



**SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
CAMPUS UNIVERSITÁRIO DE ALTAMIRA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO**



DAYANE SOUSA ARAUJO

**CARACTERIZAÇÃO MORFOANATÔMICA DE CLONES DE *THEOBROMA*
CACAO L.: EVIDÊNCIAS ESTRUTURAIS PARA DISTINÇÃO CLONAL.**

ALTAMIRA

2025



**SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
CAMPUS UNIVERSITÁRIO DE ALTAMIRA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO**



DAYANE SOUSA ARAUJO

**CARACTERIZAÇÃO MORFOANATÔMICA DE CLONES DE *THEOBROMA*
CACAO L.: EVIDÊNCIAS ESTRUTURAIS PARA DISTINÇÃO CLONAL.**

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Pará, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Conservação para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade e Conservação.

Orientador(a): Prof. Dr. Alisson Rodrigo Souza Reis

ALTAMIRA

2025

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com ISBD
Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do Pará
Gerada automaticamente pelo módulo Ficat, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

A658c Araujo, Dayane Sousa.
 CARACTERIZAÇÃO MORFOANATÔMICA DE CLONES
 DE THEOBROMA CACAO L.: EVIDÊNCIAS ESTRUTURAIS
 PARA DISTINÇÃO CLONAL / Dayane Sousa Araujo. — 2025.
 52 f. : il. color.

 Orientador(a): Prof. Dr. Alisson Rodrigo Souza Reis
 Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Pará,
 Campus Universitário de Altamira, Programa de Pós-Graduação
 em Biodiversidade e Conservação, Altamira, 2025.

 1. Theobroma. 2. clones de cacao. 3. diversidade. 4.
 melhoramento genético. I. Título.

CDD 581.4

DAYANE SOUSA ARAUJO

**CARACTERIZAÇÃO MORFOANATÔMICA DE CLONES DE *THEOBROMA*
CACAO L.: EVIDÊNCIAS ESTRUTURAIS PARA DISTINÇÃO CLONAL.**

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Pará, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Conservação para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade e Conservação.

Data da aprovação: 29 de agosto de 2025

Banca Examinadora:

Documento assinado digitalmente
 **ALISSON RODRIGO SOUZA REIS**
Data: 30/09/2025 16:53:44-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. Alisson Rodrigo Souza Reis- PPGBC
Orientador – UFPA-Altamira

Documento assinado digitalmente
 **RAIRYS CRAVO HERRERA**
Data: 30/09/2025 22:11:54-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof^a. Dr^a. Rairys Cravo Herrera - PPGBC
Examinador interno - UFPA-Altamira

Documento assinado digitalmente
 **JULIANA LIVIAN LIMA DE ABREU DOS SANTOS**
Data: 30/09/2025 20:59:29-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof^a. Dr^a. Juliana Livian Lima de Abreu
Examinador externo – UFPA

Documento assinado digitalmente
 **ELIANE FRANCISCA DE ALMEIDA**
Data: 30/09/2025 21:47:26-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof^a. Dr^a. Eliane Francisca de Almeida
Examinador externo - UEPA

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus, por meio dele e para ele, tudo se fez;

Agradeço a Universidade Federal do Pará;

Ao Programa de pós-graduação em Biodiversidade e Conservação - PPGBC

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Capes pela concessão da bolsa.

E mediante o intermédio daqueles que me apoiaram, em especial meus pais Firmino Ferreira de Araujo e M. de Fátima de S. Araujo, por viver o processo juntamente comigo, com todo o suporte e cuidado necessário para a realização desse sonho. Um orgulho carregar esse sobrenome. Incluo minhas irmãs que assim como eles, foram minha base.

Agradeço aos meus colegas de profissão e equipe do laboratório de biomassa e tecnologia da madeira, cujo foram essenciais no início desse trabalho, agradeço imensamente pelo apoio prestado. Sou grata por fazer parte desse grupo de pesquisa.

Dedico ao prof. Alisson Reis, que me “deu as mãos” e depositou sua confiança em mim, ao tornar possível e viável a realização desse projeto. Foi um orientador, exemplar, comprometido ao sucesso do trabalho. A realização dessa pesquisa só foi possível através do seu apoio.

Em especial, a minha grande companheira Raylene (Rayzinha <3), cujo não tenho como descrever a importância da sua colaboração e suporte emocional durante a trajetória. Obrigada pelas palavras de incentivo, pelas noites sem dormir, pela companhia aos domingos e madrugadas no laboratório me esperando. Foi minha rede de apoio necessária e mais do que especial.

E por fim, esse trabalho é testemunho da minha superação!! Sou muito grata a Deus, pela força e RESILIÊNCIA que ele me concedeu! Pela coragem, pela persistência até alcançar o verdadeiro título e mérito como Mestra. Aprendi a superar limites com muita fé e confiança no propósito. Posso afirmar, que caminhamos juntos, lado a lado, durante todo o tempo. Então, toda honra e gloria a ele.

RESUMO

O cacauzeiro (*Theobroma cacao* L.) é uma cultura tropical de alta relevância econômica, conhecido por ser a base de produção do chocolate. A diversidade de variedades e clones de cacau é resultado de séculos de domesticação e melhoramento genético para alto rendimento e resistência a doenças, incluindo genótipos amplamente cultivados na região Amazônica. A morfologia e anatomia têm se mostrado ferramentas valiosas na caracterização funcional de diferentes clones. Com isso, objetivou-se caracterizar morfoanatomicamente folhas de clones de *T. cacao*, em cultivo não irrigado, para contribuir com estratégias de seleção e melhoramento genético. Utilizou-se técnicas padrão em anatomia. Foram analisadas variáveis morfométricas (dimensões foliares, densidades estomáticas, celular e índice estomático), cortes anatômicos manuais (peciolo, pulvino, ápice, mediana e lateral do limbo) e testes histoquímicos, por meio de lâminas permanentes. As análises estatísticas compreenderam o teste de Kruskal–Wallis, de natureza não paramétrica, utilizado para detectar diferenças significativas entre clones, e a Análise de Componentes Principais (PCA). Os resultados mostraram diferenças expressivas entre clones. O PS1319, Ponta Verde Liso e Ipiranga 01, apresentaram maior dimensão foliar associada a menor índice estomático, condição que favorece eficiência fotossintética e controle de perda hídrica. Em contraste, o CCN51, CEPEC 2002/2004 exibiu significativa densidade estomática e lâminas reduzidas, característica relacionada à sua reconhecida tolerância a estresse e produtividade. A presença de feixes vasculares acessórios foi registrada em clones como CCN51, CCN10, CEPEC 2004 e Ponta verde liso. Quanto aos tricomas, além das formas comuns no grupo *Theobroma*, apresentaram diversificação estrutural nos padrões de ramos nos tricomas estrelados, além disso, foi identificado tricoma digitiforme e tricomas com estruturas colapsadas no ápice globular e corpo bulboso semelhante ao tipo claviforme em genótipos como CEPEC-2004, Ipiranga-01, PH-16 e Salobrinho. Os testes histoquímicos revelaram acúmulo de fenóis, lignina, lipídios e amido, reforçando funções de proteção estrutural e defensivas, essas evidências ampliam o conhecimento sobre a diversidade anatômica de clones de cacau na fornecendo subsídios para seleção de material para manejo sustentável e aplicação em programas de melhoramento genético.

Palavras chaves: Theobroma; Clones de cacao; Diversidade; Melhoramento genético.

ABSTRACT

Cacao (*Theobroma cacao* L.) is a tropical crop of high economic relevance, known as the primary source of chocolate production. The diversity of cacao varieties and clones results from centuries of domestication and genetic improvement aimed at high yield and disease resistance, including genotypes widely cultivated in the Amazon region. Morphological and anatomical analyses have proven to be valuable tools for the functional characterization of different clones. Thus, this study aimed to morpho-anatomically characterize the leaves of *T. cacao* clones grown under non-irrigated conditions to support selection strategies and genetic improvement. Standard anatomical techniques were used. Morphometric variables (leaf dimensions, stomatal and cell densities, and stomatal index), manual anatomical sections (petiole, pulvinus, apex, median, and lateral regions of the lamina), and histochemical tests using permanent slides were analyzed. Statistical analyses included the Kruskal–Wallis test, a nonparametric method used to detect significant differences among clones, and Principal Component Analysis (PCA). The results showed expressive differences among clones. PS1319, Ponta Verde Liso, and Ipiranga 01 exhibited larger leaf dimensions associated with lower stomatal indices, a condition that favors photosynthetic efficiency and water loss control. In contrast, CCN51 and CEPEC 2002/2004 displayed high stomatal density and reduced leaf blades, a characteristic related to their recognized tolerance to stress and high productivity. Accessory vascular bundles were recorded in clones such as CCN51, CCN10, CEPEC 2004, and Ponta Verde Liso. Regarding trichomes, in addition to the common forms in the *Theobroma* group, structural diversification was observed in the branching patterns of stellate trichomes. Digitiform trichomes and trichomes with collapsed apical structures and bulbous bodies similar to the claviform type were also identified in genotypes such as CEPEC 2004, Ipiranga 01, PH 16, and Salobrinho. Histochemical tests revealed the accumulation of phenolics, lignin, lipids, and starch, reinforcing their roles in structural protection and defense. These findings expand the understanding of the anatomical diversity among cacao clones and provide valuable insights for selecting plant material aimed at sustainable management and use in genetic improvement programs.

Keywords: Theobroma; Cacao clones; Diversity; Genetic improvement.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	7
2 OBJETIVOS GERAIS.....	9
3 REFERÊNCIAS.....	10
CAPÍTULO I - CARACTERIZAÇÃO MORFOANATÔMICA DE CLONES DE THEOBROMA CACAO L.: EVIDÊNCIAS ESTRUTURAIS PARA DISTINÇÃO CLONAL	11

1 INTRODUÇÃO GERAL

O cacau (*Theobroma cacao* L.) é uma espécie arbórea perene, pertence à família *Malvaceae*, originária da bacia amazônica e reconhecida mundialmente como base da indústria do chocolate, cosméticos e fármacos (Wickramasuriya, Dunwell, 2018). Nativo da floresta Amazônica, o cultivo do cacau atualmente se estende em mais de 60 países tropicais da América, África e Ásia, sendo base para a produção de chocolates, manteiga de cacau e diversos produtos industrializados (Nieves-Orduña *et al.*, 2023). Dentre os grupos do gênero *Theobroma*, inclui outras espécies de relevância econômica, ecológica e cultural, como *T. grandiflorum*, *T. speciosum* (Colli-Silva *et al.*, 2024).

A produção global de grãos de cacau atingiu cerca de 5,8 milhões de toneladas nos últimos dois anos, concentrada principalmente na Costa do Marfim, Gana e Indonésia (Nieves-Orduña *et al.*, 2023). Apesar de sua relevância econômica e cultural sustentando milhões de pequenos agricultores em regiões tropicais.

No contexto amazônico, a produção de cacau desempenha um papel estratégico na economia regional, especialmente em estados como o Pará, Rondônia e Bahia, com destaque para os municípios de Altamira, Uruará, Medicilândia, Brasil Novo e Vitória do Xingu com áreas expressivas de produção. Além de seu valor econômico, a cultura do cacau contribui para práticas de agro florestamento e recuperação de áreas degradadas, promovendo conservação da biodiversidade, fertilidade do solo e mitigação da erosão (Piotto *et al.*, 2020; Müller, Rodrigues, 2012).

A cultura do cacau enfrenta desafios significativos, como pragas, doenças (ex.: vassoura-de-bruxa e podridão parda), desmatamento e eventos climáticos adversos, especialmente seca e elevação das temperaturas, que ameaçam seu rendimento agrícola e sustentabilidade da produção a longo prazo (Zambrano *et al.*, 2021; Guimarães *et al.*, 2022).

Nesse cenário, o melhoramento genético desempenha um papel estratégico, com foco em selecionar clones com maior produtividade, resistência a doenças e tolerância ao estresse hídrico, busca mitigar perdas e ampliar a adaptação da cultura em diferentes ambientes (Wickramasuriya, Dunwell, 2018; Freitas *et al.*, 2025).

A diversidade de variedades e clones de cacau é resultado de séculos de domesticação, inicialmente realizada por populações indígenas que selecionavam plantas por características nutricionais, medicinais e sensoriais (Lanaud *et al.*, 2024;

Zarrillo et al., 2018; Colli-Silva et al., 2023). O melhoramento genético moderno, conduzido por instituições como a CEPLAC, tem sido fundamental para desenvolver clones de alto rendimento e resistência a doenças, incluindo genótipos amplamente cultivados na região Amazônica, como CCN-51 e PS-1319, já reúnem milhares de acessos clonais (Macêdo et al., 2021; Guimarães et al., 2022). As variedades principais, Forastero, Criollo e Trinitário, diferenciam-se em aspectos agronômicos, resistência a doenças e qualidade sensorial (Cook, 2023).

O ambiente exerce forte influência sobre as características morfoanatômica de *T. cacao*, podendo modular suas estruturas externas e internas, mediante os mecanismos adaptativos da espécie. Em condições de déficit hídrico, por exemplo, genótipos tendem a apresentar lâminas foliares mais espessas, maior densidade estomática ou redução da área foliar, estratégias que contribuem para o controle da transpiração (Zambrano et al., 2021). Da mesma forma, em ambientes com alta irradiância, há intensificação de tecidos de sustentação e parênquima paliádico, otimizando a fotossíntese e reduzindo danos por excesso de radiação (Taiz et al., 2017).

A morfologia e anatomia foliar têm se mostrado ferramentas valiosas na caracterização funcional de diferentes clones. Mais especificamente, estudos anatômicos já identificaram a coexistência de organização vascular distinta, variedades de tricomas não glandulares, tamanho foliar, heterogeneidade no parênquima de forma diversificada entre genótipos (Widaysary, Susandarini, 2020). Além disso, a integração de dados morfoanatômicos com análises fisiológicas reforçam ainda mais o conhecimento dessas variáveis para caracterização de diferentes clones de cacau iguais o CCN-10, PH-16, Ipiranga- 01, PS1319 como já descritos por Alonso et al, (2024).

Além disso, a Amazônia brasileira, como centro de origem e diversidade genética do cacau, apresenta um enorme potencial para a exploração sustentável de sua biodiversidade.

A conservação e o melhoramento de cultivares de cacau da Amazônia, aliados ao uso de técnicas avançadas como a clonagem e os estudos anatômicos, podem não apenas fortalecer a cadeia produtiva do cacau, mas também contribuir para a proteção de espécies nativas e a valorização dos recursos genéticos da região.

A região de Altamira representa um importante bioma para o cultivo de cacau, contribuindo para a preservação de uma diversidade significativa (Guerra, et al. 2021; Venturieri, et al. 2022)

Portanto, investigar a morfoanatomia dos cacaueiros em Altamira não apenas contribuirá para o entendimento científico local, mas também pode otimizar a produção de cacau na região. A compreensão da característica física dos clones permite o conhecimento sobre a diversidade e seleção de variedades mais adaptadas, resultando em cultivos mais produtivos e homogêneos na região.

Portanto, esta pesquisa tem como finalidade caracterizar anatômica e morfológicamente folhas de diferentes clones de *T. cacao*, contribuindo para a compreensão da possível existência de variabilidade presentes nas populações clonais. Sendo assim, em respostas a condição de cultivo não irrigado no qual foi submetido os clones, é possível que seja expressa variações fenotípicas em suas características foliares. Essas variações podem ter implicações importantes para a caracterização dos clones e estratégias de seleção do material e melhoramento genético.

2 OBJETIVOS GERAIS

Caracterizar a anatomia foliar de 12 clones de *T. cacao*., cultivados em condições não irrigadas na região da Transamazônica no município de Altamira-Pará, a fim de identificar padrões estruturais com potencial aplicação em programas de melhoramento genético

2.1 Objetivo específico:

- Descrever a morfologia foliar e anatomia interna dos clones avaliados;
- Identificar e classificar os tipos de tricomas glandulares e não glandulares presentes nos diferentes clones;
- Analisar a composição química dos tecidos foliares por meio de testes histoquímicos;

3 REFERÊNCIAS

- COLLI-SILVA, M. et al. Domestication of the Amazonian fruit tree cupuaçu may have stretched over the past 8000 years. *Communications earth & environment*, v. 4, p.,2023.
- COOK, L. RUSSELL. "cacao". *Encyclopedia Britannica*. Disponível em: <<https://www.britannica.com/plant/cacao>>. Acesso em: 26 de Jun. 2025. 2023.
- GUERRA, T. et al. *INatureza no Xingu: plantas de corredeiras*. Brasília: John Herald, p. 1-65, 2021.
- LANAUD, C. et al. Isolation and characterization of microsatellites in *Theobroma cacao* L. *Molecular ecology*, v. 8, p. 2141–2143. 1999.
- MACÊDO, M. et al. Avaliação de clones de cacaeiro quanto a produtividade e incidência de vassoura-de-bruxa e podridão parda. *Agrotropica*, v. 33, p. 5–16. 2021.
- MORAES, A. P. R. et al. Adaptive leaf anatomy of tropical tree species under contrasting light conditions. *Flora*, v. 254, p. 124–133, 2019.
- MÜLLER, M. W; RODRIGUES, A. C. *Sistemas agroflorestais com cacaeiro*. Comissão Executiva do Plano da Lavoura Cacaueira, v. 2, p. 1-21, 2012.
- PINHEIRO, C. et al. Water stress responses of *Theobroma cacao*: from physiology to molecular regulation. *Frontiers in Plant Science*, v. 11, p.1–14. 2020.
- PIOTTO, D.; MARQUES, J. R.; NUNES, A. Desempenho de espécies madeiras em sistema agroflorestal de cacaeiro e seringueira no sul da bahia, BRASIL. *Agrotropica*, v. 32, p. 97–104. 2020.
- TAIZ, L. et al. *Fisiologia e desenvolvimento vegetal*. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017.
- VENTURIERI, A. et al. The sustainable expansion of the cocoa crop in the state of Pará And its contribution to altered areas recovery and fire reduction. *Journal of geographic information system*, v. 14, p. 294–313, 2020.
- ZARRILLO, S. et al. The use and domestication of *Theobroma cacao* during the mid-Holocene in the upper Amazon. *Nature ecology & evolution*, v. 2, p. 1879–1888. 2018.

Este capítulo está formatado nas normas da revista *agronomy* disponível em:
<https://www.mdpi.com/journal/agronomy/instructions>

Artigo 1

CAPÍTULO I - CARACTERIZAÇÃO MORFOANATÔMICA DE CLONES DE *THEOBROMA CACAO* L.: EVIDÊNCIAS ESTRUTURAIS PARA DISTINÇÃO CLONAL.

Caracterização morfoanatômica de clones de *Theobroma cacao* L.: Evidências estruturais para distinção clonal

Dayane Sousa Araujo^{1*}, Alisson Rodrigues Souza Reis ²

¹ Programa de pós graduação em Biodiversidade e Conservação, Universidade federal do Pará, Altamira 68372-040, Pará, Brasil; dayanearaujo.ufpa@gmail.com

² Departamento de Engenharia Florestal, Universidade Federal do Pará, Altamira 68372-040, Pará, Brail; alissonreis@ufpa.br.

Resumo

O cacau (*Theobroma cacao* L.) é uma espécie de elevada importância econômica, cuja produtividade em regiões tropicais está diretamente associada à capacidade adaptativa dos genótipos. Este estudo avaliou doze clones cultivados sobre condições não irrigadas na Amazônia, por meio de análises morfométricas, anatômicas e histoquímicas integradas a métodos que compreenderam o teste de Kruskal–Wallis, de natureza não paramétrica e Análise de Componentes Principais (PCA). Os resultados revelaram ampla diversidade morfoanatômica entre os clones, expressa por variações no tamanho foliar, densidade e índice estomático, além da ocorrência de tricomas diferenciados e feixes vasculares acessórios. Clones como PS1319, Ponta Verde Liso e Ipiranga 01 apresentaram maior desenvolvimento foliar associada a menor índice estomático, indicando estratégias adaptativa e característica promissora para sobrevivência e crescimento sobre condições de plantio não irrigado. Enquanto clones como o CCN51, CEPEC 2002 e CEPEC 2004, destacou-se pela significativa densidade estomática em folhas menores, característica relacionada à sua reconhecida tolerância e produtividade. A presença de tricomas digitiformes e clavi-formes em alguns clones, aliada à detecção de compostos fenólicos, lipídios, lignina e amido, evidencia a relevância da anatomia e da química foliar na adaptação estrutural da espécie. Esses resultados mostram a importância da abordagem anatômica integrada à morfometria para compreender a diversidade estrutural e funcional do cacaueiro e fornecer subsídios para programas de melhoramento voltados à seleção de genótipos mais resilientes às condições de seca.

Palavras chaves: Theobroma; clones de cacao; diversidade; melhoramento genético.

Citation: Araujo, D.S.; Reis, A.;

Academic Editor:

Received: date

Revised: date

Accepted: date

Published: date

Copyright: © 2025 by the authors.

Submitted for possible open access

publication under the terms and

conditions of the Creative Commons

Attribution (CC BY) license

(<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

1. Introdução

A cultura do cacau (*Theobroma cacao* L.) historicamente enfrenta desafios significativos contra doenças e variações ambientais, que comprometem tanto a produtividade quanto a propagação da espécie (TINOCO-JARAMILLO et al., 2024). Embora *T. cacao* apresente diversos mecanismos adaptativos típicos de ambientes tropicais, os impactos desencadeados por fatores bióticos e abióticos estimularam fortemente estratégias de conservação e melhoramento genético (FREITAS et al., 2025).

O melhoramento genérico do cacau, representa um importante recurso para preservação de características agrônomicas desejáveis, como alta produtividade, qualidade sensorial e resistência a patógenos (SODRÉ, GOMES, 2019). Com isso, a criação de

variedades clonais de cacau é uma alternativa eficaz que visa garantir uniformidade genética, homogeneidade na qualidade do fruto e resistência (FREITAS et al., 2025). Iniciais de programas de melhoramento como a CEPLAC tem promovido a seleção de clones resistentes a *Moniliophthora perniciosa* e *Phytophthora palmivora* e com desempenho agrônomo superior, por exemplo, clones como CCN-51 e PS-1319 foram resultantes da seleção para rendimento e resistência.

O melhoramento genético de cacaueiros no Brasil, conduzido principalmente pela CEPLAC consolidou diversos clones comerciais de cacau no Brasil, com destaque estratégico no Pará, como maior produtor nacional (REFERNCIA). Dentre os materiais recomendados para plantio em larga escala, destacam-se CCN-51, Casca Fina, CCN-10, CEPEC 2002, CEPEC 2004, FA-13, Ipiranga 01, PH-16, Ponta Verde Liso, Ponta Verde Rugoso, PS-1319 e Salobrinho 03, todos reconhecidos por sua relevância tanto agrônoma quanto comercial (CEPLAC, 2018).

Esses clones apresentam especificidades que os tornam vantajosos em regiões tropicais, como o Pará. O CCN-51 é amplamente adotado, devido superar outros genótipos em número de frutos por planta com seu potencial de produção e boa tolerância à estresses hídricos, embora seja voltado para o mercado de chocolate de massa (BEINJAMIN et al., 2025). Os clones CEPEC 2002 e CEPEC 2004 se destacam pela resistência as principais doenças como à vassoura-de-bruxa e pela boa qualidade de amêndoas (MACEDO et al., 2021). Enquanto o PH-16 aliado alto potencial produtivo à resistência a doenças foliares (ALEXANDRE et al., 2015). Já Ipiranga 01 e Salobrinho 03, tendem a apresentar boa adaptação em sistemas agroflorestais e estabilidade produtiva produtividade, o que torna promissor (MACEDO et al., 2021). Os clones Casca Fina e CCN-10 têm se mostrado importantes fontes de diversidade genética, utilizados tanto em plantios comerciais quanto em programas de melhoramento (BRANCO et al., 2018, ALEXANDRE et al., 2015). Já o Ponta Verde Liso e Ponta Verde Rugoso preservam características adaptativas locais, com potencial para exploração em nichos de produção sustentável e sistemas de cacau cabruca (BRANCO et al., 2018). Por sua vez, os clones FA-13 e PS-1319 demonstraram, em condições semelhantes, produtividade superior ao CCN-51, se mostrando eficientes em sistemas mecanizados devido à facilidade de poda (MACEDO et al., 2021; FREITAS et al., 2025).

Como salientado, os clones agregam características que diferem de acordo com suas especificidades de produção (SODRÉ, GOMES, 2019). Tais características representam uma ferramenta essencial para à identificação de diversidade fenotípica entre os genótipos, possibilitando uma distinção intra-clonal. Alterações em caracteres foliares, como densidade e tipo de tricomas, refletem respostas funcionais as condições de disponibilidade hídrica luminosidade e presença de patógenos, atuando nos mecanismos de tolerância à estresses hídricos e bióticos (ZAKARIYYA et al., 2019).

A análise de caracteres foliares relacionados à organização do mesófilo, sistema vascular, presença de estruturas de proteção e secreção, fornece informações detalhadas sobre o desempenho fisiológico e adaptativo de cada clone (METCALFE; CHALK, 1979; MORAES et al., 2020). Esses parâmetros não apenas auxiliam na identificação e seleção de materiais desejáveis, mas também permitem compreender a base anatômica da produtividade e da resistência a condições ambientais adversas.

Respostas morfofisiológicas, de cultivares clonais de cacau submetidos a condições de seca e intensidade luminosa (ARAUJO et al., 2017), apresentam diferenças na plasticidade anatômica foliar. Alterações na espessura da cutícula, parênquima, bem como modulação da densidade estomática, são respostas para a regulação hídrica e na manutenção da fotossíntese (ARAUQUE et al., 2012; FARIA et al., 2020). Além disso, sobre estresse prolongado, foi observado alta plasticidade fenotípica, especialmente na alocação

de recursos para o sistema condutores e ajuste osmótico, aumentam a chance de sobrevivência da planta (ARAQUE et al., 2012; SANTOS et al., 2018).

Estudos semelhantes reforçam a importância da abordagem morfoanatômica para compreender a diversidade funcional entre genótipos de cacau. Daymond et al. (2011) investigaram variações genótípicas em parâmetros fotossintéticos e estruturais de folhas de *T. cacao* cultivadas sobre diferentes condições ambientais e observaram que genótipos com folhas menores e mais espessas apresentaram maior eficiência fotossintética e uso da água, características associadas à adaptação em ambientes de restrição hídrica. De forma semelhante, Alonso et al. (2024) caracterizaram morfoanatomicamente genótipos de cacau na Bahia e destacaram diferenças expressivas entre clones quanto à densidade estomática, presença de mucilagem e espessura foliar, atributos associados à eficiência fotossintética e resistência hídrica. Assim, o presente estudo amplia essas evidências ao integrar análises anatômicas, histoquímicas e morfométricas de clones cultivados sobre condições não irrigadas na Amazônia, contribuindo para o entendimento da diversidade estrutural e adaptativa da espécie.

O estudo de diferentes clones através deste trabalho, poderá revelar não apenas as características anatômicas entre eles, mas ampliar a gama de informações para estratégias de manejo e adaptação em regiões da Amazônia, como Altamira-Pará, onde as variações climáticas exercem forte influência sobre o cultivo.

2. Materiais e Métodos

2.1. Área de coleta e Amostragem

O material botânico utilizado neste estudo foi coletado no campo experimental da EMBRAPA, localizado na região da Transamazônica (Altamira-Pará), onde são cultivados clones de cacau (*Theobroma cacao*) sob diferentes manejos hídricos (Figura 1).

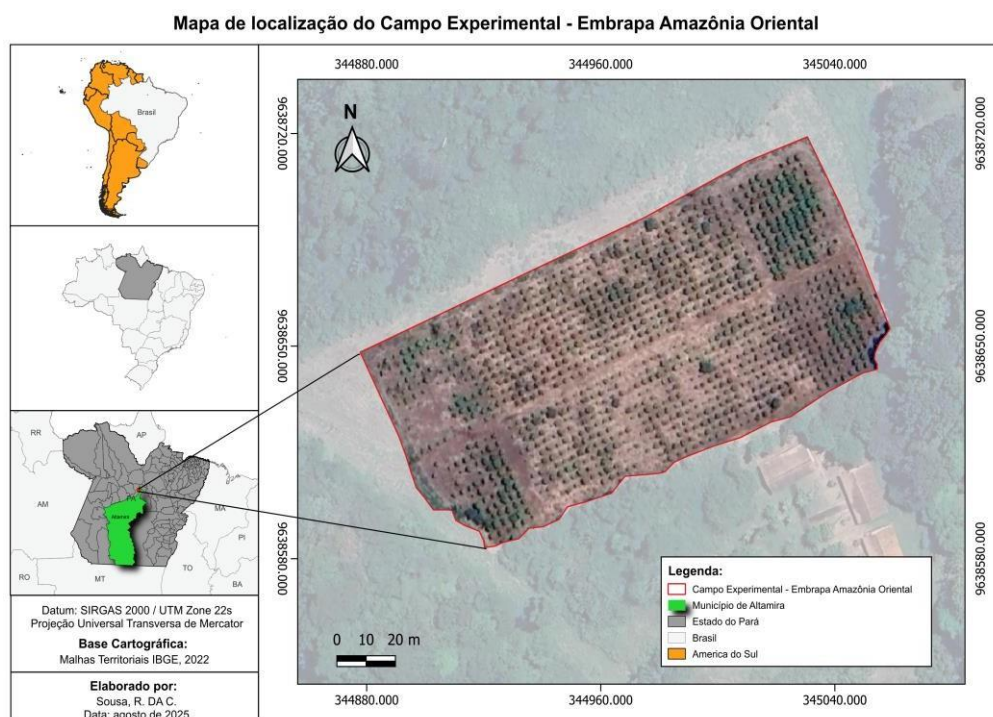


Figure 1. Localização da área de estudo com destaque para a sede da EMBRAPA, referência central das atividades de pesquisa com clones de *T. cacao*. O mapa ilustra a distribuição espacial da região do campo experimental onde realizou-se as coletas, permitindo a contextualização geográfica.

As plantas amostradas consistiram em clones comerciais derivados de propagação por exoteria (Tabela, 1) fornecido por viveiristas locais, tendo como origem tanto matrizes do CEPLAC (Bahia) quanto clones desenvolvidos por produtores melhoristas de Medicilândia-PA. O material amostral utilizado é proveniente de indivíduos com um período de três anos de crescimento, sobre regime “não irrigado”, suscetível apenas as modulações naturais do ambiente. Todos os clones foram submetidos ao mesmo regime de manejo, incluindo: (i) podas trimestrais de formação, (ii) fertilização com NPK e micronutrientes e (iii) controle integrado com fungicidas e inseticidas.

Pra comparar as características entre os clones distintos e identificar possíveis variações intra-clonal, foram amostrados dois indivíduos por clone, um índice amostral que permite uma confiança maior dos resultados. Para à avaliação de padrões morfométricos, foram coletadas dez folhas adultas e saudáveis por indivíduos (totalizando 240 amostras).

Tabela 1. Relação dos 12 clones de cacau avaliados, destacando suas origens e base genética (Criollo, Forastero, Trinitário e Amazônico).

Clone	Grupo genético	Origem / Local de criação	Referência
CCN-51	Trinitário (Criolo + Forasteiro amazônico)	Criado no Equador (Homero Castro, 1965)	Motamayor et al. (2002)
CCN-10	Trinitário (Criolo + Forasteiro amazônico)	Seleção no Equador	Loor et al. (2009)
CEPEC 2002	Híbridos amazônicos (Forasteiro Amazônico × Trinitário)	Desenvolvido pela CEPLAC (Ilhéus-BA, Brasil)	Pires et al. (2012)
CEPEC 2004	Híbridos amazônicos (Forasteiro Amazônico × Trinitário)	Desenvolvido pela CEPLAC (Ilhéus-BA, Brasil)	Pires et al. (2012)
PH-16	Híbridos amazônicos (Forasteiro Amazônico × Trinitário)	CEPLAC (Brasil), seleção de hibridização	Pires et al. (2012)
PS-1319	Híbridos amazônicos (Forasteiro Amazônico × Trinitário)	Seleção da CEPLAC (Bahia)	Pires et al. (2012)
FA-13	Amazônico regional (Trinitário/ Amazônico)	Seleção de genótipos Amazônicos (Pará, Brasil)	Gramacho et al. (2016)
Ipiranga 01	Amazônico regional (Trinitário/ Amazônico)	Seleção regional no Pará (Altamira)	Valle et al. (2010)
Salobrinho 03	Amazônico regional (Trinitário/ Amazônico)	Seleção regional (Ilhéus-BA, Brasil)	Valle et al. (2010)
Casca Fina	Amazônico regional (Trinitário/ Amazônico)	Seleção de material local (Bahia)	Gramacho et al. (2016)
P. Verde Liso	Amazônico regional (Trinitário/ Amazônico)	Seleção regional (Pará)	Valle et al. (2010)
P. Verde Rugoso	Amazônico regional (Trinitário/ Amazônico)	Seleção regional (Pará)	Valle et al. (2010)

2.2. Processamento do material

Antes das folhas serem fixadas, foram realizadas medidas de comprimento foliar (CF) e largura foliar (LF) para caracterização das dimensões foliares. As variáveis de

crescimento são parte fundamental das características vegetais confiáveis para seleção de plantas tolerantes à seca (SANTOS et al., 2014).

Em sequência, realizou-se a fixação em FAA 70% (Johansen, 1940) e as folhas foram seccionadas em cinco regiões: pecíolo, base, ápice foliar, margem lateral e mediana; abrangendo as zonas funcionais representativas do material. Para dissociação foliar, as amostras foram tratadas com solução de ácido acético + peróxido de hidrogênio (1:1) por 24h (Franklin, 1945, mod.). As epidermes dissociadas foram coradas com azul de astra e fucsina básica (Braga, 1977) e montadas permanentemente em lâminas com bálsamo de xileno, seguindo protocolo padronizados para microscopia vegetal (Leroux, 2019; Mertens et al. 2022). Para testes histológicos, realizou-se cortes manuais transversais do ápice, base do limbo e pecíolo; corados com a mesma dupla de corantes. Para a realização da microscopia eletrônica de varredura -MEV, as amostras foram novamente seccionadas no ápice, base e pecíolo e os fragmentos submetidos a desidratação com clorofórmio 37% para remoção de cera. Após montagem em studs, foram metalizadas com ouro por 1,5 min (≈ 15 nm) em Quorum Q150T-ES. A captura de imagens foi realizada no MEV Zeiss Sigma-VP, com elétrons secundários, corrente de 80 μ A, voltagem de aceleração constante de 7–10 kV e distância de trabalho variável. As imagens foram obtidas no Laboratório de Microanálises do Instituto de Geociências (IG) da UFPA.

2.3. Histoquímica

Com o intuito de elucidar as diferentes composições de metabólitos primários e secundários presentes nos clones, cruciais para defesas e respostas adaptativas em *T. cacao*, assim como demonstrado por Silva et. al (2020), realizamos testes histoquímicos, nas diferentes regiões foliares (ápice, base e pecíolo), empregando: (i) cloreto férrico 10% para fenóis (Johansen, 1940), (ii) Lugol para amido (Jensen, 1962), (iii) Sudão IV para lipídeos (Brundrett et al., 1991) e (iv) azul de toluidina para polissacarídeos e lignina (O'Brien et al., 1964). Inspeccionado por microscopia óptica seguindo protocolos padronizados para culturas de cacau (Almeida et al., 2018). Esta abordagem permitiu correlacionar os perfis químicos dos tecidos.

2.4. Caracterização morfométrica

Para a caracterização dos parâmetros morfométricos, foram analisados comprimento e largura foliar (cm) e medidas micrométricas de densidade estomática, densidade de células epidérmicas (μm^2), dimensões estomáticas (μm), além do índice estomático. As análises foram realizadas em microscópio óptico com objetiva de 10 $\times$ (aumento total de 100 $\times$), previamente validado para estudos anatômicos em *T. cacao* (ALMEIDA et al., 2018). Foram avaliados 20 campos de 50 μm^2 por clone, assegurando maior precisão e robustez dos dados (COUTINHO et al., 2017). O índice estomático foi calculado conforme a relação entre a densidade estomática e a densidade de células epidérmicas (Salisbury, 1927).

2.5. Análise estatística

Para inferências dos dados e comparação entre os clones, foi realizado à análise não paramétrica de Kruskal-Wallis e análise de componentes principais (PCA) para reduzir a dimensionalidade dos dados e identificar correlações entre as variáveis anatômicas (COUTINHO et al., 2017).



Tabela 2. Valores médios $\pm$ desvio-padrão das variáveis anatômicas morfométricas dos diferentes clones de *T. cacao* L. De acordo com teste de Kruskal-Wallis.

Clones	LF (cm)	CF (cm)	CE (μm)	LE (μm)	DE (μm^2)	DCE (μm^2)	IE (%)
FA-13	8.97 ± 1.2	27.27 ± 3.12	1.29 ± 0.17	1.27 ± 0.27	7.55 ± 1.05	27.1 ± 3.11	21.9 ± 3.27
PH16	9.62 ± 1.06	32.37 ± 6.56	1.36 ± 0.13	1.31 ± 0.13	7.4 ± 1.19	34.5 ± 4.84	17.75 ± 2.36
CCN10	8.71 ± 1.46	24.82 ± 5.56	1.26 ± 0.13	1.28 ± 0.09	6.5 ± 1.05	28.9 ± 6.18	19.54 ± 8.45
CCN51	10.81 ± 1.21	29.77 ± 4.6	1.12 ± 0.29	1.05 ± 0.26	7.4 ± 1.96	31.9 ± 4.23	18.88 ± 4.42
PS1319	12.03 ± 1.82	33.79 ± 5.18	1.25 ± 0.05	1.19 ± 0.12	7.2 ± 1.06	30.9 ± 4.27	19.02 ± 2.91
Ipiranga	11.68 ± 1.53	33.28 ± 4.41	1.37 ± 0.17	1.34 ± 0.16	8.8 ± 1.32	39.5 ± 8.04	18.56 ± 3.02
Casca Fina	10.15 ± 1.45	28.23 ± 3.92	1.29 ± 0.17	1.3 ± 0.14	7.6 ± 1.27	29 ± 4.74	21.06 ± 4.45
Salobrinho	10.27 ± 0.87	28.7 ± 3.01	1.25 ± 0.11	1.25 ± 0.12	7.75 ± 0.97	32.4 ± 3.84	19.46 ± 3.02
CEPEC-2002	9.91 ± 1.3	28.07 ± 2.76	1.24 ± 0.16	1.31 ± 0.15	7.35 ± 1.14	29.25 ± 5.57	20.29 ± 2.57
CEPEC-2004	10.78 ± 1.85	27.9 ± 4	1.33 ± 0.18	1.37 ± 0.14	7.55 ± 0.94	27.9 ± 2.53	21.35 ± 2.54
P. verde liso	11.78 ± 1.56	33.58 ± 4.85	1.45 ± 0.10	1.24 ± 0.13	6.3 ± 0.92	28.75 ± 4.52	18.12 ± 2.69
P. verde rugoso	10.53 ± 1.35	26.49 ± 3.06	1.39 ± 0.16	1.34 ± 0.15	6.5 ± 1.05	24.4 ± 4.68	21.14 ± 1.67

Legenda: IE (Índice estomático); CE (Comprimento estomático); LE (Largura estomática); LF (Largura foliar); CF (Comprimento Foliar); DCE (Densidade de células epidermicas); DE (Densidade estomática).

3. Resultados

195

A avaliação dos padrões morfométricos foliares permitiu caracterizar a diversidade estrutural entre os diferentes clones. Visto que, variações observadas na densidade e dimensões dos estômatos, bem como no índice estomático, constituem importantes indicadores de resistência funcional à estresse abióticos (TAIZ et al., 2017; DRIESEN, et al. 2023; ZAMBRANO et al. 2021).

196

197

198

199

200

Neste estudo, os clones apresentaram diferenças estatisticamente significativas segundo o teste de Kruskal-Wallis para todas as variáveis analisadas (Tabela 2).

201

202

O índice estomático (IE) variou de $0,18 \pm 0,02$ (PH16, Ipiranga 01, P. verde liso) a $0,22 \pm 0,03$ (FA-13, CEPEC-2004), refletindo maior quantidade de estômatos em relação ao total de células da epiderme. Clones com maior IE, como FA-13, podem estar associados a maior capacidade de regulação da transpiração ou ocasionando uma maior perda de água em ambientes secos. Por outro lado, os clones com menor IE (PH16, Ipiranga 01) podem representar um mecanismo eficiente em ambientes com estresse hídrico.

203

204

205

206

207

208

A densidade estomática (DE) apresentou variações significativas entre os clones analisados, com destaque para o clone Ipiranga 01, que exibiu o maior valor, em contraste com o clone P. verde liso e rugoso, que apresentou a menor densidade estomática (Tabela 2). A densidade de células epidérmicas (DCE) também variou consideravelmente, oscilando de $24,4 \pm 4,68$ no clone P. verde rugoso $39,5 \pm 8,04$ células/ μm^2 no clone Ipiranga.

209

210

211

212

213

O Diâmetro dos estômatos também mostrou variação entre os clones, com o comprimento estomático (CE) sendo maior em P. verde liso ($1,45 \pm 0,10 \mu\text{m}$) e P. verde rugoso ($1,39 \pm 0,16$), enquanto o menor CE foi observado em PS1319 ($1,24 \pm 0,08 \mu\text{m}$). A largura estomática (LE) variou sendo menor para PS1319 ($1,18 \pm 0,13$) e maior CEPEC-2004 ($1,37 \pm 0,14$) juntamente com Ipiranga 01 ($1,34 \pm 0,16$).

214

215

216

217

218

Quanto as dimensões foliares, o clone CCN10 apresentou os menores valores de CF e LF, ao passo que PS1319 destacou-se pelas maiores médias, seguido por P. verde liso e Ipiranga 01 (Tabela 2).

219

220

221

O PS1319 associou maior área foliar a uma densidade estomática mediana, sugerindo equilíbrio entre expansão foliar e controle das trocas gasosas. O Ipiranga 01 exibiu alta densidade estomática e epidérmica, resultando em baixo IE; seus estômatos mais largos podem representar um mecanismo compensatório. O P. verde liso apresentou segunda maior dimensão foliar, baixa IE e maior CE, características desejáveis em ambientes tropicais sem irrigação. Já o CCN51 mostrou alta densidade estomática com menor tamanho foliar, condição que pode favorecer a regulação da transpiração em ambientes secos.

222

223

224

225

226

227

228

A Análise de Componentes Principais (PCA) aplicada às variáveis morfoanatômicas resultou em dois componentes principais que explicaram conjuntamente 66,17% da variância total dos dados, sendo o primeiro (PC1) responsável por 40,5% e o segundo (PC2) por 25,66%.

229

230

231

232

A distribuição geral dos clones sugere padrões associados à dimensão foliar e à densidade estomática (Figura 2). Os clones P. verde liso, PS1319 e Ipiranga 01 apresentaram escores elevados em PC1, associados ao maior desenvolvimento estrutural foliar (CF, LF; CE, LE e DCE) com menor IE e escores negativos para PC2. Em oposição, FA13, P. verde rugoso e CCN10 destacaram-se negativamente nesse componente, indicando lâminas menos desenvolvidas ou compactas. No PC2, por sua vez, clones como Salobrinho e PH16 correlacionou-se mais fortemente com a densidade estomática (DE e DCE), refletindo um gradiente funcional (Gráfico 1). Já o P. verde liso e PS1319, apesar da expressiva estrutura

233

234

235

236

237

238

239

240

foliar (PC1), apresentaram escores negativos no PC2, indicando menor DE característica 241
vantajosa em ambientes secos. Os clones CEPEC 2002, CEPEC 2004 e Casca Fina agru- 242
param-se próximos à origem central na PCA, evidenciando perfil intermediário para as 243
variáveis analisadas, sem destaque em nenhum dos eixos, sem predominância estrutural 244
marcante. O que pode indicar um equilíbrio morfofuncional desejável. 245

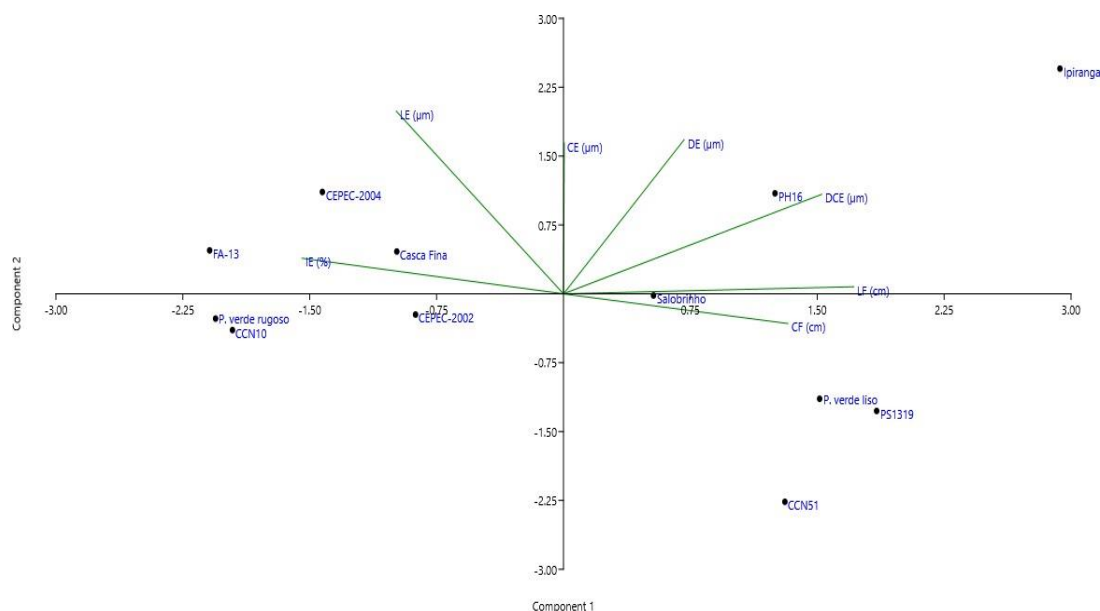


Figura 2: Análise de Componentes Principais (PCA) das variáveis morfoanatômicas de folhas de 246
diferentes clones de *T. cacao*. Os vetores (linhas verdes) indicam a direção de cada variável para os 247
componentes principais. A figura evidencia agrupamentos e divergências morfoanatômicas entre 248
os genótipos analisados. 249
250
251

No geral, os resultados de Kruskal-Wallis e PCA mostra forte consistência entre os 252
métodos, reforçando à existência de variação estruturada entre os clones. 253

A forma lanceolada das folhas, com base aguda e ápice acuminado, é uma caracte- 254
rística comum em espécies do gênero *Theobroma*, como observado em estudos de mor- 255
fologia foliar (NAKAYAMA et al., 1996). As margens são inteiras e levemente onduladas, 256
com nervação penínervia, com nervura central proeminente e nervuras secundárias dis- 257
postas em ângulos oblíquos. Além disso, o pecíolo curto, espesso e de coloração verde é 258
uma característica frequentemente observada em *T. cacao* (COLLI-SILVA, PIRANI, 2020) 259

Todos os clones avaliados possuem epiderme unisseriada, composta por células 260
alongadas e recoberta por cutícula espessa (Figura 3). As células epidérmicas variando de 261
formatos poligonais regulares (Ipiranga 01, PH16 e Ponta Verde Liso) a células mais sin- 262
uosas e irregulares (Casca Fina, CEPEC 2004 e FA-13). A lâmina foliar é hipoestomática, 263
com estômatos do tipo anomocítico. 264

Além das características superficiais semelhantes entre os clones, o mesófilo 265
apresenta conformação dorsiventral, com parênquima paliádico em média com três cam- 266
adas e parênquima lacunoso intermediário (Figura 4). Os feixes vasculares distribuem-se 267
no mesófilo, envoltos por bainha e conectando as faces adaxial e abaxial da folha. A ner- 268
vura central do ápice, em corte transversal, exibe formato biconvexo, com feixe vascular 269
colateral fechado envolvido por bainha esclerenquimática. 270

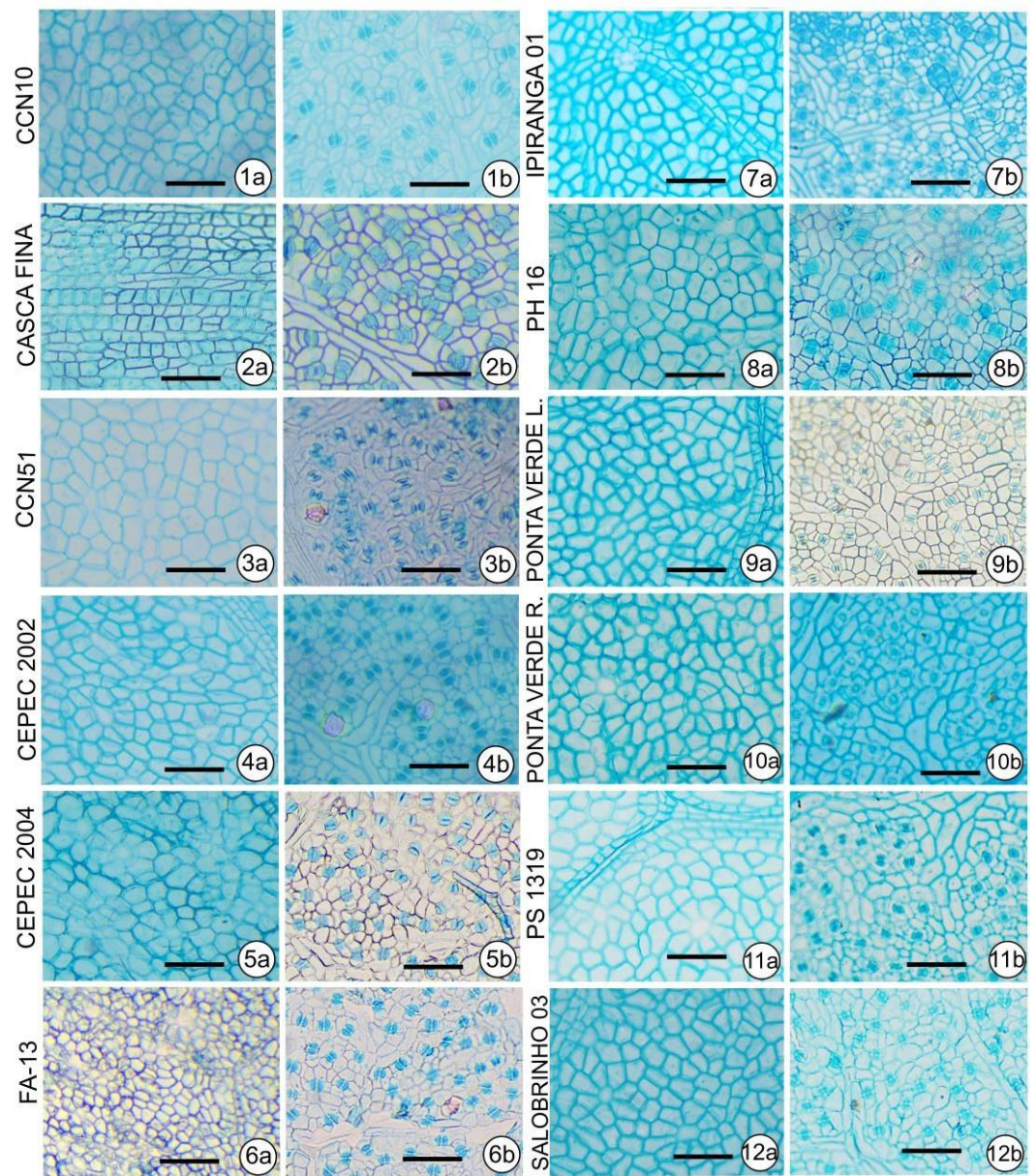


Figura 3: Microscopia optica da epiderme foliar dos 12 clones de *T. cacao*.: CCN10 (1a–b), Casca Fina (2a–b), CCN51 (3a–b), CEPEC 2002 (4a–b), CEPEC 2004 (5a–b), FA-13 (6a–b), Ipiranga 01 (7a–b), PH16 (8a–b), Ponta Verde Liso (9a–b), Ponta Verde Rugoso (10a–b), PS1319 (11a–b) e Salobrinho 03 (12a–b). As imagens mostram células epidérmicas de formatos poligonais células mais sinuosas e irregulares. Os estômatos estão presentes em todos os clones, na cama abaxial da epiderme. Barra de escala: 1a – 12b = 10 µm.

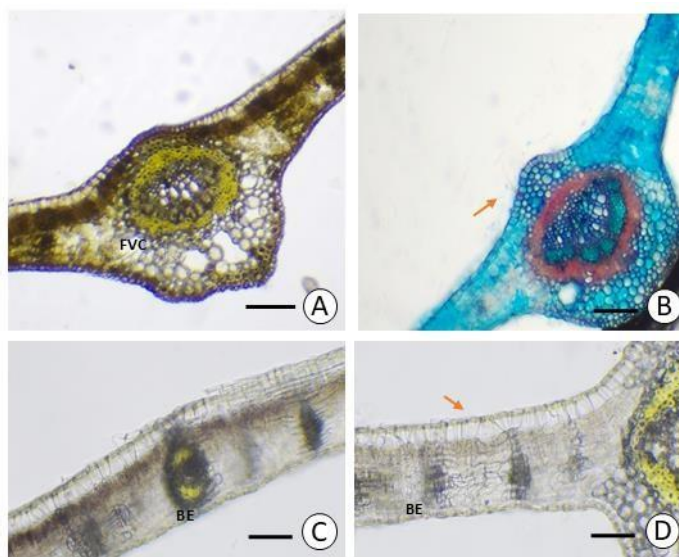


Figura 4: Corte foliar transversal apical e nervosa central de *T. cacao*, A: FVC (Feixe vascular co-
lateral fechado); B- seta laranja (formato biconvexo); C-D (Bainha esclerenquimática conectando a
face adaxial e abaxial); D - seta laranja (epiderme unisseriada alongada). Barra de escala: A – D = 20
 μm .

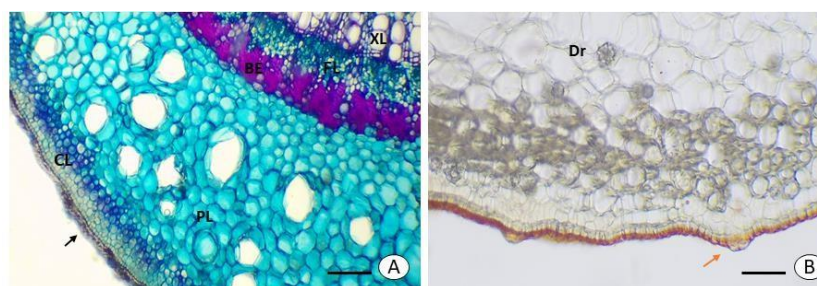


Figura 5: Corte foliar transversal de *T. cacao*, evidenciando a região cortical. A: CL (colenquima); PL
(Parenquima lacunoso); BE (Bainha esclerenquimática); FL (Floema); XL (Xilema); seta preta (Epi-
derme unisseriada com cutícula espessa). B: Dr (Drusa); seta amarela (Estômato). Barra de escala: A
– B = 10 μm .

O cortex é composto por colenquima e extensa camada de parenquima paliçádico (Figura 5). O Pecíolo e base apresentam em todos os clones, o mesmo modelo anatômico de sistema vascular colateral fechado (Figura 6), circundado por fibras esclerenquimáticas e apresentam feixes anficrivais com floema secundário, câmbio e xilema secundário, estrutura recorrente em *T. cacao* (NAKAYAMA et al., 1996). Observou-se variação estrutural entre pecíolo e pulvino. Em alguns clones, os feixes vasculares no pulvino superior são individualizados e dispostos circularmente, sem padrão difuso. O pulvino da região mais basal exibe feixes com arranjo espiralado, com variações no grau de aglomeração, sugerindo estado de diferenciação ou transição da estrutura (Figura 5). Foi observada abundância de canais de mucilagem no córtex e na medula (Figura 5).

Uma das características que diferem os clones entre si, são a existência de feixes vasculares acessórios identificados na medula do pecíolo e base foliar dos clones: CCN51, CCN10, CEPEC 2004 e Ponta Verde Liso (Figura 7). Essa formação sugere uma característica específica dos clones ou supomos uma adaptação estrutural mecânica, favorecendo o sistema de transporte interno.

A presença de drusas e prismas na região cortical, na medula e ao redor das fibras do feixe vascular foi constatada em todos os indivíduos analisados. Essa característica é considerada típica da espécie, conforme já relatado por Alonso et al. (2014) em diferentes genótipos de *T. cacao*.

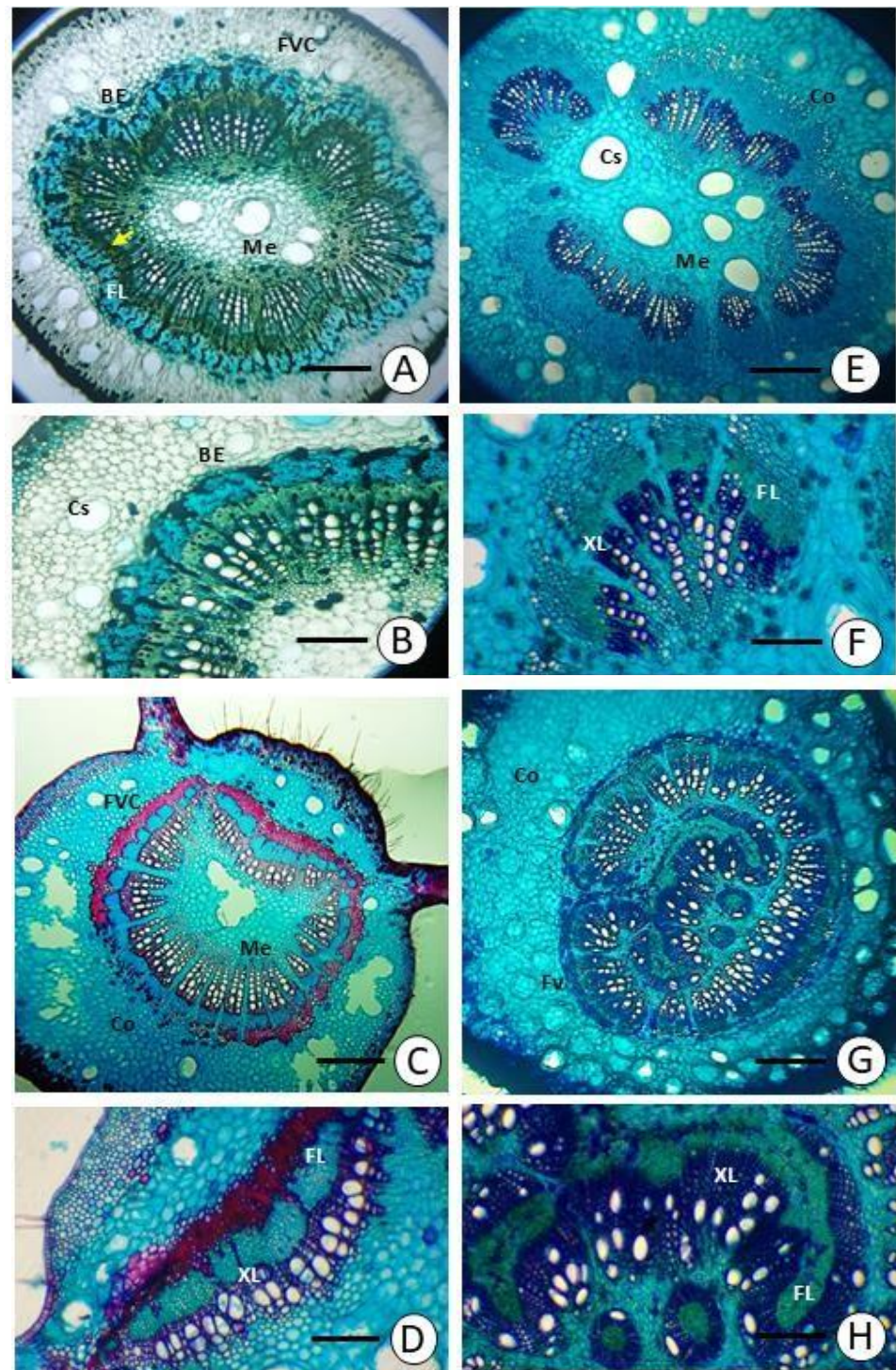


Figura 6: Corte foliar transversal do pecíolo, base e pulvino de *T. cacao*, FVC (Feixe vascular colateral fechado); Seta amarela (Cambio vascular); Cs (Canais secretores de mucilagem); BE (Bainha esclerenquimática); Co (Cotex); Me (Medula); FL (Floema); XL (Xilema). Barra de escala: F e H = 10 μ m; A – G = 4 μ m.

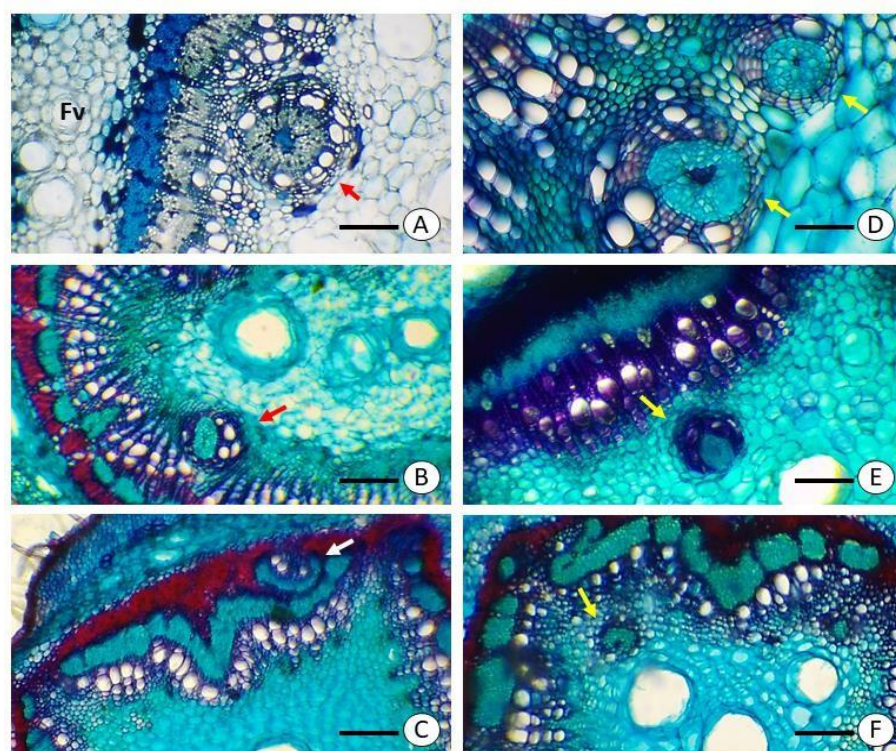


Figura 7: Corte foliar transversal de clones de *T. cacao*. Setas vermelhas e amarelas (Feixe vascular acessório): A: CCN51 (Base); B - D: CCN10 (B, D - Pecíolo; C - Base); E: Ponta verde liso (Base); F: CEPEC 2004 (Base). Barra de escalas: A e D = 20 µm; B - F = 10 µm.

O presente estudo revelou dois grupos principais de tricomas: glandulares e não glandulares. A tabela 3, segue detalhando os tipos de tricomas observados em cada clone.

Tricomas não glandulares obseavados na figura (8 - a e 8 - b), incluem formas alongadas com ápice filiforme, frequentemente dispostos nas nervuras, principalmente do limbo, sendo os tectores simples unicelulares predominantes (METCALFE, CHALK, 1979 NAKAYAMA et al., 1996).

Os clones apresentaram diversidade de tricomas, dentre eles, o tricoma estrelado, com número de ramificações variando entre dois e doze raios como observado no clone Casca fina (Figura 8-b,1b). Isso pode ser atribuído a característica diversificada dos clones ou plasticidade fenotípica desenvolvida devido as condições do ambiente.

Tricomas tectores simples foram registrados em todos os clones, semelhantemente aos estrelados. Já os tricomas ramificados e fasciculados foram observados de forma inconsistente entre os clones (Tabela 3). Figura 8 e b.

Quanto aos tricomas glandulares, são multicelulares, seu pedúnculo pode ser longo ou curto, possui uma cabeça globulosa multisseriada no ápice que secreta substancias de defesa, cujo os testes histoquímicos são fundamentais para caracterizar os tipos de substância presente (GLASSMIRE et al., 2021).

Tabela 3. Tipos de tricomas glandulares e não glandulares presentes nos 12 clones de *T. cacao*.

Tipos de tricomas	Clones											
	CCN51	CCN10	FA-13	PH 16	PS1319	C. FINA	CEPEC-2002	CEPEC-2004	IPIRANGA 01	P. V. LISO	P. V. RUGOSO	SALOBRINHO 03
GLANDULARES												
Capitado	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Estipitado	X	–	–	X	–	–	–	X	–	–	–	–
Peltado	X	X	–	X	–	–	–	X	–	–	–	–
Digitiforme	–	–	–	–	X	–	–	–	–	–	–	–
Claviforme	–	X	–	–	–	–	–	X	X	X	–	X
NÃO GLANDULARES												
Tector simples	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Estrelado	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Fasciculado	–	–	X	X	X	X	X	–	X	X	–	X

Legenda: Presença (X); Ausência (–).

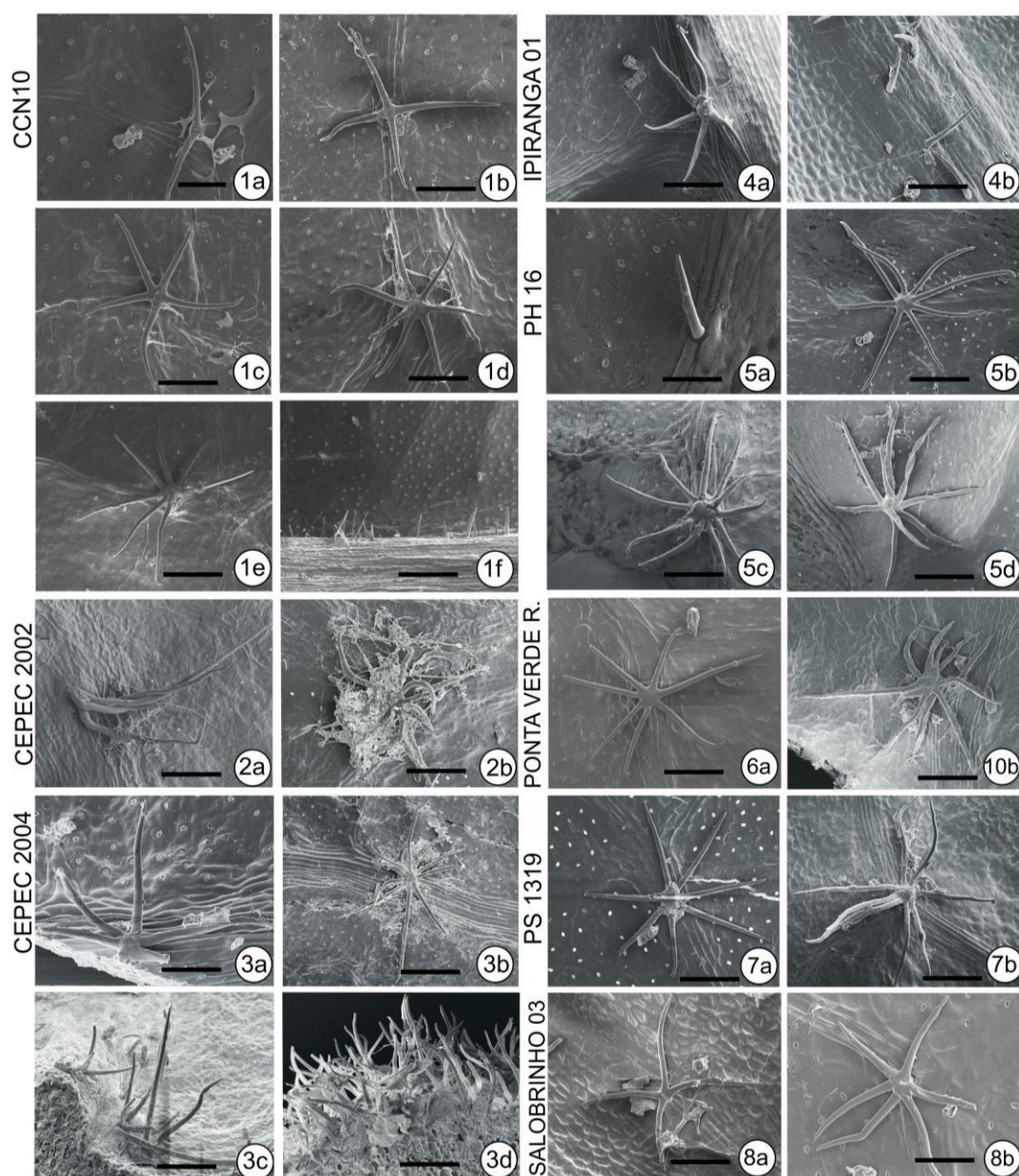


Figura 8-a: Imagens de Microscopia Electronica de Varredura – MEV, evidenciando tricomas não glandulares para os tipos, estrelados, fasciculados e tectores, observados nos 12 clones de *T. cacao*. Todos os clones apresentam tricomas estrelados com variações estrutural em número de raios. Menor quantidade de raios mostrados no CCN10 (a); tricoma estrelado com menor n° de raios (2); CEPEC 2002 (2a); tricoma fasciculado; CEPEC 2004 (3c e 3d) e PH-16 (5a); tricoma tector; Tabela 3, segue com descrição mais detalhada da presença desses tricomas por indivíduos.

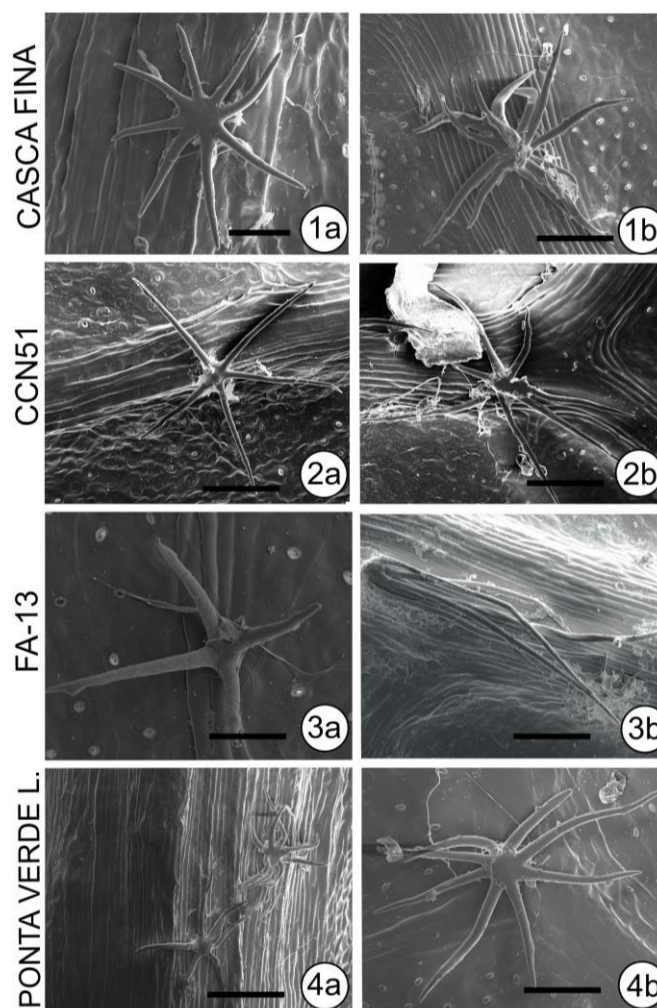


Figura 8-b: Imagens de Microscopia Electronica de Varredura – MEV, evidenciando tricomas não glandulares observados nos 12 clones de *T. cacao*. Casca fina (1b): tricoma estrelado com maior nº de raios (12); FA-13 (3b): tricoma fasciculado: A tabela 3, segue com descrição mais detalhada da presença desses tricomas por indivíduos.

Identificamos uma distribuição heterogênea de tricomas glandulares (Tabela 3), embora todos os clones apresentaram tricomas capitados em número expressivo, distribuídos nas nervuras e nas lâminas. Notamos a existência de tricomas peltados comum em *Theobroma*, e três variantes distintas, estipitados, digitiforme e claviforme, indicando uma variação anatômica significativa entre os clones (Figura 9).

Tricomas glandulares do tipo capitado são caracterizados por uma haste curta e uma célula apical globular secretora multicelular. Os tricomas peltados são estruturas multicelulares com célula apical achatada, frequentemente associadas à produção de metabólitos secundários.

No clone PH-16 (Figura 9), observou-se um tricoma que se assemelha ao estipitado, caracterizado por uma base alongada e robusta, variável em comprimento, sustentando uma célula apical secretora.

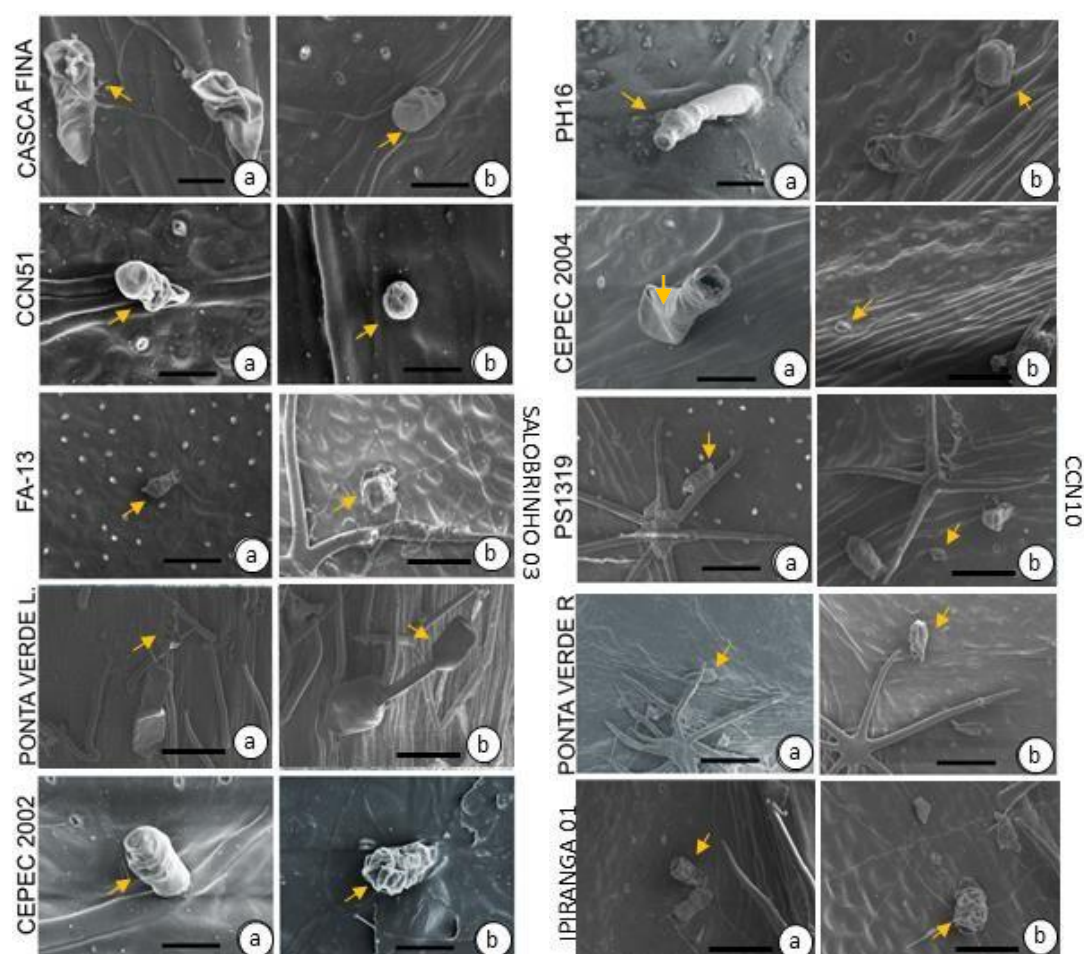


Figura 9 - a: Microscopia Electronica de Varredura – MEV. Imagens de tricomas glandulares para os tipos, capitado, peltado, estipitados. Todos os clones exibem tricomas capitado. Os clones CCN51 (b), CCN10 (b), PH-16 (b), CEPEC 2004 (b) - apresentam tricomas peltados; PH-16 (a) – Tricoma estipitado; Ponta verde liso (a) – Tricoma semelhante ao tipo glandular com apice bulboso deformado e corpo comprimido (b) – Tricoma assemelha-se ao tipo glandular tricoma com extremidades bulbosas e região central comprimida, ambos parecem iguais.

Por sua vez, o tricoma digitiforme exibe forma cilíndrica na extremidade apical, semelhante ao formato de um dedo (Figura 10), assemelhando-se a umas estruturas secretoras.

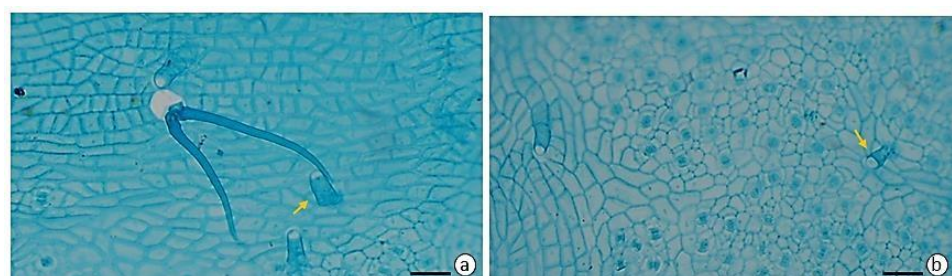


Figura 10: Microscopia optica da epiderme do clone PS1319. A seta amarela indica tricoma digitiforme. Barra de escala: a – b = 10 μ m.

Uma novidade estrutural foi observada em alguns clones, apresentando formação semelhante entre eles. No clone Ponta verde liso, identificou-se um tricoma com haste multicelular, extremidades bulbosas e região central comprimida (Figura 9), semelhante

ao tricoma evidenciado no Salobrinho 03 (Figura 11). Essa estrutura apresenta sinais de 399
colapso ou degradação, o que limita a descrição morfológica detalhada e a definição tax- 400
onômica precisa. De forma semelhante, nos clones CCN51, CCN10, CEPEC 2004, PH-16, 401
Ipiranga 01 e Salobrinho 03, foi identificado um tricoma com corpo alongado multicelular 402
em colapso parcial em várias camadas celulares ao longo do corpo e parece ter cabeça 403
glandular. Consideramos que essa estrutura assemelha-se ao tricoma claviforme 404
colapsado. 405
406

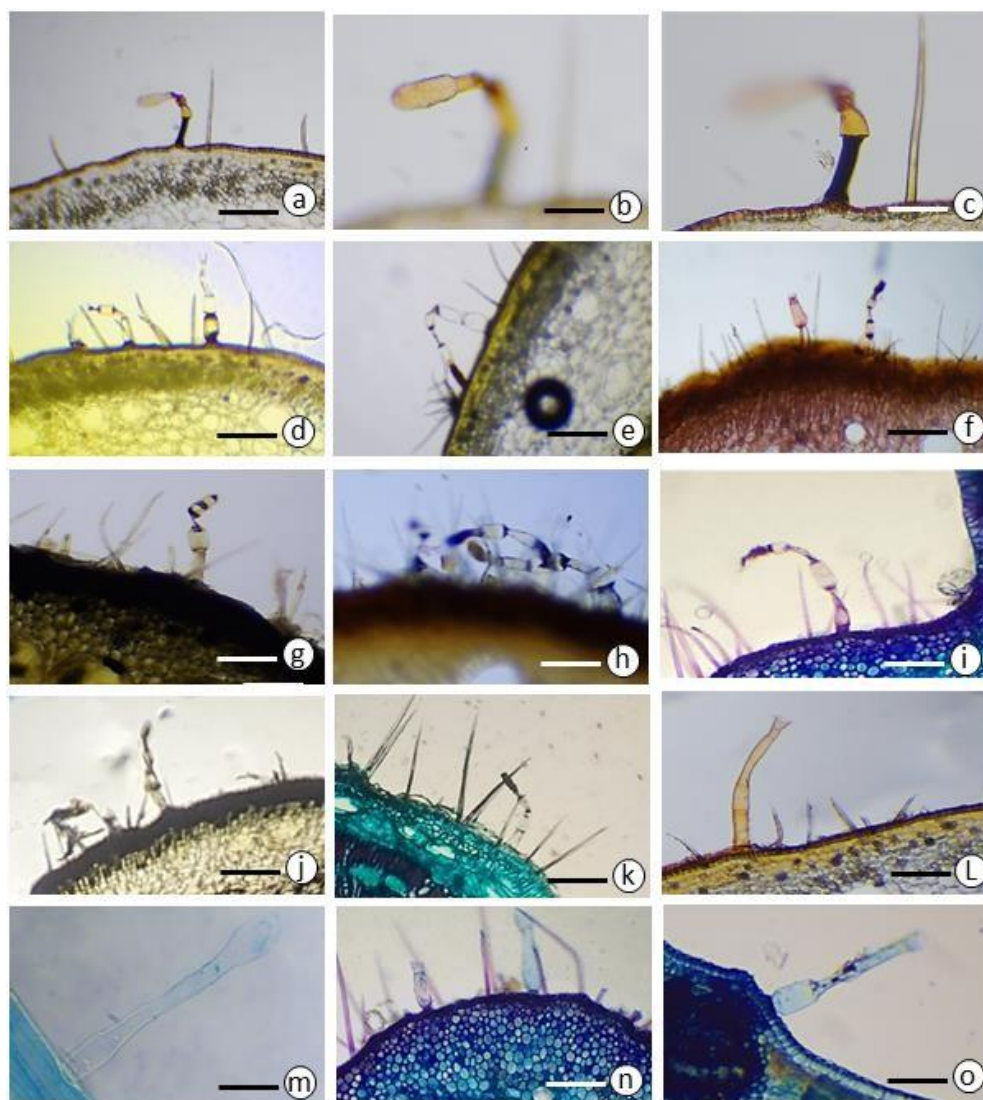


Figura 11: Microscopia optica de corte foliar transversal de clones de *T. cacao*. a-e) Salobrinho 03; f- 407
h) CEPEC 2004; i) Ipiranga 01; j) CCN51; k) CCN10; l) CEPEC 2004; m) CCN51; n) Ipiranga; o) PH- 408
16. Barra de escala: a - o = 10 μ m. 409
410

O clone CEPEC 2004 apresentou tricomas do tipo estipitado, caracterizados por ápice 411
inicialmente arredondado, porém em estado de degradação. No clone CCN51, ob- 412
servaram-se tricomas estipitados alongados. O clone Ipiranga 01 exibiu tricomas com base 413
larga, haste alongada e ápice globoso parcialmente fragmentado, enquanto o PH16 414
apresentou tricomas semelhantes, com haste alongada, base bulbosa e ápice compro- 415
metido (Figura 11). Os clones Salobrinho e CEPEC 2004, também foram identificados tri- 416
comas com haste multicelular, extremidades bulbosas e região central comprimida, mor- 417
fologia semelhante à observada no clone Ponta Verde Liso por MEV (Figura 9), eviden- 418
ciando convergência estrutural entre diferentes genótipos. 419

Os testes histoquímicos permitiram à identificação de diferentes classes de compostos de reserva e defesa nos tecidos foliares dos clones (Tabela 4).

Tabela 4. Compostos secundários identificados em cada clone de *T. cacao* de acordo com o teste histoquímico.

Clones	Reagentes			
	Sudan IV (Lipídios)	Lugol (Amido)	Cloreto Férrico (Fenólico)	Azul de Tuluidina (Lignina)
FA 13	+	+	+	+
PH 16	+	+	+	+
CCN 51	+	–	+	+
CCN 10	+	–	+	+
PS1319	+	+	+	+
CASCA FINA	+	–	+	+
CEPEC 2002	+	+	+	+
CEPEC 2004	+	+	+	+
IPIRANGA 01	+	+	+	+
PONTA VERDE LISO	+	+	+	+
PONTA VERDE RUGOSO	+	+	+	+
SALOBRIÑO 03	+	+	+	+

Legenda: Positivo (+); Negativo (-)

O Lugol detectou presença de grânulos de amido em todos os clones, exceto em CCN10, CCN51 e Casca Fina, que não apresentaram reação visível nas células parenquimáticas, sugerindo ausência ou baixos teores de amido detectável nessas estruturas. Nos demais clones, CEPEC 2002, CEPEC 2004, FA-13, PS1319, Ipiranga 01, PH16, P. verde liso, P. verde rugoso e Salobrinho 03, a reação foi positiva (Figura 12), com coloração azul-escura, compatível com acúmulo de amido.

Todos os clones apresentaram reação positiva ao Sudan IV (Figura 12), evidenciando a presença de substâncias lipofílicas na epiderme, tricomas, parênquima cortical e feixes vasculares, conforme observado por Machado et al. (2018). O teste com cloreto férrico resultou em colorações castanho-escuras, acobreadas e amareladas (Figura 12), compatíveis com a presença de compostos fenólicos, padrão também descrito por Santos et al. (2016), detectados em todas as amostras. Ainda, observou-se ocorrência de idioblastos, distribuídos principalmente no córtex, medula e, de forma evidente, ao redor da bainha esclerenquimática. A coloração obtida com Azul de Toluidina (Figura 12) confirmou a presença de lignina, apresentando variações cromáticas entre azul-escuro, azul-claro e verde-claro, especialmente em vasos condutores e elementos de sustentação, caracterizando regiões lignificadas nos diferentes clones.

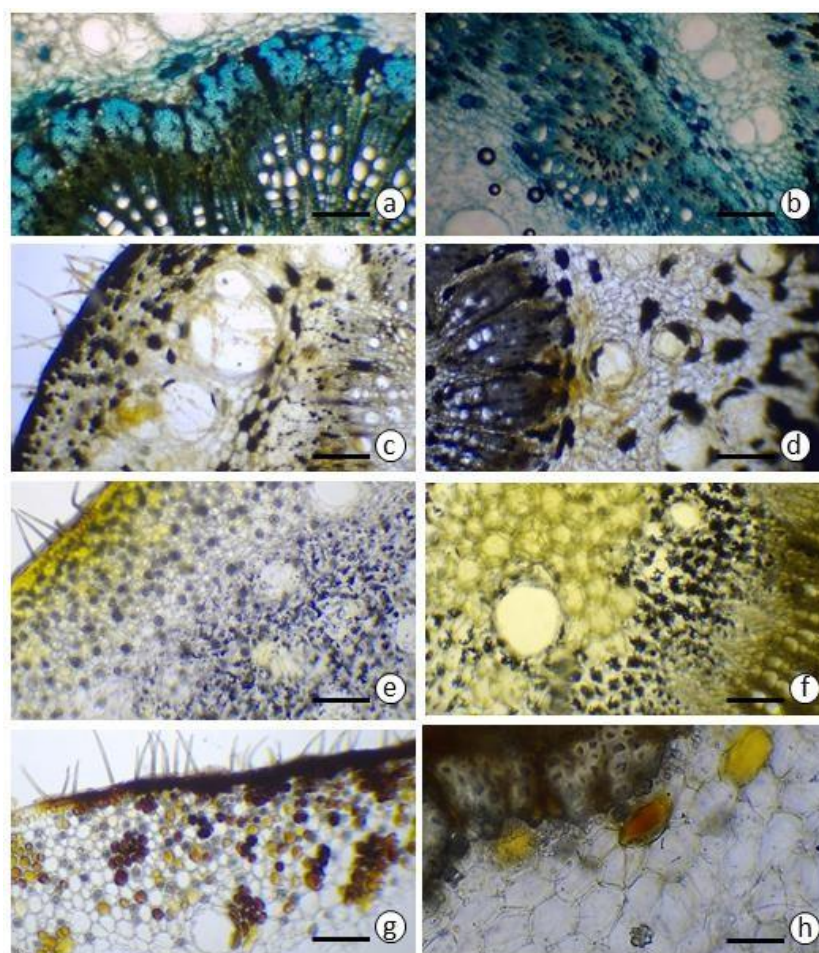


Figura 11: Microscopia optica do teste histquímico em clones de *T. cacao*. a-b: Tuluidina; c-d: Cloroeto ferrico; e-f: Lugol; g-h: Sudam IV. Barra de escala: a-h = 10 μ m.

Mediante os resultados deste estudo, evidenciamos três eixos de diferenciação estrutural: (i) feixes vasculares acessórios (CCN51, CCN10, CEPEC 2004 e Ponta Verde Liso), indicando arranjos complexos, possivelmente associados à maior eficiência no transporte hídrico e mecânico; (ii) tricomas atípicos, como os tipos claviformes colapsados e digitiformes (CCN51, CCN10, CEPEC 2004, PH16, Ipiranga 01, Salobrinho 03 e Ponta Verde Liso) e (iii) desenvoltura foliar, como Ipiranga 01, PS1319, Ponta Verde Liso, que exibiram maior desenvolvimento foliar associada a baixo índice estomático, característica vantajosa em cultivo não irrigado.

Classificação sugerida de clones para cultivo em não irrigado

Com base nas características dos clones, elaboramos uma classificação sugestiva dos materiais mais promissores quanto ao seu potencial adaptativo em cultivo não irrigado e ambientes mais secos, considerando o contexto de regiões produtoras do Pará, como altamira. Os clones PS1319, Ponta Verde Liso e Ipiranga 01 foram identificados como os mais promissores para o cultivo em ambientes com limitações hídricas, enquanto CCN51 e CEPECs 2002/2004 foram considerados estratégicos por sua relevância estrutural e agrônômica consolidada. Clones regionais, como Salobrinho 03 e Casca Fina, apresentaram potencial complementar. Essa classificação está resumida na Tabela 5.

Tabela 5. Classificação sugerida de clones promissores de *T. cacao* para plantio não irrigado.

469

470

Categoria	Clones	Características anatômicas relevantes	Presuposto adaptativo
Clones mais promissores (Potencial em plantio não irrigado)	PS1319	Maior área foliar; baixo índice estomático;	Confere alta captação de luz e capacidade fotossintética; favorece o equilíbrio hídrico.
	Ponta Verde Liso	Presença de feixes vasculares acessórios;	Equilíbrio estrutural.
	Ipiranga 01	Alta densidade estomática e epidérmica; estômatos de maior dimensão; diversidade de tricomas.	Estrutura anatômica compensatória e adaptativa.
Clones estratégico (produtividade e resistência a doenças)	CCN51	Alta densidade estomática; lâmina foliar reduzida; feixes acessórios; elevado uso agrônômico.	Estabilidade em cenários variáveis; desempenho com demanda hídrica; maior uso agrônômico.
	CEPEC 2002 / CEPEC 2004	Resistência a doenças; feixes acessórios; perfil anatômico intermediário.	Equilíbrio funcional; potencial em programas de melhoramento.
Clones complementares/regionais (potencial de diversidade)	Salobrinho 03	Diversidade de tricomas glandulares;	Concede defesa química e estrutural; potencial para uso em agroflorestas.
	Casca Fina	Menor dimensão foliar; tricomas estrelados abundantes.	Mecanismos de proteção química e estrutural.
	PH-16	Estômatos maiores; tricomas glandulares diversificados.	Perfil funcional estável em condições de déficit hídrico moderado.
	FA-13	Alta densidade estomática; variação de tricomas.	Capacidade hídrica regulatória intermediária, com potencial aumento da transpiração.
	P. Verde Rugoso	Dimensão foliar reduzida e IE intermediários.	Eficiência moderada no aproveitamento hídrico, sobre condições de déficit severo.

4. Discussão

472

Os resultados obtidos indicam variações significativas nos padrões morfoanatômicos entre os clones analisados. O maior desenvolvimento foliar expressado em clones como PS1319, Ipiranga 01 e P. verde liso, confere maior adaptabilidade ao ambiente em condições específicas de cultivo de baixa disponibilidade hídrica.

473

474

475

476

Clones com maior área foliar podem maximizar a captura de luz, enquanto uma densidade estomática moderada como observado no PS1319, pode auxiliar na regulação da transpiração, evitando perdas excessivas de água em condições de estresse hídrico. Benjamin et al. (2025) observaram que clones como o PS1319 exibem essa combinação, favorecendo o desempenho em ambientes com alta luminosidade e temperatura.

477

478

479

480

481

Além disso, à associação entre estômatos mais largos, alta densidade estomática e epidérmica, resultando em um IE baixo, confere ao Ipiranga 01 e P. verde liso uma vantagem adaptativa em ambientes tropicais, de elevada radiação permitindo maior eficiência na fotossíntese e controle da transpiração favorecendo o desempenho dos clones em condições de seca, conforme Alonso et al. (2024) e Benjamin et al. (2025).

482

483

484

485

486

A combinação de maior área foliar com menor IE sugere mecanismos compensatórios entre morfologia e fisiologia, como descrito por Taiz et al. (2017).

487

488

Alta densidade estomática observado no clone CCN51, configura vantagem em ambiente seco, e tende a ser mais produtivos, gerando frutos mais pesados (Benjamin et al. (2025). Além da sua capacidade de tolerância ao estresse hídrico (Araujo et al., 2024), o clone CCN 51 combina características de tolerância a doenças e alta produtividade (JAIMEZ-SUÁREZE et al., 2022).

489

490

491

492

493

Essas características morfoanatômicas evidenciam a plasticidade foliar intraespecífica em *T. cacao*, aspecto já relatado em genótipos contrastantes cultivados sobre diferentes condições ambientais (MACHADO et al., 2019).

494

495

496

A epiderme unisseriada e o padrão hipostático, observados de forma consistente entre os clones, corroboram a morfologia típica de *T. cacao* e refletem a uniformidade anatômica característica da família *Malvaceae* (METCALFE; CHALK, 1979). A presença de estômatos anomocíticos contribui para uma distribuição mais homogênea dos estômatos na epiderme, favorecendo o equilíbrio entre as trocas gasosas e a transpiração

497

498

499

500

501

em resposta às variações ambientais (HAWORTH et al., 2021; WANG; CHEN, 2020).

502

O mesófilo com parênquima paliádico mais desenvolvido em relação ao lacunoso, está em conformidade com descrições anatômicas anteriores para a espécie, e sugere uma otimização funcional para a fotossíntese, (Nakayama et al. 1996; Dardengo et al. 2017). As múltiplas camadas de parênquima lacunoso que compõem o córtex, podem estar relacionadas à expansão das camadas devido à exposição a pleno sol e restrição hídrica (Dardengo et al., 2017).

503

504

505

506

507

508

A presença abundante de glândulas de mucilagem no córtex e na medula dos clones analisados assim como observado por Nakayama et al. (1996) está associado aos mecanismos funcionais de proteção contra estresse hídrico e ligados à retenção de água (BEHBANANI et al., 2017). A turgescência observada em contato com água reforça seu potencial hidrofílico, descrito em espécies de climas contrastante e adaptação fisiológica intensa (NAZARI et al., 2020).

509

510

511

512

513

514

Assim, à abundância e a composição diferenciada das mucilagens podem representar não apenas um recurso fisiológico, mas também uma estratégia anatômica de resiliência

515

516

em ambientes tropicais, especialmente sob condições de déficit hídrico (NAZARI et al., 2020).

A presença de feixes vasculares acessórios nos clones CCN51, CCN10, CEPEC-2002, CEPEC-2004 e Ponta Verde Liso sugere uma variação anatômica relevante, estruturas semelhantes foram relatadas em *T. cacao* por Nakayama et al. (1996) e posteriormente por Dardengo et al. (2017), reforçando sua recorrência na morfoanatomia da espécie. Possivelmente favorecida por adaptações à estresses fisiológicos ou processo de diferenciação do sistema vascular durante o desenvolvimento.

Essa diferenciação vascular não foi consistente para todos os clones, embora não seja possível afirmar, pode estar relacionando a um processo de plasticidade fenotípica, hipótese que merece ser considerada, visto que, o desenvolvimento do sistema vascular é influenciado por condições ambientais (déficit hídrico, tensão mecânica, temperatura, etc.), induzindo respostas anatômicas e aumento no número de vasos, mecanismos descritos em outras espécies como parte da capacidade adaptativa (AGUSTÍ, BLÁZQUEZ, 2020).

A presença do feixe acessório nesses genótipos pode sinalizar uma herança anatômica vinculada a processos seletivos, em que caracteres estruturais acabaram sendo estabelecidos indiretamente durante a seleção de atributos agrônômicos desejáveis através dos programas de melhoramento genético (CHANG et al., 2022).

Deste modo, deve-se considerar que esses clones foram alvo de melhoramento, seja para aumento da produtividade (CCN51, CEPEC-2002, CEPEC-2004), ou para resistência e adaptação regional (CCN10 e Ponta Verde Liso). O CCN51, por exemplo, é reconhecido por sua combinação de alta produtividade, resistência a patógenos e adaptação a diferentes condições ambiental características que tornaram um dos principais progenitores nos programas de melhoramento (JAIMEZ et al., 2020). O CEPEC-2002 e CEPEC-2004 são clones selecionados pela CEPLAC, com notável sucesso em produção sobre diferentes condições (MACEDO et al., 2021). O clone CCN10, embora menos citado em contextos de produtividade, é parte integrante do programa de seleção para resistência, destacando-se em fatos de estresse (ALEXANDRE et al., 2015), assim como o Ponta Verde Liso, que foi desenvolvido para adaptação regional.

Desse modo, cabe considerar que os feixes vasculares acessórios observados possam ser estruturas anatômicas correlacionadas à essa trajetória de seleção, representando um padrão estrutural que contribui para maior eficiência fisiológica, sobretudo em clones com demandas específicas de produção e adaptação (SILVA et al., 2019).

Os clones analisados, apresentaram uma diversidade de tricomas, englobando estruturas do tipo não glandulares e glandulares, ambos comuns em eudicotiledôneas (WABNG et al., 2021).

Na espécie *T. cacao*, a densidade e tipos de tricomas variam em condições de luz e sombreamento, conforme demonstrado em estudo com clones cultivados à sombra e a pleno sol (Prihastanti; Nurchayati, 2020), reforçando que condições ambientais influenciam à expressão anatômica.

A expressiva ocorrência de tricomas estrelados é considerada uma característica diagnóstica para a família *Malvaceae*, conforme evidenciado por estudos de classificação sistemática (Metcalf & Chalk, 1979), taxonômica e filogenética recente (Colli-Silva et al., 2025).

Os tricomas estrelados estão presentes de forma consistente em *T. cacao*, e em particular na forma estrelada séssil como evidenciada desse estudo e descrito por García et al. (2014). A variação estrutural da disposição dos ramos pode refletir diferenças nos estados de desenvolvimento, respostas ambientais ou plasticidade adaptativa (ARTEAGA et al., 2022; CHOPRA, A. et al 2025), o que reforça suas funções protetivas.

Já os tricomas ramificados e fasciculados indicam diferenciações funcionais entre clones, possivelmente relacionadas a respostas específicas ao microambiente (ZHANG et al., 2020). Assim como os tricomas tectores simples e pluricelulares, essas estruturas formam uma barreira física densa sobre a epiderme foliar, dificultando a adesão de patógenos (KARABOURNIOTIS et al., 2020; LOPRESTI, 2020; WANG et al., 2021).

Além da proteção estrutural, os tricomas não glandulares também desempenham papel químico na defesa vegetal, podendo acumular compostos fenólicos com várias funções ecológicas e fisiológicas (LOPRESTI et al., 2020). Esses compostos possuem propriedades antioxidantes, antimicrobianas e fotoprotetoras, conferindo vantagens adaptativas relevantes em ambientes, especialmente a radiação e perda de água por transpiração (KARABOURNIOTIS et al., 2020).

Clones com diversidade de tricomas glandulares, podem apresentar resistência ao ataque de *Moniliophthora perniciosa*. Almeida et al., 2017, sugere um papel na defesa contra infecções, ao notar que a abundância maior de tricomas glandulares no clone CCN51 em relação ao Catongo, favoreceu resistência contra a *Moniliophthora* através liberação de metabólitos secundários com potencial antibacteriano ou antifúngico na superfície foliar

As formas capitadas, amplamente descritas na literatura como especializadas na secreção de compostos lipofílicos, foram predominantes indicando um possível papel na defesa primária contra herbívora e infecção fúngica em fases iniciais de desenvolvimento foliar (TAO et al., 2023; RODRÍGUEZ-LÓPEZ et al., 2020). Mesmo em menor presença, os tricomas peltados, são típicos de superfícies foliares expostas a estresses ambientais.

Embora a ocorrência de tricomas estipitados seja relativamente pouco comum em *T. cacao*, outros tricomas glandulares como o tipo digitiforme foi descrito nas espécies *T. grandiflorum* e *T. subincanum* (Garcia et al., 2014). Essas evidências mostram que essa é a primeira vez relatado a presença de tricomas similares ao digitiforme na anatomia foliar de *T. cacao*, e especificamente no clone PS1319.

Em estudos anatômicos, a identificação de tricomas claviformes são descritos em espécies de diversas famílias, incluindo *Malvaceae*, sendo observados em estruturas vegetativas e reprodutivas (CASTRO et al., 2021). Em cacau, sua ocorrência, ainda é parcialmente observada ou com estruturas colapsada (NAKAYAMA, 1996; MARTINS et al., 2020).

A capacidade de determinadas estruturas glandulares em *T. cacao* sintetizarem metabólitos secundários (GLASSMIRE et al., 2021) reforça o valor biológico e econômico dos clones. Suas funções defensivas frente a herbívoros e patógenos, além de sua participação na regulação da perda de água, proteção contra radiação UV e transporte de substâncias.

A mucilagem por sua vez, caracteriza-se pela composição pela classe de polissacarídeos, açúcares, compostos fenólicos e antioxidantes, desempenhando papel relevante na defesa e nas interações planta-ambiente (AMICUCCI et al., 2019; NAZARI et al., 2020; TOSIF et al., 2021). Esses aspectos ressaltam sua importância em estratégias de defesas e com isso, seu potencial em aplicações no melhoramento genético tem sido explorado através de variedades comerciais (BENNETT et al., 2020).

O acúmulo de mucilagem detectada de forma densa nos tecidos parenquimáticos nos clones, indica um mecanismo de defesa em sinal as diferentes condições de estresse. Em situações de altas temperaturas, a produção de fenólicos, flavonoides podem atuar na osmorregulação e na proteção antioxidante, enquanto em infecções e danos mecânicos contribuem para a resistência da planta (ALIZADEH-BEHBAHANI, et al., 2017; SALUNKE; KOCHE, 2024).

Os metabólitos secundários observados através do teste histoquímico comprovaram a existência de compostos fenólicos distribuídos em tecidos epidérmicos e mesofílicos, atribuindo a reconhecida função antioxidante e participam da defesa química e interação com o ambiente, sendo frequentemente armazenados em tricomas, idioblastos ou tecidos

especializados. Esses compostos reforçam sua atuação como reservatórios funcionais de substâncias com propriedades antioxidantes, antimicrobianas e alelopáticas (ALEMANNO et al., 2003).

A presença de lipídios em *T. cacao* é bem estabelecida (LAVORGNA et al., 2021), mostrou-se nos clones especialmente em tricomas e células epidérmicas, como componentes de ceras ou óleos essenciais que reforçam cutícula foliar formando barreira física, contribui para o mecanismo de proteção contra a desidratação e propriedades antipatogênicas (CAVACO et al., 2021).

Os grânulos de amido, presentes no parênquima, especialmente no córtex e medula e em volta da bainha vascular, são indicadores da atividade fotossintética e do armazenamento de carboidratos, funcionando como reservas energéticas em plantas sobre estresse hídrico e substratos para a síntese de compostos de defesa (Alonso et al., 2024). Estudos apontam que no amido pode propiciar tolerância a vassoura de bruxa, uma vez que atua no parênquima medular e nos feixes vasculares conferindo resistência (ALMEIDA et al., 1998)

A lignina, é o segundo polímero natural mais abundante em plantas vasculares após a celulose, atua como componente estrutural essencial, conferindo rigidez, impermeabilidade e proteção mecânica aos tecidos vegetais. Sua presença uniforme nos vasos condutores nos clones de *T. cacao* sugere que a lignificação é parte de um mecanismo de defesa basal, crucial na conservação da espécie. (BHUIYAN et al., 2009; MAO et al., 2023).

O presente estudo, aponta diferenças morfoanatômicas entre os clones em condições de crescimento semelhantes. Comprovando que, podem apresentar características semelhantes propriamente relacionada ao gênero e caracteres variantes do próprio genótipo. Estas evidências, podem ser um modelo para seleção de clones de cacau de acordo com os critérios de seleção para cultivo em ambientes tropicais ou aplicação em programas de melhoramento genético.

A classificação sugerida dos clones promissores, apontam os clones PS1319, Ipiranga 01 e P. Verde Liso como os mais favoráveis em termos de atributos anatômicos que conferem adaptação superior em cultivo não irrigado. Esse padrão é consistente com estudos que apontam a redução do índice estomático e o aumento da área foliar como estratégias eficazes na tolerância à seca em cacau (ZAMBRANO et al., 2021).

Por outro lado, CCN51 e os clones CEPEC-2002/2004, amplamente reconhecidos pela produtividade e resistência a doenças, demandam de maior disponibilidade hídrica. A redução da dimensão foliar observada nesses clones, aliada à expressiva densidade estomática, sugere um ajuste anatômico e funcional que otimiza as trocas gasosas em condições de estresse. Segundo Daymond et al. (2011), genótipos de cacau com folhas menores e estruturalmente mais densas tendem a apresentar maior eficiência fotossintética e uso da água, o que reflete uma estratégia adaptativa a ambientes com restrição hídrica. Assim, à elevada densidade estomática observada pode representar uma resposta compensatória que maximiza a assimilação de CO₂ sob períodos favoráveis, mantendo, ao mesmo tempo, capacidade de regulação hídrica em condições de seca.

Clones regionais como Salobrinho 03 e Casca Fina, apesar de não apresentarem vantagens significativas em tamanho

foliar, destacam-se pela diversidade de tricomas e acúmulo de fenóis, características associadas à defesa estrutural e química das folhas (SANTOS et al., 2014; ORACZ et al., 2015).

Esses resultados reforçam a importância de considerar tanto atributos anatômicos quanto metabólicos na seleção de genótipos adaptados ao Pará, onde a cacauicultura é majoritariamente conduzida em condições de sequeiro.

5. Conclusão

As análises morfoanatômicas e histoquímicas realizadas evidenciaram expressiva variabilidade estrutural entre os clones de *Theobroma cacao* cultivados sobre condições não irrigada, refletindo diferentes estratégias adaptativas frente à limitação hídrica. As variações observadas em dimensão foliar, densidade estomática, associadas à presença de compostos fenólicos, lipídios, lignina e amido, revelam mecanismos integrados de regulação fisiológica e proteção estrutural. Clones com folhas menores e maior densidade estomática, como o CCN51, demonstraram padrões compatíveis com maior eficiência hídrica e desempenho produtivo, enquanto aqueles com folhas mais amplas e menor índice estomático, como PS1319 e Ponta Verde Liso, indicaram estratégias complementares de controle transpiratório. Esses resultados reforçam que a anatomia foliar constitui um parâmetro robusto para a compreensão da diversidade funcional do cacaueiro e para a seleção de genótipos mais resilientes às condições ambientais adversas. O conjunto das evidências contribui para o avanço do conhecimento sobre a relação entre estrutura e função em clones de cacau e apoia iniciativas de melhoramento genético e manejo da espécie em regiões tropicais.

References

1. AGUSTÍ, J.; BLÁZQUEZ, M. A. Plant vascular development: mechanisms and environmental regulation. *Cellular and molecular life sciences*: 2020, v. 77, n. 19, 3711–3728.
2. ALEMANN, L. Localization and Identification of Phenolic Compounds in Cocoa Flowers. *Public Library of Science (PMC)*: 2003,
3. ALEXANDRE, R. S. et al. Caracterização de frutos de clones de cacaueiros na região litorânea de São Mateus, ES. *Revista Brasileira De Engenharia Agrícola E Ambiental*: 2015, v. 19, 785–790.
4. ALIZADEH-BEHBAHANI, B. et al. Plantago major seed mucilage: Optimization of extraction and some physicochemical and rheological aspects. *Carbohydrate polymers*: 2017, v. 155, 68–77.
5. ALMEIDA, D. S. M. et al. Cacao Phylloplane: The First Battlefield against *Moniliophthora perniciosa*, Which Causes Witches Broom Disease. *Phytopathology*: 2017, v. 17, 864–871.
6. ALONSO, R. S.; GOMES, F. P.; SILVA, D. C. Morphoanatomic and physiological characterization of cacao (*Theobroma cacao* L.) genotypes in the south of Bahia, Brazil. *Agronomy*: 2024, v. 14, n. 11, p. 2730,
7. AMICUCCI, M.J. et al. Strategy for Structural Elucidation of Polysaccharides: Elucidation of a Maize Mucilage that Harbors Diazotrophic Bacteria. *Anal Chem*: 2019, v. 9, 7254–7265.
8. antioxidant gene expression profiling in commercial clones. *Frontiers in Plant Science*: 2021, v. 12.
9. ARAQUE, O. et al. Comparative photosynthesis, water relations, growth and survival rates in juvenile criollo cacao cultivars (*Theobroma cacao*) during dry and wet seasons. *Experimental Agriculture*: 2012, v. 48, 513–522.
10. ARAÚJO, R. P. D. et al., Molecular and morphophysiological responses cocoa leaves with different concentrations of anthocyanin to variations in light levels. *Scientia Horticulturae*: 2017, v. 224, 188 – 197.
11. ARTEAGA, N. et al. Differential environmental and genomic architectures shape the natural diversity for trichome patterning and morphology in different *Arabidopsis* organs. *Plant, cell & environment*: 2022, v. 45, 3018–3035.
12. BENJAMIN, C. S. et al. Unlocking the potential of cacao yield with full sun cultivation. *Scientific Reports*: 2025, v. 15, p. 87793.
13. BENJAMIN, D. J. et al. Stomatal plasticity in cacao (*Theobroma cacao* L.) genotypes under full sun. *Frontiers in Plant Science*: 2022, v. 13, 4368.
14. BENNETT, A. B., PANKIEVICZ, V.C.S., ANÉ, J.M.A. Model for Nitrogen Fixation in Cereal Crops. *Trends Plant Sci*: 2020, v. 25, 226–235.
15. BHUIYAN, N.H. et al. Role of lignification in plant defense. *Plant Signal Behav*: 2009, v. 4, 9–158.
16. CASTRO, A. C. de et al. Leaf Trichomes as Taxonomic Characters in Brazilian Malvaceae. *Systematic Botany*: 2021, v. 46, 253–264.

17. CAVACO, A.R., MATOS, A.R., FIGUEIREDO, A. Speaking the language of lipids: the cross-talk between, plants and pathogens in defence and disease. *Cell Mol Life Sci*: 2021, v. 78, 4399-4415. 717-718
18. CHANG, W. et al. Biomolecular strategies for vascular bundle development to improve crop yield. *Biomolecules*: 2022, v. 12, n. 12, p. 1772. 719-720
19. CHOPRA, A. et al. Trichomes and plant defense plasticity review. *Europe PMC*: 2018, 721
20. COLLI-SILVA, M. et al. Taxonomy in the light of incongruence: An updated classification of Malvales and Malvaceae based on phylogenomic data. *Taxon*: 2025, v. 74, 1-21. 722-723
21. COLLI-SILVA, M.; PIRANI, J.R. Theobroma in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available at: 2020. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB23618>. Acesso em: 13 jul, 2025. 724-725
22. DARDENGO, J. F. E. et al. Análise da influência luminosa nos aspectos anatômicos de folhas de Theobroma speciosu willd ex spreng. (Malvaceae). *Ciência Florestal*, Santa Maria: 2017, v. 11, n. 4, 843-851. 726-727
23. DAYMOND, A. J.; TRICKER, P. J.; HADLEY, P. Genotypic variation in photosynthesis in cacao is correlated with stomatal conductance and leaf nitrogen. *Biologia Plantarum*, 2011, v. 1, 99-104. 728-729
24. FREITAS, L.S. et al. Elite Cacao Clonal Cultivars with Diverse Genetic Structure, High Potential of Production, and Good Organoleptic Quality Are Helping to Rebuild the Cocoa Industry in Brazil. *International Journal of Molecular Sciences*: 2025, v. 4, 1-20. 730-732
25. GLASSMIRE, A. E. et al. Analysis and review of trichomes in plants. *BMC Plant Biology*: 2021, v. 21, 733
26. GRAMACHO, K. P. 2016. Pathogenic variability of Moniliophthora perniciosa in three agroecological zones of the cacao region of Bahia, Brazil. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*. 2016, v. 16, 7-13. 734-735
27. HAWORTH, M. et al. Integrating stomatal physiology and morphology: evolution of stomatal control and development of future crops. *Oecologia*: 2021, v. 197, n. 4, 867-883. 736-737
28. JAIMES-SUÁREZ, Y. Y. et al. Cacao agroforestry systems beyond the stigmas: Biotic and abiotic stress incidence impact. *Frontiers in Plant Science*: 2022, v. 13, 1-14. 738-739
29. JAIMEZ, R. E. et al. A disease and production index (DPI) for selection of cacao (Theobroma cacao) clones highly productive and tolerant to pod rot diseases. *Plant Pathology*: 2020, v. 69, 698-712. 740-741
30. KARABOURNIOTIS, G., LIAKOPOULOS, G., NIKOLOPOULOS, D. et al. Protective and defensive roles of non-glandular trichomes against multiple stresses: structure-function coordination. *J. For. Res*: 2020, v.31, 1-12. 742-743
31. LAVORGNA, M. et al. Theobroma cacao Criollo var. Beans: Biological Properties and Chemical Profile. *Foods*: 2021, v. 10, 571. 744-745
32. LOOR SOLÓRZANO, R. G., Tracing the native ancestors of the modern Theobroma cacao L. population in Ecuador. *Tree Genetics & Genomes*, 2009, v. 3, 421-433. 746-747
33. LOPRESTI, A. Protective and defensive roles of non-glandular trichomes against multiple stresses: structure-function coordination. *Journal of Forestry Research*, 2020, v. 31, 1-12. 748-749
34. MACÊDO, M. et al. Avaliação de clones de cacaueiro quanto à produtividade e incidência de vassoura de bruxa e podridão parda. *Agrotropica*: 2021 v. 33, n. 1, p. 5-16. 750-751
35. MACHADO, M. A. Anatomical plasticity of leaves in different genotypes of Theobroma cacao L. under contrasting environments. *Acta Botanica Brasilica*: 2019, v. v. 33, 280-289. 752-753
36. MAO, Y. et al. Lignin Recovery from Cocoa Bean Shell Using Microwave-Assisted Extraction and Deep Eutectic Solvents. *Bioresource Technology*: 2023, v. 372. 754-755
37. METCALFE, C. R.; CHALK, L. Anatomy of the dicotyledons: volume I – systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject. 2. ed. Oxford: Clarendon Press: 1979, v. 1, 276. 756-757
38. MOTAMAYOR, J. C., RISTERUCCI, A. M., LÓPEZ, P. A., ORTIZ, C. F., MORENO, A., & LANAUD, C. Cacao domestication I: the origin of the cacao cultivated by the Mayas. *Heredity*, 2002, v. 5, 380-386. 758-759
39. NAKAYAMA, L. H. I. et al. Contribuição ao estudo anatômico da folha e do caule do cacaueiro (Theobroma cacao L.). *Sci. Agric*. 1996, v. 1, 73-73. 760-761
40. NAZARI, M. et al. Mucilage polysaccharide composition and exudation in maize from contrasting climatic regions. *Frontiers in plant Science*: 2020, v. 11, 1-13, 762-763
41. OLIVEIRA, M. dos S. et al. Formação de populações base e de melhoramento de cacau (Theobroma cacao) com o uso de micropropagação em Sistema Agroflorestal. *CONTRIBUCIONES A LAS CIENCIAS SOCIALES*: 2024, v. 17, 1-20. 764-765
42. ORACZ J, ZYZELEWICZ D, NEBESNY E. The content of polyphenolic compounds in cocoa beans (Theobroma cacao L.), depending on variety, growing region, and processing operations: a review. *Crit Rev Food Sci Nutr*. 2015; v. 9, 1176-92. 766-767

43. PIRES, J. L. 2012. Association among sources of resistance to witches' broom disease for the increment of the level and durability of the character. *Agrotrópica*. 2012, v. 1, 27–30. 768
44. PRIHASTANTI, E.; NURCHAYATI, Y. Differences in leaf area, trichome density, and xylem structure between the two-types of *Theobroma cacao* L. cultivation: with or without shade plants. *International Journal of Plant Biology*: 2020, v. 11, 28–31. 769
45. REGES, B. M. Quality variables for technological application of cocoa clones from the Brazilian semiarid region. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*: 2017, v. 25, 01–18. 770
46. RODRÍGUEZ-LÓPEZ, C. et al. Anatomical and chemical characterization of trichomes in cocoa leaves. *Journal of Tropical Plant Biology*, 2020. 771
47. SALUNKE, P., KOCHE, D. Role of Phenolic compounds in plant defense mechanism: An updated review. 2023, v. 1199–1215. 772
48. SANTOS I. C. et al. Molecular, physiological and biochemical responses of *Theobroma cacao* L. genotypes to soil water deficit. *PLoS One*. 2014 v. 12, 1– 31. 773
49. SANTOS, E.A.D. Path analysis of phenotypic traits in young cacao plants under drought conditions. *PLoS One*: 2018, v. 13. 1–16. 774
50. SODRÉ, G. A., GOMES, A. R. S. Cocoa propagation, technologies for production of seedlings. *Revista Brasileira De Fruticultura*: 2019, v. 41, 1–12. 775
51. TAIZ, L et al. *Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal*. 6ª ed. Artmed Editora: Porto alegre – RS, Brasil, 2017, pp. 1–888. 776
52. TAO, L. et al. Comprehensive characteriation of trichomes and their functions in tropical plants. *Frontiers in Plant Science*, 2023. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2023.1173434>. 777
53. TOSIF, M.M. et al. A Comprehensive Review on Plant-Derived Mucilage: Characterization, Functional Properties, Applications, and Its Utilization for Nanocarrier Fabrication. *Polymers*: 2021, v. 13, 1066. 778
54. VALLE, R. R. *Ciência, tecnologia e manejo do cacauero*. 2ª ed., CEPLAC/CEPEC/SEFIS, Brasília / Ilhéus, Brasil, 2012; 688. 779
55. WANG, X. et al. Analysis and review of trichomes in plants. *BMC Plant Biology*: 2021, v. 21, 1–17. 780
56. WANG, Y; CHEN, Z-H. Does molecular and structural evolution shape the speedy grass stomata?. *Frontiers in Plant Science*: 2020, v. 11, 333. 781
57. ZAKARIYYA, R. D. et al. Stomatal density and leaf anatomy of cacao under drought. *Journal of Agricultural Research* 2019, v. 11, 220–228. 782
58. ZAMBRANO, O. M. A. et al. Cacao (*Theobroma cacao* L.) response to water stress: physiological characterization and 783