

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a)
autor(a), o texto completo desta tese
será disponibilizado somente a partir
de 02/12/2018.



unesp

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Botucatu



INFLUÊNCIA DA DISPONIBILIDADE HÍDRICA, FOTOPERÍODO E TEMPERATURA NA ATIVIDADE CAMBIAL EM *Cordia concolor* (RUBIACEAE)

NATÁLIA OLIVEIRA TOTTI DE LARA

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, Campus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Doutor no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Área de concentração: Morfologia e Diversidade de Plantas.

BOTUCATU

2016



unesp

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Campus de Botucatu



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“Júlio de Mesquita Filho”
INSTITUTO DE BIOCIEÊNCIAS DE BOTUCATU

**Influência da disponibilidade hídrica, fotoperíodo e
temperatura na atividade cambial em *Cordia concolor*
(Rubiaceae)**

NATÁLIA OLIVEIRA TOTTI DE LARA

PROF^a DR^a CARMEN REGINA MARCATI
ORIENTADORA

PROF^a DR^a MAGALI RIBEIRO DA SILVA
COORIENTADORA

Tese apresentada ao Instituto de
Biotecnologia, Campus de Botucatu,
UNESP, para obtenção do título de
Doutor no Programa de Pós-Graduação
em Ciências Biológicas (Botânica),
Área de concentração: Morfologia e
Diversidade de Plantas.

BOTUCATU

2016

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE-CRB 8/5651

Lara, Natália Oliveira Totti de.

Influência da disponibilidade hídrica, fotoperíodo e temperatura na atividade cambial em *Cordia* *concolor* (Rubiaceae) / Natália Oliveira Totti de Lara. - Botucatu, 2016

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu

Orientador: Carmen Regina Marcati
Coorientador: Magali Ribeiro da Silva
Capes: 20302037

1. Rubiácea - Temperatura. 2. Cerrados. 3. Estresse vegetal. 4. Câmbio vascular. 5. Balanço hidrológico.

Palavras-chave: Câmbio vascular; Cerrado; Comprimento do dia; Regime hídrico controlado; Temperatura.

“Success is not final, failure is not fatal: it is the courage to continue that counts”
(Winston Churchill).

À minha mãe Wanda, à minha avó Maria
Helena (*in memoriam*) e ao meu noivo Marcos,
minhas fontes de motivação, esperança e amor,

Dedico.

Agradecimentos

- À **Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP)**, pela bolsa de doutorado concedida (Processo 2013/05700-0).
- À minha orientadora, Prof^a Dr^a **Carmen Regina Marcati**, pela forma com que me conduziu e me ensinou pelos meus caminhos até aqui. Pela compreensão ao entender minhas limitações e pela confiança em acreditar nas minhas qualidades. Agradeço por ter aprendido com seu entusiasmo pela Ciência e muito obrigada por ter acreditado neste trabalho! Você é uma grande mestre! Devo muito a você e sou/serei eternamente grata!
- À minha coorientadora, Prof^a Dr^a **Magali Ribeiro da Silva**, que me ajudou em todo o delineamento experimental deste trabalho. Por toda ajuda e disponibilidade sempre, pela paciência, serenidade e todo aprendizado que me passou! Muito obrigada!
- Ao Prof. Dr. **Anselmo Nogueira**, pela paciência, pelas conversas e discussões enriquecedoras que tanto melhoraram a escrita e o desenvolvimento do trabalho, pelo seu tempo dedicado, além da enorme ajuda nas análises estatísticas. Muito obrigada!
- A todo o **corpo docente e discente** do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), que fizeram parte da minha caminhada. Especialmente aos professores: Prof^a Dr^a **Elza Guimarães** e Prof. Dr. **Marco Antônio Batalha**, docentes da disciplina de ‘Projetos’, na qual sob suas críticas, o meu projeto nasceu; Prof^a Dr^a **Gisela Ferreira**, pela autorização em utilizar o Laboratório de Germinação e Dormência de Sementes. Ao Prof. Dr. **Antonio Evaldo Klar**, do Departamento de Engenharia Rural, por tirar muitas dúvidas no início do projeto. Às Prof.^{as} Dr.^{as} **Tatiane Maria Rodrigues** e **Silvia Rodrigues Machado**, pela pronta ajuda sempre que precisei! Agradeço também ao **Conselho do Programa** pelo tempo em que participei das reuniões enquanto representante discente, foi um período muito produtivo. À Prof. Dra. **Carmen Silvia Fernandes Boaro**, pela disponibilidade sempre que necessário.
- A todos os **funcionários** dos Departamentos: de Botânica do Instituto de Biociências de Botucatu, especialmente à **Maria Helena Godoy**; de Ciência Florestal e de Bioprocessos da Faculdade de Ciências Agrônomicas de Botucatu. Em especial aos técnicos do Viveiro de Produção de Mudas da Faculdade de Ciências Agrônomicas, onde tive condições de realizar os dois experimentos: **Claudinho, Sr. Martinelli, Seu João**, agradeço. Também agradeço ao **Sr. Gilberto** do Departamento de Engenharia Rural da Faculdade de Ciências Agrônomicas por realizar a curva de retenção hídrica e ao Setor de Ciência do Solo, da Faculdade de Ciências Agrônomicas, na pessoa de **Adriana Ramos**, que me deu todas as instruções para a coleta de solo.
- À **Seção de Pós-Graduação** do Instituto de Biociências de Botucatu e seus funcionários, sempre prontos a me ajudar e resolver minhas dúvidas.
- Aos funcionários da **Biblioteca Central** e principalmente da **Biblioteca do Lageado** onde estive mais tempo, por manterem um bom espaço de estudo e concentração.
- A todos do Laboratório de Anatomia da Madeira, aos que já passaram e ainda estão aqui: **Ana Tereza, Jane, Marcela, Olívia e Paula**, pela convivência e pronta ajuda. Especialmente agradeço ao amigo **Fabio Bosio**, que sempre esteve ao meu lado me incentivando, pela sua ampla disponibilidade que lhe é peculiar, por compartilhar

comigo os desafios, um irmão que levarei pra vida, um ombro amigo sempre; e à amiga **Liliane Catarina Pereira**, pela sua amizade, por termos muita coisa em comum; esteve sempre pronta a me ouvir e me ajudar, você é muito especial! Também agradeço às amigas **Juliana Iassia Gimenez** e **Jaqueline Malagutti Corsato**, pela enorme ajuda com conselhos e auxílio nas etapas iniciais da germinação.

Aos meus **familiares** que me ajudaram nos bastidores da tese, me dando suporte emocional. Em especial, meus pais, **Wanda** e **Silvio**, que nunca duvidaram do meu potencial, minha avó **Maria Helena** (*in memoriam*) por ter me dado carinho até onde pode.

Minha mãe, meu eterno porto seguro, que acredita cegamente em mim, me apoia, vibra com minhas vitórias e me ama incondicionalmente e me recebe de braços abertos sempre com o amor mais puro do mundo! Obrigada por tudo, obrigada por ser minha mãe... Eu te amo muito!

Aos meus sogros, por me receberem tão bem em sua casa e sua família, **Maria Helena** e **José Eduardo**, obrigada!

*Ao meu noivo Marcos, pela excepcional paciência e pelo amor constante. Você é a pessoa que me faz confiar quando eu mesma não acredito. Obrigada por não medir esforços em me ajudar, pelo amor, companheirismo, por ser meu melhor amigo e confidente, por 'segurar a barra' nos momentos mais difíceis, por me amparar, por me fazer descobrir o amor, pelo seu suporte, enfim... fico sem palavras para agradecer! Além disso, pela enorme ajuda nas coletas de solo e pesagens de vaso em todo o experimento. Amo você! À nossa "filhota" felina **Greta**, pela paz e meditação, por me fazer perceber que os felinos amam sim, e quem diz o contrário é porque não os conhece!*

À **Deus**, essa força suprema e forte que me carrega no colo quando eu preciso, sei que hoje ainda não sou quem o Senhor gostaria que eu fosse, mas com certeza, já não sou mais quem eu era ontem.

A tudo o que me aconteceu nestes anos, sou grata!

Natália.

Sumário

Resumo	06
Abstract	08
1. Introdução geral	11
2. Revisão de Literatura	14
2.1 O papel da água na planta	14
2.2 O papel do fotoperíodo e da temperatura na planta	17
2.3 Atividade cambial em espécies tropicais: trabalhos não manipulativos realizados em campo	18
2.4 Trabalhos experimentais sobre atividade cambial	23
2.5 A savana brasileira: Cerrado	27
Apresentação do capítulo	30
Capítulo único:	
“ <i>Cambial activity is day length-dependent: an experimental study of a Brazilian evergreen species</i> ” (em inglês)	31
Abstract	31
Introduction	33
Material and methods	35
Results	44
Discussion	58
Concluding remarks	64
Cited references	65
Supplementary material	73
3. Considerações finais	77
Apêndices	79
Referências bibliográficas	82

LARA, N.O.T. **Influência da disponibilidade hídrica, fotoperíodo e temperatura na atividade cambial em *Cordia concolor* (Rubiaceae)**. 2016. TESE (DOUTORADO) – INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA, BOTUCATU.

Resumo - Em ambientes tropicais, a disponibilidade hídrica é um dos principais fatores que interferem na atividade cambial das espécies vegetais. Estudos recentes, em campo, indicam também o comprimento do dia e a temperatura como sinalizadores importantes da atividade cambial nestas espécies. Este estudo experimental visa contribuir para o entendimento da influência dos fatores abióticos, água, comprimento do dia e temperatura, na atividade cambial em plantas com um ano de idade de *Cordia concolor* (Cham.) Kuntze (Rubiaceae). A espécie, sempre-verde e arbustiva, é nativa, comum no cerrado paulista, e possui camadas de crescimento demarcadas por faixas marginais de parênquima axial. Realizamos dois experimentos (n=45 plantas cada um), sob regime hídrico controlado e sob comprimento do dia e temperatura naturais, um no início da primavera, quando o fotoperíodo aumenta de 11 para 12 horas e a temperatura média é de 19,9°C e outro no final do verão, quando o fotoperíodo diminui de 12 horas para 11 horas e a temperatura média é de 23,9°C, ambos durante cinco semanas. Cada experimento continha os mesmos três tratamentos hídricos, com 15 plantas cada, obtidos a partir de uma curva de retenção hídrica de solo de cerrado *sensu stricto*: saturação hídrica (21% de umidade), capacidade de campo (8% de umidade) e deficiência hídrica (3% de umidade). Ao final de cada semana, sorteamos três plantas de cada tratamento e coletamos a região mais desenvolvida do eixo caulinar. Obtivemos secções transversais e longitudinais tangenciais e radiais seriadas para análise da atividade cambial. Atribuímos presença/ausência da atividade cambial através da visualização de figuras mitóticas e paredes recém-formadas observadas na zona cambial. Para a avaliação das paredes recém-formadas, amostramos quinze fileiras sequenciais radiais na zona cambial e contamos todas as paredes recém-formadas localizadas nesta região. Analisamos os dados a partir de modelos lineares generalizados (GLM) o que nos permitiu observar que no início da primavera, independentemente da quantidade de água, a atividade cambial é intensificada com o aumento do fotoperíodo. No final do verão, a quantidade de água influencia na atividade cambial, onde observamos que (i) as plantas submetidas à saturação hídrica apresentaram atividade cambial que se prolongou ao longo das semanas; (ii) as plantas em capacidade de campo entraram em dormência ao longo das semanas e (iii) as plantas em deficiência

hídrica apresentaram dormência cambial desde a primeira semana. A temperatura não foi um sinalizador importante para a atividade cambial em nenhum dos dois períodos. Adicionalmente observamos a formação e a diferenciação das células parenquimáticas que compõem a faixa marginal no início do período de atividade cambial, sendo esta, portanto, inicial. Concluímos que a disponibilidade hídrica não influencia a atividade cambial no período em que o comprimento do dia aumenta ao longo das semanas. Já, no período em que o comprimento do dia diminui, a água tem maior influência nas plantas, modificando a relação da dormência cambial com o comprimento do dia.

Palavras-chave: câmbio vascular, Cerrado, comprimento do dia, regime hídrico controlado, temperatura.

LARA, N.O.T. **Influence of water availability, day length and temperature on cambial activity in *Cordia concolor* (Rubiaceae)**. 2016. THESIS (DOCTORATE) – INSTITUTE OF BIOSCIENCES, UNESP – SÃO PAULO STATE UNIVERSITY, BOTUCATU.

Abstract - In tropics, the water availability is one of the main factors interfering in the cambial activity of plants. Recent studies, in the field, also indicate that day length and temperature are important signals of the cambial activity in tropical plants. This experimental study aims to contribute for understanding the role of these abiotic factors (water, day length and temperature) on cambial activity in 1-year-old plants of *Cordia concolor* (Cham.) Kuntze (Rubiaceae). This species, evergreen and shrubby, is native and common in Cerrado of São Paulo, and have growth layers demarcated by axial parenchyma marginal bands. We conducted two experiments (n = 45 plants, each), under controlled water regimes and under natural day length and temperature, one in early spring, when the day length increases from 11 hours to 12 hours and mean temperature is 19,9°C and another in late summer, when day length decreases from 12 hours to 11 hours and mean temperature is 23,9°C, both for five weeks. Each experiment contained the same three water treatments, obtained from a water retention curve of cerrado soil, with 15 plants each: waterlogging (21% moisture), field capacity (8% moisture) and water deficit (3% moisture). At the end of each week, we randomly selected three plants of each treatment and collected the most developed region of the main stem. We obtained transverse and tangential and radial sections for cambial activity analyses. We identified cambial activity by mitotic figures and the presence of recently formed periclinal cell walls. We used fifteen sequential radial rows in the cambial zone to count the newly formed periclinal cell walls. We analyzed the data using generalized linear models (GLM) which allowed us to observe that in early spring, regardless of the amount of water, the cambial activity is increased by day length. In late summer, the amount of water influences the cambial activity, which we observed that (i) plants subjected to waterlogging had their cambial activity prolonged throughout the weeks; (ii) the plants in field capacity had their cambium dormant over the weeks and (iii) the plants in water deficit presented cambial dormancy since the first week. The temperature was not an important signal for cambial activity in both periods. Additionally, we observed, in the beginning of cambial activity, the production and differentiation of the parenchyma cells that compound the marginal bands, which means that the bands are initial. We conclude that water availability does not

influence the cambial activity in the period when the day length increases over the weeks. In the period when the day length decreases, the water has greater influence on plants, modifying the relation of the cambial dormancy with the day length.

Key words: Cerrado, controlled water regime, day length, temperature, vascular cambium.



Introdução geral e revisão de literatura

1. *Introdução geral*

A atividade cambial, sendo um processo dinâmico, é sensivelmente influenciada por diversos fatores, tanto internos quanto externos à planta. Fatores internos como os hormônios (Little e Savidge 1987; Lachaud 1999) e externos como precipitação, fotoperíodo e temperatura (Borchert 1999) são considerados os principais condicionantes da atividade do câmbio vascular. Entre os hormônios vegetais, destaca-se a auxina, que é produzida nas gemas e transportada basipetamente para o câmbio vascular (Sundberg et al. 2000), e que é essencial para a atividade do câmbio, pois participa da reativação do câmbio em fase dormente, além de atuar na intensidade da atividade cambial em relação à sensibilidade das células iniciais a este hormônio (ver Larson 1994; Ugglá et al. 1996; 1998; Lachaud 1999; Sorce et al. 2013). Entre os fatores externos, a atividade cambial está geralmente relacionada à temperatura e ao comprimento do dia em regiões temperadas (Borchert 1999) e à sazonalidade pluviométrica em regiões tropicais (Worbes 1995).

Dos ambientes tropicais com sazonalidade pluviométrica, podemos destacar o Cerrado, um complexo de biomas pertencentes a um gradiente de formações que vai de campo limpo a cerradão (Coutinho 2006). O clima predominante é o tropical sazonal de inverno seco (Coutinho 2002) com radiação solar intensa. O Cerrado possui temperatura média anual em torno de 22 a 23°C, e as médias mensais têm pequena sazonalidade; a precipitação média anual fica entre 1.200 a 1.800 mm e, ao contrário da temperatura, a média mensal de precipitação possui uma ampla sazonalidade, com chuvas concentradas nos meses de outubro a março (Coutinho 2002). Maio a setembro são os meses mais secos do ano, onde os índices pluviométricos reduzem-se bastante, podendo chegar à zero. Nesse panorama, o Cerrado apresenta uma estação seca marcante que varia de três a cinco meses de duração (ver Coutinho 2002).

Períodos secos do ano em ambientes tropicais têm sido relacionados com dormência cambial, enquanto que os chuvosos relacionam-se com a atividade do câmbio (Aljaro et al. 1972; Dave e Rao 1982a; Paliwal e Paliwal 1990; Rao e Rajput 1999; Rajput e Rao 2000; 2001; 2002; Marcati et al. 2006; Marcati et al. 2008; Dié et al. 2012; Giantomassi et al. 2012; Trouet et al. 2012; Aref et al. 2014). O início das chuvas favorece o início da atividade cambial (Borchert 1994; 1999), pois o teor de água presente no solo auxilia na retomada dessa atividade nas células iniciais. Em contrapartida, em casos de estresse hídrico há a inibição das divisões celulares devido a redução da pressão de turgor das células iniciais (Rao e Rajput 2001).

Contudo, são poucos os trabalhos experimentais que manipulam os fatores abióticos para avaliar sua influência sobre a atividade cambial (Wareing e Roberts, 1956; Waisel e Fahn, 1965; Mellerowicz et al. 1992a; Mellerowicz et al. 1992b; Oribe e Kubo, 1997; Oribe et al. 2001; Oribe et al. 2003; Rossi et al. 2009; de Luis et al. 2011; Balducci et al. 2013; Begum et al. 2013), sendo estes realizados majoritariamente em espécies temperadas. Informações sobre a atividade cambial e sua relação com a disponibilidade hídrica para as plantas, em trabalhos experimentais com espécies tropicais, são ainda necessários.

Trabalhos experimentais que manipulam o fator água em espécies tropicais justificam-se se considerarmos as recentes descobertas sobre mudanças climáticas (IPCC, 2014). As alterações climáticas podem alterar drasticamente os recursos hídricos disponíveis (Zeppel et al. 2014), por meio tanto de mudanças na duração dos eventos de chuva quanto na sequência desses eventos, sendo essas alterações fortes condicionantes de processos ecológicos (Schwinning e Sala 2004; Zeppel et al. 2008). Além do regime hídrico, as mudanças climáticas induzidas pela atividade humana podem afetar também os padrões fenológicos levando a dissociação das relações entre as espécies (Körner e Basler

2010); além de afetar a distribuição das espécies, visto que segundo Hughes (2000), uma alteração de 3°C na temperatura média anual nas zonas temperadas, por exemplo, pode corresponder a uma mudança de cerca de 300-400 km em latitude ou 500 m de altitude. Sendo assim, investigar os potenciais efeitos de diferenças na disponibilidade hídrica, além de fatores como temperatura e comprimento do dia em relação à atividade cambial fornece dados importantes para compreender a dinâmica de crescimento das espécies tropicais.

Diante do exposto, o objetivo geral deste trabalho foi estudar experimentalmente a influência de diferentes regimes hídricos na atividade cambial em *Cordia concolor* (Cham.) Kuntze (Rubiaceae), sob comprimento do dia e temperatura naturais. A espécie *C. concolor* foi escolhida por possuir marcador de crescimento no lenho, o que mostra que a espécie exibe periodicidade de crescimento. Especificamente, buscou-se responder às seguintes questões:

- 1) A disponibilidade hídrica influencia a atividade cambial?
- 2) A atividade cambial das plantas de *C. concolor* se altera em duas estações do ano (início da primavera e final do verão)?
- 3) A variação natural de fotoperíodo e temperatura se relaciona com a atividade cambial?
- 4) A formação do marcador de crescimento no lenho é inicial, terminal, ou inicial e terminal?

Referências bibliográficas

- ALJARO, M. E.; AVILA, G.; HOFFMAN, A.; KUMMEROW, J. The annual rhythm of cambial activity in two woody species of the Chilean "Matorral". **American Journal of Botany**, Saint Louis, v. 59, n. 9, p. 879-885, 1972.
- AMANO, E. **Sazonalidade da atividade cambial de Pau-brasil (*Caesalpineia echinata* Lam., Leguminosae)**. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas - Botânica). Universidade de São Paulo, São Paulo, 110p, 2008.
- AREF, I. M.; KHAN, P. R.; AL-MEFARREJ, H.; AL-SHAHRANI, T.; ISMAIL, A.; IQBAL, M. Cambial periodicity and wood production in *Acacia ehrenbergiana* Hayne growing on dry sites of Saudi Arabia. **Journal of Environmental Biology**, Lucknow, v. 35, n. 2, p. 1-10, 2014.
- AVILA, G.; ALJARO, M. E.; ARAYA, S.; MONTENEGRO, G.; KUMMEROW, J. Seasonal cambium activity of Chilean and Californian shrubs. **American Journal of Botany**, Saint Louis, v. 62: 473-478, 1975.
- BALDUCCI, L.; DESLAURIERS, A.; GIOVANNELLI, A.; ROSSI, S.; RATHGEBER, C. B. K. Effects of temperature and water deficit on cambial activity and woody ring features in *Picea mariana* saplings. **Tree Physiology**, Oxford, v. 33, n. 10, p. 1006-1017, 2013.
- BATALHA, M. A.; MARTINS, F. R. Life-form spectra of Brazilian cerrado sites. **Flora**, v. 197, n. 6, 452-460, 2002.
- BEGUM, S.; NAKABA, S.; ORIBE, Y.; KUBO, T.; FUNADA, R. Induction of cambial reactivation by localized heating in a deciduous hardwood hybrid poplar (*Populus sieboldii* x *P. grandidentata*). **Annals of Botany**, Oxford, v. 100, n. 3, p. 439-447, 2007.
- BEGUM, S.; NAKABA, S.; YAMAGISHI, Y.; YAMANE, K.; ISLAM, M.; ORIBE, Y.; KO, J.; JIN, H.; FUNADA, R. A rapid decrease in temperature induces latewood formation in artificially reactivated cambium of conifer stems. **Annals of Botany**, Oxford, v. 110, n. 4, p. 875-885, 2012.
- BEGUM, S.; NAKABA, S.; YAMAGISHI, Y.; ORIBE, Y.; FUNADA, R. Regulation of cambial activity in relation to environmental conditions: understanding the role of temperature in wood formation of trees. **Physiologia Plantarum**, v. 147, n. 1, p. 46-54, 2013.

- BEGUM, S.; KUDO, K.; MATSUOKA, Y.; NAKABA, S.; YAMAGISHI, Y.; NABESHIMA, E.; RAHMAN, M.; NUGROHO, W.; ORIBE, Y.; JIN, H.; FUNADA, R. Localized cooling of stems induces latewood formation and cambial dormancy during seasons of active cambium in conifers. **Annals of Botany**, v. 117, n. 3, p. 465-477, 2016.
- BORCHERT, R. Water status and development of tropical trees during seasonal drought. **Trees**, Berlin, v. 8, n. 3, p. 115-125, 1994.
- BORCHERT, R. Climatic periodicity, phenology and cambial activity in tropical dry forest trees. **IAWA Journal**, Leuven, v. 20, n. 3, p. 239-247, 1999.
- BOSIO, F.; ROSSI, S.; MARCATI, C. R. Periodicity and environmental drivers of apical and lateral growth in a Cerrado woody species. **Trees**, Berlin, v. 30, n. 5, p. 1495-1505, 2016.
- BÜNTGEN, U.; HELLMAN, L.; TEGEL, W.; NORMAND, S.; MYERS-SMITH, I.; KIRDYANOV, A. V.; NIEVERGELT, D.; SCHWEINGRUBER, F. H. Temperature-induced recruitment pulses of Arctic dwarf shrub communities. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 2, p. 489-501, 2015.
- COLMER, T. D., PEDERSEN, O. 2008. Underwater photosynthesis and respiration in leaves of submerged wetland plants: gas films improve CO₂ and O₂ exchange. **New Phytologist**, Lancaster, v. 177, n. 4, p. 918–926.
- COPINI, P.; DEN OUDEN, J.; ROBERT, E. M. R.; TARDIF, J. C.; LOESBERG, W. A.; GOUDZWAARD, L.; SASS-KLAASSEN, U. Flood-ring formation and root development in response to experimental flooding of young *Quercus robur* trees. **Frontiers in Plant Science**, v. 07, n. 775, p. 1-14, 2016.
- COUTINHO, L. M. O bioma do cerrado. In: **Eugen Warming e o cerrado brasileiro: um século depois** (A.L. Klein, ed.). São Paulo: Editora da Unesp, São Paulo, p.77-91, 2000.
- COUTINHO, L. M. O bioma do cerrado. In: KLEIN, A. L. (Org.). **Eugen Warming e o cerrado brasileiro**: Ed. UNESP. São Paulo, p. 72-92, 2002.
- COUTINHO, L. M. O conceito de bioma. **Acta Botânica Brasílica**, v. 20, n. 01, p. 13-23, 2006.
- DAVE, Y. S.; RAO, K. S. Seasonal activity of the vascular cambium in *Gmelina arborea* Roxb. **IAWA Bulletin**, Utrecht, v. 3, n. 1, p. 59-65, 1982a.

- DAVE, Y. S.; RAO, K. S. Cambial activity in *Mangifera indica* L. **Acta Botanica Academic Science**, Hungria, 28, 73-79, 1982b.
- DE LARA, N. O. T.; MARCATI, C. R. Cambial dormancy lasts 9 months in a tropical evergreen species. **Trees**, Berlin, v. 30, n. 4, p. 1331-1339, 2016.
- DE LUIS, M.; NOVAK, K.; RAVENTOS, J.; GRICAR, J.; PRISLAN, P.; CUFAR, K. Cambial activity, wood formation and sapling survival of *Pinus halepensis* exposed to different irrigation regimes. **Forest Ecology and Management**, v. 262, n. 8, p. 1630-1638, 2011.
- DIÉ, A.; KITIN, P.; KOUAMÉ, F. N.; BULCKE, J. V.; ACKER, J. V.; BEECKMAN, H. Fluctuations of cambial activity in relation to precipitation result in annual rings and intra-annual growth zones of xylem and phloem in teak (*Tectona grandis*) in Ivory Coast. **Annals of Botany**, Oxford, v. 110, n. 4, p. 861-873, 2012.
- EITEN, G. The Cerrado Vegetation of Brazil. **Botanical Review**, v. 38, n. 2, p. 201-341, 1972.
- ESAU, K. **Plant Anatomy**. New York: John Wiley and Sons, 767 p, 1965.
- EVERT, R. F. **Esau's Plant Anatomy: meristems, cells and tissues of the plant body: their structure, function and development**. 3 ed. New Jersey: John Wiley & Sons, 726p, 2006.
- FRANCO, A. C. Ecophysiology of cerrado woody plants. In: **The cerrados of Brazil**. Edited by P.S. Oliveira and R.J. Marquis. Columbia University Press, New York. pp. 178–197, 2002.
- GARDNER, W. W.; ALLARD, H. A. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. **Journal of Agricultural Research**, Washington, v. 18, n. 11, 1920.
- GHOUSE, A. K. M.; HASHMI, S. Periodicity of cambium and the formation of xylem and phloem in *Mimusops elengi* L., an evergreen member of tropical India. **Flora**, v. 173, p. 479-487, 1983.
- GIANTOMASI, M. A.; ROIG-JUÑENT, F.; PATÓN-DOMÍNGUEZ, D.; MASSACCESI, G. Environmental modulation of the seasonal cambial activity in *Prosopis flexuosa* DC trees from the Monte woodlands of Argentina. **Journal of Arid Environments**, v. 76, p. 17-22, 2012.

- GOODLAND, R. J. A.; FERRI, M. G. **Ecologia do cerrado**, Ed. Itatiaia: São Paulo, 193p.
- GRIČAR, J.; ZUPANČIČ, M.; ČUFAR, K.; KOCH, G.; SCHIMITT, U.; OVEN, P. Effect of local heating and cooling on cambial activity and cell differentiation in the stem of Norway spruce (*Picea abies*). **Annals of Botany**, Oxford, v. 97, n. 6, p. 943-951, 2006.
- HIROTA, M.; HOLMGREN, M.; VAN NES, E. H.; SCHEFFER, M. Global resilience of tropical forest and savanna to critical transitions. **Science**, Washington, v. 334, n. 6053, 232-235, 2011.
- HOFFMANN, W. A.; JACKSON, R. B. Vegetation–Climate feedbacks in the conversion of tropical savanna to grassland. **Journal of Climate**, Boston, v. 13, n. 9, p. 1593–1602, 2000.
- HOFFMANN, W. A.; SCHROEDER, W.; JACKSON, R. B. Positive feedbacks of fire, climate, and vegetation and the conversion of tropical savanna. **Geophysical Research Letters**, v. 29, n. 22, p. 9-1, 2002.
- HUGHES, L. Biological consequences of global warming: is the signal already. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 15, n. 2, p. 56-61, 2000.
- IPCC **Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.** In: FIELD, C. B.; BARROS, V. R.; DOKKEN, D. J.; MACH, K. J.; MASTRANDREA, M. D.; BILIR, T. E.; CHATTERJEE, M.; EBI, K. L.; ESTRADA, Y. O.; GENOVA, R. C.; GIRMA, B.; KISSEL, E. S.; LEVY, A. N.; MACCRACKEN, S.; MASTRANDREA, P. R.; WHITE, L. L. (ed), Cambridge, p 1132, 2014.
- IMAIZUMI, T.; KAY, S. A. Photoperiodic control of flowering: not only by coincidence. **Trends in Plant Science**, v. 11, n. 11, p. 550-558, 2006.
- JOLY, C. A.; CRAWFORD, R. M. M. Variation in tolerance and metabolic responses to flooding in some tropical trees. **Journal of Experimental Botany**, v. 33, n. 4, p. 799-809, 1982.
- KLAR, A. E. **A água no sistema solo-planta-atmosfera**. São Paulo: Nobel, 408p, 1984.
- KOLB, R. M.; JOLY, C. A. Flooding tolerance of *Tabebuia cassinoides*: Metabolic, morphological and growth responses. **Flora**, v. 204, n. 7, p. 528-535, 2009.

- KÖRNER, C.; BASLER, D. Phenology under global warming. **Science**, Washington, v. 327, n. 5972, p. 1461-1462, 2010.
- KOZLOWSKI, T. T. **Water supply and tree growth**. Part II. Flooding. For. Abstr. 43: 145-161, 1982.
- KOZLOWSKI, T. T. Responses of woody plants to flooding. In: KOZLOWSKI, T. T. (ed). **Flooding and Plant Growth**. Academic Press, Orlando, p. 129-163, 1984.
- KRAMER, P. J.; BOYER, J. S. **Water relations of plants and soils**. San Diego: Academic Press, 495p, 1995.
- KUDO, K.; NABESHIMA, E.; BEGUM, S.; YAMAGISHI, Y.; NAKABA, S.; ORIBE, Y.; YASUE, K.; FUNADA, R. The effects of localized heating and disbudding on cambial reactivation and formation of earlywood vessels in seedlings of the deciduous ring-porous hardwood, *Quercus serrata*. **Annals of Botany**, Oxford, v. 113, n. 6, p. 1021-1027, 2014.
- LACHAUD, S.; CATESSON, A. M.; BONNEMAIN, J. L. Structure and functions of the vascular cambium. **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la vie/Life sciences**, Paris, v. 332, n. 8, 633-650, 1999.
- LAMBERS, H.; STUART CHAPIN III, F.; PONS, T. L. Plant Water Relations. In: **Plant physiological ecology**. New York: Springer Science Business Media, 623 p, 2008.
- LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos, RiMa, 531 p. 2000.
- LARSON, P. R. **The vascular cambium: development and structure**. New York: Springer-Verlag, 400p, 1994.
- LIMA, W. P. **O regime da água do solo sob florestas de pinheiros tropicais e sob vegetação de cerrado**. Tese (Livre-docência). Universidade de São Paulo, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiróz", 79p, 1979.
- LITTLE, C. H. A.; SAVIDGE, R. A. The role of plant growth regulators in forest tree cambial growth. **Plant Growth Regulators**, v. 6: 137-169, 1987.
- MAINIERI, C.; CHIMELO, J. P. **Fichas de características das madeiras brasileiras**. São Paulo: Instituto de Pesquisas Tecnológicas do Estado de São Paulo S.A. - IPT, 419p, 1989.
- MARCATI, C. R. **Sazonalidade cambial em espécies tropicais**. Tese (Doutorado em Ciências). Universidade de São Paulo, São Paulo, 147p, 2000.

- MARCATI, C. R.; ANGYALOSSY, V.; EVERT, R. F. Seasonal variation in wood formation of *Cedrela fissilis* (Meliaceae). **IAWA Journal**, Leuven, v. 27, n. 2, p. 199-211, 2006.
- MARCATI, C. R.; MILANEZ, C. R. D.; MACHADO, S. R. Seasonal development of secondary xylem and phloem in *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake (Leguminosae: Caesalpinioideae). **Trees**, Berlin, v. 22, n. 1, p. 3-12, 2008.
- MARCATI, C. R.; MACHADO, S. R.; PODADERA, D. S.; DE LARA, N. O. T.; BOSIO, F.; WIEDENHOEFT, A. C. Cambial activity in dry and rainy season on branches from woody species growing in Brazilian Cerrado. **Flora**, v. 223, p. 1-10, 2016.
- MELLEROWICZ, E. J.; COLEMAN, W. K.; RIDING, R. T.; LITTLE, C. H. A. Periodicity of cambial activity in *Abies balsamea*. 1. Effects of temperature and photoperiod on cambial dormancy and frost hardiness. **Physiologia Plantarum**, Lund, v. 85, n. 3, p. 515-525, 1992a.
- MELLEROWICZ, E. J.; RIDING, R. T.; LITTLE, C. H. A. Periodicity of cambial activity in *Abies balsamea*. 2. Effects of temperature and photoperiod on the size of the nuclear genome in fusiform initial cells. **Physiologia Plantarum**, Lund, v. 85, n. 3, p. 526-530, 1992b.
- MOREL, H.; MANGENET, T.; BEAUCHENE, J.; RUELLE, J.; NICOLINI, E.; HEURET, P.; THIBAUT, B. Seasonal variations in phenological traits: leaf shedding and cambial activity in *Parkia nitida* Miq. and *Parkia velutina* Benoist (Fabaceae) in tropical rainforest. **Trees**, Berlin, v. 29, p. 973-984, 2015.
- OLIVEIRA, A. S.; FERREIRA, C. S.; GRACIANO-RIBEIRO, D.; FRANCO, A. C. Anatomical and morphological modifications in response to flooding by six Cerrado tree species. **Acta Botanica Brasilica**, v. 29, n. 04, p. 478-488, 2015.
- ORIBE, Y.; KUBO, T. Effect of heat on cambial reactivation during winter dormancy in evergreen and deciduous conifers. **Tree Physiology**, Oxford, v. 17, n. 2, p. 81-87, 1997.
- ORIBE, Y.; FUNADA, R.; SHIBAGAKI, M.; KUBO, T. Cambial reactivation in locally heated stems of the evergreen conifer *Abies sachalinensis* (Schmidt) Masters. **Planta**, Freiburg, v. 212, n. 5/6, p. 684-691, 2001.
- ORIBE, Y.; FUNADA, R.; KUBO, T. Relationships between cambial activity, cell differentiation and the localization of starch in storage tissues around the cambium in

- locally heated stems of *Abies sachalinensis* (Schmidt) Masters. **Trees**, Berlin, v. 17, n. 3, p. 185-192, 2003.
- PALIWAL, S.P.; PALIWAL, G. S. Influence of climatic variations on the seasonal behaviour of the vascular cambium in some himalayan trees. III. *Rhododendron arboreum* smith. **Phytomorphology**, v. 40, p. 257-271, 1990.
- PAROLIN, P.; WITTMAN, F. Struggle in the flood: tree responses to flooding stress in four tropical floodplain systems. **AoB PLANTS**, Oxford, v. 2010: plq003, 2010.
- PIMENTEL, C. **A relação da planta com a água**. Seropédica, Rio de Janeiro: Edur, 191 p., 2004.
- PRITCHARD, J. Turgor pressure. **Encyclopedia of life sciences**, p. 1-3, 2001.
- PUMIJUMNONG, N.; BUAJAN, S. Seasonal cambial activity of five tropical tree species in central Thailand. **Trees**, Berlin, p. 1-9, 2012.
- RAJPUT, K. S.; RAO, K. S. Cambial activity and development of wood in *Acacia nilotica* (L.) DEL. growing in different forests of Gujarat State. **Flora**, v. 195, n. 2, p. 165-171, 2000.
- RAJPUT, K. S.; RAO, K. S. Cambial activity and development of xylem in *Tamarindus indica* L. growing in different forests of Gujarat State. **Acta Botanica Hungarica**, v. 43, n. 3, p. 379-390, 2001.
- RAJPUT, K. S.; RAO, K. S. Cambial anatomy and annual rhythm of secondary xylem development in the twigs of *Azadirachta indica* A. Juss. (Meliaceae) growing in different forests of Gujarat state. **Journal of Sustainable Forestry**, v. 14, n. 2, p. 115-127, 2002.
- RAO, K. S.; DAVE, Y. S. Ultrastructure of active and dormant cambial cells in teak (*Tectona grandis* L.f). **New Phytologist**, Lancaster, v. 93, p. 447-456, 1983.
- RAO, K. S.; RAJPUT, K. S. Seasonal behaviour of vascular cambium in teak (*Tectona grandis*) growing in moist deciduous and dry deciduous forests. **IAWA Journal**, Leuven, v. 20, p. 85-93, 1999.
- RAO, K. S.; RAJPUT, K. S. Relationship between seasonal cambial activity, development of xylem and phenology in *Azadirachta indica* growing in different forests of Gujarat State. **Annals of Forest Science**, Les Ulis, v. 58, n. 6, p. 691-698, 2001.

- RATTER, J.A.; RIBEIRO, J.F.; BRIDGEWATER, S. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. **Annals of Botany**, Oxford, v.80, p.223–230, 1997.
- REICHARDT, K. Capacidade de campo. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Campinas, v. 12: 211-216, 1988.
- REICHARDT, K.; TIMM, L. C. **Solo, planta e atmosfera: conceitos, processos e aplicações**. 2 ed. Barueri, SP: Manole, 500 p, 2012.
- RICHARDS, L. A.; WADLEIGH, C. H. Soil water and plant growth. In: SHAW, B. T. (ed.). **Soil physical conditions and plant growth**. Monograph 2, American Society of Agronomy, New York: Academic Press, v. 2, p. 73-251, 1952.
- ROHDE, A.; BHALERAO, R. Plant dormancy in the perennial context. **Trends in Plant Science**, v. 12, n. 5, p. 217-223, 2007.
- ROSSI, S.; SIMARD, S.; RATHGEBER, C. B. K.; DESLAURIERS, A.; DE ZAN, C. Effects of a 20-day-long dry period on cambial and apical meristem growth in *Abies balsamea* seedlings. **Trees**, Berlin, v. 23, n. 1, p. 85-93, 2009.
- SAJO, M. G. Meristemas e diferenciação. In: EVERT, R. F. **Anatomia das plantas de Esau**, meristemas, células e tecidos do corpo da planta: sua estrutura, função e desenvolvimento. Ed: Blucher, 3 ed, 2013.
- SANKARAN, M.; HANAN, N.P.; SCHOLE, R.J.; RATNAM, J.; AUGUSTINE, D.J.; CADE, B.S.; GIGNOUX, J.; HIGGINS, S.I.; LE ROUX, X.; LUDWIG, F.; ARDO, J.; BANYIKWA, F.; BRONN, A.; BUCINI, G.; CAYLOR, K. K.; COUGHENOUR, M.B.; DIOUF, A.; EKAYA, W.; FERAL, C.J.; FEBRUARY, E.C.; FROST, P.G.H.; HIERNAUX, P.; HRABAR, H.; METZGER, K.L.; PRINS, H.H.T.; RINGROSE, S.; SEA, W.; TEWS, J.; WORDEN J.; ZAMBATIS, N. Determinants of woody cover in African savannas. **Nature**, London, v.438, n.8, p.846-849. 2005.
- SARMIENTO, G. The savannas of tropical america. In: GOODALL, D. W. (ed.): **Ecosystems of the world: tropical savannas**. Amsterdam: Elsevier, p. 245–288, 1983.
- SARMIENTO, G. Biodiversity and water relations in tropical savannas. In: SOLBRIG, O. T.; MEDINA, E.; SILVA, J. F. (eds). **Biodiversity and savanna ecosystem processes**. Berlin: Springer Verlag, p. 61-75, 1996.
- SCHMITZ, J. A.; BONHOMME, M.; COCHARD, H.; HERTER, F. G.; LEITE, G. B.; REGNARD, J. L.; LAURI, P. E. Are the effects of winter temperatures on spring budburst

- mediated by the bud water status or related to a whole-shoot effect? Insights in the apple tree. **Trees**, Berlin, v. 29, n. 3, p. 675-682, 2015.
- SCHWINNING, S.; SALA, O. E. Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. **Oecologia**, v. 141, n. 2, p. 211-220, 2004.
- SHABALA, S. **Plant stress physiology**. Wallingford: CABI, 2012.
- SORCE, C.; GIOVANELLI, A.; SEBASTIANI, L.; ANFODILLO, T. Hormonal signals involved in the regulation of cambial activity, xylogenesis and vessel patterning in trees. **Plant Cell Reports**, v. 32, n. 6, p. 885-898, 2013.
- STAVER, A. C.; ARCHIBALD, S.; LEVIN, S. A. The global extent and determinants of savanna and forest as alternative biome states. **Science**, Washington, v. 334, n. 6053, p. 230-232, 2011.
- SUNDBERG, S.; UGGLA, C.; TUOMINEN, H. Cambial growth and auxin gradients. In: SAVIDGE, R. A.; BARNETT, J. R.; NAPIER, R. (eds). **Cell and Molecular Biology of wood formation**. Oxford: BIOS Scientific Publishers. p. 169-188, 2000.
- TROUET, V.; MUKELABAI, M.; VERHEYDEN, A.; BEECKMAN, H. Cambial growth season of brevi-deciduous *Brachystegia spiciformis* trees from South Central Africa restricted to less than four months. **PLoS ONE**, v. 7, n. 10, e47364, 2012.
- UGGLA, C.; MORITZ, T.; SANDBERG, G.; SUNDBERG, B. Auxin as a positional signal in pattern formation in plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences, USA**, v. 93, n. 17, p. 9282-9286, 1996.
- UGGLA, C.; MELLEROWICZ, E. J.; SUNDBERG, B. Indole-3-acetic acid controls cambial growth in scots pine by positional signaling. **Plant Physiology**, v. 117, n. 1, 113-121, 1998.
- VEIHMEYER, F. J.; HENDRICKSON, A. H. Methods of measuring field capacity and permanent wilting percentage of soils. **Soil Science**, Baltimore, v. 68, p. 75-94, 1949.
- VENUGOPAL, N.; LIANGKUWANG, M. G. Cambial activity and annual rhythm of xylem production of elephant apple tree (*Dillenia indica* Linn.) in relation to phenology and climatic factor growing in sub-tropical wet forest of northeast India. **Trees**, Berlin, v. 21, n. 1, p. 101-110, 2007.

- WASEL, Y.; FAHN, A. The effects of environment on wood formation and cambial activity in *Robinia pseudoacacia* L. **New Phytologist**, Lancaster, v. 64, n. 3, p. 436-442, 1965.
- WAREING, P. F.; ROBERTS, D. L. Photoperiodic control of cambial activity in *Robinia pseudoacacia* L. **New Phytologist**, Lancaster, v. 55, n. 3, p. 356-366, 1956.
- WORBES, M. How to measure growth dynamics in tropical trees - a review. **IAWA Journal**, Leuven, v. 16, n. 4, p. 337-351, 1995.
- YAN, W.; HUNT, L. A. An equation for modelling the temperature response of plants using only the cardinal temperatures. **Annals of Botany**, Oxford, v. 84, p. 607-614, 1999.
- YAÑEZ-ESPINOSA, L.; TERRAZAS, T.; LÓPEZ-MATA, L. Integrated analysis of tropical trees growth: a multivariate approach. **Annals of Botany**, Oxford, v. 98, p. 637-645, 2006.
- ZEPPEL, M.; MACINNIS-NG, C.; FORD, C.; EAMUS, D. The response of sap flow to pulses of rain in a temperate Australian woodland. **Plant and Soil**, v. 305, n. 1, p. 121-130, 2008.
- ZEPPEL, M. J. B.; WILKS, J. V.; LEWIS, J. D. Impacts of extreme precipitation and seasonal changes in precipitation on plants. **Biogeosciences**, v. 11, p. 3083-3093, 2014.
- ZHANG, N.; BELSTERLING, B.; RASZEWSKI, J.; TONSOR, S. J. Natural populations of *Arabidopsis thaliana* differ in seedling responses to high-temperature stress. **AoB Plants**, Oxford, v. 7, p. 1-13, 2015.