfologia, desenvolvimento vegetativo e reprodutivo.....	16
2.1.4. Fluxos de crescimento	17
2.1.5. Comportamento floral e biologia reprodutiva do abacateiro	18
2.2. ASPECTOS HISTOLÓGICOS E HISTOQUÍMICOS ENVOLVIDOS NO DESENVOLVIMENTO E FLORESCIMENTO VEGETAL.....	22
2.2.1. Tecido meristemático.....	22
2.2.2. Substâncias Ergásticas	26
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	29
3.1. LOCAL DO ESTUDO E CONDIÇÕES DE CULTIVO	29
3.2. DESENVOLVIMENTO VEGETATIVO E FLORESCIMENTO EM CAMPO	29
3.3. ANÁLISES HISTOLÓGICA E HISTOQUÍMICA	31
3.4. ANÁLISE ESTATÍSTICA	32
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	35
4.1. CONDIÇÕES METEOROLÓGICAS E DE UMIDADE DO SOLO	35
4.2. DESENVOLVIMENTO VEGETATIVO E REPRODUTIVO EM CAMPO	39
4.2.1. Influência dos fluxos de crescimento vegetativo – comparação entre as cultivares.....	39
4.2.2. Influência dos fluxos de crescimento vegetativo – comparação entre os fluxos dentro da mesma cultivar	41
4.2.3. Época de florescimento.....	43
4.2.4. Nível de desenvolvimento das inflorescências	45
4.3. ANATOMIA DE GEMAS AXILARES DE ABACATEIRO	47
4.3.1. Diferenciação floral do meristema apical caulinar.....	47
4.3.2. Análise histológica e histoquímica de gemas axilares	52
4.3.2.1. Cultivar Geada.....	56
4.3.2.2. Cultivar Fortuna.....	61
4.3.2.3. Cultivar Quintal	65
4.3.2.4. Cultivar Margarida.....	69
4.3.2.5. Cultivar Hass	73
5. CONCLUSÕES	79
REFERÊNCIAS.....	81
ANEXO	97

RESUMO

Florescimento de gemas axilares em abacateiros não irrigados cultivados em clima subtropical

O abacateiro (*Persea americana* Mill.) possui desenvolvimento organizado em fluxos de crescimento e florescimento em panículas, provenientes principalmente de gemas terminais, podendo ocorrer em menor intensidade a partir de gemas axilares. Dessa forma, o presente estudo teve como objetivo avaliar a capacidade de florescimento e a presença de substâncias ergásticas nas células de gemas axilares, bem como determinar a contribuição dos fluxos de crescimento de primavera e verão para a composição floral dos abacateiros ‘Geada’, ‘Fortuna’, Quintal’, ‘Margarida’ e ‘Hass’, localizados no sudoeste do Estado de São Paulo, Brasil. Adotou-se o delineamento experimental inteiramente casualizado e por meio da contagem do número de brotações e inflorescências, o acompanhamento do desenvolvimento vegetativo e reprodutivo foi feito em 40 ramos do fluxo de primavera e 40 ramos do fluxo de verão, distribuídos em cinco plantas por cultivar, no período de março a agosto/2016. A capacidade de florescimento de gemas axilares foi avaliada em estruturas coletadas mensalmente entre março e julho de 2016 nos ramos dos fluxos de primavera e verão, sendo as alterações anatômicas do meristema e a presença de substâncias ergásticas (amido, proteínas totais, compostos fenólicos e polissacarídeos) monitoradas a partir de testes histológicos e histoquímicos. Para as análises histológicas, as amostras vegetais foram desidratadas em série gradual de álcoois, emblocados em historesina e coradas em coloração dupla com reagente ácido periódico de Schiff e Naftol Blue Black. O florescimento de todas as cultivares ocorreu no mês de agosto/2016 e a formação de inflorescências foi predominante em ramos provenientes do fluxo de verão para todas as cultivares. Os resultados evidenciam a capacidade de florescimento de gemas axilares dos abacateiros, as quais são anatomicamente idênticas às gemas terminais e apresentaram início do comprometimento com o florescimento, caracterizada pelo aparecimento dos eixos secundários da inflorescência, dois meses antes (entre maio e julho) da época de floração (agosto/setembro).

Palavras-chave: *Persea americana* Mill.; Fluxos de crescimento; Floração; Meristema; Diferenciação floral; Substância ergástica

ABSTRACT

Flowering of axillary buds in non-irrigated avocados grown under subtropical climate

Avocado trees (*Persea americana* Mill.) has an organized development in fluxes of growth and flowering in panicles, mainly coming from terminal buds, and may occur in less intensity from axillary buds. Thus, the present study had as objective the evaluation of the flowering potential and presence of ergastic substances in axillary buds, as well as to determine the contribution of the spring and summer fluxes growth to the floral composition of the avocado trees 'Géada', 'Fortuna', Quintal', 'Margarida' and 'Hass', located in the southwest of São Paulo State, Brazil. The experimental design was completely randomized and the vegetative and reproductive development was monitored in 40 branches of the spring flux and 40 branches of the summer flux by counting the number of shoots and inflorescences, distributed in five plants per cultivar, in the period from March to August / 2016. The flowering capacity of axillary buds was evaluated in monthly collected structures between March and July of 2016 in the branches of spring and summer fluxes, being the anatomical alterations of the meristem and the presence of ergastic substances (starch, total proteins, phenolic compounds and polysaccharides) monitored from histological and histochemical analyses. For the histological analyzes, the plant samples were dehydrated in a gradual series of alcohols, placed in historesin and stained in double staining with periodic acid reagents of Schiff and Naftol Blue Black. The flowering of all cultivars occurred in August / 2016 and inflorescence formation was more significant in branches from the summer flow for all cultivars. The results showed the flowering ability of axillary buds of the avocado trees, which are anatomically identical to the terminal buds and showed the beginning of the flowering, characterized by the appearance of the secondary axes of the inflorescence two months before (between May and July) of flowering (August / September).

Keywords: *Persea americana* Mill.; Growth fluxes; Flowering; Meristem; Floral differentiation; Ergastic substance

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Médias mensais das precipitações (mm) e temperaturas (°C) mínima, média, máxima (A) e número médio mensal de horas de luz (B) no período de outubro/2015 a dezembro/2016 na Fazenda Santa Cecília, Bernardino de Campos, SP. Dados registrados na estação meteorológica de Ourinhos/SP e estação automatizada, instalada na Fazenda Santa Cecília. Fonte: Figura elaborada pela autora.	36
Figura 2. Médias mensais de umidade do solo nos pomares de abacateiro ‘Geada’, ‘Fortuna’, ‘Quintal’, ‘Margarida’ e ‘Hass’ no período de março/2016 a setembro/2016 na Fazenda Santa Cecília, Bernardino de Campos, SP. Barras seguidas da mesma letra são iguais entre si pelo teste de Tukey ao nível de 5% de significância. Fonte: Figura elaborada pela autora.	38
Figura 3. Número total de inflorescências em cada estágio de desenvolvimento floral (Tabela 1), nos ramos dos fluxos de primavera e verão das cultivares de abacateiros ‘Geada’, ‘Fortuna’, ‘Quintal’, ‘Margarida’ e ‘Hass’, contabilizado em agosto de 2016 na Fazenda Santa Cecília, Bernardino de Campos, SP. Fonte: Figura elaborada pela autora.	46
Figura 4. Fotomicrografias de secções longitudinais de gema axilar das cultivares de abacateiro Hass (A, B e C), coletadas no mês de junho de 2016 em ramos formados durante o fluxo de primavera, e Margarida coletadas nos meses de junho (D, E e F) e julho de 2016 (G, H e I) em ramos de fluxo de verão.	48
Figura 5. Fotomicrografias de secções longitudinais do ápice (A, D, G, J e M), região distal (B, E, H, K e N) e mediana (C, F, I, L e O) de gemas axilares da cultivar Geada, coletadas entre março e julho de 2016 em ramos formados durante o fluxo de primavera.	58
Figura 6. Fotomicrografias de secções longitudinais do ápice (A, D, G, J e M), região distal (B, E, H, K e N) e mediana (C, F, I, L e O) de gemas axilares da cultivar Geada, coletadas entre março e julho de 2016 em ramos formados durante o fluxo de verão.	59
Figura 7. Fotomicrografias de secções longitudinais do ápice (A, D, G, J e M), região distal (B, E, H, K e N) e mediana (C, F, I, L e O) de gemas axilares da cultivar Fortuna, coletadas entre março e julho de 2016 em ramos formados durante o fluxo de primavera.	62
Figura 8. Fotomicrografias de secções longitudinais do ápice (A, D, G, J e M), a região distal (B, E, H, K e N) e mediana (C, F, I, L e O) de gemas axilares da cultivar Fortuna, coletadas entre março e julho de 2016 em ramos formados durante o fluxo de verão.	63
Figura 9. Fotomicrografias de secções longitudinais do ápice (A, D, G, J e M), região distal (B, E, H, K e N) e mediana (C, F, I, L e O) de gemas axilares da cultivar Quintal, coletadas entre março e julho de 2016 em ramos formados durante o fluxo de primavera.	66
Figura 10. Fotomicrografias de secções longitudinais do ápice (A, D, G, J e M), região distal (B, E, H, K e N) e mediana (C, F, I, L e O) de gemas axilares da cultivar Quintal, coletadas entre março e julho de 2016 em ramos formados durante o fluxo de verão.	67
Figura 11. Fotomicrografias de secções longitudinais do ápice (A, D, G, J e M), região distal (B, E, H, K e N) e mediana (C, F, I, L e O) de gemas axilares da cultivar Margarida, coletadas entre março e julho de 2016 em ramos formados durante o fluxo de primavera.	70
Figura 12. Fotomicrografias de secções longitudinais do ápice (A, D, G, J e M), região distal (B, E, H, K e N) e mediana (C, F, I, L e O) de gemas axilares da cultivar Margarida, coletadas entre março e julho de 2016 em ramos formados durante o fluxo de verão.	71
Figura 13. Fotomicrografias de secções longitudinais do ápice (A, D, G, J e M), região distal (B, E, H, K e N) e mediana (C, F, I, L e O) de gemas axilares da cultivar Hass, coletadas entre março e julho de 2016 em ramos formados durante o fluxo de primavera.	74
Figura 14. Fotomicrografias de secções longitudinais do ápice (A, D, G, J e M), região distal (B, E, H, K e N) e mediana (C, F, I, L e O) de gemas axilares da cultivar Hass, coletadas entre março e julho de 2016 em ramos formados durante o fluxo de verão.	75

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Escala visual dos estádios de desenvolvimento do florescimento em abacateiros	30
Tabela 2. Comparação entre as cinco cultivares de abacateiro em relação ao número médio de brotos (BROT), porcentagem de ramos vegetativos (RV), porcentagem de ramos com inflorescência na gema terminal (RF), número médio de inflorescências (INFLOR) e número médio de frutos (fts) em ramos do fluxo de primavera (P) e de verão (V). Fazenda Santa Cecília, Bernardino de Campos, SP, agosto/2016	39
Tabela 3. Desempenho dos ramos de primavera (P) e de verão (V) nas cultivares de abacateiros. ‘Geada’, ‘Fortuna’, ‘Quintal’, ‘Margarida’ e ‘Hass’ em relação ao número médio de brotos (BROT), porcentagem de ramos vegetativos (RV), porcentagem de ramos com inflorescência na gema terminal (RF), número médio de inflorescências (INFLOR) e número médio de frutos (FTS). Fazenda Santa Cecília, Bernardino de Campos, SP, agosto/2016 ..	41
Tabela 4. Presença (+) e ausência (-) de polissacarídeos na parede celular (PPC) e elevada relação núcleo/citoplasmática (N/C) na região distal (DI) e região mediana (ME) das gemas coletadas nos ramos dos fluxos de primavera e verão, entre os meses de março a julho de 2016, nas cultivares Hass (H), Fortuna (F), Quintal (Q), Geada (G) e Margarida (M)	53
Tabela 5. Presença média de substâncias ergásticas na região distal (DI) e mediana (ME) de gemas provenientes de ramos dos fluxos de primavera e verão da cultivar Geada, coletados nos meses de março, abril, maio, junho e julho de 2016. Laboratório de Morfogênese e Biológicas, ESALQ, USP. Piracicaba/SP, 2017	60
Tabela 6. Presença média de substâncias ergásticas na região distal (DI) e mediana (ME) de gemas provenientes de ramos dos fluxos de primavera e verão da cultivar Fortuna, coletados nos meses de março, abril, maio, junho e julho. Laboratório de Morfogênese e Biologia Reprodutiva de Plantas do Departamento de Ciências Biológicas, ESALQ, USP. Piracicaba/SP, 2017	64
Tabela 7. Presença média de substâncias ergásticas na região distal (DI) e mediana (ME) de gemas provenientes de ramos dos fluxos de primavera e verão da cultivar Quintal, coletados nos meses de março, abril, maio, junho e julho. Laboratório de Morfogênese e Biologia Reprodutiva de Plantas do Departamento de Ciências Biológicas, ESALQ, USP. Piracicaba/SP, 2017	68
Tabela 8. Presença média de substâncias ergásticas na região distal (DI) e mediana (ME) de gemas provenientes de ramos dos fluxos de primavera e verão da cultivar Margarida, coletados nos meses de março, abril, maio, junho e julho. Laboratório de Morfogênese e Biologia Reprodutiva de Plantas do Departamento de Ciências Biológicas, ESALQ, USP. Piracicaba/SP, 2017	72
Tabela 9. Presença média de substâncias ergásticas na região distal (DI) e mediana (ME) de gemas provenientes de ramos dos fluxos de primavera e verão da cultivar Hass, coletados nos meses de março, abril, maio, junho e julho. Laboratório de Morfogênese e Biologia Reprodutiva de Plantas do Departamento de Ciências Biológicas, ESALQ, USP. Piracicaba/SP, 2017	76

1. INTRODUÇÃO

A produção mundial de abacate é crescente em função de suas propriedades nutricionais e a versatilidade de sua utilização (SALGADO et al., 2008; DUARTE et al., 2016), sendo o México o principal país produtor, consumidor e exportador da fruta (INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA - IBGE, 2018; FAOSTAT, 2018). O Brasil, que ocupa a sexta posição mundial (FAOSTAT, 2018), tem potencial para expandir a cultura, desde que estimule o consumo interno e invista na diversificação de cultivares, principalmente visando o mercado de exportação, por produzir no período de entressafra dos principais países produtores (DUARTE et al., 2016).

O desenvolvimento e a produção de abacateiros dependem de fatores ambientais, como disponibilidade hídrica, luz e temperatura (SALAZAR-GARCÍA; GARNER; LOVATT, 2013), bem como de processos bioquímicos e fisiológicos desencadeados pela interação dos fatores externos e internos da planta (TAIZ; ZEIGER, 2009). Dentre a área cultivada com abacateiros no Brasil, grande parte é representada por pomares não irrigados, os quais dependem principalmente do regime de chuvas de cada região produtora, o qual irá interferir na etapa de floração (WILKIE; SEDGLEY; OLESEN, 2008).

Nas condições brasileiras, ocorre emissão de dois fluxos vegetativos principais, sendo um na primavera e o outro no verão (OLIVEIRA et al., 2013; SILVA et al., 2017) que são facilmente visualizados por formarem anéis de cicatrização (CHANDERBALI et al., 2013), os quais possuem uma gema terminal e gemas axilares em sua extensão, que devido a sua estrutura anatômica possuem potencial para florescer e tornarem-se produtivas ao longo do ano (SALAZAR-GARCÍA; LORD; LOVATT, 1998; SALAZAR-GARCÍA et al., 2006; SALAZAR-GARCÍA, GARNER, LOVATT, 2013).

Embora existam diferenças relatadas na literatura sobre a produção de inflorescências nesses dois fluxos principais, as quais são relacionadas principalmente a condições climáticas (SALAZAR-GARCÍA et al., 2007; COSSIO-VARGAS et al., 2011; ROCHA-ARROYO et al., 2011; CHANDERBALI et al., 2013), ainda não foi determinada a contribuição de cada um deles para a formação de inflorescências em condições de cultivo em sequeiro, como ocorre predominantemente no Brasil.

O florescimento do abacateiro pode variar entre as diferentes regiões de cultivo (DAVENPORT, 1982; SALAZAR-GARCÍA et al., 2007; OLIVEIRA et al., 2013; SILVA et al., 2017), sendo influenciado pelo efeito das condições climáticas de temperatura, umidade, fotoperíodo e também pelas características genéticas das cultivares (FALCÃO et al., 2001;

SALAZAR-GARCÍA, GARNER, LOVATT, 2013). No Brasil, pode ser antecipado em ambiente mais quente, como o que ocorre no norte do país sob clima Af, e ocorrer de março/abril a setembro/outubro (FALCÃO et al., 2001), enquanto nos polos produtivos do estado de São Paulo, o florescimento concentra-se nos meses de agosto a outubro (OLIVEIRA et al., 2013; SILVA et al., 2017).

As reservas nutricional e energética dos órgãos vegetais também influenciam o processo reprodutivo, sendo que as de carboidratos se comportam sazonalmente na cultura do abacateiro, de modo a atingir um pico antes da floração, reduzir com o aparecimento de flores e frutos, e permanecer baixa até a estação do verão (WOLSTENHOLME; WHILEY, 1997).

A demanda por carboidratos durante a iniciação floral e o florescimento vem sendo discutida a partir da medição de suas reservas ou pela realização do anelamento de ramos, o qual altera os níveis de amido armazenados e, por consequência, a intensidade do florescimento (WILKIE; SEDGLEY; OLESEN, 2008). Entretanto, a influência destas reservas presentes na gema durante seu desenvolvimento ainda não foi relatada, apesar de haver registros de que há redução do florescimento quando as mesmas estiverem baixas (WHILEY; WOLSTENHOLME, 1990).

Dessa forma, o presente estudo teve como objetivo determinar a capacidade de florescimento e verificar a presença de substâncias ergásticas nas células de gemas axilares provenientes dos fluxos vegetativos de primavera e verão em cinco cultivares de abacateiros na região sudoeste do Estado de São Paulo.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1. Aspectos botânicos e morfológicos do abacateiro

2.1.1. Centro de origem e morfologia

Em função de seus diferentes centros de origem, que compreendem o Centro-Sul do México até a América Central (KOLLER, 2002), as raças botânicas de abacateiro conhecidas como Antilhana (*Persea americana* variedade *americana*), Guatemalense (*Persea americana* variedade *guatemalensis*) e Mexicana (*Persea americana* variedade *drymifolia*) (KOLLER, 2002; MACIEL, 2008) apresentam particularidades quanto à morfologia, estrutura da copa e tolerância a condições ambientais (DUARTE FILHO et al., 2008).

Derivadas de locais da planície costeira do oceano Pacífico e expostas a um ambiente quente e úmido, as cultivares da raça antilhana apresentam maior tolerância à salinidade e alcalinidade dos solos, quando comparadas as guatemalenses e mexicanas (WOLSTENHOLME, 2013). Em contrapartida, cultivares da raça antilhana mostram-se mais suscetíveis a geadas em relação às demais, sendo as da raça mexicana mais resistentes por serem originárias de locais mais elevados, com temperaturas médias anuais de 14,2 a 19,8°C (WOLSTENHOLME; WHILEY, 1999).

2.1.2. Exigências edafoclimáticas

Espécie exigente em solos, o abacateiro se desenvolve melhor em solos mistos ou areno-argilosos, com textura média (15 a 34% de argila), boa profundidade, drenagem e aeração, baixa salinidade e pH entre 5 e 7 (LEMUS et al., 2010). Além de suas características físicas e químicas, a escolha do solo e da área de implantação dos pomares deve priorizar locais sem a ocorrência de *Phytophthora cinnamomi*, agente causal da podridão radicular, uma das principais doenças que acometem a cultura do abacateiro (DUARTE FILHO et al., 2008; WOLSTENHOLME, 2013).

Apesar disso, existem pomares conduzidos no Brasil em regiões de solos com alta porcentagem de argila e com topografia inadequada, locais propícios ao alagamento e ao desenvolvimento do agente causal da podridão radicular (PICCININ; PASCHOLATI, 1997;

SMITH et al., 2011). Nesses casos, recomenda-se o preparo adequado do mesmo, com a eliminação de camadas de compactação, emprego de subsolagem e uso de estratégias que proporcionem maior aeração do solo, como por exemplo o preparo de camalhões, terraços e utilização de sistemas de drenagem, além do plantio de cultivares enxertadas sobre porta-enxertos tolerantes à *Phytophthora cinnamomi* (LEMUS et al., 2010; WOLSTENHOLME, 2013).

A maioria das cultivares produzidas comercialmente no Brasil são originárias da hibridação entre as raças antilhana e guatemalense (KOLLER, 2002). Em função das diferentes regiões de origem e cruzamentos entre as raças, o abacateiro apresenta boa adaptação a variadas condições climáticas (DUARTE FILHO et al., 2008), podendo se estabelecer e desenvolver em áreas com condições de clima tropical, subtropical e temperado (LEONEL; SAMPAIO, 2008).

Os fatores climáticos que mais influenciam no desenvolvimento vegetativo e reprodutivo dos abacateiros são temperatura, precipitação e ocorrência de ventos (TEIXEIRA et al., 1992; KOLLER, 2002). A faixa de temperatura para o cultivo é ampla, podendo variar de valores negativos ou próximos de 1°C a temperaturas superiores a 30°C; e a latitude de cultivo pode variar entre 40° N a 39° S (WOLSTENHOLME, 2013). Baixas temperaturas e ocorrência de geadas podem causar injúrias nas folhas, com consequente desfolha e redução do crescimento (KOLLER, 2002; DUARTE FILHO et al., 2008) em cultivares oriundas das raças antilhana e guatemalense, respectivamente.

Os processos fisiológicos e bioquímicos envolvidos com o florescimento também são influenciados pelas condições climáticas (SALAZAR-GARCÍA; GARNER; LOVATT, 2013), principalmente de baixas temperaturas (COSSIO-VARGAS et al., 2007; SALAZAR-GARCIA; COSSIO-VARGAS; GONZÁLEZ-DURAN, 2008) e redução no comprimento do dia (DAVENPORT, 1986).

No município de Jaboticabal/SP, pesquisadores observaram por meio de cortes histológicos que a diferenciação das gemas vegetativas para floríferas em abacateiros ‘Fortuna’ e ‘Hass’ se inicia no mês de maio, sob condições de dia curto (11,8 horas diárias de luz) e baixa temperatura (< 20° C) (OLIVEIRA et al., 2008). O decréscimo da temperatura também afeta o comportamento floral, dificultando a polinização, a germinação do grão de pólen e a fecundação, uma vez que podem inibir o crescimento do tubo polínico e alterar os momentos adequados de abertura floral (DAVENPORT, 1982), enquanto temperaturas muito altas, superiores a 35°C, também se mostram prejudiciais para a manutenção dos ovários e frutos em estádios iniciais, ao acarretarem maiores taxas de abscisão (DONADIO, 1992; KOLLER, 2002).

A temperatura e a luminosidade influenciam as taxas transpiratórias e fotossintéticas, e exercem grande influência nas fases reprodutivas do abacateiro (DUARTE FILHO et al., 2008; ROCHA-ARROYO et al., 2011; SALAZAR-GARCIA et al., 2013). A radiação solar satisfatória, representada pela disponibilidade de luz, afeta a assimilação de gás carbônico e a perda de água, influenciando a produtividade e o estresse ambiental e, por consequência, a taxa fotossintética, o crescimento e desenvolvimento dos abacateiros (SCHAFFER et al., 2013). Koller (2002) recomenda que nas áreas de cultivo hajam pelo menos seis horas por dia de radiação solar direta. No entanto, há poucas informações que contribuam para o entendimento da relação entre a absorção de luz e a produtividade da planta (BUTTROSE; ALEXANDER, 1978; SCHAFFER et al., 2013).

Quanto a precipitação, considera-se que médias anuais próximas a 1.200 mm, com chuvas bem distribuídas ao longo do ano, são suficientes para a cultura (TEIXEIRA et al., 1992; KOLLER, 2002). Nas diferentes regiões de cultivo registra-se variação entre volumes inferiores a 200 mm em áreas semidesérticas até 2.000 mm ou mais em áreas subtropicais a tropicais (WOLSTENHOLME, 2013).

A demanda hídrica varia de acordo com o estágio fenológico da planta, sendo as fases de florescimento e frutificação as mais exigentes (WHILEY et al., 1988). Entretanto, intensas chuvas durante esses períodos, reduzem a viabilidade de flores, prejudicam a produção e a qualidade dos frutos e proporcionam condições propícias ao desenvolvimento de patógenos (LEMUS et al., 2010).

O vento é importante para manter a adequada umidade interna da copa, reduzindo a incidência de doenças. No entanto, sua ocorrência em velocidades acima de 10 km/h prejudica a polinização durante o florescimento, uma vez que interfere na atividade de abelhas, além de ocasionar queda de ramos, gemas, flores e frutos (LEMUS et al., 2010; SCHAFFER et al., 2013) e causar injúrias nesses órgãos, afetando o crescimento e depreciando os frutos para a comercialização (KOLLER, 2002).

Além desses fatores, outros como cultivar, qualidade da muda e espaçamento adotado, fertilidade e preparo do solo, prática da poda, manejo nutricional e fitossanitário, alternância produtiva e abscisão de frutos, também podem interferir no desempenho produtivo das plantas (GARNER; LOVATT, 2008; ESCOBEDO-SOLÓRZANO; LOVATT, 2014).

2.1.3. Morfologia, desenvolvimento vegetativo e reprodutivo

O abacateiro possui folhas sempre verdes, embora haja a possibilidade de renovação parcial ou total da área foliar durante o florescimento (KOLLER, 2002; MACIEL, 2008). As folhas simples, inteiras e com nervação pinada são grandes, possuindo entre 14 – 19 cm de comprimento e 7 – 9 cm de largura, coloração verde claro a verde escuro quando adultas. Algumas cultivares apresentam folhas de coloração arroxeada ou avermelhada quando jovens, próximo ao período de brotação (GREGORIOU; KUMAR, 1982), as quais são inseridas no ramo por um pequeno pecíolo e na fase adulta são hipoestomáticas, possuindo estômatos apenas na face abaxial (MACIEL, 2008; SCHAFFER et al., 2013).

A copa pode apresentar arquitetura ereta, compacta ou mais espalhada e ampla, sendo tal variação dependente da cultivar, densidade do pomar, manejo de podas e desempenho do crescimento vegetativo (KOLLER, 2002). Desde os primeiros anos de cultivo, as plantas apresentam rápido crescimento, o que confere à sua madeira um aspecto poroso, quebradiço e flexível, levando os ramos a curvarem-se quando há alta produção de frutos, próximo a época de colheita (CHANDERBALI et al., 2013). Este rápido crescimento dos ramos interfere na disponibilidade interna de luz na copa, pois a alta porcentagem de folhas acarreta o sombreamento dos mesmos, reduzindo suas reservas energéticas e consequentemente seu potencial vegetativo e reprodutivo (DUARTE FILHO et al., 2008; LEMUS et al., 2010).

Quando provenientes de mudas não enxertadas, as árvores podem apresentar altura média de 25 metros (m), podendo oscilar entre valores menores a 15 m até superiores a 30 m. Já em pomares implantados a partir de mudas enxertadas, a altura das plantas varia de 6 a 15 m (KOLLER, 2002; CHANDERBALI et al., 2013).

Quanto ao sistema radicular, apesar de apresentar raiz pivotante vigorosa em plantas oriundas de pé franco, em mudas enxertadas e conduzidas com boa disponibilidade hídrica, esse sistema apresenta-se pouco profundo, tendo maior concentração nas camadas superficiais do solo (KOLLER, 2002). De acordo com Lemus et al. (2010), aproximadamente 80% do sistema radicular do abacateiro desenvolve-se em profundidades menores a um metro, com poucas raízes penetrando além dessa profundidade.

2.1.4. Fluxos de crescimento

O crescimento do abacateiro é conduzido pela gema apical e ocorre em fluxos vegetativos na periferia da árvore, sendo marcado pela alternância entre o desenvolvimento aéreo e do sistema radicular (MACIEL, 2008; CHANDERBALI et al., 2013). O número e a época de ocorrência desses fluxos diferenciam-se conforme o clima da região de cultivo, cultivares utilizadas e o manejo cultural adotado, podendo variar de um a seis fluxos por ano (GREGORIOU; KUMAR, 1982; DUARTE FILHO et al., 2008; CHANDERBALI et al., 2013). Dependendo da cultivar, o crescimento pode ocorrer apenas em alguns ramos, estando presentes na planta brotações que aumentam em comprimento e diâmetro e porções que permanecem em repouso, de modo a manter o desenvolvimento em equilíbrio (DAVENPORT, 1986).

Silva et al. (2014) em estudo no município de Carmo da Cachoeira, região sul do Estado de Minas Gerais que contempla o clima Cwb (tropical de altitude, com inverno seco, verão chuvoso e temperaturas amenas), verificaram que os abacateiros ‘Ouro Verde’, ‘Quintal’, ‘Fortuna’ e ‘Margarida’ apresentaram fluxos de crescimento mais tardio, ocorrendo entre os meses de setembro e outubro, quando comparados a ‘Fuerte’ e ‘Hass’, os quais concentraram seu desenvolvimento vegetativo no mês de agosto.

Sob condições de clima quente e úmido (Cwa) e em condição de sequeiro, Silva et al. (2017) registraram para as cultivares Hass e Margarida dois fluxos principais de crescimento dos ramos e três fluxos de desenvolvimento mais pronunciado do sistema radicular, sendo os principais fluxos de brotação registrados na primavera, entre setembro e outubro, e no verão, entre janeiro e fevereiro. O principal fluxo de crescimento radicular coincidiu com o florescimento das cultivares, ocorrendo em agosto (SILVA et al., 2017). Comportamento semelhante também foi observado no sul da Califórnia, onde os fluxos de crescimento do ‘Hass’ ocorreram durante a primavera e o verão (ROBINSON et al., 2002; MICKELBART et al., 2012).

Na Argentina, nos anos de 2012 e 2013, Curzel et al. (2015) identificaram três fluxos de crescimento vegetativo em plantas de ‘Hass’ cultivadas em região com temperaturas mais amenas (média anual de 21,4°C e mínimas entre -1 e -3 °C). Apesar das brotações ocorrerem na primavera (setembro-outubro), verão (dezembro-fevereiro) e outono (março), os autores afirmaram que o último fluxo observado é pontual, ocorrendo em anos de baixa produtividade, enquanto as brotações emergidas no verão são mais vigorosas.

Em contraste a todas as regiões citadas, abacateiros não irrigados instalados nas planícies tropicais da região de Trinidad, país da América Central que apresenta temperatura média máxima de 30°C (janeiro) a 32,2°C (maio) e média mínima de 20° C (fevereiro) a 22,2° C (setembro) e moderada distribuição de chuvas ao longo do ano, Gregoriou e Kumar (1982) definiram seis fluxos vegetativos nas plantas da cultivar de abacateiro Simmonds.

De acordo com Salazar-García (2006; 2007), embora o número de fluxos vegetativos seja variável em função de condições ambientais, um deles torna-se o principal produtor de ramos floríferos. Estudos conduzidos na Califórnia em plantas de ‘Hass’ relataram a capacidade do florescimento de ramos jovens e maduros, provenientes do fluxo de outono e primavera/verão, respectivamente (SALAZAR-GARCÍA; LORD; LOVATT, 1998). Apesar de existirem diferenças quanto ao número de ramos florais em cada fluxo de crescimento, as brotações do outono produziram principalmente ramos florais apicais, enquanto as brotações de primavera e verão originaram maior número de ramos laterais com a presença de flores, originados a partir de gemas axilares (SALAZAR-GARCÍA; LORD; LOVATT, 1998).

Padrão semelhante também foi observado por Salazar-García et al. (2006) nas condições de clima subtropical presente em Nayarit, México, onde o maior número de ramos florais ocorreu nos fluxos vegetativos formados no período do inverno, entre janeiro e fevereiro, próximo ao período de florescimento da cultivar Hass.

2.1.5. Comportamento floral e biologia reprodutiva do abacateiro

O abacateiro apresenta flores pequenas (0,5 a 1,5 cm de diâmetro), perfeitas e monoclinas, de coloração esbranquiçada a verde-amarelada, que são produzidas em inflorescências com elevado número, variando entre 50 e 300 flores, e organizadas em panículas. Como particularidade do florescimento, o abacateiro apresenta dicogamia protogínica (SEDGLEY, 1980; TEIXEIRA et al., 1992; KOLLER, 2002), que consiste na abertura das flores em dois momentos distintos, sendo a primeira sempre correspondente à fase feminina, com o estigma mostrando-se receptivo ao grão de pólen e os estames com as anteras fechadas. Ao final do primeiro período de abertura floral, ocorre o fechamento do perianto, permanecendo dessa forma durante a noite e até o momento da segunda abertura da flor.

Posteriormente, há a abertura floral no estágio masculino, caracterizado pela posição ereta dos estames e deiscência valvar das anteras, com consequente liberação dos grãos de pólen (DAVENPORT, 1986; KOLLER, 2002). Após as aberturas, a flor se fecha novamente dando

sequência ao estabelecimento e desenvolvimento de pequenos frutos ou sofrendo abscisão (SEDGLEY, 1980; DAVENPORT, 1986).

Há ainda variação do período do dia no qual ocorre a abertura dos diferentes órgãos sexuais. Dessa forma, foram estabelecidos dois grupos florais quanto ao comportamento das diferentes cultivares de abacateiro. O grupo floral A compreende as cultivares nas quais a primeira abertura das flores com estigmas receptivos ocorre no período da manhã do primeiro dia, enquanto a abertura floral com estruturas masculinas ativas ocorre na tarde do dia seguinte. Já as cultivares do tipo floral B são caracterizadas por apresentar a abertura floral com as estruturas femininas ativas no período da tarde do primeiro dia e os estames deiscentes na manhã do dia seguinte (KOLLER, 2002; CHANDERBALI et al., 2013).

Devido a esse comportamento e visando o aumento do potencial produtivo, recomenda-se o plantio intercalado entre cultivares dos grupos florais, o que garante a presença de flores em ambos os estágios sexuais, além da instalação de colmeias no pomar, de modo a estimular a polinização e fecundação cruzada (MACIEL, 2008).

Para a maioria das cultivares, a presença de gemas floríferas se dá nos pontos terminais dos ramos, fato afirmado por Koller (2002), o qual descreve que a formação dessas gemas ocorre nas extremidades dos ramos formados no último verão, localizados na periferia da copa. Próximo ao período de florescimento, tais gemas assumem formato volumoso, globular e coloração mais clara quando comparadas às gemas vegetativas (SALAZAR-GARCÍA et al., 1999; KOLLER, 2002). Embora existam relatos sobre a formação de inflorescências a partir de gemas axilares (WILKIE; SEDGLEY; OLESEN, 2008), há necessidade de maiores estudos para a compreensão do comportamento reprodutivo, bem como dos fatores regulatórios do florescimento das gemas terminais e axilares (SALAZAR-GARCÍA; GARNER; LOVATT, 2013).

Em análises histológicas feitas em gemas de abacateiro ‘Fuerte’ coletadas no sudeste australiano, Scholefield, Sedgley e Alexander (1985) observaram que as gemas posicionadas no 1º, 5º e 6º nó do ramo eram anatomicamente idênticas, tendo como única diferença o tamanho externo da gema terminal, a qual se mostrava maior e em desenvolvimento mais avançado. Dessa forma, evidencia-se o potencial de desenvolvimento floral em gemas terminais e axilares, embora as que estejam localizadas nas axilas das folhas tenham um desenvolvimento mais lento e baixa conversão em estruturas florais, permanecendo vegetativas na maioria das vezes (SCHOLEFIELD; SEDGLEY; ALEXANDER, 1985; DAVENPORT, 1986; SALAZAR-GARCÍA et al., 1999).

Em relação à posição das gemas, há evidências de que o comprometimento com o florescimento ocorre mais rapidamente em gemas presentes nos ramos vegetativos mais novos, oriundos dos fluxos de verão e do outono, uma vez que são expostas a temperaturas propícias para o florescimento em menor tempo. Por outro lado, as gemas que compõem os ramos mais velhos, desenvolvidos no inverno ou na primavera, permanecem vegetativas por mais tempo até os períodos de ocorrência de temperaturas mais baixas, demandando mais tempo para tornarem-se aptas ao florescimento (SALAZAR-GARCÍA; GARNER; LOVATT, 2013).

Em abacateiros ‘Hass’ cultivados em clima mediterrâneo seco, as gemas axilares do fluxo vegetativo de primavera produzem folhas ou ficam dormentes, enquanto as gemas superiores do fluxo de verão produzem inflorescências. Por outro lado, em região de clima subtropical úmido no Norte de Queensland, Austrália, os abacateiros ‘Hass’ produziram inflorescências tanto nos fluxos gerados no fim de inverno e começo de primavera, quanto nos de verão ou outono (WHILEY et al., 1988). Dessa forma, é possível definir estratégias de fertilização, poda e irrigação orientadas a favorecer uma ou outra emissão de brotos e obter produção estável (SALAZAR-GARCÍA; GARNER; LOVATT, 2013).

Anteriormente ao florescimento, as gemas devem passar por um período de repouso, que antecede a transição do estágio vegetativo para o reprodutivo (DAVENPORT et al., 1986). Diante de condições favoráveis, as gemas florais continuarão sua elongação e desenvolvimento, mas caso contrário, mantêm sua atividade vegetativa ou permanecem inativas (SALAZAR-GARCÍA; GARNER; LOVATT, 2013).

A ocorrência do florescimento deriva das condições climáticas, dentre as quais a baixa temperatura aparenta ser a mais relevante (DAVENPORT, 1982; SALAZAR-GARCÍA; LORD; LOVATT, 1998; SALAZAR-GARCIA; COSSIO-VARGAS; GONZÁLEZ-DURAN, 2008), e de transformações dependentes da importação de carboidratos e da regulação hormonal endógena (BERNIER, 1988; CHAIKIATTIYOS et al., 1994; SALAZAR-GARCIA; COSSIO-VARGAS; GONZÁLEZ-DURAN, 2008; ZIV et al., 2014). O estresse hídrico e a disponibilidade de luz também interferem no florescimento, uma vez que podem retardar ou acelerar o desenvolvimento das panículas, respectivamente (BUTTROSE; ALEXANDER, 1978; DAVENPORT, 1986; OLIVEIRA et al., 2008; WILKIE; SEDGLEY; OLESEN, 2008).

Apesar da variação na época de colheita entre as diversas cultivares de abacateiro, a qual pode apresentar comportamento precoce, de meia estação ou tardia, o florescimento das plantas geralmente ocorre uma vez ao ano (DAVENPORT, 1986). No hemisfério Norte, o desenvolvimento de gemas florais ocorre entre o fim dos meses de novembro e janeiro (DAVENPORT, 1982), enquanto em alguns locais do hemisfério Sul os relatos indicam a

ocorrência do florescimento entre os meses de abril e maio, apresentando pico florífero entre agosto e outubro (SEDGLEY; SCHOLEFIELD; ALEXANDER, 1985; SCHOLEFIELD; SEDGLEY; ALEXANDER, 1985; DAVENPORT, 1986). No Brasil, os abacateiros florescem entre agosto e setembro (OLIVEIRA et al., 2008; SILVA et al., 2014).

Em locais como o México, além da floração normal, existem registros da ocorrência de floradas atípicas, denominadas de florada louca (“loca” ou “crazy bloom”), e a adiantada (“avantajada”) (SALAZAR-GARCIA et al., 2013). Do ponto de vista econômico, a presença de mais de uma florada ao longo do ano possibilita a oferta de frutos em épocas de menor disponibilidade do produto para o consumidor, o que acarreta em melhores preços de comercialização e lucro (COSSIO-VARGAS et al., 2011).

No entanto, a manutenção de diversas safras no mesmo ano pode ser custosa em função da maior necessidade de manejos em campo e mão-de-obra, além da maior exposição das plantas às condições de esgotamento nutricional e produtivo em função da presença contínua de frutos e do alto volume de produção (SALAZAR-GARCIA et al., 2005; 2007).

O florescimento geralmente coincide com a emissão de uma brotação, indicando a presença de inflorescências com ápice vegetativo (LEMUS et al., 2010). As inflorescências que possuem essa brotação em sua extremidade são denominadas de indeterminadas, sendo responsáveis pelo contínuo crescimento do ramo, mesmo após o florescimento (SALAZAR-GARCÍA; GARNER; LOVATT, 2013). No abacateiro, existem também inflorescências determinadas, cujo desenvolvimento terminal se encerra com a formação das estruturas florais e frutos (SCHROEDER, 1944). Dentre as cultivares de abacateiro, observa-se que a maioria apresenta maior porcentagem de ramos com inflorescências indeterminadas (SCHROEDER, 1944, DAVENPORT, 1982, SALAZAR-GARCÍA; LORD; LOVATT, 1998), o que eleva a competição por fotoassimilados e água entre brotos, flores e frutos (LEONEL; SAMPAIO, 2008).

Cultivares cujos frutos são colhidos antes da florada, como ‘Geada’, ‘Fortuna’, ‘Quintal’ e ‘Hass’ reduzem essa competição e consequentemente a ocorrência de alternância produtiva, diferentemente dos frutos das cultivares Margarida e Breda que são colhidos mais tardiamente, após a ocorrência do florescimento (KOLLER, 2002; CRANE et al., 2013).

Além das mudanças morfológicas que ocorrem durante os períodos que antecedem o florescimento e durante a abertura das flores, também são observadas alterações nas reservas energéticas de ramos e folhas (WANG; FAUST; STEFFENS, 1985; WHILEY; WOLSTENHOLME, 1990; WOLSTENHOLME; WHILEY, 1997). Nevin e Lovatt (1989)

observaram redução do teor foliar de amido em plantas de abacateiro ‘Hass’ durante o pico de florescimento.

2.2. Aspectos histológicos e histoquímicos envolvidos no desenvolvimento e florescimento vegetal

2.2.1. Tecido meristemático

As espécies vegetais se caracterizam por apresentarem crescimento indeterminado, uma vez que mesmo na fase pós-embrionária há o contínuo desenvolvimento de novos tecidos e produção de órgãos ao longo de seu eixo apical-basal e de suas ramificações (VERNOUX; BENFEY, 2005; CASTRO, 2009).

A formação de novas estruturas vegetais é controlada a partir do meristema, tecido de crescimento com características embrionárias e constituído por células iniciais e suas derivadas imediatas organizadas em pequenos grupos celulares indiferenciados (MEYEROWITZ, 1997; VERNOUX; BENFEY, 2005; RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2014).

O tecido meristemático caracteriza-se por sua elevada organização, sendo composto por células de tamanho reduzido, formato isodiamétrico, aparência homogênea e presença apenas de paredes primárias finas (SAJO, 2013a). Tais células apresentam citoplasma denso e núcleo volumoso, o que lhes confere a alta razão citonuclear, característica de células dos meristemas apicais (CASTRO, 2009; STEIN et al., 2010). Além disso, nas fases iniciais de formação dos ápices caulinares, as células possuem elevado teor proteico (STEIN et al., 2010; ALMEIDA et al., 2012), reduzida quantidade de compostos armazenados e plastídeos no estágio de proplastídeos, apesar de algumas células meristemáticas mais profundas poderem apresentar a presença de amido (SAJO, 2013a).

Em função de sua totipotência, as células meristemáticas iniciais são definidas pela habilidade de gerar e renovar células filhas ou derivadas, as quais originam todos os tipos celulares utilizados na constituição dos novos tecidos vegetais (LAUX, 2003; LIU; HU, 2010; HEIDSTRA; SABATINI, 2014). A localização das células iniciais é determinada ao longo da embriogênese e sua atividade permite que a planta continue gerando novos órgãos e estruturas durante toda vida (LIU; HU, 2010; HEIDSTRA; SABATINI, 2014).

Durante a embriogênese, ocorre a formação dos meristemas primários do embrião, os quais são denominados de meristema apical caulinar (MAC) e meristema apical radicular

(MAR), e são localizados em polos opostos do corpo embrionário (ONGARO; LEYSER, 2008; SAJO, 2013b). Além dos meristemas primários, as plantas possuem o desenvolvimento de regiões meristemáticas no período pós-embrionário, originando os meristemas laterais ou secundários que serão responsáveis pela formação de novas estruturas especializadas como, por exemplo, o câmbio vascular e felogênio, componentes responsáveis pelo crescimento de caules e raízes em algumas espécies (CASTRO, 2009; RODRIGUES; KERBAUY, 2009; SAJO, 2013a).

O meristema apical caulinar constitui-se por uma zona central, uma zona periférica e uma zona medular (SAJO, 2013b; YADAV et al., 2014). A zona central caracteriza-se pela presença das células iniciais, as quais apresentam lenta taxa de divisão celular, tamanho reduzido e elevado número de pequenos vacúolos. Por outro lado, as células localizadas na zona periférica se posicionam lateralmente à zona central e apresentam divisões celulares mais frequentes, de modo a originar células que serão incorporadas a órgãos laterais no decorrer do desenvolvimento da planta (MEYEROWITZ, 1997; RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2014).

De maneira semelhante, a zona medular localizada ao centro e logo abaixo da zona central também apresenta células em rápida divisão celular (LAUX, 2003; HEIDSTRA; SABATINI, 2014), que serão responsáveis pela manutenção do estado meristemático das células iniciais, contribuindo também para a produção dos tecidos internos do caule (MEYEROWITZ, 1997). Além da rápida taxa de divisão celular, as células que compõem as zonas periférica e medular são caracterizadas pelo maior tamanho e por apresentarem um único vacúolo central (LAUX, 2003). Essas zonas serão responsáveis pela formação do caule, mas alterações no plano de divisão celular da zona periférica também possibilitam a geração de primórdios foliares (MEYEROWITZ, 1997).

Em relação à organização citológica do tecido meristemático, há diferentes números de camadas em sua composição a depender da espécie vegetal, sendo que nas angiospermas, o meristema é organizado em múltiplas camadas denominadas de acordo com a teoria túnica-corpo (SAJO, 2013b; SOYARS; JAMES; NIMCHUK, 2016).

Em estudos conduzidos com a espécie *Arabidopsis thaliana* foram descritas três camadas compondo o meristema apical caulinar (SABLOWSKI, 2007; SOYARS; JAMES; NIMCHUK, 2016; PFEIFFER; WENZL; LOHMANN, 2017). Nas camadas L1 e L2 as células superficiais compõem um conjunto de camadas denominado “túnica” e produzem células epidérmicas e subepidérmicas a partir de divisões anticlinais, respectivamente. A camada L3 formada abaixo das camadas anteriores é constituída por células menos organizadas do tecido interno, uma vez que ocorrem divisões em vários planos e direções (RAVEN; EVERT;

EICHHORN, 2014; SOYARS; JAMES; NIMCHUK, 2016). Em conjunto, a camada L3 e as células situadas abaixo da túnica são denominadas de corpo e originarão os tecidos internos dos órgãos aéreos (MEYEROWITZ, 1997; RODRIGUES; KERBAUY, 2009).

O meristema apical caulinar normalmente encontra-se posicionado acima do primórdio foliar mais recente, variando em sua forma e tamanho de acordo com as espécies e estádios de desenvolvimento (CUTTER, 1986; RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2014). Em relação à sua atividade, o MAC pode ser classificado como vegetativo ou reprodutivo, quando origina órgãos vegetativos e florais, respectivamente, e as mudanças morfológicas mais expressivas ocorrem durante a fase do desenvolvimento reprodutivo (CASTRO, 2009).

Uma vez que todas as camadas participam na formação de folhas e flores, uma folha ou flor madura tem sua epiderme derivada a partir da camada L1, os tecidos subepidérmicos derivados de L2 e as células centrais tais como a nervura central da folha ou as partes centrais do ovário formadas pelas células da camada L3 (MEYEROWITZ, 1997).

De forma geral, os diversos meristemas apicais e axilares presentes na planta não se tornam ativos de maneira simultânea e, dentre outros fatores, tal comportamento é atribuído à dominância apical exercida pelo ápice às demais gemas laterais (DOMAGALSKA; LEYSER, 2011; SAJO, 2013). Tais meristemas serão responsáveis pelo crescimento em extensão e espessura e à medida em que se tornam diferenciados e perdem a atividade meristemática, passam a ser denominados como meristemas determinados (BATHÉLÉMY; CARAGLIO 2007, SHISHKOVA et al. 2008) e estão relacionados às folhas e flores (BAUER et al. 1997, SHISHKOVA et al. 2008).

De acordo com Zik e Irish (2003), a formação de flores ocorre a partir de um meristema floral determinado, no qual a proliferação celular acarreta a formação dos órgãos florais (pétalas, sépalas, estames e carpelos). Para diversos autores, a transição entre o meristema apical vegetativo e reprodutivo depende de estímulos ambientais e endógenos da planta (WILKIE; SEDGLEY; OLESEN, 2008; TAIZ; ZEIGER, 2009) e ao se estabelecer a identidade floral, o meristema passa a ser constituído por células diferenciadas e, por consequência, determinado (ZIK; IRISH, 2003; RODRIGUES; KERBAUY, 2009).

As divisões celulares e o correto funcionamento meristemático são dependentes da atividade de uma rede gênica complexa, além das relações hormonais (TAIZ; ZEIGER, 2009; DOMAGALSKA; LEYSER, 2011; YADAV et al., 2014). Os produtos gerados a partir da atividade de genes como WUSCHEL (WUS) e CLAVATA (CLV) nas diversas relações gênicas atuam na regulação das células iniciais no meristema apical caulinar (LAUX, 2003; DINNENY; BENFEY, 2008; RODRIGUES; KERBAUY, 2009). No entanto, mediante a

ausência ou má funcionamento desses genes, poderá haver a formação de novos meristemas adventícios na fase pós-embriônica, os quais poderão ser funcionalmente prejudicados (MEYEROWITZ, 1997).

Nos processos de transição do MAC vegetativo para o reprodutivo, que resultará no florescimento do abacateiro, há a participação de fitohormônios e co-fatores como açúcares e minerais, que aumentam os níveis da proteína de ação florígena PaFT nas folhas dos brotos, a qual é posteriormente translocadas às gemas para causar sua indução (TAIZ; ZEIGER, 2009; ZIV et al., 2014).

As citocininas, responsáveis pela divisão celular, são produzidas nos meristemas das raízes, folhas e frutos jovens, e nas sementes em desenvolvimento, e transportadas aos distintos órgãos, principalmente pelo xilema (TAIZ; ZEIGER, 2009; RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2014). Dependendo de sua concentração, podem aumentar os níveis de clorofila foliar, retardando a abscisão de folhas, e promover uma maior brotação de folhas próximas ao meristema apical, reduzindo a dominância (CASTRO et al., 2005; CHANDLER; WERR, 2015). Além das citocininas, outros fitohormônios, como as auxinas e o ácido abscísico, também interferem na ação florígena em abacateiros, sendo responsáveis pela indução ao florescimento (ZIV et al., 2014).

Sob condições de baixa temperatura, favoráveis à indução, as citocininas, os açúcares e a proteína PaFT são translocadas às gemas vegetativas das brotações, que funcionam como principais drenos nesse momento, para promover sua indução no começo do inverno (DAVENPORT, 1986; ZIV et al., 2014). A expressão das citocininas também é regulada pelos teores de açúcares, fósforo, boro e potássio (FRANCO-ZORILLA et al., 2005; NAM et al., 2012; ABREU et al., 2014).

Na parte aérea vegetal, além do meristema apical caulinar presente no eixo principal e ápice dos ramos, também podem ser encontrados meristemas axilares na base das folhas, os quais apresentam potencial de desenvolvimento semelhante ao MAC, uma vez que podem resultar em ramificações ou inflorescências (ONGARO; LEYSER, 2008; RODRIGUES; KERBAUY, 2009). Dessa forma, o processo de ramificação a partir de meristemas axilares situados na axila das folhas contribui para o desenvolvimento de novos ramos ou flores axilares, interferindo no desempenho reprodutivo e na arquitetura da planta (ONGARO; LEYSER, 2008).

Os meristemas axilares podem ser formados durante a atividade vegetativa indeterminada do MAC, período no qual também há formação de primórdios foliares em seus flancos, acompanhando a formação dos meristemas axilares (RODRIGUES; KERBAUY,

2009). De modo geral, a atividade dos meristemas axilares é dependente da dominância apical exercida pelo MAC, assim como de fatores ambientais e endógenos da planta (DOMAGALSKA; LEYSER, 2011).

Dentre os hormônios que interferem na atividade e transdução de sinais das células meristemáticas, destacam-se as auxinas e citocininas, os quais têm ação sinérgica no MAC e antagônica no MAR (TAIZ; ZEIGER, 2009; SU; LIU; ZHANG, 2011; CHANDLER; WERR, 2015). O grupo hormonal das auxinas possui ação inibitória no crescimento de brotos, enquanto as citocininas promovem o desenvolvimento dos mesmos (ONGARO; LEYSER, 2008; SU; LIU; ZHANG, 2011; CHANDLER; WERR, 2015).

Em relação à anatomia das gemas do abacateiro, Reece (1942) determinou que as gemas terminais desta espécie frutífera são compostas por áreas meristemáticas apicais e laterais, a partir das quais se desenvolvem os eixos primários, secundários e terciários que compõem a inflorescência (REECE, 1942; DAVENPORT, 1982; 1986).

A presença de inflorescências indeterminadas em abacateiros, que carregam em sua extremidade um novo broto, evidencia a presença de gemas com o ápice meristemático indeterminado e com células indiferenciadas, a partir do qual haverá manutenção do crescimento vegetativo (REECE, 1942; SALAZAR-GARCÍA; LORD; LOVATT, 1998).

2.2.2. Substâncias Ergásticas

As células vegetais são constituídas por diversas organelas e substâncias, dentre as quais estão as substâncias ergásticas, compostos metabólicos formados após a atividade celular que atuam como substâncias de reserva, defesa ou residual e apresentam variação em suas quantidades de acordo com o ciclo de vida da célula e o desenvolvimento da planta (ESAU, 1959; RODRIGUES; MACHADO, 2013). A presença de tais substâncias pode ocorrer na parede celular, no citosol, organelas e vacúolos na forma de amido, celulose, proteínas, gorduras, taninos e cristais (CUTTER, 1986; RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2014).

Cada substância ergástica possui uma função específica no vegetal. O amido, principal polissacarídeo de reserva armazenado em diversas regiões da planta, geralmente é sintetizado na forma de grãos e apresenta variação em seu tamanho, aspecto e formato (KOTTING et al., 2010; RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2014). A presença de carboidratos fornece energia e carbono para a composição de estruturas, de modo a regular o crescimento e metabolismo (PERÁN-QUESADA et al., 2005; WILKIE; SEDGLEY; OLESEN, 2008), e seus teores sofrem

variação conforme o tecido e órgão vegetal, bem como sua fase de desenvolvimento (PERÁN-QUESADA et al., 2005; CANGAHUALA-INOCENTE et al., 2009; ALMEIDA et al., 2012).

A baixa concentração desse componente nas plantas acarreta queda no seu desenvolvimento, sendo que pequenos distúrbios em suas reservas causam danos no metabolismo vegetal e em processos como a respiração (STITT; SEEMAN, 2012). Inicialmente, a síntese dessa substância se dá nos cloroplastos e posteriormente ocorre sua quebra e deslocamento na forma de açúcar às outras partes da planta, onde é produzido novamente e estocado pelos amiloplastos (CASTRO, 2009; RODRIGUES; MACHADO, 2013).

As proteínas são os componentes principais do protoplasto, mas podem ocorrer em estado cristalino ou inativo na forma de substâncias ergásticas em todos os órgãos vegetais (sementes, raízes, caules, folhas, flores e frutos) (RODRIGUES; MACHADO, 2013). Tais substâncias atuam como elementos estruturais e energéticos, e seu armazenamento em células embrionárias e vegetativas fornece energia, compostos nitrogenados, carbono, enxofre e minerais (SÁNCHEZ-ROMERO et al., 2002; RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2014). Além disso, a presença de alto teor de proteínas na região meristemática indica alta atividade metabólica celular para o desenvolvimento e crescimento do vegetal (HERMAN; LARKINS, 1999; PERÁN-QUESADA et al., 2005; STEIN et al., 2010).

Em função de sua importância como fonte energética para o desenvolvimento dos órgãos vegetais, as proteínas são utilizadas em momentos posteriores à dormência, quando a planta demanda rápida expansão de suas estruturas vegetativas (ZIMMERMAN; FAUST, 1969; WANG; FAUST; STEFFENS, 1985; JEKNIC; CHEN, 1999; GONZÁLEZ-ROSSIA et al., 2008). As estruturas proteicas de armazenamento são sintetizadas após a completa divisão celular, coincidindo com a expansão celular e o acúmulo de substâncias de armazenamento (HERMAN; LARKINS, 1999; SÁNCHEZ-ROMERO et al., 2002).

A presença de óleos e gorduras nas células pode se dar em estado líquido ou sólido e ocorrer de maneira ampla no vegetal, como na composição do citoplasma celular (CUTTER, 1986; RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2014). Em células meristemáticas, as reservas oleaginosas ocorrem na forma lipídica e durante o desenvolvimento de plântulas, sendo os corpos de óleo importantes fornecedores de energia e carbono (FRANDSEN; MUNDY; TZEN, 2001; LIMA et al., 2008; CASTRO, 2009; RODRIGUES; MACHADO, 2013).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Local do estudo e condições de cultivo

O estudo foi desenvolvido em pomares comerciais de abacateiros adultos das cultivares Geada, Fortuna, Quintal, Margarida e Hass instalados na Fazenda Santa Cecília, no município de Bernardino de Campos, sudoeste do estado de São Paulo (698 m de altitude, 23° 00' 52" S, 49° 28' 22" O), de clima Cwa, caracterizado como tropical de altitude, com verão úmido e inverno seco, temperaturas médias de 22° C e 18° C nas estações chuvosa e seca, respectivamente (SIQUEIRA et al., 2012; CENTRO DE PESQUISAS METEOROLÓGICAS CLIMÁTICAS APLICADAS À AGRICULTURA - CEPAGRI, 2017).

Plantas da cultivar Geada, Margarida, Quintal, Fortuna e Hass apresentavam 26, 26, 18, 18 e 12 anos, respectivamente, sendo a maioria delas estabelecidas no espaçamento 10 x 10m, exceto a cultivar Hass, na qual foi utilizado espaçamento mais adensado, de 8 x 6m. Os pomares foram implantados em um Latossolo Vermelho Nitossólico, com alto teor de argila (> 35%), submetidos a condição de sequeiro e aos tratos culturais recomendados por Whiley, Wolstenholme e Faber (2013).

3.2. Desenvolvimento vegetativo e florescimento em campo

Para acompanhamento do desenvolvimento vegetativo e reprodutivo, foram marcados oito ramos do fluxo de primavera – nos meses de outubro e novembro de 2015 – e oito ramos do fluxo de verão – entre dezembro/2015 e janeiro/2016, em cinco plantas de cada cultivar de abacateiro avaliada, totalizando quarenta ramos de cada um dos fluxos principais.

No período de março a julho/2016 (5 épocas), foram selecionados ramos sem frutos, uma vez que há possibilidade da presença dos frutos influenciar o desenvolvimento das gemas (COSSIO-VARGAS et al., 2011). Com o auxílio de uma tesoura de poda, foram coletados mensalmente dois ramos de primavera e dois ramos de verão por cultivar, dos quais foram retiradas gemas axilares localizadas entre a segunda e décima posição no ramo para análise histológica. Os ramos coletados em campo foram embalados em jornal umedecido, mantidos em sacos plásticos e acondicionados em caixa térmica com gelo até a realização dos procedimentos laboratoriais.

Entre os meses de março a agosto de 2016, o desenvolvimento vegetativo também foi avaliado em condições de campo, por meio da contagem das novas brotações laterais emitidas nos ramos provenientes dos fluxos de primavera e verão, enquanto o desenvolvimento reprodutivo foi acompanhado pela avaliação do florescimento, utilizando uma escala visual adaptada de Salazar-García, Lord e Lovatt (1998) e Cabezas, Hueso e Cuevas (2003) (Tabela 1, Anexo 1), a qual possibilitou o registro do número de estruturas presentes nos ramos marcados, pela observação dos estágios florais. Além disso, após os períodos de queda fisiológica natural dos frutos que ocorre aproximadamente entre setembro/outubro e dezembro/janeiro (WHILEY et al., 2013), foi realizada a contagem dos frutos fixados em todos os ramos marcados.

Tabela 1. Escala visual dos estádios de desenvolvimento do florescimento em abacateiros

Estádio	Descrição
1	Brotação.
2	Gemas latentes.
3	Senescência parcial das escamas das gemas, ainda latentes.
4	Separação das escamas que recobrem a gema. As brácteas presentes na inflorescência sofrem expansão em todos os lados da gema.
5	Aumento das dimensões da gema. As escamas ficam distintamente separadas.
6	Gemas arredondadas. A base das escamas periféricas permanece e as brácteas que cercam a inflorescência estão presentes.
7	Aparecimento da inflorescência. Há abertura das brácteas da inflorescência, com início da emergência da estrutura; os botões florais de coloração verde pálido são vistos entre brácteas verde-amareladas, as quais protegem os primórdios dos rácimos da panícula e os botões florais.
8	Elongação do eixo secundário (fase de couve-flor). Há alongamento do eixo principal e o eixo secundário da inflorescência, os quais se tornam visíveis. O eixo terciário ainda está coberto por brácteas e há presença de pequenas flores fechadas.
9	Elongação do eixo terciário. Os eixos primário e secundário continuam seu alongamento e ocorre a elongação do eixo terciário da inflorescência. A abertura das flores terminais é evidente e a gema vegetativa do ápice da inflorescência é visível.
10	Flores totalmente diferenciadas, mas não abertas.
11	Antese. Pode ocorrer quebra da dormência das gemas vegetativas do ápice da inflorescência indeterminada, iniciando um novo fluxo de brotações de primavera.

Fonte: Adaptada de Salazar-García, Lord e Lovatt (1998) e Cabezas, Hueso e Cuevas (2003).

No decorrer das avaliações em campo, as variáveis meteorológicas locais e o teor de umidade do solo foram monitorados mensalmente. As condições meteorológicas das médias mensais de temperatura, precipitação e fotoperíodo foram obtidas da estação meteorológica de Ourinhos/SP e de uma estação meteorológica automatizada, instalada na propriedade onde o estudo foi realizado, durante o período de novembro de 2015 a dezembro de 2016.

As amostras de solo foram coletadas entre março e julho/2016, com auxílio de um trado do tipo holandês, o qual foi introduzido em quatro pontos sob a projeção da copa das árvores e a uma profundidade de 0 - 20 cm. O material coletado foi armazenado em saquinhos plásticos devidamente identificados e vedados até o momento de secagem do solo. A determinação da umidade do solo foi realizada pelo método da estufa em amostras com estrutura deformada, dispostas em recipientes de alumínio mantidos em estufa com circulação forçada de ar e sob temperatura de 72° C até atingirem peso constante, de acordo com metodologia adaptada da EMBRAPA (1997), na Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” – ESALQ/USP.

3.3. Análises histológica e histoquímica

O desenvolvimento do meristema apical e a presença de substâncias ergásticas em gemas axilares foi acompanhado a partir de análises histológicas e histoquímicas realizadas no Laboratório de Morfogênese e Biologia Reprodutiva de Plantas do Departamento de Ciências Biológicas, ESALQ/USP, Piracicaba/SP, com o auxílio de observações em microscópico estereoscópio ótico com registro fotográfico (SALAZAR-GARCÍA; LORD, LOVATT, 1998).

A partir da metodologia utilizada nas análises de rotina do laboratório, desenvolveu-se um protocolo específico para o preparo das lâminas histológicas permanentes das gemas obtidas dos abacateiros, de acordo com os seguintes procedimentos: i) secção basal e lateral das gemas a fim de proporcionar melhor infiltração dos fixadores; ii) imersão das gemas em paraformaldeído durante sete horas em temperatura ambiente; iii) fixação das gemas em solução Karnovsky (1965); iv) desidratação do material em série alcoólica-etílica em concentrações crescentes (10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 100% v/v) e v) inclusão das gemas em resina de hidróxietil metacrilato, conforme especificado pelo fabricante (Historesin, Leica®, Heidelberg, Germany).

Para cada cultivar e para as cinco épocas de coleta foram utilizadas três gemas de ramos provenientes do fluxo de primavera e três gemas advindas de ramos do fluxo de verão,

totalizando 150 gemas analisadas. As gemas emblocadas em material resinado foram seccionadas longitudinalmente a uma espessura de 5 µm em micrótomo rotativo manual com o uso de navalhas de aço. Após a secção das gemas, os cortes foram submetidos à coloração dupla PAS utilizando-se os reagentes ácido periódico de Schiff e Naphtol blue black (FISHER, 1968), a qual permitiu a observação de substâncias ergásticas, polissacarídeos, amido, amiloplastos, compostos fenólicos e proteínas. Posteriormente à realização da coloração, os cortes foram montados em lâminas histológicas com resina sintética (Entellan[®]) e lamínula para, em seguida, serem analisados e fotomicrografados em microscópio de luz (ZEISS-JENEMED2[®]) e em estereomicroscópio Micronal, adotando-se a escala de 5x, 20x e 50x para todas as imagens.

Além das substâncias ergásticas, os aspectos característicos das células meristemáticas foram observados, como a elevada relação nuclear/citoplasmática e alto teor proteico. Em relação à diferenciação das gemas, atribuíram-se os conceitos de presença ou ausência de diferenciação do meristema apical e ocorrência dos meristemas secundários e terciários nas gemas coletadas em cada época de coleta (março, abril, maio, junho e julho).

A observação das imagens geradas a partir dos cortes permitiu o estabelecimento de uma escala de intensidade para a presença das substâncias, sendo atribuídos os valores qualitativos (-), (+), (++) e (+++) aos resultados de ausência, presença reduzida, moderada ou elevada, respectivamente, os quais posteriormente foram transformados em uma escala ordinal para a realização da análise estatística (GRANER, 2013).

3.4. Análise Estatística

O experimento foi instalado em um delineamento inteiramente casualizado. As variáveis relacionadas ao desenvolvimento do meristema foram submetidas à estatística descritiva, uma vez que se considerou a ausência (-) ou presença (+) das transformações morfológicas e fisiológicas ocorridas no tecido meristemático apical e a presença ou ausência dos meristemas axilares.

Aos valores obtidos a partir da quantificação das substâncias ergásticas nas gemas de abacateiros foram atribuídos valores em uma escala ordinal. Dessa forma, os valores (-), (+), (++) e (+++) passaram para a escala ordinal 0, 1, 2 e 3, respectivamente, a fim de permitir a realização da análise estatística não paramétrica a partir do teste Kruskal-Wallis, o qual possibilitou a determinação do nível de significância observado entre os grupos analisados em cada cultivar (5 épocas e 2 fluxos de crescimento).

As informações de número de brotações, inflorescências e frutos, e porcentagem de ramos vegetativos e floríferos, coletadas a partir da observação do desenvolvimento vegetativo e floral em campo, também foram submetidas à análise estatística não paramétrica pelo Kruskal-Wallis, sendo todos os dados analisados no programa SAS[®] (Statistical Analysis System) considerando-se o nível de significância de 5% (SAS INSTITUTE, 1993).

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Condições meteorológicas e de umidade do solo

As médias mensais das temperaturas máximas e mínimas do ar variaram ao longo do ano, apresentando redução mais acentuada a partir do mês de abril. Entre a instalação do experimento e a finalização da coleta das gemas de abacateiro no campo, período compreendido entre novembro de 2015 e julho de 2016, a temperatura média mensal oscilou de 22,4 a 15,5°C, respectivamente (Figura 1A), enquanto o fotoperíodo da região variou de 10,9 a 13,6 horas de luz, sendo os dias mais curtos registrados nas estações do outono e do inverno, correspondentes aos meses de abril a agosto de 2016 (Figura 1B).

Davenport (1982) e Oliveira et al. (2008) consideraram o fotoperíodo um fator de influência na mudança do estágio de desenvolvimento das gemas do abacateiro, e acreditaram que o valor adequado para a diferenciação das gemas seja de aproximadamente 10 a 11 horas de luz diárias. Na região de Bernardino de Campos/SP, tal condição de fotoperíodo reduzido foi registrada a partir do mês de abril, sendo os dias mais curtos ocorridos entre maio e agosto, com duração aproximada de 11,9 a 11,5h de luz, respectivamente, e alcançando os valores de 10,9h nos meses de junho e julho (Figura 1). O comprimento do dia também interfere no tempo de duração do florescimento e na antecipação do período floral (BUTTROSE; ALEXANDER, 1978).

Entre os meses de março a julho, período no qual o desenvolvimento das gemas axilares foi acompanhado em laboratório, a temperatura média mensal começou a reduzir a partir do mês de abril, voltando a se elevar apenas no mês de outubro/2016 (Figura 1).

Figura 1. Médias mensais das precipitações (mm) e temperaturas (°C) mínima, média, máxima (A) e número médio mensal de horas de luz (B) no período de outubro/2015 a dezembro/2016 na Fazenda Santa Cecília, Bernardino de Campos, SP. Dados registrados na estação meteorológica de Ourinhos/SP e estação automatizada, instalada na Fazenda Santa Cecília. Fonte: Figura elaborada pela autora.

A baixa temperatura é um fator climático importante para o florescimento, pois está relacionada com a indução e diferenciação do meristema apical caulinar (MAC) presente nas gemas (BERNIER, 1988; COSSIO-VARGAS et al., 2007; SALAZAR-GARCIA; COSSIO-VARGAS; GONZÁLEZ-DURAN, 2008). No estudo em questão, os meses de maio, junho, julho e agosto registraram temperatura mínima média de 12,8°C, 10,2°C, 8,3°C e 10,1°C, respectivamente, período este que possivelmente compreende a época de diferenciação do

MAC, com seu consequente comprometimento irreversível com o florescimento (OLIVEIRA et al., 2008).

Evidências da ação de baixas temperaturas (inferiores a 20°C) sobre o florescimento foram descritas por Salazar-García, Lord e Lovatt (1999), os quais em experimento conduzido com plantas de ‘Hass’ submetidas a temperaturas de 10 e 7°C dia/noite e fotoperíodo de 10h durante uma a quatro semanas, seguidas por temperaturas diurnas e noturnas superiores (25/20°C), concluíram que as plantas requerem pelo menos três semanas sob temperatura reduzida para que suas gemas terminais resultassem em inflorescências. Somado a essa informação, os autores também observaram que quando submetidas ao frio por um período inferior a duas semanas, as plantas de ‘Hass’ permaneceram apenas no estágio vegetativo (SALAZAR-GARCÍA; LORD; LOVATT, 1999).

A demanda por períodos de temperaturas reduzidas para a ocorrência da indução e da diferenciação já havia sido relatada para abacateiros das cultivares Lula, Nabal, Fuerte, Rincon, Edranol e Hass (REECE, 1942; BUTTROSE; ALEXANDER, 1978; SEDGLEY; SCHOLEFIELD; ALEXANDER, 1985), e foi confirmada por pesquisas mais recentes (OLIVEIRA et al., 2008; ESCOBEDO-SOLÓRZANO; LOVATT, 2014).

A umidade mensal do solo no decorrer dos meses em que houve a coleta de gemas e o acompanhamento do florescimento nos abacateiros (março a setembro/2016) apresentou variação nos pomares de cada cultivar. Com exceção da cultivar ‘Quintal’, a umidade média registrada no mês de setembro foi inferior às umidades dos demais meses para todas as cultivares, possivelmente devido período de estiagem ocorrido entre agosto e setembro de 2016 (Figura 2).

As maiores umidades do solo foram registradas no mês de junho para as cultivares Geada, Fortuna, Quintal e Margarida, enquanto para ‘Hass’ a umidade superior ocorreu em março de 2016 (Figura 2).

Figura 2. Médias mensais de umidade do solo nos pomares de abacateiro ‘Geada’, ‘Fortuna’, ‘Quintal’, ‘Margarida’ e ‘Hass’ no período de março/2016 a setembro/2016 na Fazenda Santa Cecília, Bernardino de Campos, SP. Barras seguidas da mesma letra são iguais entre si pelo teste de Tukey ao nível de 5% de significância. Fonte: Figura elaborada pela autora.

Apesar da reduzida ocorrência de precipitações nos meses de março e abril de 2016, a elevada umidade do solo pode ser justificada pelo cultivo dos abacateiros em um Latossolo Vermelho Nitossólico, o qual proporciona alta penetração e boa manutenção de água (ROSSI, 2017) advinda possivelmente do excedente de chuvas dos meses anteriores. Tal comportamento acontece em função da estrutura dos solos argilosos, os quais possuem canais e poros de tamanho reduzido, que permitem a retenção da água contra as forças geradas pela gravidade e conferem grande capacidade de campo (TAIZ; ZEIGER, 2009). Além disso, tal período coincide com o início de queda das temperaturas, o que pode ter acarretado menor evaporação da água, com consequente manutenção da alta umidade do solo.

A disponibilidade hídrica no solo afeta os diferentes estádios de desenvolvimento vegetal (DUARTE FILHO et al., 2008). Para o abacateiro, Gaillard (1987) afirma que locais onde não há grande redução de temperatura ao longo do ano, um curto déficit hídrico mostra-se favorável para a iniciação floral. No entanto, no presente trabalho, a umidade do solo não representou um fator de influência relevante no processo de florescimento, uma vez que a região apresentou as condições de temperatura e fotoperíodo adequadas para a indução, diferenciação e florescimento das gemas das cinco cultivares de abacateiros.

4.2. Desenvolvimento vegetativo e reprodutivo em campo

4.2.1. Influência dos fluxos de crescimento vegetativo – comparação entre as cultivares

No fluxo vegetativo de primavera foram observadas diferenças significativas entre as cultivares avaliadas para as variáveis número médio de brotações, porcentagem de ramos vegetativos e ramos com inflorescência na gema terminal e número médio de frutos (Tabela 2). ‘Geada’ apresentou maior crescimento vegetativo e emissão de novas brotações em detrimento da produção de ramos floríferos, uma vez que teve a menor porcentagem de ramos com presença de inflorescência na gema terminal (37,5%) (Tabela 2). Embora ‘Hass’ tenha apresentado a menor média numérica para número de brotos, na qual apenas 25% dos ramos continham pelo menos uma brotação lateral, não se diferenciou das cultivares Fortuna, Quintal e Margarida em relação a essa variável (Tabela 2).

Tabela 2. Comparação entre as cinco cultivares de abacateiro em relação ao número médio de brotos (BROT), porcentagem de ramos vegetativos (RV), porcentagem de ramos com inflorescência na gema terminal (RF), número médio de inflorescências (INFLOR) e número médio de frutos (FTS) em ramos do fluxo de primavera (P) e de verão (V). Fazenda Santa Cecília, Bernardino de Campos, SP, agosto/2016

CULTIVAR	FLUXO	BROT*		RV (%)		RF (%)		INFLOR		FTS	
Hass	P	0,30	b	85,00	ab	15,00	ab	0,68	a	0,59	a
Fortuna	P	1,35	ab	84,62	ab	15,39	ab	0,30	a	0,00	b
Quintal	P	0,48	b	75,00	b	25,00	a	0,88	a	0,06	b
Geada	P	1,40	a	97,50	a	2,50	b	0,55	a	0,07	b
Margarida	P	0,64	ab	92,31	ab	7,69	ab	0,45	a	0,25	ab
CV (%)		47,34		33,15		33,15		46,72		33,50	
Valor p		0,0083		0,0378		0,0378		0,3965		<.0001	
Hass	V	0,93	b	17,50	c	82,50	a	2,70	a	0,82	a
Fortuna	V	3,45	a	62,50	a	37,50	c	0,63	b	0,03	b
Quintal	V	0,95	b	27,50	bc	72,50	ab	2,13	a	0,11	b
Geada	V	1,28	b	37,50	abc	62,50	abc	2,08	a	0,22	ab
Margarida	V	0,98	b	52,50	ab	47,50	bc	2,35	a	0,28	ab
CV (%)		49,34		46,44		46,44		52,06		37,08	
Valor p		<.0001		0,0002		0,0002		<.0001		0,0003	

*Valores seguidos da mesma letra, na coluna, são iguais entre si pelo teste de Kruskal-Wallis em nível de 5% de significância.

Quanto à porcentagem de ramos com formação de inflorescência na gema terminal nos ramos de primavera, a cultivar Quintal mostrou-se superior, uma vez que 25% dos ramos

avaliados apresentou a estrutura floral. A porcentagem de ramos com a gema terminal florífera foi relativamente baixa quando comparada à porcentagem de ramos que permaneceram no estado vegetativo, não havendo diferenças entre as cultivares quanto o número médio de inflorescências (Tabela 2).

O maior número médio de frutos na cultivar Hass pode ser explicado em função da estrutura arredondada da copa das plantas de 'Hass', o que possibilitou maior número de ramos viáveis ao florescimento tanto na região externa quanto interna da copa. Além disso, as espécies de abacateiro apresentam alternância produtiva entre os anos, especialmente a cultivar Hass (SALAZAR-GARCÍA; GARNER; LOVATT, 2013). Dessa forma, as plantas de 'Hass' poderiam estar em um ano de alta produção ('on-crop'), justificando a maior média de frutos fixados, enquanto as demais cultivares poderiam estar em uma safra menos produtiva.

Com exceção da cultivar Fortuna, nos ramos provenientes do fluxo vegetativo de verão, formados entre os meses de dezembro/2015 e fevereiro/2016, a porcentagem de ramos com inflorescências terminais (RF) foi superior àquela registrada para ramos vegetativos (RV), sendo que a cultivar Hass se destacou pela maior porcentagem de ramos floríferos, com 82,5% dos ramos, e pelo maior número médio de frutos nos ramos (Tabela 2).

A cultivar Fortuna apresentou o maior número médio de brotos (3,45) e, conseqüentemente, maior porcentagem de ramos vegetativos e reduzida produção de inflorescências, com valores médios inferiores a uma estrutura floral por ramo (Tabela 2). O baixo desempenho reprodutivo observado no abacateiro 'Fortuna' pode ser atribuído à sombra das gemas em ramos que vigorizaram muito, pela menor disponibilidade de luz e reservas de fotoassimilados às mesmas (DUARTE-FILHO et al., 2008). No sul da Flórida, Davenport (1982) também afirma que o florescimento de abacateiros ocorre primeiramente na porção mais alta e ensolarada da copa.

Em relação ao potencial florífero e produtivo dos abacateiros avaliados, o alto número de inflorescências produzidas não indica com precisão o volume de frutos que serão colhidos, pois mesmo quando o florescimento é satisfatório, a produção de frutos é pequena, devido à sua característica de alta abscisão e baixa fixação de frutos, a qual pode oscilar entre 0,001 e 0,23% de acordo com a cultivar e condições de cultivo (GARNER; LOVATT, 2008).

4.2.2. Influência dos fluxos de crescimento vegetativo – comparação entre os fluxos dentro da mesma cultivar

De modo geral, os ramos oriundos do fluxo de verão mostraram desenvolvimento reprodutivo mais pronunciado do que aqueles oriundos do fluxo de primavera. Com exceção do ‘Fortuna’, todas as cultivares apresentaram maior porcentagem de ramos floríferos e maior número médio de inflorescências nos ramos de verão, sendo que a porcentagem média de ramos com gema terminal florífera (RF) e o número médio de inflorescências (INFLO) oscilou entre 37,5% a 82,5% e 2,07 a 2,70, respectivamente (Tabela 3). A cultivar Hass apresentou os maiores valores de RF (82,5%) e INFLO (2,7) nos ramos de verão (Tabela 3).

Tabela 3. Desempenho dos ramos de primavera (P) e de verão (V) nas cultivares de abacateiros. ‘Geadá’, ‘Fortuna’, ‘Quintal’, ‘Margarida’ e ‘Hass’ em relação ao número médio de brotos (BROT), porcentagem de ramos vegetativos (RV), porcentagem de ramos com inflorescência na gema terminal (RF), número médio de inflorescências (INFLO) e número médio de frutos (FTS). Fazenda Santa Cecília, Bernardino de Campos, SP, agosto/2016

CULTIVAR	FLUXO	BROT*		RV (%)		RF (%)		INFLO		FTS	
Hass	P	0,30	a	85,00	a	15,00	b	0,68	b	0,59	a
	V	0,93	a	17,50	b	82,50	a	2,70	a	0,82	a
CV (%)		46,75		36,88		36,88		46,06		51,32	
Valor p		0,0541		<.0001		<.0001		<.0001		0,979	
Fortuna	P	1,35	b	84,62	a	15,39	b	0,30	a	0,00	a
	V	3,45	a	62,50	b	37,50	a	0,63	a	0,03	a
CV (%)		49,81		42,78		42,78		47,11		12,42	
Valor p		0,0002		0,0271		0,0271		0,1045		0,371	
Quintal	P	0,48	a	75,00	a	25,00	b	0,88	b	0,06	a
	V	0,95	a	27,50	b	72,50	a	2,13	a	0,11	a
CV (%)		47,19		43,99		43,99		50,14		28,07	
Valor p		0,1403		<.0001		<.0001		0,0003		0,46	
Geadá	P	1,40	a	97,50	a	2,50	b	0,55	b	0,07	a
	V	1,28	a	37,50	b	62,50	a	2,07	a	0,22	a
CV (%)		52,61		35,98		35,98		48,65		33,83	
Valor p		0,3341		<.0001		<.0001		0,0002		0,1550	
Margarida	P	0,64	a	92,31	a	7,69	b	0,45	b	0,25	a
	V	0,98	a	52,50	b	47,50	a	2,35	a	0,28	a
CV (%)		49,51		40,17		40,17		44,00		40,63	
Valor p		0,4058		<.0001		<.0001		<.0001		0,595	

*Valores seguidos da mesma letra, na coluna, são iguais entre si pelo teste de Kruskal-Wallis em nível de 5% de significância.

Em todas as cultivares, os ramos de primavera mostraram-se predominantemente vegetativos, uma vez que poucas gemas terminais de tais ramos resultaram em inflorescências, sendo a maioria responsável por manter seu desenvolvimento vegetativo, de modo a formar os ramos oriundos do fluxo de verão, que puderam desenvolver ou não as inflorescências (Tabela 3).

Um dos possíveis motivos para esse ocorrido seria a competição por reservas energéticas. Em algumas cultivares de abacateiro, há a presença de frutos em processo de formação ou maturação no momento de emissão de novas brotações durante o fluxo de primavera (ROCHA-ARROYO et al., 2011), fazendo com que as reservas presentes na árvore precisem ser distribuídas entre diferentes drenos, o que leva a planta a priorizar apenas algumas estruturas (WHILEY et al. 1988; FACHINELLO, 2008; SILVA et al., 2017).

Outros autores relataram que além do fluxo de crescimento de primavera, os de verão, outono ou inverno também contribuem de forma variável com o desenvolvimento reprodutivo dos abacateiros (DAVENPORT, 1982; SALAZAR-GARCÍA et al., 2006; OLIVEIRA et al., 2013; SILVA et al., 2017) considerando a influência da cultivar e do ambiente de produção (ROCHA-ARROYO et al., 2011; CHANDERBALI et al., 2013).

Na cidade de Tepic, Nayarit – México, Cossio-Vargas et al. (2011) observaram fluxos de crescimento vegetativo na primavera, inverno e verão, e ocorrência de três floradas em abacateiros tipo ‘Hass’ denominado ‘Hass-Méndez’, sendo que as brotações formadas durante o fluxo de inverno foram as mais importantes para o florescimento. Além da florada principal, a qual ocorreu em fevereiro, a cultivar Méndez apresentou floradas fora de época, em julho e setembro, presentes nos ramos de verão e outono, respectivamente (COSSIO-VARGAS et al., 2011).

Padrão semelhante foi encontrado em plantas de ‘Hass’ estabelecidas em Michoacán – México, as quais tiveram três fluxos de crescimento (inverno, primavera e verão) e três floradas, sendo as brotações de inverno as principais provedoras de gemas florais (ROCHA-ARROYO et al., 2011). Estudos conduzidos por outros pesquisadores também demonstraram que o fluxo de inverno é o principal fluxo reprodutivo do ‘Hass’ no México (SALAZAR-GARCÍA et al., 2006; 2007). Por outro lado, em estudo com mais de vinte cultivares de abacateiros na região da Flórida, Davenport (1982) constatou a formação de inflorescências nos ramos de outono, enquanto na região californiana, os ramos gerados no fluxo de primavera foram os mais importantes para a produção de inflorescências (WHILEY et al., 1990; SALAZAR-GARCÍA; LORD, LOVATT, 1998; SALAZAR-GARCÍA et al., 2007).

Há diferenças entre o tempo em que as gemas dos fluxos vegetativos atingem a antese. Nas zonas mexicanas produtoras de ‘Hass’, o fluxo de verão que se forma em julho, demandou um período menor de tempo para atingir a antese, mostrando desenvolvimento mais acelerado, embora tenha menor influência na composição floral da copa (SALAZAR-GARCÍA et al., 2007). Cossio-Vargas et al. (2008) também encontraram diferenças no tempo demandado pelos fluxos vegetativos para alcançar a antese, que foi de 11,5 meses para ramos de inverno formados em fevereiro e de 7,5 meses para ramos de verão formados em julho, embora a abertura floral de ambos os ramos tenha coincidido no mês de fevereiro.

Na região do presente estudo, nota-se que as gemas responsáveis pela fase reprodutiva e que atingem a antese mais rapidamente estão majoritariamente localizadas nas brotações mais jovens, oriundas do fluxo de verão, emitidas no período mais próximo ao florescimento.

4.2.3. Época de florescimento

O florescimento resulta de uma série de processos fisiológicos, físicos e bioquímicos das plantas, sendo controlados por grupos gênicos e condições climáticas (OLIVEIRA et al., 2008; TAIZ; ZEIGER, 2009). No abacateiro, a florada de cada cultivar pode variar de um a dois meses (LEONEL; SAMPAIO, 2008), mas oscilações na temperatura e na altitude acarretam a antecipação ou atraso do florescimento. Altitudes ou temperaturas mais elevadas levam à antecipação do florescimento (COSSIO-VARGAS et al., 2011), podendo reduzir a duração desse evento reprodutivo (SEDGLEY, 1987).

Notou-se que as cinco cultivares floresceram em agosto de 2016, período que coincidiu com o aumento da temperatura média mensal e comprimento do dia (Figura 1). Apesar do maior florescimento nos ramos de verão, não houve diferença em relação ao momento de florescimento das brotações de primavera e verão, pois independentemente da idade dos ramos, o florescimento ocorreu no mesmo mês para ambos os fluxos. Esse comportamento é semelhante ao descrito por Salazar-García et al. (2007), os quais observaram que a antese ocorreu no mês de fevereiro nos ramos dos fluxos de verão e inverno em abacateiros ‘Hass’ localizados em Nayarit, México.

A época de florescimento das cultivares do presente estudo está de acordo com o relatado na literatura e observado na maioria das áreas produtivas do Estado de São Paulo, sendo observada durante o fim do inverno e a primavera, entre os meses de agosto e outubro (OLIVEIRA et al., 2013; SILVA et al., 2017).

Em um estudo fenológico conduzido por Silva et al. (2017), o florescimento de ‘Hass’ e ‘Margarida’ ocorreu entre agosto e setembro. Tais resultados se assemelham ao descrito por Silva et al. (2014), os quais verificaram, para sete cultivares de abacateiro no ciclo de 2008/2009, que o início da floração ocorreu entre agosto, em ‘Breda’, ‘Fuerte’, ‘Hass’ e ‘Quintal’, e setembro, para as cultivares ‘Fortuna’, ‘Margarida’ e ‘Ouro Verde’, sendo que o período entre o início e o final da floração variou de um a três meses. No entanto, no ciclo seguinte (2009/2010) houve diferenciação no desempenho das cultivares, uma vez que o período de florescimento se mostrou mais tardio. Dessa forma, evidencia-se a influência dos aspectos climáticos no processo de indução das gemas e desenvolvimento floral (SILVA et al., 2014).

Abacateiros ‘Hass’ localizados na região noroeste da Argentina, de clima temperado quente, apresentaram florescimento na estação de primavera, entre os meses de setembro e outubro, e ciclo fenológico composto por dois (primavera e verão) ou três fluxos vegetativos (primavera, verão e outono), sendo que o fluxo de verão ocorrido entre dezembro e fevereiro foi o mais vigoroso e responsável pela maior produção de frutos (CURZEL et al., 2015).

Os resultados encontrados para as cinco cultivares de abacateiro na região paulista do presente trabalho, estão de acordo com os descritos para o Brasil e várias regiões do mundo (Austrália, Estados Unidos, Peru e África do Sul), nas quais o florescimento do abacateiro ocorre uma vez por ano (THORP et al. 1995; LIU et al., 1999; DIXON et al.; 2008). No sul da Flórida, o florescimento inicia-se entre o final de novembro e janeiro, tendo seu pico entre os meses de março e abril (DAVENPORT, 1982), enquanto na Nova Zelândia o florescimento ocorre na primeira semana de novembro (THORP et al., 1995).

Neste estudo, o potencial reprodutivo dos fluxos de primavera e verão pode estar associado ao fato de que ambos são submetidos a condições promotoras da indução e diferenciação das gemas, uma vez que tanto os ramos formados em setembro, quanto os formados entre dezembro/fevereiro, passam pelo momento de baixas temperaturas a partir de abril, as quais são necessárias para estimular a mudança de fase do estágio vegetativo para o reprodutivo (BUTTROSE; ALEXANDER, 1978). A diferença entre as brotações dos dois fluxos consiste no número de inflorescências geradas e no tempo demandado para atingir a antese (SALAZAR-GARCÍA; LORD, LOVATT, 1998; SALAZAR-GARCÍA et al., 2006; SALAZAR-GARCÍA et al., 2007; COSSIO-VARGAS et al., 2008).

Nos ramos de primavera, o período de emissão de brotos até o florescimento é maior, e a medida que os ramos se tornam mais velhos, pode haver redução da viabilidade das gemas, as quais se tornam inativas, secam ou caem dos ramos (DAVENPORT, 1986; ESCOBEDO-

SOLÓRZANO; LOVATT, 2014). Por outro lado, as gemas formadas nos ramos de verão levam menos tempo até passar pelas baixas temperaturas e iniciarem os processos de florescimento.

4.2.4. Nível de desenvolvimento das inflorescências

No florescimento do mês de agosto de 2016, foi observada maior número de inflorescências nos ramos de verão que se encontravam entre os estágios 9 e 10 da escala de desenvolvimento floral de abacateiros (SALAZAR-GARCÍA; LORD, LOVATT, 1998; CABEZAS; HUESO; CUEVAS, 2003) e embora em número reduzido, a maioria das inflorescências presentes nos ramos de primavera também se encontrava entre esses estágios (Figura 3).

Nos ramos de primavera, as cultivares Geada, Quintal e Hass foram as que apresentaram maior número de inflorescências em estágio mais avançado de desenvolvimento (14, 13 e 15, respectivamente), enquanto nos ramos de verão, as inflorescências mais desenvolvidas foram mais numerosas também nas cultivares Geada (54) e Hass (55), assim como em ‘Margarida’ (36) (Figura 3). Corroborando com resultados anteriores, o número e estágio de desenvolvimento das inflorescências do ‘Fortuna’ foram muito reduzidos e, quando presentes, apresentaram-se em menor estágio de desenvolvimento (Tabela 2, Figura 3).

Figura 3. Número total de inflorescências em cada estágio de desenvolvimento floral (Tabela 1), nos ramos dos fluxos de primavera e verão das cultivares de abacateiros ‘Geada’, ‘Fortuna’, ‘Quintal’, ‘Margarida’ e ‘Hass’, contabilizado em agosto de 2016 na Fazenda Santa Cecília, Bernardino de Campos, SP. Fonte: Figura elaborada pela autora.

4.3. Anatomia de gemas axilares de abacateiro

4.3.1. Diferenciação floral do meristema apical caulinar

Dentre as gemas axilares analisadas por meio dos testes histológicos e histoquímicos, apenas as cultivares (cv.) Hass e Margarida permitiram a visualização de estruturas da inflorescência bem desenvolvidas. A cv. 'Hass' apresentou formação floral em apenas 33,3% das gemas de ramos de primavera coletadas em junho/2016 (Figura 4A, 4B e 4C), enquanto na cv. 'Margarida', 33,3% e 66,6% das gemas dos ramos de verão, coletadas nos meses de junho (Figura 4D, 4E e 4F) e julho/2016 (Figura 4G, 4H e 4I), respectivamente, apresentaram estágio avançado de desenvolvimento floral. Nessas gemas, a alta atividade meristemática também foi sinalizada pela presença de núcleos aparentes e volumosos, bem como aumento da relação nuclear/citoplasmática das células (Figuras 5B, 5C e 5F), as quais são características de células ativas (STEIN et al., 2010).

Nas condições edafoclimáticas da Califórnia, a transição entre o período vegetativo e reprodutivo de abacateiros 'Hass', bem como sua diferenciação caracterizada por alterações internas do meristema, também ocorreu em ramos do fluxo de crescimento de verão (SALAZAR-GARCÍA; LORD; LOVATT, 1998; SALAZAR-GARCIA et al., 1999).

Nenhum primórdio floral foi observado nas gemas axilares, nos meses antecedentes, de março a maio, em todas as cultivares analisadas, embora mudanças na angulação do tecido meristemático tenha sido observada em algumas gemas (Figuras 5 a 14).

Figura 4. Fotomicrografias de secções longitudinais de gema axilar das cultivares de abacateiro Hass (A, B e C), coletadas no mês de junho de 2016 em ramos formados durante o fluxo de primavera, e Margarida coletadas nos meses de junho (D, E e F) e julho de 2016 (G, H e I) em ramos de fluxo de verão. Cortes histológicos corados com coloração dupla PAS, com uso de ácido periódico de Schiff e Naphtol blue black. A e D. Estádio inicial da formação da inflorescência das cultivares Hass e Margarida, respectivamente. B e C, E e F, detalhes de A e D, respectivamente, evidenciando a presença de elevada relação núcleo-citoplasmática e presença moderada de proteínas em células meristemáticas. G, H e I. Estádio avançado de formação das estruturas de inflorescência em gemas axilares de abacateiro Margarida, coletadas em julho/2016. p = eixo primário da inflorescência; s = eixo secundário da inflorescência; setas azuis = proteínas/proteinoplastos; setas brancas = polissacarídeos na parede celular/citoplasma; setas pretas = compostos fenólicos; asterisco preto = região de células com elevada relação núcleo/citoplasmática. Fonte: Figura elaborada pela autora.

Verifica-se nesse trabalho que os primórdios florais em abacateiros são formados, em média, de dois a três meses antes da floração, respeitando-se as diferenças entre as cultivares, conforme foi observado por outros autores (GAILLARD, 1987; PÉREZ et al., 2007). A sinalização do comprometimento das gemas com o estágio reprodutivo pode ocorrer por meio de mudanças internas e externas. Primeiramente, após os processos indutivos, há uma série de alterações químicas e hormonais no tecido vegetal, resultando em alterações histológicas (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2014; TAIZ; ZEIGER, 2009), as quais são representadas pela mudança na conformação das camadas da túnica e corpo do meristema, que passam do formato cônico para o achatado, com aumento do diâmetro celular (SALAZAR-GARCIA; LORD;

LOVATT, 1998; OLIVEIRA et al., 2008), sendo tais mudanças também influenciadas por estímulos ambientais (WILKIE; SEDGLEY; OLESEN, 2008; TAIZ; ZEIGER, 2009).

As fotomicrografias dos cortes histológicos das gemas axilares permitiram visualizar os meristemas formando a inflorescência do abacateiro, assim como observado por Reece (1942), com os componentes dos eixos primário e secundário da inflorescência em desenvolvimento, bem como o início da formação floral e seus componentes ergásticos armazenados, uma vez que diferentes colorações representam diferentes substâncias (Figuras 4B, 4C e 4F). Conforme mencionado por diversos autores, a inflorescência do abacateiro apresenta desenvolvimento acrópeta, com o aparecimento do eixo primário, secundário e terciário consecutivamente (REECE, 1942; DAVENPORT, 1986; SALAZAR-GARCÍA; LORD; LOVATT, 1998; SALAZAR-GARCÍA; GARNER; LOVATT, 2013).

Os primórdios florais podem ser formados muito antes da ocorrência da antese, nas gemas terminais e axilares presentes nos ramos oriundos dos fluxos de primavera e de verão (WILKIE; SEDGLEY; OLESEN, 2008). Em abacateiros conduzidos em ambiente subtropical, os primórdios florais ocorrem em gemas terminais, sub-terminais ou axilares das brotações de primavera e verão, sendo formados em poucas semanas ou em até dois meses ou mais antes da antese (CHANDERBALI et al., 2013; ESCOBEDO-OLÓRZANO; LOVATT, 2014).

Neste estudo, onde foi constatada que a formação floral ocorreu principalmente em gemas dos ramos gerados do fluxo de verão (Figura 4), com os primeiros primórdios florais sendo observados aproximadamente dois meses antes do início do florescimento, o qual ocorreu a partir de agosto de 2016, são resultados semelhantes aos obtidos por Escobedo-Solórzano e Lovatt (2014) na Califórnia para abacateiros ‘Hass’.

Dessa forma, os resultados desta pesquisa evidenciam o potencial florífero de gemas axilares de cultivares de abacateiro (Figura 4), uma vez que diante das condições climáticas e fisiológicas ideais, tais estruturas vegetais também podem tornar-se reprodutivas (VENNING; FRANCIS; LINCOLN, 1958; ESCOBEDO-SOLÓRZANO; LOVATT, 2014).

No entanto, as gemas axilares apresentam maior potencial de florescimento à medida que a dominância apical exercida pelas gemas terminais e subterminais é reduzida, pois quando presentes, tais gemas são as principais responsáveis pela produção de flores, retardando ou impedindo o desenvolvimento das estruturas axilares localizadas abaixo delas (SCHOLEFIELD; SEDGLEY; ALEXANDER, 1985; SALAZAR-GARCÍA et al., 1999).

Em estudo conduzido em abacateiros ‘Hass’ situados na Califórnia, houve aumento do desenvolvimento vegetativo e reprodutivo de gemas laterais em ramos com a remoção da gema terminal, sendo que a formação floral em gemas axilares foi verificada apenas quando realizou-

se a retirada da porção terminal do ramo em fevereiro e março nos ramos de verão e primavera, respectivamente (ESCOBEDO-SOLÓRZANO; LOVATT, 2014). A influência da dominância apical exercida pela gema terminal sobre as gemas axilares também foi avaliada por Salazar-García et al. (1999), os quais obtiveram aumento da porcentagem de gemas axilares de ‘Hass’ resultantes em inflorescência após realizar o corte da região terminal do ramo.

Além da redução da dominância apical exercida pela gema terminal, a utilização de biorreguladores também se mostra estratégica para o estímulo do desenvolvimento reprodutivo de gemas axilares. Em ramos de primavera da cv. ‘Hass’, coletados em plantas com baixa produção no ano anterior (plantas “off-crop”), a remoção da gema terminal associada à aplicação de 6-benziladenina (BA) aumentou o desenvolvimento de gemas laterais vegetativas e floríferas (ESCOBEDO-SOLÓRZANO; LOVATT, 2014).

Apesar das gemas axilares coletadas nos ramos de primavera e verão das cultivares Geadá, Fortuna e Quintal não apresentarem desenvolvimento avançado das estruturas componentes das inflorescências em nenhum dos meses considerados no presente trabalho, observou-se mudanças angulares em seus ápices meristemáticos, os quais se mostraram mais planos ou convexos no decorrer dos meses (Figuras 5 a 10, coluna A à M). Observou-se, que o meristema dos ramos de primavera apresentou achatamento predominantemente no mês de junho (Figuras 5, 7, 9, 11 e 13, coluna A à M), enquanto nos ramos de verão essa mudança na conformação meristemática foi antecipada, ocorrendo entre os meses de abril e maio na maioria das cultivares (Figuras 6, 8 e 10).

As diferenças entre os momentos das alterações anatômicas internas do meristema das gemas de primavera e verão poderiam ser atribuídas ao próprio desenvolvimento fenológico do abacateiro (CHANDERBALI et al., 2013). Nos ramos provenientes do fluxo de primavera, o desenvolvimento de gemas axilares pode ser inibido em função do contínuo crescimento das gemas apicais, que resultam de inflorescências indeterminadas nos ramos formados durante o fluxo de verão (SALAZAR-GARCÍA et al., 1999).

Além disso, à medida que a região terminal do ramo se desenvolve vegetativamente de modo a originar os ramos do fluxo de verão, as gemas axilares têm seu desenvolvimento reprimido, tendo a abscisão como destino final, ou tornam-se dormentes ou inativas, retomando seu crescimento apenas diante de situações nas quais a gema terminal não prossegue seu desenvolvimento (DAVENPORT, 1982). A presença de frutos maduros nos ramos também é um fator de inibição das gemas de primavera, reduzindo seu desenvolvimento de forma semelhante à influência exercida pela dominância apical das gemas terminais (ESCOBEDO-SOLÓRZANO; LOVATT, 2014).

A presença da região terminal do ramo, bem como o desenvolvimento das gemas originadas há menos tempo no fluxo de verão, pode ser um fator inibitório e repressor do desenvolvimento de gemas laterais, principalmente daquelas localizadas nos ramos mais velhos, correspondentes aos ramos do fluxo de primavera. Diante desse sinal repressor, o meristema das gemas axilares dos ramos de primavera pode permanecer vegetativo por mais tempo, priorizando a formação de estruturas vegetativas (como brotos laterais), as quais por sua vez também podem reprimir o início da formação dos eixos secundários do meristema da inflorescência nas gemas axilares (SALAZAR-GARCÍA et al., 1999).

A presença mais acentuada dos eixos meristemáticos secundários da inflorescência ocorreu a partir do mês de maio, fato que também pode ser indicativo do início da diferenciação meristemática das gemas (Figuras 5 a 14). Na Flórida, Reece (1942) observou a presença de meristemas do eixo secundário menos desenvolvidos em outubro (data da primeira coleta) e o desenvolvimento mais avançado dos eixos, dois meses depois, no mês de dezembro.

A ocorrência dos eixos secundários do meristema torna-se um fator importante para o entendimento do comportamento reprodutivo das gemas axilares, pois Salazar-García et al. (1999) afirmaram que a presença de um ou dois meristemas do eixo secundário em gemas axilares do abacateiro ‘Hass’ é indicativo do total comprometimento de tais estruturas com o florescimento. Corroborando com tal afirmação, Scholefield, Sedgley e Alexander (1985) visualizaram os estágios iniciais do desenvolvimento floral entre abril e maio para abacateiros ‘Fuerte’ localizados no sul da Austrália, sendo o meristema floral caracterizado pelo aparecimento dos eixos secundários e terciários da inflorescência.

Em estudos anatômicos com gemas de abacateiros, muitos autores também verificaram que o período de transição entre os estádios vegetativo e reprodutivo foi marcado pelo achatamento do meristema, seguido pela aquisição da aparência convexa do MAC e aparecimento dos eixos secundários e terciários nos meses posteriores (SEDGLEY; SCHOLEFIELD; ALEXANDER, 1985; SALAZAR-GARCÍA; LORD; LOVATT, 1998; OLIVEIRA et al., 2008).

O aumento do diâmetro externo também foi observado nas gemas axilares das cultivares Geada, Fortuna, Quintal, Margarida e Hass, sendo as gemas de junho e julho as de maiores diâmetros visualizados durante as observações realizadas com o auxílio do microscópio de luz em laboratório (Figuras 5 a 14, coluna A a M). A mudança de tamanho pode ser atribuída à elevação da atividade mitótica das células, as quais também apresentam mudanças estruturais de organização e dimensão e, em conjunto, tornam-se mais largas (STEIN et al., 2010; RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2014).

Além do aumento do número de células, as maiores dimensões das gemas podem ser atribuídas à absorção de água pelo protoplasma, a qual é maior após períodos de atividade reduzida e responsável por promover um inchaço no órgão vegetal (ZIMMERMAN, FAUST, SHREVE, 1970). Na região nordeste do estado de São Paulo, Oliveira et al. (2008) verificaram que gemas das cultivares Hass e Fortuna tiveram sua transição entre os estádios vegetativo e reprodutivo em maio, mês no qual houve queda nas temperaturas médias diárias, com consequente evocação floral em junho e iniciação da inflorescência em julho, assim como observado nesse trabalho para gemas axilares das cultivares Hass e Margarida (Figura 4).

Os autores mencionaram que o período foi marcado pela mudança de aparência externa e interna da gema, a qual passou de cônica, estreita e arredondada para achatada e inchada em função do aumento do diâmetro e caracterizada pelo início de formação de sépalas e brácteas no ápice meristemático, evidenciando-se uma nova conformação anatômica nas gemas de abacateiro à medida em que se tornam comprometidas com o florescimento (REECE, 1942; OLIVEIRA et al., 2008). Apesar da possibilidade de observação de tais características em gemas a partir do momento de diferenciação e evocação floral, no presente trabalho não foram observadas as estruturas de sépalas e pétalas até o último período de coleta de gemas axilares, que ocorreu em julho de 2016.

4.3.2. Análise histológica e histoquímica de gemas axilares

A partir das fotomicrografias, a estrutura anatômica interna das gemas axilares de abacateiro foi exposta, permitindo a visualização do meristema apical caulinar (Mac), meristema fundamental (mf), regiões meristemáticas axilares (s), protoderme (pd), células procambiais ou traço do procâmbio (tp), primórdios foliares (pf), também denominados de escamas da inflorescência, e numerosos tricomas na superfície dos primórdios foliares (Figuras 5 a 14).

A região distal do meristema (região das células meristemáticas iniciais - DI) das gemas axilares dos ramos dos fluxos de primavera e verão continham elevada relação núcleo/citoplasmática nas células, observada a partir de seu núcleo volumoso (corado em azul pelo Naphtol blue black) em relação ao citoplasma, e pela presença de paredes celulares delgadas e na coloração cor-de-rosa, quando em intenso processo de divisão celular (Figuras 5H, 6E, 7K, 8H). No entanto, a ocorrência de elevada relação núcleo/citoplasmática foi menor na região mediana da gema (localizada logo abaixo das células iniciais - ME), principalmente

nos meses de março e abril, podendo indicar menor atividade metabólica nessa região (Tabela 4).

A presença de tais células com alta relação núcleo/citoplasmática é atribuída ao conjunto de características apresentado pelas células meristemáticas em elevada atividade metabólica, conforme observado em regiões meristemáticas das gemas de videira (BOTTI; SANDOVAL, 1990) e células pré-procambiais de embriões somáticos de pupunheira (ALMEIDA et al., 2012).

Tabela 4. Presença (+) e ausência (-) de polissacarídeos na parede celular (PPC) e elevada relação núcleo/citoplasmática (N/C) na região distal (DI) e região mediana (ME) das gemas coletadas nos ramos dos fluxos de primavera e verão, entre os meses de março a julho de 2016, nas cultivares Hass (H), Fortuna (F), Quintal (Q), Geada (G) e Margarida (M)

Época Gema		Gemas coletadas nos ramos do fluxo de primavera												Gemas coletadas nos ramos do fluxo de verão												
		DI						ME						DI						ME						
		PPC			N/C			PPC			N/C			PPC			N/C			PPC			N/C			
		H	F	Q	G	M	H	F	Q	G	M	H	F	Q	G	M	H	F	Q	G	M	H	F	Q	G	M
Março	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	2	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	3	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Abril	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+
	2	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	3	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Maio	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	3	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Junho	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	3	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Julho	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	3	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Embora existam estudos sobre alterações metabólicas em espécies frutíferas (SACHER, 1982; ZIMMERMAN; FAUST, 1969; ZIMMERMAN; FAUST; SHREVE, 1970; WANG; FAUST; STEFFENS, 1985; BOTTI; SANDOVAL, 1990; McPHERSON et al., 1997; ANDREINI et al., 2008) e a respeito de determinações quantitativas e qualitativas de substâncias ergásticas em espécies arbóreas (KIKUCHI; POTIGUARA; SANTOS, 2007; SILVA; POTIGUARA, 2009; ALMEIDA et al., 2012; GRANER, 2013), há escassez de estudos histoquímicos e informações referentes às mudanças metabólicas durante o desenvolvimento de gemas terminais e axilares de abacateiro.

Resultantes do metabolismo primário ou secundário, e encontradas na parede e citoplasma celular, a função desempenhada pelas substâncias ergásticas varia conforme suas

características e composição química, podendo ser descartados ou utilizados como produtos de armazenamento (RODRIGUES; MACHADO, 2013).

Dentre as cultivares avaliadas, houve pouca variação entre as quantidades das substâncias ergásticas nas gemas axilares coletadas ao longo dos meses de março, abril, maio, junho e julho de 2016, sendo que a cultivar Hass apresentou maior variação durante o período (Tabela 9). Em todas as cultivares, a região distal meristemática das gemas axilares foi marcada pela reduzida presença de amido, compostos fenólicos e polissacarídeos no citoplasma, enquanto as proteínas e polissacarídeos na parede celular foram altamente presentes nessa região (Figuras 5 a 14).

Nota-se maior valor médio de amido na região mediana das gemas provenientes do fluxo de primavera (Tabelas 5 a 9) e à medida que os meses avançaram, o teor de amido dessa região se elevou, fato comprovado nas pranchas anatômicas das gemas de ‘Geada’ (Figura 6) e ‘Margarida’ (Figura 11). A cultivar ‘Hass’ também apresentou elevação do teor médio de amido, embora tal comportamento tenha sido mais acentuado nas gemas provenientes do fluxo de verão (Figura 14).

Assim como observado nas gemas axilares das cultivares de abacateiro, apesar da possibilidade de sua ocorrência na região distal do meristema, Botti e Sandoval (1990) também encontraram maiores teores de grânulos de amido na região abaixo da zona central (“rib-meristem”) de gemas de videira (*Vitis vinifera* L. cv. Thompson). De acordo com os autores, o teor de amido nas gemas está correlacionado com os processos de florescimento, sendo os maiores teores de amido aqueles que resultam em melhor desempenho durante o processo de indução floral (BOTTI; SANDOVAL, 1990).

Heteropolímero polissacarídico composto por moléculas de amilose e amilopectina (KOTTING et al., 2010), o amido atua como um metabólito primário, participando do metabolismo celular primário, no fornecimento de energia química e componentes estruturais, e constitui uma importante fonte de armazenamento de energia para as células e bom desenvolvimento da planta durante o florescimento, assim como os açúcares (WHILEY; WOLSTENHOLME, 1990; RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2014; SILVA; POTIGUARA, 2009). Seu acúmulo ocorre nos plastídios, em formas cristalinas ou semicristalinas, denominadas de grânulos (KOTTING et al., 2010).

As proteínas são importantes fontes de nitrogênio e aminoácidos que serão utilizados na formação de novos corpos proteicos ou distintos compostos vegetais (SÁNCHEZ-ROMERO et al., 2002; RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2014). De modo semelhante ao que ocorre em sementes, nas quais o embrião requer alta concentração de proteínas para se desenvolver, a

presença de tais moléculas orgânicas nas zonas meristemáticas mostra-se como um indicativo de sua expressiva atividade metabólica (SÁNCHEZ-ROMERO et al., 2002; STEIN et al., 2010), proporcionando evolução do crescimento das células (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2014; TAIZ; ZEIGER, 2009).

Em relação ao armazenamento proteico, no presente trabalho este se manteve elevado na região meristemática das gemas axilares de todas as cultivares, sendo tal substância caracterizada pela coloração azul em diferentes intensidades (Figuras 5 a 14).

No abacateiro ‘Hass’, aumento significativo no teor de proteínas das células meristemáticas foi observado a partir do mês de maio nas gemas provenientes dos ramos do fluxo de primavera (Tabela 9), sendo que nessa cultivar, tais gemas foram as únicas potencialmente produtivas, uma vez que a ocorrência de estruturas florais se deu apenas nas gemas axilares coletadas de ramos de primavera no mês de junho (Figura 4).

Corroborando com o comportamento proteico observado em ‘Hass’ e o pressuposto de que maiores teores de proteína são indicativos de maior atividade metabólica do meristema e demais tecidos vegetais (HERMAN; LARKINS, 1999), Jeknic e Chen (1999) relacionaram a presença de proteínas em gemas terminais, laterais, folhas e caule com a dormência de plantas perenes. Os pesquisadores observaram diminuição da quantidade de proteínas em gemas terminais e laterais, bem como os tipos da substância proteica quantificada, nas épocas de dormência da espécie *Populus deltoides*. Dessa forma, com a retomada da atividade das estruturas vegetais, houve incremento nos teores de proteínas (JEKNIC; CHEN, 1999).

De modo semelhante, Wall, Faust e Steffens (1985) estudaram as mudanças metabólicas entre gemas dormentes e ativas em cerejeiras com florescimento precoce (*Prunus avium* L. cv. Coeur de Pigeon) e tardio (*Prunus serrulata* Lindl. cv. Kwanzan), observando aumento acentuado dos níveis de DNA, RNA, proteínas, poliamina e outros componentes conforme a atividade das gemas foi retomada. Mudanças metabólicas acentuadas também foram observadas em outras espécies frutíferas, como a pereira (*Pyrus callervana* Decne.) (ZIMMERMAN; FAUST, 1969) e outras espécies do gênero *Prunus* (GONZÁLEZ-ROSSIA et al., 2008), nas quais houve alta requisição de proteínas pelas gemas no momento do florescimento.

Em momentos de menor atividade meristemática e metabólica, os níveis de proteínas são reduzidos, e aumentam à medida que a gema retoma seu desenvolvimento, indicando a necessidade de novos compostos para as células. No entanto, logo após a quebra dos períodos de dormência ou repouso, as altas reservas internas de gemas floríferas (poliamina, RNA, DNA e proteínas) podem decrescer rapidamente (WANG; FAUST; STEFFENS, 1985). Em gemas

de nectarineira (*Prunus persica* L.), a diferenciação do domo apical meristemático foi acompanhada pela elevação dos teores de RNA, principalmente nas áreas de desenvolvimento do primórdio floral, sendo que o crescimento do domo também foi caracterizado pelo aumento de sua altura (ANDREINI; BARTOLINI, 2008).

Além das descobertas realizadas sobre o comportamento das substâncias ergásticas em gemas vegetativas e floríferas (WANG; FAUST; STEFFENS, 1985; BOTTI; SANDOVAL, 1990; ANDREINI; BARTOLINI, 2008; GONZÁLEZ-ROSSIA et al., 2008), diversos pesquisadores também relataram a relação entre a elevação proteica celular e a intensa atividade de crescimento e desenvolvimento em outras estruturas do corpo vegetal, como em embriões zigóticos de abacateiro (SÁNCHEZ-ROMERO et al., 2002; PERÁN-QUESADA et al., 2005).

A presença de compostos fenólicos ocorreu em toda a extensão das gemas axilares procedentes dos ramos dos fluxos de primavera e verão, estando presentes em maior quantidade nos primórdios foliares (pf) e meristema fundamental (mf) e em menor frequência na região meristemática (Figuras 5 a 14). Tais substâncias apresentaram variação quanto ao tamanho, sendo encontradas em formatos mais globulares, achatados ou irregulares (Figuras 5H, 8I e 5C/9I, respectivamente).

4.3.2.1. Cultivar Geadá

Em abacateiros ‘Geadá’, as gemas axilares coletadas dos ramos dos fluxos de primavera e verão apresentaram particularidades quanto a presença dos eixos meristemáticos que compõem a inflorescência e os teores de amido e polissacarídeos no citoplasma. Quando provenientes dos ramos formados no fluxo de primavera, as estruturas do eixo secundário do meristema floral foram observadas apenas a partir do mês de junho (Figuras 5J e 5M), enquanto em gemas advindas do fluxo de verão os meristemas dos eixos primário e secundário foram observados a partir do mês de abril (Figura 6D).

Nenhuma diferença significativa foi observada entre os teores de amido, polissacarídeos no citoplasma, compostos fenólicos e proteínas durante os cinco meses considerados, com exceção do conteúdo de amido na região mediana das gemas de primavera e polissacarídeos nas gemas de verão, os quais foram maiores em gemas coletadas no mês de maio (Tabela 5).

Além disso, observa-se também aumento no diâmetro das gemas de primavera (Figuras 5A, 5D, 5G, 5J e 5M) e verão (Figuras 6A, 6D, 6G, 6J e 6M) no decorrer dos meses

de coleta e maior presença de proteínas e proteinoplastos nas regiões meristemáticas de maior atividade.

Em embriões somáticos originados a partir de tecidos retirados dos ápices caulinares de pupunheira (*Bactris gasipaes* Kunth), Almeida et al. (2012) observaram alto teor de proteínas e presença dos núcleos volumosos em células pré-procambiais, característica que distinguiu tais células altamente ativas metabolicamente das células parenquimáticas circundantes. Em sua pesquisa, os autores também comprovaram a relação entre a diferenciação celular e os reguladores de crescimento, uma vez que os eventos de diferenciação celular, bem como a formação de feixes vasculares, só ocorreram a partir do momento em que os explantes foram transferidos e conduzidos em meios de cultura contendo ANA e BAP (ALMEIDA et al., 2012).

Os teores significativos de substâncias proteicas fornecem indícios da alta divisão celular, bem como a de síntese de RNA (WANG; FAUST; STEFFENS, 1985; STEIN et al., 2010), fator considerado fundamental para os primeiros processos que acarretam a transição entre o estágio vegetativo para o reprodutivo (ANDREINI; BARTOLINI, 2008; ANDREINI et al., 2008).

As células do traço procambial (tp) são observadas em maior detalhe na figura 6B e se mostram mais alongadas e com núcleo bastante aparente. Tais características também foram observadas no tecido procambial de embriões zigóticos de abacateiro, sendo que o formato alongado das células é atribuído às suas divisões longitudinais (PERÁN-QUESADA et al., 2005).

Figura 5. Fotomicrografias de secções longitudinais do ápice (A, D, G, J e M), região distal (B, E, H, K e N) e mediana (C, F, I, L e O) de gemas axilares da cultivar Geada, coletadas entre março e julho de 2016 em ramos formados durante o fluxo de primavera. Cortes histológicos corados com coloração dupla PAS, com uso de ácido periódico de Schiff e Naphtol blue black. Mac = meristema apical caulinar; p = eixo primário da inflorescência; s = eixo secundário da inflorescência; mf = meristema fundamental; pf = primórdio foliar; pd = protoderme; tp = traço de procâmbio; setas azuis = proteínas/proteinoplastos; setas brancas = polissacarídeos; setas pretas = compostos fenólicos; setas verdes = grânulos de amido/amiloplastos; asterisco preto = elevada relação núcleo/citoplasmática. Fonte: Figura elaborada pela autora.

Figura 6. Fotomicrografias de secções longitudinais do ápice (A, D, G, J e M), região distal (B, E, H, K e N) e mediana (C, F, I, L e O) de gemas axilares da cultivar Geada, coletadas entre março e julho de 2016 em ramos formados durante o fluxo de verão. Cortes histológicos corados com coloração dupla PAS, com uso de ácido periódico de Schiff e Naphtol blue black. Mac = meristema apical caulinar; p = eixo primário da inflorescência; s = eixo secundário da inflorescência; mf = meristema fundamental; pf = primórdio foliar; pd = protoderme; tp = traço de procâmbio; setas azuis = proteínas/proteinoplastos; setas brancas = polissacarídeos; setas pretas = compostos fenólicos; setas verdes = amiloplastos; asterisco preto = elevada relação núcleo/citoplasmática. Fonte: Figura elaborada pela autora.

Tabela 5. Presença média de substâncias ergásticas na região distal (DI) e mediana (ME) de gemas provenientes de ramos dos fluxos de primavera e verão da cultivar Geada, coletados nos meses de março, abril, maio, junho e julho de 2016. Laboratório de Morfogênese e Biológicas, ESALQ, USP. Piracicaba/SP, 2017

Cultivar	Época	Gemas coletadas de ramos do fluxo de primavera								Gemas coletadas de ramos do fluxo de verão							
		Amido		Polissacarídeos citoplasma		Compostos fenólicos		Proteínas		Amido		Polissacarídeos citoplasma		Compostos fenólicos		Proteínas	
		DI	ME	DI	ME	DI	ME	DI	ME	DI	ME	DI	ME	DI	ME	DI	ME
Geada	Março	0,00	a 0,33	b 1,33	a 1,33	a 1,00	a 1,67	a 2,33	a 1,33	ab 0,00	a 0,33	a 1,33	a 1,67	a 0,67	a 1,67	a 3,00	a 1,67
	Abril	0,00	a 1,00	ab 1,67	a 1,67	a 1,00	a 1,67	a 1,67	a 0,67	b 0,00	a 1,67	a 0,67	a 1,00	ab 0,67	a 2,00	a 2,00	a 1,00
	Maio	0,00	a 2,67	a 0,33	a 1,33	a 1,33	a 1,67	a 3,00	a 2,67	a 0,00	a 1,33	a 0,33	a 1,67	a 0,33	a 1,33	a 2,67	a 1,67
	Junho	0,33	a 0,67	ab 0,33	a 1,00	a 0,33	a 2,33	a 2,67	a 2,00	ab 0,00	a 0,33	a 0,67	a 0,33	b 1,00	a 2,00	a 2,67	a 2,00
	Julho	0,33	a 2,67	a 0,33	a 0,33	a 0,67	a 1,67	a 2,33	a 1,33	ab 0,33	a 2,00	a 0,33	a 0,33	b 1,00	a 1,00	a 3,00	a 2,00
CV (%)		34,23	35,10	39,33	47,65	37,36	48,55	41,21	39,59	24,21	42,20	54,87	28,91	41,93	42,08	41,46	41,46
Valor p		0,5200	0,0449	0,0813	0,2378	0,1613	0,5528	0,1253	0,0823	0,4060	0,1015	0,7434	0,0269	0,3480	0,1404	0,3048	0,3048

*Valores seguidos da mesma letra, na coluna, são iguais entre si pelo teste de Kruskal-Wallis em nível de 5% de significância.

4.3.2.2. Cultivar Fortuna

Na cultivar Fortuna, as gemas coletadas em ramos do fluxo de primavera apresentaram reduzido número de meristemas do eixo secundário nos meses de junho e julho (Figuras 7J e 7M), bem como tamanho reduzido e similaridade entre os teores das substâncias ergásticas entre março e julho (Figura 7, Tabela 6), embora tenham apresentado significativa quantidade de compostos fenólicos na região abaixo das células meristemáticas iniciais (Figuras 7C, 7F, 7I, 7L e 7O).

Nas gemas coletadas em ramos do fluxo de verão houve diferença estatística nos teores de amido, polissacarídeos e proteínas, sendo que o conteúdo amiláceo na região distal meristemática foi nulo no mês de março, assim como os polissacarídeos do citoplasma nos meses de junho e julho (Figura 8, Tabela 6). Quanto às proteínas, os menores valores foram contabilizados no mês de abril para as regiões distal e mediana da gema, respectivamente (Tabela 6).

Figura 7. Fotomicrografias de secções longitudinais do ápice (A, D, G, J e M), região distal (B, E, H, K e N) e mediana (C, F, I, L e O) de gemas axilares da cultivar Fortuna, coletadas entre março e julho de 2016 em ramos formados durante o fluxo de primavera. Cortes histológicos corados com coloração dupla PAS, com uso de ácido periódico de Schiff e Naphtol blue black. Mac = meristema apical caulinar; p = eixo primário da inflorescência; s = eixo secundário da inflorescência; mf = meristema fundamental; pf = primórdio foliar; pd = protoderme; tp = traço de procâmbio; setas azuis = proteinoplastos; setas brancas = polissacarídeos; setas pretas = compostos fenólicos; setas verdes = grânulos de amido/amiloplastos; asterisco preto = elevada relação núcleo/citoplasmática. Fonte: Figura elaborada pela autora.

Figura 8. Fotomicrografias de seções longitudinais do ápice (A, D, G, J e M), a região distal (B, E, H, K e N) e mediana (C, F, I, L e O) de gemas axilares da cultivar Fortuna, coletadas entre março e julho de 2016 em ramos formados durante o fluxo de verão. Cortes histológicos corados com coloração dupla PAS, com uso de ácido periódico de Schiff e Naphtol blue black. Mac = meristema apical caulinar; p = eixo primário da inflorescência; s = eixo secundário da inflorescência; mf = meristema fundamental; pf = primórdio foliar; pd = protoderme; tp = traço de procâmbio; setas azuis = proteínas/proteinoplastos; setas brancas = polissacarídeos; setas pretas = compostos fenólicos; setas verdes = amiloplastos; asterisco preto = elevada relação núcleo/citoplasmática. Fonte: Figura elaborada pela autora.

Tabela 6. Presença média de substâncias ergásticas na região distal (DI) e mediana (ME) de gemas provenientes de ramos dos fluxos de primavera e verão da cultivar Fortuna, coletados nos meses de março, abril, maio, junho e julho. Laboratório de Morfogenese e Biologia Reprodutiva de Plantas do Departamento de Ciências Biológicas, ESALQ, USP. Piracicaba/SP, 2017

Cultivar	Época	Gemas coletadas de ramos do fluxo de primavera								Gemas coletadas de ramos do fluxo de verão							
		Amido		Polissacarídeos citoplasma		Compostos fenólicos		Proteínas		Amido		Polissacarídeos citoplasma		Compostos fenólicos		Proteínas	
		DI	ME	DI	ME	DI	ME	DI	ME	DI	ME	DI	ME	DI	ME	DI	ME
Fortuna	Março	0,00	a	0,00	b	0,67	a	2,00	a	0,33	a	2,00	a	2,33	a	1,00	a
	Abril	0,00	a	1,00	ab	1,67	a	1,00	a	0,67	a	1,67	a	1,67	a	1,00	a
	Maio	0,33	a	1,00	ab	1,33	a	1,00	a	1,33	a	2,33	a	2,67	a	1,67	a
	Junho	0,33	a	1,67	a	0,67	a	1,67	a	1,00	a	1,33	a	3,00	a	0,67	a
	Julho	0,00	a	1,67	a	0,67	a	1,00	a	1,67	a	2,00	a	2,67	a	1,67	a
CV (%)		34,23		28,73		50,21		43,39		40,44		37,36		40,73		36,55	
Valor p		0,5200		0,03146		0,3232		0,1880		0,1645		0,1613		0,1228		0,0999	

*Valores seguidos da mesma letra, na coluna, são iguais entre si pelo teste de Kruskal-Wallis em nível de 5% de significância.

4.3.2.3. Cultivar Quintal

De modo semelhante às demais cultivares, as gemas axilares do abacateiro ‘Quintal’ tiveram maior ocorrência de meristemas do eixo secundário nas estruturas provenientes dos ramos do fluxo de verão (Figuras 10G e 10J), enquanto nas gemas dos ramos do fluxo de primavera os eixos secundários do meristema se desenvolveram de maneira menos pronunciada (Figuras 9A, 9D e 9G). Além disso, a região mediana das gemas de primavera apresentou visualização mais nítida de núcleos volumosos em suas células (Figuras 9I, 9L e 9O).

A partir das fotomicrografias, visualizou-se alta presença de proteínas nas regiões meristemáticas, bem como a presença dos núcleos celulares volumosos (Figuras 9 e 10). Dentre as gemas oriundas dos ramos do fluxo de verão, o mês de julho apresentou diferenciação quanto ao teor proteico na região mediana da gema (Figura 10O, Tabela 7), sendo uma das poucas cultivares a apresentar maior ocorrência dessa substância ergástica em tal região.

Figura 9. Fotomicrografias de secções longitudinais do ápice (A, D, G, J e M), região distal (B, E, H, K e N) e mediana (C, F, I, L e O) de gemas axilares da cultivar Quintal, coletadas entre março e julho de 2016 em ramos formados durante o fluxo de primavera. Cortes histológicos corados com coloração dupla PAS, com uso de ácido periódico de Schiff e Naphtol blue black. Mac = meristema apical caulinar; p = eixo primário da inflorescência; s = eixo secundário da inflorescência; mf = meristema fundamental; pf = primórdio foliar; pd = protoderme; tp = traço de procâmbio; setas azuis = proteínas/proteinoplastos; setas brancas = polissacarídeos; setas pretas = compostos fenólicos; setas verdes = amiloplastos; asterisco preto = elevada relação núcleo/citoplasmática. Fonte: Figura elaborada pela autora.

Figura 10. Fotomicrografias de secções longitudinais do ápice (A, D, G, J e M), região distal (B, E, H, K e N) e mediana (C, F, I, L e O) de gemas axilares da cultivar Quintal, coletadas entre março e julho de 2016 em ramos formados durante o fluxo de verão. Cortes histológicos corados com coloração dupla PAS, com uso de ácido periódico de Schiff e Naphtol blue black. Mac = meristema apical caulinar; p = eixo primário da inflorescência; s = eixo secundário da inflorescência; mf = meristema fundamental; pf = primórdio foliar; pd = protoderme; tp = traço de procâmbio; setas azuis = proteinoplastos/presença de proteínas; setas brancas = polissacarídeos; setas pretas = compostos fenólicos; setas verdes = amiloplastos; asterisco preto = elevada relação núcleo/citoplasmática. Fonte: Figura elaborada pela autora.

Tabela 7. Presença média de substâncias ergásticas na região distal (DI) e mediana (ME) de gemas provenientes de ramos dos fluxos de primavera e verão da cultivar Quintal, coletados nos meses de março, abril, maio, junho e julho. Laboratório de Morfogênese e Biologia Reprodutiva de Plantas do Departamento de Ciências Biológicas, ESALQ, USP. Piracicaba/SP, 2017

Cultivar	Época	Gemas coletadas de ramos do fluxo de primavera										Gemas coletadas de ramos do fluxo de verão									
		Amido		Polissacarídeos citoplasma		Compostos fenólicos		Proteínas		Amido		Polissacarídeos citoplasma		Compostos fenólicos		Proteínas					
		DI	ME	DI	ME	DI	ME	DI	ME	DI	ME	DI	ME	DI	ME	DI	ME				
Quintal	Março	0,00	a 0,33	a 1,00	a 0,00	a 1,33	a 2,00	b 2,33	a 2,00	a 0,00	a 0,33	a 1,00	a 1,67	a 2,00	a 3,00	a 3,00	a 0,67	b			
	Abril	0,00	a 0,67	a 1,67	a 2,00	a 1,00	a 3,00	a 2,00	a 1,33	a 0,00	a 0,67	a 1,67	a 1,00	a 0,67	a 3,00	a 2,00	b 1,00	ab			
	Maio	0,00	a 0,67	a 0,67	a 1,00	a 1,67	a 2,67	ab 3,00	a 1,67	a 0,00	a 1,67	a 1,33	a 1,67	a 1,00	a 2,67	a 2,67	ab 1,33	ab			
	Junho	0,33	a 1,33	a 0,67	a 0,67	a 1,00	a 3,00	a 3,00	a 1,00	a 0,00	a 1,33	a 1,33	a 0,33	a 1,00	a 3,00	a 3,00	a 1,33	ab			
	Julho	0,00	a 1,67	a 0,33	a 1,00	a 1,67	a 2,67	ab 2,67	a 1,33	a 0,33	a 0,33	a 1,33	a 0,67	a 0,67	a 2,67	a 2,67	ab 2,00	a			
CV (%)		24,21	44,22	40,44	45,04	43,18	34,23	42,17	45,41	24,21	50,13	53,79	40,38	46,99	34,23	34,23	35,79				
Valor p		0,4060	0,2107	0,1272	0,1501	0,3985	0,0780	0,2210	0,2674	0,4060	0,3095	0,7463	0,1642	0,2974	0,5200	0,0780	0,0739				

*Valores seguidos da mesma letra, na coluna, são iguais entre si pelo teste de Kruskal-Wallis em nível de 5% de significância.

4.3.2.4. Cultivar Margarida

As gemas coletadas dos ramos do fluxo de verão mostraram desenvolvimento relativamente mais precoce, uma vez que no mês de março já apresentavam estruturas do eixo secundário da inflorescência (Figura 12A), enquanto as gemas dos ramos do fluxo de primavera apresentaram tais estruturas mais volumosas apenas nos meses de junho e julho (Figuras 11J e 11M). Nas gemas coletadas em ramos do fluxo de primavera houve aumento no teor de amido, caracterizado pelo maior número de grânulos de coloração rosada (Figuras 11L e 11O), entre os meses de maio e julho (Tabela 8), enquanto nas gemas dos ramos de verão, houve diminuição dos grânulos de amido no decorrer dos meses e ocorrência de núcleos bastante volumosos também na região mediana da gema (Figuras 12C, 12F, 12I, 12L e 12O).

A influência dos frutos sobre o desenvolvimento vegetativo e florífero dos abacateiros já foi descrita por diversos autores (LOVATT, 2010; COSSIO-VARGAS et al., 2011; ESCOBEDO-SOLÓRZANO; LOVATT, 2014). Por ser uma cultivar com maturação tardia dos frutos, as plantas de ‘Margarida’ apresentavam frutos em seus ramos em todos os períodos de coleta de gemas e, a princípio, acreditava-se que a presença dos mesmos poderia interferir nos teores de substâncias ergásticas analisadas. No entanto, nota-se que tal fato não ocorreu, uma vez que os resultados das substâncias ergásticas obtidos para a cv. ‘Margarida’ não se diferenciaram das demais cultivares. No entanto, seriam necessárias maiores investigações quanto a influência dos frutos sobre as características histoquímicas das gemas, uma vez que foram consideradas apenas gemas procedentes de ramos sem frutos.

Alguns cortes histológicos permitiram distinção visível das camadas da túnica e do corpo. A camada mais externa da túnica (L1) foi mais facilmente visualizada nas figuras 11B e 11N da cultivar Margarida, bem como na figura 14K da cultivar Hass, enquanto as demais camadas do domo apical normalmente apareceram de forma desordenada, não apresentando a organização padrão em função das divisões celulares em diferentes planos (PERÁN-QUESADA et al., 2005). Tal comportamento também foi observado em gemas de nectarineira, nas quais se distinguiu apenas a camada externa da túnica, devido à desordem observada nas demais camadas (ANDREINI; BARTOLINI, 2008). De acordo com os autores, as células da camada L1 foram caracterizadas por sua justaposição entre as células e alta densidade citoplasmática, mas ao longo da transição entre as fases vegetativa e reprodutiva, as camadas do domo apical foram perdendo sua conformação organizada.

Figura 11. Fotomicrografias de secções longitudinais do ápice (A, D, G, J e M), região distal (B, E, H, K e N) e mediana (C, F, I, L e O) de gemas axilares da cultivar Margarida, coletadas entre março e julho de 2016 em ramos formados durante o fluxo de primavera. Cortes histológicos corados com coloração dupla PAS, com uso de ácido periódico de Schiff e Naphtol blue black. Mac = meristema apical caulinar; p = eixo primário da inflorescência; s = eixo secundário da inflorescência; mf = meristema fundamental; pf = primórdio foliar; pd = protoderme; tp = traço de procâmbio; setas verdes = amiloplastos contendo grânulos de amido; setas pretas = compostos fenólicos; setas brancas = polissacarídeos; setas azuis = presença de proteínas; asterisco preto = elevada relação núcleo/citoplasmática. Fonte: Figura elaborada pela autora.

Figura 12. Fotomicrografias de secções longitudinais do ápice (A, D, G, J e M), região distal (B, E, H, K e N) e mediana (C, F, I, L e O) de gemas axilares da cultivar Margarida, coletadas entre março e julho de 2016 em ramos formados durante o fluxo de verão. Cortes histológicos corados com coloração dupla PAS, com uso de ácido periódico de Schiff e Naphtol blue black. Mac = meristema apical caulinar; p = eixo primário da inflorescência; s = eixo secundário da inflorescência; mf = meristema fundamental; pf = primórdio foliar; pd = protoderme; tp = traço de procâmbio; setas verdes = amiloplastos contendo grânulos de amido; setas pretas = compostos fenólicos; setas brancas = polissacarídeos; setas azuis = presença de proteínas; asterisco preto = elevada relação núcleo/citoplasmática. Fonte: Figura elaborada pela autora.

Tabela 8. Presença média de substâncias ergásticas na região distal (DI) e mediana (ME) de gemas provenientes de ramos dos fluxos de primavera e verão da cultivar Margarida, coletados nos meses de março, abril, maio, junho e julho. Laboratório de Morfogênese e Biologia Reprodutiva de Plantas do Departamento de Ciências Biológicas, ESALQ, USP. Piracicaba/SP, 2017

Cultivar	Época	Gemas coletadas de ramos do fluxo de primavera								Gemas coletadas de ramos do fluxo de verão							
		Amido		Polissacarídeos citoplasma		Compostos fenólicos		Proteínas		Amido		Polissacarídeos citoplasma		Compostos fenólicos		Proteínas	
		DI	ME	DI	ME	DI	ME	DI	ME	DI	ME	DI	ME	DI	ME	DI	ME
Margarida	Março	0,00	a 0,67	b 1,00	a 0,67	a 1,33	a 2,33	a 2,33	a 1,00	0,67	a 1,33	ab 1,33	a 0,67	a 0,67	a 2,33	a 2,33	a 1,00
	Abril	0,67	a 0,67	b 1,33	a 0,67	a 1,33	a 1,67	a 2,33	a 1,00	1,00	a 2,00	ab 1,33	a 1,00	a 1,00	a 1,33	ab 2,33	a 1,00
	Maio	0,33	a 2,67	a 1,33	a 0,67	a 1,00	a 2,00	a 2,67	a 1,33	1,33	a 3,00	a 0,67	a 1,00	a 1,00	a 1,33	ab 3,00	a 1,67
	Junho	0,67	a 2,33	a 1,33	a 1,33	a 1,00	a 2,00	a 2,00	a 1,00	0,67	a 1,67	ab 0,67	a 0,33	a 1,33	a 2,33	a 2,67	a 2,00
	Julho	0,67	a 3,00	a 2,33	a 1,00	a 0,33	a 2,00	a 1,67	a 0,67	0,33	a 0,00	b 0,33	a 1,33	a 0,00	a 1,00	b 3,00	a 2,67
CV (%)		48,41	24,69	40,31	52,56	36,34	58,87	42,97	46,91	50,18	32,91	54,08	37,36	42,63	34,84	41,93	49,42
Valor p		0,4060	0,0184	0,1324	0,6521	0,1359	0,8836	0,2481	0,6747	0,3950	0,0363	0,4913	0,1613	0,1445	0,0529	0,2311	0,2340

*Valores seguidos da mesma letra, na coluna, são iguais entre si pelo teste de Kruskal-Wallis em nível de 5% de significância.

4.3.2.5. Cultivar Hass

Observou-se um aumento no diâmetro externo das gemas coletadas nos meses de maio, junho e julho, principalmente naquelas provenientes dos ramos do fluxo de verão (Figura 14). Quanto aos aspectos internos do meristema das gemas axilares do fluxo de primavera, esse se mostrou mais plano no mês de abril, adquirindo formato mais convexo nos meses de maio a junho (Figuras 13A, 13D, 13G, 13J e 13M).

As gemas de ‘Hass’ coletadas em junho, a partir dos ramos do fluxo de verão, apresentaram número significativo de grânulos de amido na região mediana (Figura 14L), imediatamente abaixo das células iniciais, os quais aparentemente possuíam maior diâmetro quando comparados aos grânulos observados nas gemas coletadas nos demais meses (Figura 14). Oscilação semelhante no teor de amido também foi observada por Scholefield, Sedgley e Alexander (1985), os quais registraram os menores teores após o fluxo vegetativo de verão e aumento dos níveis de amido entre o inverno e o período antecedente ao florescimento. De acordo com os autores, o maior acúmulo de carboidratos coincide com o período de reduzida atividade vegetativa da planta, sendo o armazenamento de reservas contínuo até a primavera (SCHOLEFIELD; SEDGLEY; ALEXANDER, 1985).

Em embriões zigóticos de abacateiro ‘Hass’ houve acúmulo de grânulos de amido e corpos proteicos principalmente no período de maturação e quando o embrião apresentou completo desenvolvimento (SÁNCHEZ-ROMERO et al., 2002; PERÁN-QUESADA et al., 2005), período que correspondeu ao acúmulo de reservas que o tornam apto para o desenvolvimento da plântula. De maneira semelhante, as gemas axilares apresentaram oscilação no teor de amido no decorrer dos meses e para ‘Hass’, observou-se maior acúmulo dessa substância ergástica nos meses que antecederam o florescimento (Figuras 14L e 14O), sinalizando acúmulo de energia para o desenvolvimento das panículas nos meses seguintes.

O formato, número e tamanho dos grânulos de amido podem ser utilizados como parâmetros em classificações botânicas e taxonômicas das espécies vegetais, uma vez que dentro da mesma espécie as características dessa substância são constantes (SILVA; POTIGUARA, 2009).

Dessa forma, as diferenças observadas nos grânulos de amido entre as cultivares poderiam ser utilizadas como subsídio para maiores explorações sobre as diferenças anatômicas e fisiológicas das gemas dos abacateiros cultivados no Brasil.

Figura 13. Fotomicrografias de seções longitudinais do ápice (A, D, G, J e M), região distal (B, E, H, K e N) e mediana (C, F, I, L e O) de gemas axilares da cultivar Hass, coletadas entre março e julho de 2016 em ramos formados durante o fluxo de primavera. Cortes histológicos corados com coloração dupla PAS, com uso de ácido periódico de Schiff e Naphtol blue black. Mac = meristema apical caular; p = eixo primário da inflorescência; s = eixo secundário da inflorescência; mf = meristema fundamental; pf = primórdio foliar; pd = protoderme; tp = traço de procâmbio; setas verdes = amiloplastos contendo amido; setas pretas = compostos fenólicos; setas brancas = polissacarídeos; setas azuis = proteínas/proteinoplastos; asterisco preto = elevada relação núcleo/citoplasmática. Fonte: Figura elaborada pela autora.

Figura 14. Fotomicrografias de secções longitudinais do ápice (A, D, G, J e M), região distal (B, E, H, K e N) e mediana (C, F, I, L e O) de gemas axilares da cultivar Hass, coletadas entre março e julho de 2016 em ramos formados durante o fluxo de verão. Cortes histológicos corados com coloração dupla PAS, com uso de ácido periódico de Schiff e Naphtol blue black. Mac = meristema apical caulinar; p = eixo primário da inflorescência; s = eixo secundário da inflorescência; mf = meristema fundamental; pf = primórdio foliar; pd = protoderme; tp = traço de procâmbio; setas verdes = amiloplastos contendo grânulos de amido; setas pretas = compostos fenólicos; setas brancas = polissacarídeos; setas azuis = presença de proteína; asterisco preto = elevada relação núcleo/citoplasmática. Fonte: Figura elaborada pela autora.

Tabela 9. Presença média de substâncias ergásticas na região distal (DI) e mediana (ME) de gemas provenientes de ramos dos fluxos de primavera e verão da cultivar Hass, coletados nos meses de março, abril, maio, junho e julho. Laboratório de Morfogênese e Biologia Reprodutiva de Plantas do Departamento de Ciências Biológicas, ESALQ, USP. Piracicaba/SP, 2017

Cultivar	Época	Gemas coletadas de ramos do fluxo de primavera								Gemas coletadas de ramos do fluxo de verão							
		Amido		Polissacarídeos citoplasma		Compostos fenólicos		Proteínas		Amido		Polissacarídeos citoplasma		Compostos fenólicos		Proteínas	
		DI	ME	DI	ME	DI	ME	DI	ME	DI	ME	DI	ME	DI	ME	DI	ME
Hass	Março	0,67	a 1,00	a 0,67	a 1,33	a 1,00	ab 2,67	a 1,33	b 1,00	ab 0,00	a 0,33	b 1,00	a 1,00	a 1,00	ab 2,00	a 2,67	a 1,33
	Abril	0,00	a 1,00	a 1,33	a 0,67	ab 2,33	a 2,00	a 2,00	b 1,33	ab 0,00	a 2,33	ab 0,67	a 0,33	a 3,00	a 2,33	a 2,67	a 0,67
	Maio	0,33	a 2,00	a 0,00	a 0,00	b 1,00	ab 2,67	a 3,00	a 2,33	a 0,67	a 2,00	ab 0,67	a 0,67	a 1,67	ab 2,67	a 2,00	a 1,00
	Junho	0,33	a 2,33	a 0,33	a 1,00	ab 1,00	ab 2,67	a 3,00	a 2,00	ab 0,67	a 3,00	a 0,33	a 0,67	a 0,33	b 2,67	a 2,67	a 0,67
	Julho	0,00	a 2,00	a 0,33	a 0,67	ab 0,33	b 2,67	a 2,33	ab 0,67	b 0,00	a 2,33	ab 1,00	a 0,67	a 0,33	b 2,00	a 1,67	a 1,00
CV (%)		41,93	39,63	40,73	35,79	36,08	48,41	24,63	36,55	34,23	38,76	56,41	55,60	32,44	55,97	48,63	49,77
Valor p		0,3480	0,0950	0,1228	0,0739	0,0607	0,4060	0,0199	0,0649	0,5200	0,0731	0,7650	0,8374	0,0344	0,7636	0,2929	0,6232

*Valores seguidos da mesma letra, na coluna, são iguais entre si pelo teste de Kruskal-Wallis em nível de 5% de significância.

À medida que os teores de amido aumentaram, aumentou também o número médio de inflorescências, indicando a existência de uma relação positiva entre as duas variáveis. Tal comportamento se assemelha à bienalidade da produção dos abacateiros, uma vez que a maior produção de flores e frutos é observada em anos subsequentes a anos de baixas produções, nos quais as plantas destinam sua atividade metabólica ao acúmulo de reservas energéticas (PAZ-VEGA, 1997; LOVATT, 2010). Dessa forma, quanto maior o teor de carboidratos na planta, armazenados principalmente como amido, maior será seu potencial de florescimento e produção (WOLSTENHOLME; WHILEY, 1997).

Os carboidratos, sintetizados durante a fotossíntese e armazenados principalmente na forma de amido, são utilizados na regulação do metabolismo do vegetal e nos eventos de desenvolvimento, incluindo-se aqueles relacionados ao florescimento (LEONEL; SAMPAIO, 2008; TAIZ; ZEIGER, 2009). No entanto, apesar da relação direta entre a presença de amido e o número de estruturas florais produzidas (WOLSTENHOLME; WHILEY, 1997), Scholefield, Sedgley e Alexander (1985) afirmaram que a iniciação floral parece não ser influenciada pelos teores de carboidratos, pois em abacateiros ‘Fuerte’ tal evento ocorreu em momentos em que o nível de amido encontrado nos ramos dos abacateiros foi mínimo.

O conhecimento do comportamento das substâncias ergásticas no interior dos tecidos meristemáticos pode ser fundamental para o estabelecimento de estratégias de manejo, uma vez que recomendações de podas e adubações foliares podem ser realizadas com a finalidade de aumentar ou reduzir as reservas energéticas nos tecidos vegetais durante os diferentes estádios fenológicos, principalmente durante os períodos de estímulo do florescimento.

5. CONCLUSÕES

Os ramos do fluxo de verão possuem maior potencial para a produção de inflorescências a partir de gemas axilares, quando comparados aos ramos formados durante o fluxo de primavera, sendo que as gemas axilares podem apresentar participação no desenvolvimento reprodutivo de abacateiros, desde que a dominância apical exercida pela gema terminal seja reduzida.

As gemas axilares dos abacateiros se comprometem com o florescimento entre dois a três meses antes do florescimento, sendo que aquelas formadas nos ramos do fluxo de verão apresentam tal comprometimento de maneira mais precoce do que aquelas localizadas nos ramos de primavera.

Existe correlação entre a quantidade de proteínas e amido no interior das gemas com a capacidade florífera das mesmas, mas estudos adicionais são necessários para melhor elucidação de tal relação e influência no processo de diferenciação floral.

REFERÊNCIAS

- ABREU, I.; POZA, L.; BONILLA, I.; BOLAÑOS, L. Boron deficiency results in early repression of a cytokinin receptor gene and abnormal cell differentiation in the apical root meristem of *Arabidopsis thaliana*. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v.77, p. 117-121, 2014.
- AGRIANUAL. **Anuário da agricultura brasileira**. São Paulo, FNP Consultoria, 2016.
- ALMEIDA, M.; ALMEIDA, C. V.; GRANER, E. M.; BRONDANI, G. E.; ABREU-TARAZI, M. F. Pre-procambial cells are niches for pluripotent and totipotent stem-like cells for organogenesis and somatic embryogenesis in the peach palm: a histological study. **Plant Cell Reports**, Germany, v. 31, n. 9, p. 1495–1515, 2012.
- ANDREINI, L.; BARTOLINI, S. Morphological changes in the apex of *Prunus persica* L. during floral transition and effects of gibberellin on flower bud differentiation. **Journal of Applied Horticulture**, India, v. 10, n. 2, p. 93-99, 2008.
- ANDREINI, L.; BARTOLINI, S.; GUIVARC'H, A.; CHRIQUI, D.; VITAGLIANO, C. Histological and immunohistochemical studies on flower induction in the olive tree (*Olea europaea* L.). **Plant Biology**, v. 10, p. 588–595, 2008.
- BARTHÉLÉMY, D.; CARAGLIO, Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. **Annals of Botany**, Oxford, v. 99, p. 375-407, 2007.
- BAUER, P.; POIRIER, S.; RATET, P.; KONDOROSI, A. MsEnod12A expression is linked to meristematic activity during development of indeterminate and determinate nodules and roots. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, United States, v. 10, n. 1, p. 39-49, 1997.
- BERNIER, G. The control of floral evocation and morphogenesis. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, United States, v. 39, p. 175-219, 1988.

- BOTTI, C; SANDOVAL, E. Inflorescence bud induction in *Vitis vinifera* L. cv. Thompson Seedless: cytohistological events and starch accumulation in the shoot apex. **Vitis**, Alemanha, v. 29, p. 123-131, 1990.
- BUTTROSE, M. S.; ALEXANDER, D. M. Promotion of floral initiation in 'Fuerte' avocado by low temperature and short daylength. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 8, p. 213-217, 1978.
- CABEZAS, C., HUESO, J.; CUEVAS, J. Identificación y descripción de los estados fenológicos-tipo del aguacate (*Persea Americana Mill.*). In: WORLD AVOCADO CONGRESS, V., 2003, Málaga-Spain. **Proceedings...** Málaga: International Avocado Society, 2003, p. 237-242.
- CASTRO, E. M. **Histologia vegetal: estrutura e função de órgãos vegetativos**. 1. ed. Lavras: Universidade Federal de Lavras/UFLA, 2009. 234p.
- CASTRO, P. R. C.; KLUGE, R. A.; PERES, L. E. P. **Manual de fisiologia vegetal: teoria e prática**. Piracicaba: Editora Agronômica Ceres, 2005, 650 p.
- CEPAGRI. CENTRO DE PESQUISAS METEOROLÓGICAS CLIMÁTICAS APLICADAS À AGRICULTURA. **Clima dos municípios paulistas**. Disponível em: <<http://www.cpa.unicamp.br/outras-informacoes/clima-dos-municipios-paulistas.html>>. Acesso em: 26 dez. 2017.
- CHAIKIATTIYOS, S.; MENZEL, C.M.; RASMUSSEN, T.S. Floral induction in tropical fruit trees: effects of temperature and water supply. **Journal of Horticultural Science**, v. 69, p. 397-415, 1994.
- CHANDERBALI, A. S.; SOLTIS, D. E.; SOLTIS, P. S.; WOLSTENHOLME, B. N. Taxonomy and Botany. In: SCHAFFER, B. A.; WOLSTENHOLME, B. N.; WHILEY, A.W. **The Avocado: Botany, Productions and Uses**. 2nd ed. Homestead, Florida: CABI, 2013. cap. 3, p. 31-50.

- CHANDLER, J. W.; WERR, W. Cytokinin–auxin crosstalk in cell type specification. **Trends in Plant Science**, Netherlands, v. 20, n. 5, p. 291-300, 2015.
- COSSIO-VARGAS, L. E.; HERNÁNDEZ-FUENTES, L. M.; ARRIAGA, J. G. L.; JAIMES, R. G.; LUCIO, R. S. Flujos de crecimiento vegetativo y reproductivo del aguacate ‘Hass-Méndez’ en Nayarit, México. In: **WORLD AVOCADO CONGRESS, VII.**, 2011, Cairns. **Proceedings...** Cairns: Internacional Avocado Society, 2011.
- COSSIO-VARGAS, L.E.; SALAZAR-GARCÍA, S.; GONZÁLEZ-DURÁN, I.J.L.; MEDINA-TORRES, R. Modelos de predicción de la determinación irreversible a la floración en los aguacates ‘Booth-8’ y ‘Choquette’. In: **WORLD AVOCADO CONGRESS, VI.**, 2007, Viña del Mar. **Proceedings...** Viña del Mar: International Avocado Society, 2007.
- CRANE, J.H.; DOUHAN, G.; FABER, B.A.; ARPAIA, M.L.; BENDER, G.S.; BALERDI, C.F.; BARRIENTOS-PRIEGO, A.F. Cultivars and Rootstocks. In: SCHAFFER, B.A.; WOLSTENHOLME, BN.; WHILEY, A.W. **The Avocado: Botany, Productions and Uses.** 2nd ed. Homestead, Florida: CABI, 2013. cap. 8, p. 200-233.
- CURZEL, V.; ZELAYA, A.; BUONO, S.; ARAMAYO, D. Estudio de la fenología del palto (*Persea americana*) cv. ‘Hass’ en los valles templados de la provincia de Jujuy, Argentina. In: **CONGRESO MUNDIAL DE LA PALTA, VIII.**, 2015, Lima. **Proceedings...** Lima: International Avocado Society, 2015. p. 271-276.
- CUTTER, E. G. **Anatomia Vegetal:** parte I - Células e tecidos. 2.ed. São Paulo: Roca, 1986. 304 p.
- DAVENPORT, T. L. Avocado flowering. In: JANICK, J. (ed.) **Horticultural Reviews**, v. 8, p. 257-289, 1986.
- DAVENPORT, T. L. Avocado growth and development. **Proceedings of the Florida State Horticultural Society**, v. 95, p. 92-96, 1982.
- DINNENY, J. R.; BENFEY, P. N. Plant Stem Cell Niches: Standing the Test of Time. **Cell**, United States, v. 132, n. 4, p. 553-555, 2008.

- DOMAGALSKA, M. A.; LEYSER, O. Signal integration in the control of shoot branching. Nature Reviews, **Molecular Cell Biology**, United Kingdom, v. 12, n. 4, p. 211-221, 2011.
- DONADIO, L. C. **Abacate para exportação**: aspectos técnicos da produção. Brasília: Denacoop/IICA, 1992. 109 p. (Série publicações técnicas DENACOOOP/FRUPEX).
- DUARTE FILHO, J.; LEONEL, S.; CAPRONI, C. M.; GROSII, R. S. Ecofisiologia do abacateiro. In: LEONEL, S.; SAMPAIO, A. C. **Abacate**: aspectos técnicos da produção. São Paulo: Universidade Estadual Paulista, Cultura Acadêmica Editora, 2008. cap. 3, p. 25-26.
- DUARTE, P. F.; CHAVES, M. A.; BORGES, C. D.; MENDONÇA, C. R. B. Abacate: características, benefícios à saúde e aplicações. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 46, n. 4, p.747-754, 2016.
- EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Solos (Rio de Janeiro, RJ). Centro Nacional de Pesquisa de Solos. **Manual de métodos de análise de solo**. 2. ed., 1997. 212p. (EMBRAPA-CNPq. Documentos; 1)
- ESAU, K. **Anatomia vegetal**. Barcelona Ediciones Omega. 1959. 729p.
- ESCOBEDO-SOLRZANO, V.; LOVATT, C. J. Forcing spring bud break in 'Hass' avocado. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PLANT BIOREGULATORS IN FRUIT PRODUCTION, XII., 2013, Orlando. **Proceedings...** Orlando: International Society for Horticultural Science, 2013, p. 207-216.
- FACHINELLO, J. C.; NACHTIGAL, J. C.; KERSTEN, E. **Fruticultura: fundamentos e práticas**. Pelotas: Universidade Federal de Pelotas, 2008, 176p.
- FALCÃO, M. A.; PARALUPPI, N. D.; CLEMENT, C. R.; KERR, W. E.; SILVA, M. F. Fenologia e produtividade do abacate (*Persea americana* Mill.) na Amazônia Central. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 31, n. 1, p. 3-9, 2001.

- FAO. **FAOSTAT**: food and agricultural commodities production. Disponível em: < <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC> >. Acesso em: 20 dez. 2017.
- FISHER, D. B. Protein staining of ribboned epon sections for light microscopy. **Histochemistry and Cell Biology**, Berlin, v. 16, n. 1, p. 92-96, 1968.
- FRANCO-ZORRILLA, J.M.; MARTÍN, A.C.; LEYVA, A.; PAZ-ARES, J. Interaction between phosphate-starvation, sugar, and cytokinin signaling in Arabidopsis and the roles of cytokinin receptors CRE1/AHK4 and AHK31. **Plant Physiology**, v. 138, p. 847-857, 2005.
- FRANDSEN, G. I.; MUNDY, J.; TZEN, J. T. C. Oil bodies and their associated proteins, oleosin and caleosin. **Physiologia Plantarum**, Ireland, v. 112, p. 301-307, 2001.
- GAILLARD J. P. **L'avocatier, sa culture, ses produits. Techniques Agricoles et Productions Tropicales**. Paris: Ed. Maisonneuve et Larose et ACCT, 1987, 414 p.
- GARNER, L. C.; LOVATT, C. J. The relationship between flower and fruit abscission and alternate bearing of 'Hass' avocado. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, United States, v. 133, n. 1, p. 3-10, 2008.
- GONZÁLEZ-ROSSIA, D.; REIG, C.; DOVIS, V.; GARIGLIO, N.; AGUSTÍ, M. Changes on carbohydrates and nitrogen content in the bark tissues induced by artificial chilling and its relationship with dormancy bud break in *Prunus* sp. **Scientia Horticulturae**, v. 118, p. 275-281, 2008.
- GRANER, E. M. **Avaliação histológica, histoquímica e morfofisiológica da habituação e senescência em pupunheiras mantidas in vitro**. 2013. 197 p. Tese (Doutorado em Ciências). Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2013.
- GREGORIOU, C.; KUMAR, D. R. Some aspects of shoot and root growth of avocado under lowland tropical conditions. **California Avocado Society Yearbook**, v. 66, p. 127-144, 1982.

- HEIDSTRA, R.; SABATINI, S. Plant and animal stem cells: similar yet different. **Nature Reviews Molecular Cell Biology**, United Kingdom, v. 15, n. 5, p. 301-312, 2014.
- HERMAN, E.M.; LARKINS, B.A. Protein storage bodies and vacuoles. **Plant Cell**, Waterbury, v. 11, n. 4, p. 601-613, 1999.
- IBGE. INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. Disponível em: <<https://sidra.ibge.gov.br/tabela/5457>>. Acesso em: 20 dez. 2017.
- JEKNIÉ, Z.; CHEN, T. H. H. Changes in protein profiles of poplar tissues during the induction of bud dormancy by short-day photoperiods. **Plant Cell Physiology**, Oxford, v. 40, n. 1, p. 25-35, 1999.
- KARNOVSKY, M. J. A. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. **Journal of Cell Biology**, New York, v. 27, n. 2, p. 137-138, 1965.
- KIKUCHI, T. Y. P.; POTIGUARA, R. C. V.; SANTOS, P. P. Caracterização histoquímica e ultra-estrutural do estipe de *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. (Arecaceae). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**. Ciências Naturais, Belém, v. 2, n. 2, p. 61-68, 2007.
- KNIGHT JR., R. J. History, distribution and uses. In: WHILEY, A.M.; SCHAFFER, B.; WOLSTENHOLME, B.N. **The avocado: botany, production and uses**. Oxon: CABI Publ., 2002. cap.1, p. 1-14.
- KOLLER, O. C. **Abacate: produção de mudas, instalação e manejo de pomares, colheita e pós-colheita**. Porto Alegre: Cinco Continentes, 2002, 145 p.
- KOTTING, O.; KOSSMANN, J.; ZEEMAN, S. C.; LLOYD, J. R. Regulation of starch metabolism: the age of enlightenment? **Current Opinion in Plant Biology**, London, v. 13, p. 321-329, 2010.
- LAUX, T. The stem cell concept in plants: a matter of debate. **Cell**, United States, v. 113, n. 3, p. 281-283, 2003.

- LEMUS, G. S.; FERREYRA, R. E.; GIL, P. M.; SEPÚLVEDA, P. R.; MALDONADO, P. B.; TOLEDO, C. G.; BARRERA, C. M.; CELEDÓN, J. M. A. *El Cultivo del Palto*. Boletín INIA, n. 129. Chile: Instituto de Investigaciones Agropecuarias, 2010. 80 p.
- LEONEL, S.; SAMPAIO, A. C. **Abacate**: aspectos técnicos da produção. São Paulo: Universidade Estadual Paulista: Cultura Acadêmica Editora, 2008. 239 p.
- LIMA, R. B. S.; GONÇALVES, J. F. C.; PANDO, S. C.; FERNANDES, A. V.; SANTOS, A. L. W. Primary metabolite mobilization during germination in Rosewood (*Aniba rosaeodora* Ducke) seeds. **Revista Árvore**, Viçosa – MG, v. 32, n. 1, p. 19-25, 2008.
- LIU, C.; HU, Y. Plant stem cells and their regulations in shoot apical meristems. **Frontiers in Biology**, Germany, v. 5, n. 5, p. 417-423, 2010.
- LOVATT, C. J. Alternate Bearing of ‘Hass’ Avocado - A summary of basic information to assist growers in managing their orchards. **California Avocado Society Yearbook**, v. 93, p. 125-140, 2010.
- MACIEL, M. R. A. Botânica e biologia reprodutiva do abacateiro. In: LEONEL, S.; SAMPAIO, A. C. **Abacate**: aspectos técnicos da produção. 1ª ed. São Paulo: Universidade Estadual Paulista, Cultura Acadêmica Editora, 2008. cap. 2, p. 17-23.
- McPHERSON, H. G.; SNELGAR, W. P.; MANSON, P. J.; SNOWBALL, A. M. Bud respiration and dormancy of kiwifruit (*Actinidia deliciosa*). **Annals of Botany**, Oxford, v. 80, p. 411-418, 1997.
- MEYEROWITZ, E. M. Genetic control of cell division patterns in developing plants. **Cell**, United States, v. 88, n. 3, p. 299-308, 1997.
- MICKELBART, M. V.; ROBINSON, P. W.; WITNEY, G.; ARPAIA, M. L. ‘Hass’ avocado tree growth on four rootstocks in California. II. Shoot and root growth. **Scientia Horticulturae**, Netherlands, v. 143, p. 205-210, 2012.

- NAM, Y.J.; TRAN, L.S.; KOJIMA, M.; SAKAKIBARA, H.; NISHIYAMA, R.; SHIN, R. Regulatory roles of cytokinins and cytokinin signaling in response to potassium deficiency in *Arabidopsis*. **PLoS One**, United States, v. 7, n. 10, p. 1-9, 2012.
- NEVIN, J. M.; LOVATT, C. J. Changes in starch and ammonia metabolism during low temperature stress-induced flowering in Haas avocado - A preliminary report. **South African Avocado Growers' Association Yearbook**, v. 12, p. 21-25, 1989.
- OLIVEIRA, I. V. M., CAVALCANTE, Í. H. L., MARTINS, A. B. G., DA SILVA, R. R. S. Caracterização anatômica e morfológica de gemas de abacateiro 'Hass' e 'Fortuna'. **Revista de Biologia e Ciências da Terra**, Sergipe, v. 8, n. 2, p. 145-151, 2008.
- OLIVEIRA, M. C.; PIO, R.; RAMOS, J. D.; LIMA, L. C. O.; PASQUAL, M.; SANTOS, V. A. Fenologia e características físico-químicas de frutos de abacateiros visando à extração de óleo. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 43, n. 3, p. 411-418, mar, 2013.
- ONGARO, V.; LEYSER, O. Hormonal control of shoot branching. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 59, p. 67-74, 2008.
- PAZ-VEGA, S. Alternate bearing in the avocado (*Persea americana* Mill.). **California Avocado Society Yearbook**, v. 81, p. 117-148, 1997.
- PERÁN-QUESADA, R.; SÁNCHEZ-ROMERO, C.; PLIEGO-ALFARO, F.; BARCELÓ-MUÑOZ, A. Histological aspects of avocado embryo development and effect of developmental stages on germination. **Seed Science Research**, Cambridge, v. 15, n. 2, p. 125-132, 2005.
- PÉREZ, M.; AVILAN, L.; SOTO, E.; RODRIGUEZ, M.; RUIZ, J. Thermal and hydric behaviour in Mexican variety avocado (*Persea* spp) flowering in the coastal north-center region of Venezuela. In: **WORLD AVOCADO CONGRESS, VI.**, 2007, Viña Del Mar. **Proceedings...**Viña Del Mar: International Avocado Society, 2007.

- PFEIFFER, A.; WENZL, C.; LOHMANN, J. U. Beyond flexibility: controlling stem cells in an ever changing environment. **Current Opinion in Plant Biology**, London, v. 35, p. 117-123, 2017.
- PICCININ, E.; PASCHOLATI, S. F. Doenças do abacateiro. In: KIMATI, H.; AMORIM, L.; BERGAMIN FILHO, A.; CAMARGO, L. E. A.; REZENDE, J. A. M. **Manual de Fitopatologia**. Volume 2: Doenças das Plantas Cultivadas. 3ª ed. São Paulo: Editora Agronômica Ceres Ltda., 1997, p. 10-17.
- RAVEN, P. H.; EVERT, R. F; EICHHORN, S. E. **Biologia Vegetal**. 8ª ed. Rio de Janeiro: Editora Guanabara Koogan S.A., 2014, 1637 p.
- REECE, P. C. Differentiation of avocado blossom buds in Florida. **Botanical Gazette**, Chicago, v. 104, n. 2, p. 323-328, 1942.
- ROBINSON, P. W., MICKELBART, M. V., LIU, X., ADAMS, C., WITNEY, G.; ARPAIA, M. L. Development of a phenological model of avocado tree growth in California. **Acta Horticulturae**, v. 575, p. 859–864, 2002.
- ROCHA-ARROYO; J. L.; SALAZAR-GARCÍA, S.; BÁRCENAS-ORTEGA; A. E.; GONZÁLEZ-DURÁN, I. J. L.; COSSIO-VARGAS, L. E. Fenología del aguacate ‘Hass’ en Michoacán. **Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas**, México, v. 2, n. 3, p. 303-316, 2011.
- RODRIGUES, M. A.; KERBAUY, G. B. Meristemas: fontes de juventude e plasticidade no desenvolvimento vegetal. **Hoehnea**, São Paulo, v. 36, n. 4, p. 525-549, 2009.
- RODRIGUES, T. M.; MACHADO, S. R. O protoplasto: sistema de endomembranas, vias secretoras, citoesqueleto e compostos armazenados. In: FRANKLIN, E. R. **Anatomia das plantas de Esau**: meristemas, células e tecidos do corpo da planta: sua estrutura, função e desenvolvimento. 3ª ed. São Paulo: Editora Blucher, 2013. cap. 3, p. 77-98.

- ROSSI, M. **Mapa pedológico do Estado de São Paulo**: revisado e ampliado. 1ª ed. São Paulo: Instituto Florestal, 2017, 118p. (inclui Mapas).
- SABLOWSKI, R. Flowering and determinacy in *Arabidopsis*. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 58, n. 5, p. 899-907, 2007.
- SACHER, J. A. Relations between changes in membrane permeability and the climacteric in banana and avocado. **Nature**, v. 195, p. 577-578, 1962.
- SAJO, M. G. Meristemas apicais. In: FRANKLIN, E. R. **Anatomia das plantas de Esau**: meristemas, células e tecidos do corpo da planta: sua estrutura, função e desenvolvimento. 3ª ed. São Paulo: Editora Blucher, 2013b. cap. 6, p. 176-224.
- SAJO, M. G. Meristemas e diferenciação. In: FRANKLIN, E. R. **Anatomia das plantas de Esau**: meristemas, células e tecidos do corpo da planta: sua estrutura, função e desenvolvimento. 3ª ed. São Paulo: Editora Blucher, 2013a. cap. 5, p. 143-175.
- SALAZAR-GARCÍA, S.; COSSIO-VARGAS, L. E.; GONZÁLEZ-DURÁN, I. J. L. Desarrollo floral de los aguacates ‘Choquette’ y ‘Booth-8’ en clima cálido. Parte II. Determinación irreversible a la floración. **Agricultura Técnica en México**, v. 34, n. 1, p. 51-56, 2008.
- SALAZAR-GARCÍA, S.; COSSIO-VARGAS, L. E.; GONZÁLEZ-DURÁN, I. J. L.; LOVATT, C. J. Desarrollo floral del aguacate ‘Hass’ en clima semicálido. Parte I. Influencia de la carga de fruto y edad de los brotes. **Revista Chapingo Serie Horticultura**, México, v. 13, n. 1, p. 87-92, 2007.
- SALAZAR-GARCÍA, S.; COSSIO-VARGAS, L. E.; LOVATT, C. J.; GONZÁLEZ-DURÁN, I. J. L.; PÉREZ-BARRAZA, M. H. Crop load affects vegetative growth flushes and shoot age influences irreversible commitment to flowering of ‘Hass’ avocado. **HortScience**, v. 41, n. 7, p. 1541-1546, 2006.

- SALAZAR-GARCÍA, S.; GARNER, L. C.; LOVATT, C. J. Reproductive Biology. In: SCHAFFER, B. A.; WOLSTENHOLME, B. N.; WHILEY, A.W. **The Avocado: Botany, Productions and Uses**. 2nd ed. Homestead, Florida: CABI, 2013. cap. 6, p. 118-167.
- SALAZAR-GARCÍA, S.; LORD, E. M.; LOVATT, C. J. Inflorescence and flower development of the 'Hass' avocado (*Persea americana* Mill.) during "on" and "off" crop years. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, United States, v. 123, n. 4, p. 537-544, 1998.
- SALAZAR-GARCIA, S.; LORD, E. M.; LOVATT, C. J. Inflorescence development of the 'Hass' avocado: commitment to flowering. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, United State, v. 124, n. 5, p. 478-482, 1999.
- SALGADO, J. M.; DANIELI, F.; REGITANO-D'ARCE, M. A. B.; FRIAS, A.; MANSI, D. N. O óleo de abacate (*Persea americana* Mill) como matéria-prima para a indústria alimentícia. **Ciência e Tecnologia de Alimentos**, Campinas, v. 28 (Supl.), p. 20-26, dez, 2008.
- SÁNCHEZ-ROMERO, C.; PERÁN-QUESADA, R.; BARCELÓ-MUÑOZ, A.; PLIEGO-ALFARO, F. Variations in storage protein and carbohydrate levels during development of avocado zygotic embryos. **Plant Physiology and Biochemmistry**, Paris, v. 40, p. 1043–1049, 2002.
- SAS ISTITUTE. **SAS/ETS user's guide, version 6**. 2nd ed. Cary, 1993. 1022 p.
- SCHAFFER, B. A.; GIL, P. M.; MICKELBART, M. V.; WHILEY, A. W. Ecophysiology. In: SCHAFFER, B. A.; WOLSTENHOLME, B. N.; WHILEY, A. W. **The Avocado: Botany, Productions and Uses**. 2nd. ed. Homestead, Florida: CABI, 2013. cap. 7, p. 168-199.
- SCHOLEFIELD, P. B.; SEDGLEY, M.; ALEXANDER, D.M.E. Carbohydrate cycling in relation to shoot growth, floral initiation and development and yield in the Avocado. **Scientia Horticulturae**, v. 25, p. 99-110, 1985.
- SCHROEDER, C. A. The avocado inflorescence. **California Avocado Society Yearbook**. v. 28, p. 39-40, 1944.

- SEDGLEY, M. Anatomical investigation of abscised avocado flowers and fruitlets. **Annals of Botany**, Oxford, v. 46, p. 771-777, 1980.
- SEDGLEY, M.; SCHOLEFIELD, P. B.; ALEXANDER, D. McE. Inhibition of flowering of Mexican- and Guatemalan-type avocados under tropical conditions. **Scientia Horticulturae**, v. 25, p. 21-30, 1985.
- SHISHKOVA, S., ROST, T. L.; DUBROVSKY, J. G. Determinate root growth and meristem maintenance in Angiosperms. **Annals of Botany**, Oxford, v. 101, p. 319-340, 2008.
- SILVA, F. O. R.; RAMOS, J. D.; OLIVEIRA, M. C.; RUFINI, J. C. M.; RAMOS, P. S. Fenologia reprodutiva e caracterização físico-química de abacateiros em Carmo da Cachoeira, Minas Gerais. **Revista Ceres**, Viçosa, v. 61, n. 1, p. 105-111, 2014.
- SILVA, R. J. F.; POTIGUARA, R. C. V. Substâncias ergásticas foliares de espécies amazônicas de *Oenocarpus* Mart. (Arecaceae): caracterização histoquímica e ultra-estrutural. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 39, n. 4, p. 793-798, 2009.
- SILVA, S. R.; CANTUARIAS-AVILÉS, T. E.; CHIAVELLI, B.; MARTINS, M. A.; OLIVEIRA, M. S. Phenological models for implementing management practices in rain-fed avocado orchards. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, Goiânia, v. 47, n. 3, p. 321-327, 2017.
- SIQUEIRA, G. M.; BEZERRA, J. M.; VIEIRA, S. R.; CAMARGO, M. B. P. Zoneamento de parâmetros climáticos no Estado de São Paulo (Brasil) utilizando técnicas de geoestatística. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v. 5, n. 3, p. 612-629, 2012.
- SMITH, L. A.; DANN, E. K.; PEGG, K. G.; WHILEY, A. W.; GIBLIN, F. R.; DOOGAN, V.; KOPITTKKE, R. Field assessment of avocado rootstock selections for resistance to *Phytophthora* root rot. **Australasian Plant Pathology**, Australia, v. 40, p. 39-47, 2011.

- SOYARS, C. L.; JAMES, S. R.; NIMCHUK, Z. L. Ready, aim, shoot: stem cell regulation of the shoot apical meristem. **Current Opinion in Plant Biology**, London, v. 29, p. 163-168, 2016.
- STEIN, V. C.; PAIVA, R.; VARGAS, D. P.; SOARES, F. P.; ALVES, E.; NOGUEIRA, G. F. Ultrastructural calli analysis of *Inga vera* Willd. subsp. *Affinis* (DC.) T.D. Penn. **Revista Árvore**, Viçosa-MG, v. 34, n. 5, p. 789-796, 2010.
- STITT, M.; ZEEMAN, S. C. Starch turnover: pathways, regulation and role in growth. **Current Opinion in Plant Biology**, London, v. 15, p. 282-292, 2012.
- SU, Y.; LIU, Y.; ZHANG, X. Auxin–Cytokinin Interaction Regulates Meristem Development. **Molecular Plant**, v. 4, n. 4, p. 616–625, 2011.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4^a ed. Porto Alegre: Artmed, 2009. 848 p.
- TEIXEIRA, C. G.; BLEINROTH, E. W.; CASTRO, J. V. **Abacate**: cultura, matéria prima, processamento e aspectos econômicos. 2^a ed. Campinas: ITAL, 1992. 250 p.
- THORP, T. G.; ANDERSON, P.; CAMILLERI, M. Avocado tree growth cycles - a quantitative model. In: WORLD AVOCADO CONGRESS, III., 1995, Israel. **Proceedings...** Israel: International Avocado Society, 1995, p. 76-79.
- VENNING, F. D.; LINCOLN, F. B. Developmental morphology of the vegetative axis of avocado (*Persea americana* L.) and its significance to spacing, pruning practices, and yields of the grove. **Proceedings of the Florida State Horticultural Society**, v. 71, p. 350-356, 1958.
- VERNOUX, T.; BENFEY, P. N. Signals that regulate stem cell activity during plant development. **Current Opinion in Genetics and Development**, London, v. 15, p. 388-394, 2005.

- WANG, S. Y.; FAUST, M.; STEFFENS, G. L. Metabolic changes in cherry flower buds associated with breaking of dormancy in early and late blooming cultivars. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 65, p. 89-94, 1985.
- WHILEY, A. W.; WOLSTENHOLME, B. N.; FABER, B. A. Crop Management. In: SCHAFFER, B. A.; WOLSTENHOLME, B. N.; WHILEY, A. W. **The Avocado: Botany, Productions and Uses**. 2nd. ed. Homestead, Florida: CABI, 2013. cap. 12, p. 342-379.
- WHILEY, A. W.; WOLSTENHOLME, B.N. Carbohydrate management in avocado trees for increased production. **South African Avocado Growers' Association Yearbook**, v. 13, p. 25-27, 1990.
- WHILEY, A.W.; SARANAH, J.B.; CULL, B.W.; PEGG, K.G. Manage avocado tree growth cycles for productivity gains. **Queensland Agricultural Journal**, v. 114, p. 29–36, 1988.
- WILKIE, J. D.; SEDGLEY, M.; OLESEN, T. Regulation of floral initiation in horticultural trees. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 59, n. 12, p. 3215–3228, 2008.
- WOLSTENHOLME, B. N. Ecology: climate and soils. In: SCHAFFER, B. A.; WOLSTENHOLME, B. N.; WHILEY, A. W. **The Avocado: Propagation**. 2nd ed. Homestead, Florida: CABI, 2013, 2013. cap. 5, p. 86-117.
- WOLSTENHOLME, B. N.; WHILEY, A. W. What do carbohydrate reserves tell us about avocado orchard management?. **South African Avocado Growers' Association Yearbook**, v. 20, p. 63-67, 1997.
- WOLSTENHOLME, B. N.; WHILEY, A. W. Ecophysiology of the avocado (*Persea americana* Mill.) tree as a basis for pre-harvest management. **Revista Chapingo Serie Horticultura**, México, v. 5, n. especial, p. 77-88, 1999.
- YADAV, R. K.; TAVAKKOLI, M.; XIE, M.; GIRKE, T.; REDDY, G. V. A high-resolution gene expression map of the Arabidopsis shoot meristem stem cell niche. **Development**, v. 141, p. 2735-2744, 2014.

- ZIK, M.; IRISH, V. F. Flower development: Initiation, differentiation, and diversification. **Annual Review of Cell Developmental Biology**, United States, v. 19, p. 119-140, 2003.
- ZIMMERMAN, R. H.; FAUST, M. Pear bud metabolism: seasonal changes in glucose utilization. **Plant Physiology**, Rockville, v. 44, p. 1273-1276, 1969.
- ZIMMERMAN, R. H.; FAUST, M.; SHREVE, A. W. Glucose Metabolism of Various Tissues of Pear Buds. **Plant Physiology**, Rockville, v. 46, p. 839-841, 1970.
- ZIV, D.; ZVIRAN, T.; ZEZAK, O. SAMACH, A.; IRIHIMOVITCH, V. Expression profiling of *FLOWERING LOCUS T-like* gene in alternate bearing ‘Hass’ avocado trees suggests a role for *PaFT* in avocado flower induction. **PLoS One**, United States, v. 9, n. 10, p. 1-14, 2014.

ANEXO. Escala visual para observação do desenvolvimento floral de abacateiros

Fonte: Adaptado de Salazar-García, Lord e Lovatt (1998) e Cabezas, Hueso e Cuevas (2003).