

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA
FILHO” FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRONÔMICAS
CÂMPUS DE BOTUCATU

**ATIVIDADE CAMBIAL EM RAMOS DE *Kielmeyera grandiflora*
(WAWRA) SADDI (CALLOPHYLACEAE) OCORRENTES NO
CERRADO PAULISTA**

RAFAELA PROSDOCINI PARMEGGIANI

Dissertação apresentada à Faculdade
de Ciências Agronômicas da UNESP –
Câmpus de Botucatu, para obtenção do
título de Mestre em Ciência Florestal.

BOTUCATU – SP
Fevereiro de 2016

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA
FILHO” FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRONÔMICAS
CÂMPUS DE BOTUCATU

**ATIVIDADE CAMBIAL EM RAMOS DE *Kielmeyera grandiflora*
(WAWRA) SADDI (CALLOPHYLACEAE) OCORRENTES NO
CERRADO PAULISTA**

RAFAELA PROSDOCINI PARMEGGIANI

Orientadora: Prof^a Dr^a Carmen Regina Marcati

Co-orientador: Dr. Fabio Bosio

Dissertação apresentada à Faculdade
de Ciências Agronômicas da UNESP –
Câmpus de Botucatu, para obtenção do
título de Mestre em Ciência Florestal.

BOTUCATU – SP

Fevereiro de 2016

P253a Parmeggiani, Rafaela Prosdocini, 1986-
Atividade cambial em ramos de *Kielmeyera grandiflora* (Wawra) saddi
(Callophylaceae) ocorrentes no Cerrado paulista / Rafaela Prosdocini
Parmeggiani. - Botucatu : [s.n.], 2016
viii, 58 f. : il. Color., grafs., tabs.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista,
Faculdade de Ciências Agrônomicas, Botucatu, 2016

Orientador: Carmen Regina Marcati

Coorientador: Fabio Bosio

Inclui bibliografia

1. Plantas dos cerrados. 2. Fenologia vegetal. 3. Plantas - Efeito da temperatura. 4. Plantas - influência do clima. I. Marcati, Carmen Regina. II. Bosio, Fabio. III. Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" (Campus de Botucatu). Faculdade de Ciências Agrônomicas de Botucatu. IV. Título.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
CAMPUS DE BOTUCATU
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÔNICAS DE BOTUCATU

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO: ATIVIDADE CAMBIAL EM RAMOS DE *Kielmeyera grandiflora* (WAWRA) SADDI
(CALLOPHYLACEAE) OCORRENTES NO CERRADO PAULISTA

AUTORA: RAFAELA PROSDOCINI PARMEGGIANI
ORIENTADORA: Profa. Dra. CARMEN REGINA MARCATI
CO-ORIENTADOR: Prof. Dr. FABIO BOSIO

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de MESTRE EM CIÊNCIA FLORESTAL, pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. FABIO BOSIO
Botucatu - SP

Profa. Dra. ELIZABETH ORIKA ONO
Departamento de Botânica / Instituto de Biociências de Botucatu

Profa. Dra. CLIVIA CAROLINA FIORILO POSSOBOM
Departamento de Botânica / Instituto de Biociências de Botucatu

Data da realização: 16 de dezembro de 2015.

*“Affection shall solve the problems
Of Freedom yet;
Those who love each other shall
Become invincible”
Walt Withman – Leaves of Grass*

AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de mestrado.

À Faculdade de Ciências Agrônômicas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Câmpus de Botucatu, pelo espaço físico, pelos equipamentos e por toda a estrutura que tornou possível a realização desse trabalho. Ao Programa de Pós-Graduação em Ciência Florestal. À Seção Técnica de Pós-Graduação cujos funcionários sempre estavam dispostos a ajudar e esclarecer todas as minhas dúvidas.

À minha orientadora Carmen Marcati pela paciência em me orientar. Por todos os ensinamentos, conversas e momentos produtivos.

Às professoras Sílvia Machado e Clívia Fiorilo pelas contribuições e pela delicadeza.

Aos colegas do Laboratório de Anatomia da Madeira: Fabio Bosio (coorientador), Natalía Totti, Marcela Blagitz, Olívia Lopes, Paula Vergílio e à Liliane Pereira. Pela ajuda nas coletas e preparo de materiais, pelas mais diversas conversas, divertidas e produtivas.

Ao Anselmo Nogueira, pelas valiosas contribuições estatísticas, atenção e orientações.

À amiga Thaís Gonçalves, pelas “chacoalhadas” e dicas importantes.

Às minhas irmãs Mariana e Helen Prosdocini, pela atenção quando pedia dicas e as obrigava a assistir meus ensaios de apresentações.

Ao meu irmão Halan e cunhada Eliane Prosdocini, pela ajuda com o Miguel e pelas numerosas discussões “iluminadas” que tivemos.

Aos meus pais, Carlos e Rose, que já ouviram tanto falar de atividade cambial, meu marido Alexandre e filho Miguel, coisa fofa da mamãe!

A todos que me ajudaram de alguma forma!

Vida longa e próspera!

E sincera gratidão!

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS	VII
LISTA DE FIGURAS	VIII
RESUMO	1
SUMMARY	3
INTRODUÇÃO	5
REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	7
Histórico do câmbio vascular	7
Câmbio vascular	8
Atividade cambial sazonal	10
Atividade cambial e fenologia em espécies tropicais	11
Atividade cambial e precipitação	11
Atividade cambial e temperatura	12
Atividade cambial e comprimento do dia	13
Atividade cambial e hormônios vegetais	13
Cerrado	14
OBJETIVO	17
CAPÍTULO 1: SAZONALIDADE E VARIAÇÃO NO INÍCIO DA ATIVIDADE CAMBIAL EM RAMOS DE <i>Kielmeyera grandiflora</i> (WAWRA) SADDI (CALOPHYLLACEAE) NO CERRADO	20
Resumo	21
Introdução	22
Material e métodos	24
Local de estudo e espécie	24
Fenologia	24
Delineamento amostral	25
Preservação e preparo das amostras dos ramos	26
Determinação da atividade cambial	26
Terminologia e definições	26

Medições	27
Análise de dados	27
Resultados	28
Condições ambientais e fenologia	28
Atividade cambial nos módulos de crescimento	30
Análises estatísticas	31
Discussão	32
Atividade cambial sazonal.....	32
Atividade cambial e ambiente.....	32
Atividade cambial e fenologia.....	34
Atividade cambial em módulos de crescimento.....	34
Agradecimentos	36
Literatura citada	37
Tabelas	40
Figuras	43
CONCLUSÕES	52
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	53

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 Relação do número de paredes recém formadas dos três módulos de crescimento dos ramos de cada exemplar de <i>Kielmeyera grandiflora</i> amostrado no período de fevereiro de 2012 a fevereiro de 2013	41
---	----

Tabela 2 Modelo Generalizado Linear Misto (GLMM) com erro Binomial e desvio padrão para a variável resposta presença/ausência da atividade cambial; com erro de Poisson e desvio padrão para a variável resposta de contagem de paredes recém formadas. Tempo e módulo de crescimento ● representam o fator fixo, enquanto as plantas avaliadas representam a variável randômica. ● Distância entre os módulos de crescimento de 1 e 3 anos	42
--	----

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** Comprimento do dia (h), precipitação (mm) e temperatura °C (máxima, média e mínima) em Botucatu, SP, no período de estudo..... 45
- Figura 2** Módulos de crescimento de 1, 2 e 3 anos em ramo de *Kielmeyera grandiflora* coletado 46
- Figura 3** Câmbio vascular ativo em *Kielmeyera grandiflora*. (A-B). Módulo de crescimento de 1 ano com 2 paredes celulares recém formadas (ponta de seta) no exemplar K26 em agosto de 2012. Módulo de crescimento de 2 anos com 3 paredes recém formadas (ponta de seta) no exemplar K45 em outubro de 2012. (B). Câmbio vascular dormente. (C-D). Módulo de crescimento de 3 anos no exemplar K26 em agosto de 2012. (C). Módulo de crescimento de 1 ano no exemplar K9 em fevereiro de 2013. (D). F = floema secundário. X= xilema secundário. ZC = zona cambial. Barras = 20 μ m 47
- Figura 4** Representação percentual da fenologia por meio do índice de atividade (—•—) e do índice de intensidade (- -•- -). A. Brotação. B. Folhas novas. C. Folhas adultas. D. Senescência foliar. E. Queda foliar. Amostragem feita em savana tropical (cerrado) em indivíduos de *Kielmeyera grandiflora*..... 48
- Figura 5** Probabilidade da atividade cambial em *Kielmeyera grandiflora* ocorrer no período de fevereiro de 2012 a fevereiro de 2013. Modelo Linear Generalizado Misto. Distribuição probabilística binomial..... 49
- Figura 6** Número de paredes recém formadas em módulos de crescimento de *Kielmeyera grandiflora* no período de fevereiro de 2012 a fevereiro de 2013. Modelo Linear Generalizado Misto. Distribuição probabilística de Poisson..... 50

ATIVIDADE CAMBIAL EM RAMOS DE *Kielmeyera grandiflora* (WAWRA) SADDI OCORRENTES NO CERRADO PAULISTA. Botucatu, 2015. xx p. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) – Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”.

Autora: RAFAELA PROSDOCINI PARMEGGIANI

Orientadora: DRA. CARMEN REGINA MARCATI

RESUMO

No cerrado, as estações são bem demarcadas pela sazonalidade pluvial, portanto, espera-se que haja uma sazonalidade na atividade do câmbio vascular. *Kielmeyera grandiflora* é considerada uma espécie modelo para estudos de atividade cambial em ramos, pois possui módulos de crescimento bem demarcados, formados por cicatrizes da gema terminal. Nosso objetivo foi de entender qual a relação entre a atividade cambial de *Kielmeyera grandiflora* (Wawra) Saddi (Calophyllaceae), os fatores ambientais e a fenologia e responder se a atividade cambial varia entre três módulos de crescimentos consecutivos. A área de estudo é um fragmento de cerrado em regeneração no município de Botucatu, estado de São Paulo, Brasil (S 22°53'11.0'', W 48°29'17.3''). Foram amostrados mensalmente os três últimos módulos de crescimento dos ramos de três indivíduos durante o período de fevereiro de 2012 a fevereiro de 2013. No mesmo período, a fenologia (brotação, folhas novas, folhas adultas, folhas senescentes e queda foliar) foram avaliadas. O material foi fixado em CRAF III para conservação do conteúdo celular. As amostras foram desidratadas em série alcoólica e incluídas em resina metacrilato para posterior corte em micrótomo rotativo. As análises foram feitas em fotomicroscópio de luz. Utilizamos Modelo Generalizado Linear Misto (GLMM) com erro Binomial para a variável resposta presença/ausência da atividade cambial e erro de Poisson para a variável resposta de contagem de paredes recém formadas. O início da atividade cambial, a brotação e o desenvolvimento de folhas novas ocorreram durante o mês de agosto no período seco. O período de atividade cambial sobrepôs-se à estação chuvosa, temperaturas elevadas e comprimento do dia entre 12 e 13,6 h. O câmbio vascular entrou em dormência em maio, mês que ainda chovia, contudo a temperatura e o comprimento do dia passavam por quedas acentuadas. A variação da atividade cambial entre os módulos de crescimento foi representativa somente no período de reativação cambial, mostrando que o módulo 1, mais próximo às fontes de auxina, apesar de ter iniciado

atividade junto ao módulo 3, produziu em todo o período analisado, maior quantidade de células novas, possivelmente devido à ação de hormônios produzidos nos tecidos jovens e em desenvolvimento.

Palavras-chave: câmbio vascular, sazonalidade pluvial, comprimento do dia, temperatura, fenologia foliar, sazonalidade tropical.

CAMBIAL ACTIVITY IN BRANCHES OF *Kielmeyera grandiflora* (WAWRA) SADDI IN CERRADO OF SÃO PAULO. Botucatu, 2015. xx p. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) – Faculdade de Ciências Agronômicas, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”.

Author: RAFAELA PROSDOCINI PARMEGGIANI

Adviser: DRA. CARMEN REGINA MARCATI

SUMMARY

In the cerrado, the seasons are well marked by rain seasonality; therefore, there is a seasonality in the vascular cambium activity. *Kielmeyera grandiflora* is considered a model for branch cambial activity studies because it has well marked growth modules formed by terminal bud scars. Our goal was to understand what the relationship between cambial activity of *Kielmeyera grandiflora* (Wawra) Saddi (Calophyllaceae), environmental factors and the phenology and answer whether cambial activity varies between three consecutive sections of internodal growth. The study area is a cerrado fragment in regeneration in the city of Botucatu, São Paulo State, Brazil (22° 53 ' S 11.0 ", W 48° 29 ' 17.3 "). Were sampled on a monthly basis the last three modules of growth of branches of three individuals during the period between February 2012 to February 2013. The material was fixed in CRAF III for preservation of cell content. The samples were dehydrated in alcohol series and included in historesin for further cut in rotary microtome. Analyses were made on light microscope. We used Generalized Linear Mixed Model (GLMM) with Binomial error for the variable reply presence/absence of cambial activity and Poisson error for the variable count response of newly formed walls. The beginning of cambial activity, the sprouting and the development of new leaves occurred during the month of August in the dry period. The period of cambial activity overlapped the rainy season, high temperatures and day length between 12 and 13, 6 h. The vascular cambium dormancy was observed in May, a raining month; however, temperature and day length was decreasing. The variation of cambial activity between the internodal growth sections was representative just in reactivation period, showing that the younger internodal section, closest to the sources of auxin, has produced in the whole study period a larger number of new cells than the older, possibly due to the action of hormones produced in young and development tissues.

Keywords: vascular cambium, internodal growth sections, climatic seasonality, day length, temperature, foliar phenology, tropical savanna.

INTRODUÇÃO

Estudos que relacionam a atividade do câmbio vascular aos fatores climáticos e à fenologia fornecem informações importantes acerca do crescimento de plantas lenhosas dos mais diversos ambientes (MARCATI, 2014).

De forma geral, é aceito que em regiões de clima temperado a atividade cambial em árvores seja influenciada pela temperatura e comprimento do dia, enquanto que em regiões de clima tropical a atividade cambial seria influenciada pela água disponível no solo e a água da chuva (MARCATI, 2014).

Além desses fatores climáticos, alguns processos fisiológicos como, por exemplo, a ação de hormônios vegetais, também pode influenciar a atividade do câmbio vascular (ALONI, 2015). Um dos principais hormônios destacado como regulador dos processos relacionados à reativação do câmbio vascular é a auxina (LACHAUD et al., 1999; ALONI, 2015).

Como o transporte da auxina tem início nas gemas e tecidos jovens (ALONI, 2010), e percorre procâmbio e câmbio vascular até o ápice radicular (ALONI et al., 2006), alguns autores supõem que a atividade cambial poderia começar logo abaixo destas gemas em expansão e de lá lentamente se espalhar para os ramos principais, tronco e raízes (EVERT, 2013). Lachaud et al. (1999) comenta em sua revisão que este padrão basípeto da atividade cambial seria visto em espécies com porosidade difusa em oposição às espécies com anel poroso, que teriam um início simultâneo da atividade cambial em todo o corpo da planta.

Poucos são os trabalhos de atividade cambial em ramos (MARCATI, 2014) e consideramos *Kielmeyera grandiflora*, da família Calophyllaceae, uma espécie modelo para estudos de atividade cambial em ramos, pois possui cicatrizes formadas pela gema terminal que caracterizam claramente seu crescimento sazonal por meio de subdivisões nos ramos, chamados módulos de crescimento.

Nossa expectativa foi de analisar a atividade cambial dos últimos três módulos de crescimento de ramos de *K. grandiflora* para verificar se a atividade cambial é um evento sazonal, qual a relação entre a atividade cambial, o clima e a fenologia e, por fim, responder se existem variações na atividade cambial entre os módulos de crescimento.

A dissertação contém um único capítulo intitulado “Sazonalidade e variação no início da atividade cambial em ramos de *Kielmeyera grandiflora* (Wawra) Saddi (Calophyllaceae) no cerrado.”, redigido conforme as normas da revista *Annals of Botany*.

REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Histórico do câmbio vascular

Em 1675, Malphigi referiu-se ao câmbio vascular num discurso sobre plantas que publicara e discorreu sobre uma possível zona de crescimento na casca interna, que por meio de transformações periódicas, produzia novas camadas de xilema secundário em caules e ramos. De certa forma, ele indicou a correta localização da zona de formação da madeira (LARSON, 1994). Contudo, o termo câmbio somente foi introduzido à botânica sete anos depois por Nehemiah Grew em seu livro “The Anatomy of Plants”. Naquela época, o meristema era considerado uma substância que se encontrava entre a madeira e a casca e provocava o fácil descolamento de ambos. No entanto, a natureza do câmbio vascular permaneceu incerta, sendo definido de forma geral como um “líquido nutritivo entre a madeira e a casca” até metade do século dezenove.

Durante o século dezoito, DuRoi contribuiu com alguns conceitos novos que sugeriam que o câmbio vascular era um “tecido cheio de células ou vesículas” que se convertia em madeira. Contudo, com os estudos de De Mirbel, que foi um dos mais importantes estudiosos deste tema, o câmbio vascular foi definido como um tecido organizado que dava origem ao xilema na parte interna e ao floema na parte externa das plantas, opinião que foi muito criticada em sua época (LARSON, 1994).

A partir do século dezenove então, o câmbio vascular passou a ser reconhecido como um tecido. Divergências posteriores diriam respeito ao número de camadas de células que constituiriam o câmbio vascular. Hartig (1853) dizia que o câmbio vascular era formado por duas camadas celulares, a interna dando origem ao xilema secundário e a externa dando origem ao floema secundário; Sanio (1873) acreditava que o câmbio vascular era unisseriado, que uma única célula-mãe se dividia para produzir células do xilema secundário e do floema secundário alternadamente, enquanto que Raatz (1892) acreditava que era multisseriado, pois estudou espécies de crescimento rápido e notou a presença de várias camadas de células tanto do xilema quanto do floema secundários.

No século vinte, Wilson et al. (1966) propôs um esquema no qual o termo câmbio seria equivalente à inicial cambial, e o termo zona cambial incluiria a inicial cambial mais as células-mãe do xilema e do floema. Este modelo foi equiparado ao conceito unisseriado do câmbio (LARSON, 1994). Por outro lado, Butterfield, 1975, considerou câmbio como toda a zona cambial definida por Wilson et al. (1966) e confessou ser adepto do conceito multisseriado (LARSON, 1994). Posteriormente, Schmid (1976) fez uma extensa revisão de literatura sobre qual seria a terminologia correta e concordou que a teoria de Wilson et al. (1966) era mais apropriada, sendo que os termos câmbio vascular e inicial cambial poderiam ser utilizados como sinônimos. Até hoje existe uma divergência entre os autores, sendo que alguns utilizam o conceito unisseriado, enquanto outros, o multisseriado (MARCATI, 2014).

2.2 Câmbio vascular

O câmbio vascular é definido como um meristema secundário que ocupa uma posição lateral nos órgãos das plantas, responsável pelo crescimento em diâmetro e pela formação dos tecidos vasculares, o xilema e o floema secundários (EVERT, 2013). Possui dois tipos de células meristemáticas, as iniciais fusiformes alongadas e vacuoladas, das quais as derivadas diferenciam-se em células condutoras do xilema e floema secundários e dão origem ao sistema axial, e as iniciais radiais, que possuem células quase isodiamétricas e dão origem às células do raio que constituem o sistema radial (EVERT, 2013).

O sistema axial é assim denominado devido ao fato de que as células do xilema e do floema secundários produzidas pelas iniciais fusiformes possuem

seu maior eixo orientado de forma vertical, enquanto o sistema radial é heterocelular (células eretas, quadradas e procumbentes), sendo também chamado de sistema horizontal (EVERT, 2013). Os tecidos vasculares secundários são produzidos por meio de divisões periclinais das células iniciais do câmbio vascular e suas derivadas imediatas (EVERT, 2013). Este tipo de divisão é denominada divisão aditiva, pois adiciona novas células ao tecido vascular secundário e pode ocorrer tanto nas iniciais cambiais quanto nas derivadas (EVERT, 2013). O diâmetro dos órgãos é aumentado por meio das divisões anticlinais das células iniciais do câmbio vascular e suas derivadas imediatas. Este tipo de divisão é denominada multiplicativa, pois tem como função adicionar nova camada de células iniciais cambiais (EVERT, 2013).

No período de atividade cambial, a taxa de divisão periclinal é alta, ou seja, novas células são adicionadas muito rapidamente, de forma que as células produzidas anteriormente ainda são meristemáticas neste momento (EVERT, 2013). Tal evento culmina na formação de uma zona larga de células mais ou menos indiferenciadas denominada zona cambial (EVERT, 2013).

A zona cambial é formada por células iniciais cambiais e suas derivadas imediatas. Estas células passam por divisões periclinais uma ou mais vezes antes que a diferenciação em xilema e floema secundários ocorra, sendo, portanto, difícil distingui-las (EVERT, 2013). Assim, vários autores usam o número de camadas de células indiferenciadas na zona cambial para definir se há reativação cambial ou até mesmo qual o grau da atividade cambial (RAJPUT E RAO, 2000; MOREL et al., 2015). Evert (2013) cita vários autores que mostram que o reconhecimento do início e do término da produção de xilema e floema secundários é geralmente confundido pela presença das células-mãe do xilema e/ou do floema que estão em repouso na zona cambial (TEPPER E HOLLIS, 1967; ZASADA E ZAHNER, 1969; IMAGAWA E ISHIDA, 1972; SUZUKI et al., 1996), ou seja, que foram produzidas no último período de atividade cambial e ainda não completaram sua diferenciação. Neste caso, não seria possível saber se os autores fizeram a correta distinção entre a maturação dos elementos que estavam em repouso e a produção de novos (EVERT, 2013).

Relativo ao término da atividade cambial, alguns autores não diferenciam claramente a produção de células novas da subsequente diferenciação destas células o que pode levar também a um equívoco na definição da atividade cambial, uma vez que a diferenciação do xilema e floema secundários continue por algum tempo após o término da divisão celular, podendo ou não haver atividade cambial (EVERT, 2013).

2.3 Atividade cambial sazonal

Existem várias características que modulam o comportamento do câmbio vascular sejam do ambiente, como a sazonalidade climática e o comprimento do dia ou inerentes às plantas como os fatores genéticos, fisiológicos e fenológicos.

Em zonas boreais e temperadas, a associação entre temperatura e comprimento do dia são considerados dos fatores mais importantes relacionados à atividade cambial (WASEL E FAHN, 1965). Rossi et al. (2006) estudou os principais gêneros de coníferas do hemisfério norte (*Abies*, *Larix*, *Picea* e *Pinus*) entre 1996 e 2003, e concluiu que a taxa máxima de crescimento ocorreu próximo do dia mais longo do ano e não do mais quente, fato que permitiria que estas plantas pudessem completar a lignificação da parede secundária com segurança antes do inverno. Os autores ainda comentam que a temperatura permite que as atividades metabólicas sejam mantidas durante a produção e diferenciação celulares, enquanto o comprimento do dia atua como um sinal que regula a taxa máxima de crescimento e sincroniza o crescimento radial anual.

Em regiões de clima tropical, a precipitação pluvial tem sido destacada como evento mais importante para atividade cambial (RAJPUT E RAO, 2001; KREPKOWSKI et al., 2011; OLIVEIRA et al., 2011; WANG et al., 2013; AREF et al., 2014). Como exemplo, temos os trabalhos de Marcati et al. (2006; 2008), que analisaram a sazonalidade da atividade cambial respectivamente em *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae) e *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake (Fabaceae) de floresta estacional semidecidual em São Paulo, Brasil. Em ambos trabalhos, os autores associaram respectivamente, o período anual de atividade cambial e o pico da atividade cambial com a estação chuvosa e a presença de folhas maduras, enquanto o período dormente foi relacionado à estação seca e a queda foliar.

De forma geral, as espécies de clima tropical apresentam períodos de atividade do câmbio vascular mais longos que as espécies de clima temperado (EVERT, 2013), e também existem espécies que se mantêm ativas durante todo o ano ou quase isso como *Azadirachta indica*, árvore semidecídua da região semiárida de “Scrubland” em Guajarat, na Índia (RAO E RAJPUT, 2001) e *Acacia ehrenbergiana*, árvore decídua na região de Al-Baha na Arábia Saudita (AREF et al., 2014).

2.4 Atividade cambial e fenologia em espécies tropicais

A fenologia é o estudo dos eventos biológicos cíclicos e de suas causas em função das forças seletivas bióticas e abióticas, bem como da inter-relação entre as fases que caracterizam estes eventos, dentro da mesma ou de várias espécies (LIETH, 1974). Segundo Borchert (1999), as árvores têm sido classificadas em quatro grupos fenológicos (sempreverdes, suculentas, decíduas e brevidecíduas) em função das fenofases, condições climáticas e atividade do câmbio vascular.

É sugerido que a atividade cambial tenha seu início após a brotação e seu fim pouco antes da queda foliar (IQBAL, 1994). No entanto, quando falamos de árvores de regiões tropicais e sua diversidade, podemos ver padrões distintos acerca desta relação entre brotação e atividade cambial (VENUGOPAL E KRISHNAMURTHY, 1987; RAO E RAJPUT, 1999). Por exemplo, tanto para espécies decíduas como brevidecíduas e sempreverdes, observam-se os seguintes padrões: espécies nas quais a atividade cambial inicia-se antes ou junto à brotação (VENUGOPAL E KRISHNAMURTHY, 1987; RAO E RAJPUT, 1999; 2002); espécies nas quais a atividade cambial inicia-se após a brotação (DAVE E RAO, 1982; GHOSH E HASHMI, 2002; VENUGOPAL E KRISHNAMURTHY, 1987; RAO E RAJPUT, 2001; 2002; VENUGOPAL E LIANGKUWANG, 2007) e, por fim, as espécies nas quais a atividade cambial não tem relação com a brotação devido ao fato que elas se mantêm em atividade o ano todo (VENUGOPAL E KRISHNAMURTHY, 1987; RAJPUT E RAO, 2000; 2001).

Dependendo de qual grupo fenológico a planta se enquadra, a atividade cambial pode ser distinta, mesmo quando as espécies ocorrem num mesmo ambiente, como mostrado por Aljaro et al. (1972). Os autores descreveram o ritmo anual da atividade cambial em arbustos de *Proustia cuneifolia* D. Don (Asteraceae), planta semidecídua e *Acacia caven* (Molina) Molina (Fabaceae), planta sempreverde, ambas do “matorral”, região semi-árida do Chile. Neste estudo, a atividade cambial foi relacionada à fenologia e aos dados climáticos durante um ano. *P. cuneifolia*, mostrou um ritmo anual de produção celular que se relacionou à estação chuvosa. Contudo, em *A. caven*, a atividade cambial não foi sincronizada pela precipitação, uma vez que a planta se manteve em atividade o ano todo.

2.5 Atividade cambial e precipitação

Até um passado recente, a atividade cambial nas espécies de regiões tropicais era considerada constante, devido a uma imperceptível variabilidade e sazonalidade climáticas (MARIAUX, 1981). No entanto, o regime climático intertropical é extremamente diverso, a sazonalidade pluvial nas proximidades do equador é praticamente ausente, quanto maior a latitude, maior a sazonalidade pois a precipitação anual diminui e o período seco aumenta (MARIAUX, 1995).

A maioria das árvores que cresce nessas regiões climáticas sazonais possui períodos de dormência causados pela inatividade do câmbio vascular (MARCATI et al., 2006; 2008). Segundo Worbes (1995), um período seco de dois a três meses com precipitação mensal abaixo de 60 mm pode induzir a dormência cambial em espécies tropicais. Alguns trabalhos mostram a relação entre a dormência cambial e o período de seca sazonal (RAO E RAJPUT, 1999; KREPKOWSKI et al., 2011; DIÉ et al., 2012). Contudo, existem espécies nas quais a dormência cambial pode ocorrer antes da estação seca (RAJPUT E RAO, 2001).

Relacionada ao início da estação de crescimento, várias pesquisas têm mostrado que o início da atividade cambial ocorre no começo do período chuvoso (RAJPUT E RAO, 2001; KREPKOWSKI et al., 2011) ou ainda que o pico da atividade cambial ocorre no período com maior frequência de chuvas (DAVE E RAO, 1982; RAO E RAJPUT, 1999; RAJPUT E RAO, 2000; MARCATI et al., 2008). Porém, existem espécies nas quais o início da atividade cambial ocorre ainda no período seco (DAVE E RAO, 1982).

2.6 Atividade cambial e temperatura

Em ambientes tropicais e subtropicais, o câmbio vascular entra em atividade durante a primavera ou verão, quando as temperaturas são moderadamente mais altas. A temperatura afeta a reativação do câmbio vascular, principalmente por meio de seu impacto na quebra de dormência de gemas e subsequente foliação (VOLLAND-VOIGHT et al., 2011). Alguns trabalhos mostram a relação entre o início da atividade cambial com a temperatura máxima (YAÑES-ESPINOSA et al., 2006). Contudo, Rao e Rajput (1999) relataram que a atividade cambial em *Tectona grandis*, na Índia foi influenciada pelo período chuvoso e temperatura mínima (RAO E RAJPUT, 1999), no período que as temperaturas estavam mais altas, o câmbio vascular estava dormente. Em *Dillenia indica*, de floresta subtropical úmida na Índia, a temperatura mínima favoreceu

tanto a reativação do câmbio vascular como o pico de atividade cambial (VENUGOPAL E LIANGKUWANG, 2007).

O mecanismo pelo qual as altas temperaturas promovem a reativação do câmbio vascular em várias árvores não é claro (VENUGOPAL E LIANGKUWANG, 2007), seriam necessários mais estudos relacionando o efeito da temperatura na atividade cambial de espécies tropicais para melhor compreensão do assunto.

2.7 Atividade cambial e comprimento do dia

O comprimento do dia tem sido destacado como um importante fator ambiental na reativação do câmbio vascular. Segundo Rossi et al. (2006), a regularidade do comprimento do dia durante o ano representa um sinalizador constante para as plantas. Yañez-Espinosa et al. (2006) relataram que o crescimento sazonal de três espécies de floresta subtropical com precipitação sazonal no México foi determinado pela variação da temperatura e do comprimento do dia. Rivera et al. (2002) estudaram espécies de floresta tropical semidecidual da Argentina, Costa Rica, Java e Tailândia e cerrado do Brasil. No caso do cerrado, os autores apontaram que uma variação de 1h (11,5 a 12,5 horas) é fundamental para a quebra de dormência de gemas e influenciam a atividade cambial, no entanto, abaixo de 12 horas de luz, o câmbio vascular estava dormente. Os autores sugerem que as plantas da região de Manaus são capazes de responder à mudanças no comprimento do dia com valores inferiores a 10 min.

2.8 Atividade cambial e hormônios vegetais

O fluxo contínuo dos sinais hormonais permite que as plantas possam responder as variações ambientais continuamente, e a função de cada um desses sinais é importante para entender como são projetadas a diferenciação e a estruturação dos tecidos vasculares em diferentes condições ambientais (ALONI, 2015).

Um dos principais hormônios vegetais que atuam na regulação da diferenciação vascular é a auxina (ALONI, 2015). Também chamada de ácido indol-3-acético (AIA), é a forma mais comum encontrada naturalmente nas plantas. O sinal da auxina regula todos os aspectos da diferenciação vascular nas plantas (ALONI, 2001) por meio do estímulo à produção de vasos (ALONI, 2015) ao longo do caule. O hormônio é

produzido na primavera junto ao alongamento dos ápices caulinares, a expansão das folhas novas (EVERT, 2013), à produção de flores, frutos e sementes em desenvolvimento (ALONI et al., 2006). Toda a continuidade dos tecidos vasculares ao longo do sistema axial das plantas é um resultado do transporte polar da auxina das folhas até as raízes (ALONI, 2013). Os açúcares obtidos na fotossíntese, além de serem fontes de energia promovem a síntese de auxina (LILLEY et al., 2012). Esta regulação da síntese de auxina por meio da disponibilidade de açúcares mostram que sob condições favoráveis de luz, mais auxina pode ser produzida, o que leva a uma maior taxa de crescimento e diferenciação vascular em condições ambientais favoráveis (ALONI, 2015).

Outros hormônios importantes são as giberelinas (GAs), dos quais correspondem aos sinais das folhas maduras e estimulam o alongamento de células, caules, raízes, a divisão celular do câmbio (ALONI, 2014) e a produção de fibras do xilema ao longo do caule (DAYAN et al., 2012); e as citocininas (CKs) que representam os sinais do ápice radicular, induzem a divisão celular em tecidos meristemáticos do caule e a diferenciação vascular (ALONI, 1991). As citocininas aumentam a sensibilidade do câmbio vascular ao sinal da auxina. O transporte da citocinina é feito através da corrente de transpiração, principalmente para desenvolver órgãos que possuem alta taxa de transpiração (ALONI et al. 2005).

Alguns estudos experimentais mostram que existe um sinergismo entre auxina e giberelina (DAYAN et al., 2012; ALONI, 2013; SORCE et al., 2013) quanto ao estímulo da atividade cambial e da produção do xilema secundário. Wareing (1958) aplicou auxina e giberelina em gemas podadas de *Populus robusta* e observou que a aplicação de auxina produziu algumas divisões cambiais e diferenciação de uma quantidade pequena de vasos, enquanto que a aplicação de giberelina também causou divisões cambiais, porém sem diferenciação de xilema. Quando ambos, auxina e giberelina foram aplicados simultaneamente, ocorreram divisões cambiais e produção de xilema secundário. A giberelina induz a divisão celular do câmbio, mas sozinha não induz a diferenciação, necessitando da presença de auxina para que este evento ocorra (ALONI, 2015).

2.9 Cerrado

O cerrado é um complexo de biomas (BATALHA, 2011), considerado um dos “hotspots” para a conservação da biodiversidade, ou seja, um dos

ambientes mais ricos e ameaçados do mundo (MYERS et al., 2000), que compreende um terço da biodiversidade nacional e 5% da mundial (FALEIRO et al., 2008). No cerrado há excepcional riqueza de ecossistemas, espécies e recursos genéticos (KLINK et al., 1993). No entanto, apesar de toda sua importância ecológica, somente 20% de sua cobertura permanece intacta e apenas 2,2% do território original se encontra em área protegida (MACHADO et al., 2004). No estado de São Paulo, o cerrado ocupava 14% do território, e hoje cobre menos de 1% (DURIGAN et al., 1999). As áreas que ainda restam são, em geral, de pequena extensão e fragmentadas, fato que resulta em sérios problemas de manutenção devido à precariedade de sua conservação, à perda da fauna original ou às pressões para outros usos (CESAR et al., 1988).

O clima do cerrado é o tropical sazonal com invernos secos e verões chuvosos (COUTINHO, 2002). Segundo a classificação de Köppen, ele é predominantemente Aw, embora possa também ocorrer o clima Cwa ao sul ou acima de 1.200 m de altitude (EITEN, 1972; SANO et al., 2008). A temperatura média anual varia entre 22-23°C, com intensa radiação solar e a precipitação média fica entre 1.200 e 1.800 mm concentrados na estação chuvosa (COUTINHO, 2002).

A sazonalidade é um fenômeno característico do cerrado. Este apresenta duas estações bem definidas, sendo uma seca (de maio a setembro) e uma chuvosa (de outubro a março) (COUTINHO, 2002; SANO et al., 2008). A vegetação acompanha essa sazonalidade, havendo grande produção de biomassa durante a estação chuvosa, que fica inativa e morre durante a estação seca, favorecendo a ocorrência de incêndios naturais (COUTINHO, 2002; MIRANDA E SATO, 2005).

Queimadas naturais podem ocorrer na estação seca, devido à grande produção de biomassa na estação favorável que seca neste período (COUTINHO, 2002), na estação chuvosa, principalmente devido aos raios (FRANÇA et al., 2007) e ainda, por ação antrópica (MIRANDA E SATO, 2005). O fogo é um fator ecológico importante para o ecossistema do cerrado, sendo que queimadas naturais possuem registros de milhares de anos (EITEN, 1972).

O cerrado é composto por três biomas (campo tropical, savana e floresta estacional) nos quais se enquadram diversas fitofisionomias (campo limpo, campo sujo, campo cerrado, cerrado sensu stricto e cerradão). As savanas são formações tropicais em que o estrato herbáceo é quase contínuo, interrompido por arbustos e árvores em densidade variável. Neste bioma, os principais padrões de crescimento estão associados às estações secas e úmidas (BOURLIÈRE E HADLEY, 1983) e incluem-se as

formações de campo sujo, campo cerrado e o cerrado sensu stricto (BATALHA, 2011). No cerrado sensu stricto, as árvores são baixas, inclinadas e tortuosas, com ramos retorcidos, cascas largas e folhas coriáceas (SANO et al., 2008).

O crescimento sazonal de algumas espécies do cerrado sensu stricto já foi mostrado no trabalho de Marcati et al. (2006b) por meio de um detalhado estudo dos anéis de crescimento na madeira. Coradin (2000) estudou a atividade cambial em ramos e caules de várias espécies do cerrado incluindo *Kielmeyera coriaceae* e observou um comportamento sazonal do câmbio vascular, além de ter observado que a atividade cambial teve início em regiões mais jovens dos ramos. Pertencente à família Calophyllaceae, o gênero *Kielmeyera* é considerado um dos mais representativos da flora do cerrado, uma vez que possui aproximadamente dezesseis espécies (RATTER, 2006). Dentro deste gênero, *Kielmeyera grandiflora* apresenta distribuição geográfica e padrões ecológicos amplos, além de ser uma das espécies mais notáveis e dos constituintes mais importantes da flora lenhosa da vegetação de cerrado sensu stricto (Saddi 1984). Segundo o autor, a venação das folhas é o único caráter utilizado para distinção da espécie, principalmente de sua simpátrica *Kielmeyera coriaceae*. *Kielmeyera grandiflora* apresenta venação uniformemente paralelas, com as nervuras secundárias compactas e formando arcos distintos, enquanto que *Kielmeyera coriaceae* possui venação reticulada, com as nervuras secundárias distantes entre si e não formando arcos conspícuos.

Kielmeyera grandiflora é considerada um modelo para estudos de atividade cambial em ramos, pois a brotação, o alongamento internodal e a expansão das folhas novas possuem importância na reativação do câmbio vascular (CORADIN, 2000). As cicatrizes formadas pela gema terminal no fim da fase de crescimento internodal caracterizam claramente o crescimento sazonal por meio de subdivisões nos ramos, chamados módulos de crescimento.

OBJETIVO

Nosso objetivo foi de estudar a atividade cambial em ramos de *Kielmeyera grandiflora* (Wawra) Saddi Calophyllaceae para responder as seguintes questões:

- A atividade cambial é sazonal?
- Qual a relação entre a atividade cambial, os fatores ambientais e a fenologia?
- A atividade cambial varia entre os módulos de crescimento?

De acordo com a norma vigente do Programa de Pós-Graduação Ciência Florestal, os resultados obtidos estão apresentados na forma de Artigo e estão redigidos de acordo com as normas da revista “Annals of Botany”. **Capítulo I:** Sazonalidade e variação no início da atividade cambial em ramos de *Kielmeyera grandiflora* (Wawra) Saddi (Calophyllaceae) no cerrado.

Capítulo I

Artigo Original

**SAZONALIDADE E VARIAÇÃO NO INÍCIO DA ATIVIDADE CAMBIAL EM
RAMOS DE *Kielmeyera grandiflora* (WAWRA) SADDI (CALOPHYLLACEAE)
NO CERRADO**

Rafaela Prosdocini* e Carmen Regina Marcati

Laboratório de Anatomia da Madeira, Departamento de Ciência Florestal, Faculdade de Ciências Agronômicas, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” – UNESP, Fazenda Experimental Lageado, Rua José Barbosa de Barros, 1780, CP 237, CEP: 18610-307, Botucatu, SP, Brasil.

*E-mail: rafaela.prosdocini@gmail.com

RESUMO

Premissas e objetivo: Devido à dificuldade em se definir o período de atividade do câmbio vascular por meio de figuras mitóticas e fragmoplastos, testamos um método que considera as paredes celulares recém-formadas como parâmetro. Esta avaliação também permite visualizar a taxa de atividade cambial em cada segmento da planta.

Métodos: O câmbio vascular foi analisado por microscopia de luz. A sazonalidade da atividade cambial foi examinada por meio de correlação com as variáveis ambientais e fenológicas durante 13 meses. Fizemos uma análise temporal para definir o padrão e a taxa da atividade cambial.

Resultados-chave: Início da atividade cambial e brotação ocorreram na estação seca com temperatura e comprimento do dia crescentes, a dormência cambial ocorreu na estação chuvosa com temperatura e comprimento do dia diminuindo, folhas senescentes e queda foliar aumentando. A análise temporal mostrou um padrão sazonal representativo em função do tempo. O modelo baseado no número de paredes recém formadas mostrou diferença estatística entre os módulos de crescimento de 1 e 3 no início da estação de crescimento.

Conclusões: A atividade cambial é sazonal. A atividade cambial possui possível relação com a temperatura e o comprimento do dia. A relação da atividade cambial com a precipitação não é clara. O início da atividade cambial ocorreu junto à brotação e o término da atividade cambial ocorreu com o aumento de folhas senescentes e queda foliar. Existe variação significativa entre a atividade cambial no módulo 1 e no 3.

Palavras-chave: câmbio vascular, cerrado, comprimento do dia, fenologia foliar, *Kielmeyera grandiflora*, módulos de crescimento, sazonalidade climática e temperatura.

INTRODUÇÃO

Estudos que relacionam a atividade do câmbio vascular aos fatores climáticos e à fenologia fornecem informações importantes acerca do crescimento de plantas lenhosas dos mais diversos ambientes (MARCATI, 2014).

De forma geral, é aceito que em regiões de clima temperado a atividade cambial em árvores seja influenciada pela temperatura e comprimento do dia, enquanto que em regiões de clima tropical a atividade cambial seria influenciada pela água disponível no solo e a água da chuva (MARCATI, 2014).

Além desses fatores climáticos, alguns processos fisiológicos como, por exemplo, a ação de hormônios vegetais, também pode influenciar a atividade do câmbio vascular (ALONI, 2015). Um dos principais hormônios destacado como regulador dos processos relacionados à reativação do câmbio vascular é a auxina (LACHAUD et al., 1999; ALONI, 2015).

Como o transporte da auxina tem início nas gemas e tecidos jovens (ALONI, 2010), e percorre procâmbio e câmbio vascular até o ápice radicular (ALONI et al., 2006), alguns autores supõem que a atividade cambial poderia começar logo abaixo destas gemas em expansão e de lá lentamente se espalhar para os ramos principais, tronco e raízes (EVERT, 2013). Lachaud et al. (1999) comenta em sua revisão que este padrão basípeto da atividade cambial seria visto em espécies com porosidade difusa em oposição às espécies com anel poroso, que teriam um início simultâneo da atividade cambial em todo o corpo da planta.

Poucos são os trabalhos de atividade cambial em ramos (MARCATI, 2014) e consideramos *Kielmeyera grandiflora*, da família Calophyllaceae, uma espécie modelo para estudos de atividade cambial em ramos, pois possui cicatrizes formadas pela gema

terminal que caracterizam claramente seu crescimento sazonal por meio de subdivisões nos ramos, chamados módulos de crescimento.

Nossa expectativa foi de analisar a atividade cambial dos últimos três módulos de crescimento de ramos de *K. grandiflora* para verificar se a atividade cambial é um evento sazonal, qual a relação entre a atividade cambial, o clima e a fenologia e, por fim, responder se existem variações na atividade cambial entre os módulos de crescimento.

MATERIAL E MÉTODOS

Local de estudo e espécie estudada

A amostragem dos ramos foi conduzida de fevereiro de 2012 a fevereiro de 2013, num fragmento de cerrado em fase de regeneração localizado no município de Botucatu S 22°53' 11.0'' e W 48°29' 17.3'' região sudeste do Brasil. A vegetação da região é herbácea-arbustiva com árvores esparsas. O solo é caracterizado como pobre em nutrientes, ácido, com alta saturação de alumínio (Haridasan, 2008) e textura arenosa (Milanez, 2007). O cerrado possui uma marcante sazonalidade na distribuição das chuvas, com invernos secos e verões chuvosos (Coutinho, 2002). A precipitação varia entre 1400 a 1500 mm durante o ano, e a estação seca vai de abril a setembro (Coutinho, 2002; Cunha e Martins, 2009). A soma da precipitação anual no ano de 2012 foi de 1895.8 mm, sendo que na estação seca que ocorreu entre julho e setembro a precipitação foi de respectivamente 22.9 mm, 0 e 51.3 mm.

Os dados climáticos relativos ao período estudado foram obtidos na Estação Meteorológica da Faculdade de Ciências Agronômicas, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, São Paulo (Fig. 1), 7,5 km da área de coleta. A temperatura média medida nestes treze meses de estudo foi de 23.5°C.

Fenologia

As observações da fenologia foliar foram realizadas entre fevereiro de 2012 e fevereiro de 2013. Foram avaliadas entre 22 e 45 plantas e observadas as fenofases de brotação, desenvolvimento de folhas novas, folhas maduras, senescência foliar e queda foliar foram avaliadas mensalmente. No mês de agosto de 2012, foram feitas duas avaliações com distância de quinze dias para obtermos uma informação mais detalhada

no mês que ocorreu a produção de novas folhas. Para calcular o índice de atividade fenológica (IAF) constatamos a presença/ausência da fenofase em cada indivíduo, a fim de obter a porcentagem de indivíduos da população avaliada apresentando determinado evento fenológico. Este método permite fazer uma estimativa da sincronia entre os indivíduos de uma população (Morellato *et al.*, 1990).

Para calcular o índice de intensidade fenológica (IIF) utilizamos o método de Fournier (1974), contudo, modificamos a escala de avaliação, sendo que os valores semi-quantitativos atribuídos a cada fenofase foram divididos em 4 categorias (0 – 3), com intervalo aproximado de 33,3 % entre cada categoria e com 0 indicando ausência da fenofase e 3 indicando 100% da fenofase. Em cada mês avaliado, foram feitas as somas dos valores de intensidade (0, 1, 2 e 3) obtidos para todos os exemplares avaliados, este somatório de valores foram divididos pelo valor máximo de árvores observadas em cada mês vezes três. Como resultado obtivemos uma proporção que ao ser multiplicada por cem indica o percentual de intensidade fenológica.

Delineamento amostral

Ao longo do estudo foram amostradas 31 plantas de uma área aproximada de 4 ha. As respectivas distâncias mínima e máxima entre as árvores coletadas foram de aproximadamente 5 m e 150 m. A amostragem foi aleatória, portanto, a maioria dos indivíduos foi coletado uma vez. Mensalmente foram coletados ramos de 3 árvores na mesma orientação (N) da copa. Foram coletados os ramos mais desenvolvidos, com pelo menos 3 módulos de crescimento bem definidos pela cicatriz da gema terminal e com maior alongamento internodal (Fig. 2).

Preservação e preparo das amostras dos ramos

Após a coleta, os ramos foram separados na região da cicatriz e identificados para serem fixados em CRAF III (ácido crômico, ácido acético glacial e formaldeído) (Berlyn e Miksche, 1976). Blocos com dimensões aproximadas de 0,5 x 0,5 x 0,3 cm, contendo xilema secundário, câmbio vascular e floema secundário foram removidos da porção basal de cada módulo de crescimento e desidratados em série alcoólica. Estes blocos passaram pelo processo de pré-infiltração, no qual foram embebidos por uma solução de resina metacrilato e álcool 99.9 % (1:1) por 7 dias. Para a infiltração foi utilizada historesina pura durante 30 dias e a inclusão foi realizada com historesina pura mais o pó endurecedor (Bennet *et al.*, 1976).

Análise da atividade cambial

Seções transversais e radiais com espessura de aproximadamente 5 µm contendo xilema secundário, câmbio vascular e floema secundário foram cortados em micrótomo rotativo (Leica RM2245, Alemanha). As seções foram coloridas com azul de toluidina em tampão fosfato pH 4.7 por 5 min (O'Brien *et al.*, 1964; O'Brien e McCully, 1981), com a finalidade de diferenciar parede celular lignificada de celulósica por meio da metacromasia. As observações foram feitas com microscópio de luz (Carl Zeiss, Axioshop 40, Alemanha) acoplado com câmera (Carl Zeiss, AxioCam MRc, Alemanha) e computador com o programa AxioVision 4.9.1.0 (Carl Zeiss, Alemanha).

Terminologia e definições

O termo zona cambial indica toda a camada de células iniciais fusiformes e as células-mãe do xilema e floema secundários (Marcati *et al.*, 2008). O câmbio vascular foi

considerado ativo em função das paredes recém formadas periclinais ou anticlinais em células iniciais cambiais ou células-mãe do xilema e floema secundários.

Medições

Para quantificar o número de paredes recém formadas foram analisadas 10 fileiras de células da zona cambial de cada amostra e contados o número de paredes celulares recém formadas (Fig.).

Análise de dados

Para descrever o padrão da atividade cambial utilizamos um modelo generalizado misto, no qual, o fator fixo foi composto pelas variáveis tempo e módulo de crescimento, e a variável aleatória foi representada pelas plantas.

A atividade do câmbio vascular foi descrita como (i) dormente ou ativa (variável binomial 0 ou 1) e (ii) pelo número de paredes recém formadas (variável de contagem). Portanto, no primeiro caso utilizamos a distribuição de erro Binomial, enquanto no segundo caso, utilizamos a distribuição de erro de Poisson.

Ambas variáveis foram relacionadas com o tempo (meses de amostragem). Contudo, como se trata de um modelo linear, dividimos o tempo (meses) em 3 partes, resultando em 3 análises por variável resposta nos casos (i) e (ii).

RESULTADOS

Atividade cambial

Com base no período entre fevereiro de 2012 e fevereiro de 2013, definimos que a atividade cambial foi sazonal, com início e término, respectivamente, nos meses de agosto e abril.

Houve variações no período de atividade cambial entre os módulos de crescimento, com início e término nos meses de agosto a abril nos módulos 1 e 3, e de julho a abril no módulo 2.

Modelo Generalizado Linear Misto com erro Binomial

Não foi possível definir a probabilidade de ocorrência da atividade cambial, ou seja, o resultado da análise não foi significativo em função do tempo (fevereiro a junho de 2012), nem houve variação entre os módulos de crescimento. (Fig. 5A).

Foi possível definir a probabilidade do câmbio vascular estar ativo, ou seja, o resultado da análise mostrou-se significativo em função do tempo (junho a outubro de 2012 em B e outubro de 2012 a fevereiro de 2013 em C) (Fig. 5B e C). Observamos que a atividade cambial teve início simultâneo nos três módulos de crescimento, marcado por um aumento abrupto entre os meses de julho e agosto (Fig. 5B). A transição para o período dormiente foi observada a partir do mês de dezembro, de forma menos acentuada que no início (Fig. 5C).

Modelo Generalizado Linear Misto com erro Poisson

Não foi possível definir padrões entre a atividade cambial e o número de paredes recém formadas no período entre fevereiro e junho de 2012, nem houve variação entre os módulos de crescimento. (Fig. 6A).

A análise de Poisson mostrou-se significativa em função do tempo (junho a outubro de 2012 em B e outubro de 2012 a fevereiro de 2013 em C) (Fig. 6B e C).

Neste modelo, observou-se variação significativa entre os módulos de crescimento 1 e 3, o início da atividade cambial foi simultâneo, porém, no decorrer do tempo, o número de paredes recém-formadas se manteve o dobro no módulo de crescimento 1 do que no 3 (Fig. 6B).

A transição para o período dormente foi observada a partir de dezembro e não houve variação significativa entre os módulos de crescimento (6C).

Variáveis ambientais

No período estudado observamos dois períodos chuvosos (fevereiro a junho de 2012 e outubro de 2012 a fevereiro de 2013) com um total de 2017.6 mm intercalado por um período seco (julho a setembro de 2012) com um total de 74.1 mm (Fig. 1).

A temperatura mínima absoluta do período avaliado foi de 6.0 °C em julho e máxima absoluta foi de 36.2 °C em fevereiro de 2012.

O comprimento do dia de menor valor foi de 10,7 h em junho e o de maior valor foi de 13,6 h em dezembro. A diferença entre o maior e o menor valor de comprimento do dia foi de 2,9 horas.

Fenologia

A brotação teve início em julho com pico na primeira avaliação de agosto, manteve-se alta até a segunda avaliação de agosto seguindo duma queda abrupta. Em setembro a fenofase praticamente não foi vista.

Folhas novas foram observadas na primeira avaliação de agosto e atingiram o pico na segunda avaliação do mês. Nos meses seguintes, o índice de atividade fenológica manteve-se em média dos 50%, enquanto o índice de intensidade fenológica manteve-se em média abaixo de 20%.

A copa manteve-se completa de folhas maduras até o mês de março. Observamos uma redução suave da presença de folhas maduras até junho e abrupta a partir de julho, culminando em 13,3 % do IAF e 5,9% do IIF. A partir de setembro estes valores começaram a crescer novamente e em novembro a recomposição foliar se completou.

Em fevereiro mais de 70% das plantas possuíam folhas senescentes aumentando gradativamente até junho (100%), no entanto, o IIF manteve-se em média abaixo de 30%, ou seja, poucas folhas senescentes por planta foram vistas. Em setembro a fenofase não foi observada.

A queda foliar teve início em fevereiro e atingiu o pico em julho. Em agosto começou a reduzir, e em setembro aumenta novamente devido à uma queimada na área de coleta. De outubro até janeiro a queda foliar foi nula.

Atividade cambial e clima

A atividade cambial teve início em julho, mês no qual a temperatura máxima teve um aumento de 3,7 °C e o comprimento do dia teve um aumento de 12 minutos em relação ao mês anterior. A soma da precipitação 30 dias antes da coleta de julho foi de 170,1 mm.

Agosto e setembro foram meses secos (abaixo de 60 mm) e o restante do período de atividade cambial sobrepôs-se ao período chuvoso, temperaturas elevadas e comprimento do dia entre 12 e 13,6 h.

O fim da atividade cambial foi observado em maio. Neste mês a temperatura estavam reduzindo em relação ao mês anterior (média 4,9 °C, máxima 5,9 °C e mínima 3,4 °C) e o comprimento do dia teve uma queda de 36 minutos.

Atividade cambial e fenologia

A atividade cambial teve início entre julho e agosto, ao mesmo tempo que se iniciava a brotação e o sucessivo desenvolvimento de folhas novas.

O período de atividade cambial que vai de setembro a abril ocorreu num momento de sobreposição ao período de presença de folhas maduras.

O período de dormência do câmbio vascular foi de maio a julho, momento no qual as plantas passavam pelas fenofases de senescência e queda foliar.

DISCUSSÃO

Atividade cambial sazonal

A sazonalidade da atividade cambial tem sido foco de pesquisas em várias espécies de regiões tropicais e subtropicais da Ásia (Venugopal e Krishnamurthy, 1987; Aref *et al.*, 2014) da América (Aljaro *et al.*, 1972; Yañez-Espinosa *et al.*, 2006; Morel *et al.*, 2015) e da África (Amobi, 1974; Trouet *et al.*, 2012).

Um fator importante para a definição da sazonalidade da atividade cambial pode ser a determinação da duração do período ativo, como mostrado por Venugopal e Krishnamurthy (1987). Neste trabalho, os pesquisadores estudaram os ramos de sete espécies e o período de atividade cambial variou de 4 meses em *Calophyllum illophylum*, 6 meses em *Albizzia lebbbeck*, 7 meses em *Terminalia crenulata*, e *Dalbergia sissoo*, 8 meses em *Morinda tinctoria* e *Tectona grandis* a 9 meses em *Mangifera indica*.

Nossos resultados mostraram uma duração da atividade cambial entre 8 e 9 meses, período de tempo similar ao observado em outras espécies tropicais. Segundo Marcarti (2015), a grande variação do período de atividade cambial parece depender não apenas do local onde a espécie cresce, mas das características inerentes à espécie e também da posição dos ramos na planta.

Atividade cambial e ambiente

A maioria dos trabalhos em regiões tropicais relacionam o período de atividade cambial à estação chuvosa (Aljaro *et al.*, 1972; Aref *et al.*, 2014), embora tenhamos observado em nosso resultado que a atividade do câmbio vascular tenha iniciado ainda na estação seca, a maior parte do período no qual os exemplares estavam em atividade ocorreu em sobreposição à estação chuvosa, inclusive a dormência cambial.

Ajmal e Iqbal (1987) estudaram a espécie *Streblus asper* no distrito de Aligarh, Índia, e observaram que a atividade cambial respondeu positivamente ao clima quente e seco.

Embora a atividade cambial tenha iniciado num segundo mês consecutivo com baixa precipitação pluvial, vale ressaltar, que algumas árvores e arbustos do cerrado não são limitadas pela falta de água durante as estações secas (Meinzer *et al.*, 1999), uma vez que possuem sistemas radiculares profundos que podem ser caracterizados por uma densa rede de raízes horizontais crescendo de 20 a 50 cm abaixo da superfície e raízes espessas que penetram o solo em profundidade (Sarmiento, 1984), como por exemplo, *Andira humilis*, que possui raízes que podem chegar a 18 m (Rawitscher, 1948). Contudo, não conhecemos a profundidade das raízes de *Kielmeyera grandiflora*, portanto, a relação entre atividade cambial e água não ficou clara neste estudo.

Observamos, em nossos dados que a temperatura máxima mostrou uma maior variação anual que as temperaturas média e mínima. Yañez-Espinosa *et al.* (2006) estudaram cinco espécies de florestas subtropicais no México e observaram a mesma relação da influência da temperatura máxima na atividade cambial.

Waisel e Fahn (1965), em estudo experimental em câmaras com temperatura controlada, observaram que temperaturas relativamente altas ativaram o câmbio vascular enquanto temperaturas mais baixas induziram a dormência. Vale ressaltar que neste estudo o comprimento do dia também foi relacionado aos eventos citados e mais recentemente tem sido relacionado à reativação cambial em espécies tropicais (Yañez-Espinosa, 2006; Trouet *et al.*, 2012). Marcati (2015) estudou a atividade cambial em 10 espécies do cerrado e comentou que tanto para o caule principal quanto para os ramos analisados, o limite para a atividade cambial foi de 12 h, pois abaixo desse número de horas o câmbio estava em dormência.

Atividade cambial e fenologia

Alguns autores mostram que o início da atividade cambial possui relação com a brotação (Venugopal e Krishnamurthy, 1987; Rajput e Rao, 2001, 2002). Considerando as espécies decíduas, como é o caso da *Kielmeyera grandiflora* (Bosio, 2015), podemos observar que a brotação pode ocorrer antes da atividade cambial como em *Albizzia lebbbeck* e *Tectona grandis* ou pode ocorrer simultaneamente como em *Dalbergia sissoo* e *Terminalia crenulata* (Venugopal e Krishnamurthy, 1987). Nossos resultados mostram que início da atividade cambial ocorreu no mesmo mês da brotação e do desenvolvimento de folhas novas. A influência do período de produção de folhas novas na atividade cambial é importante devido aos reguladores do crescimento diretamente ligados à atividade cambial que são produzidos neste momento (Yañez-Espinosa et al. 2006).

Em algumas espécies, o período de queda foliar é responsável pelo término da atividade cambial (Venugopal e Krishnamurthy, 1987; Marcati et al., 2006; Marcati et al., 2008). Morel *et al.* (2015) estudaram duas espécies do gênero *Parkia* em floresta tropical na Guiana Francesa e relacionaram os períodos de redução da atividade cambial à queda foliar. Da mesma forma, observamos uma redução gradativa da atividade cambial em oposição ao aumento de folhas senescentes e queda foliar.

Atividade cambial em módulos de crescimento

A dificuldade em definir a atividade cambial por meio da visualização de figuras mitóticas e fragmoplasto, tem levado muitos autores a utilizar o número de células indiferenciadas que estão entre os xilema e floema secundários desenvolvidos como parâmetro para definir o período ativo (Iqbal *et al.*, 2010; Dié *et al.*, 2012; Pumijummong e Buajan, 2013; Morel *et al.*, 2015). Contudo, células imaturas adjacentes a uma zona cambial dormente podem ficar em repouso no início da diferenciação e continuar seu

desenvolvimento junto à atividade cambial ou antes disso (Evert, 2006). Neste caso, a contagem de paredes recém formadas muito delgadas na zonal cambial pode ser um parâmetro importante para definir a atividade do câmbio vascular e ter uma visualização mais clara de como acontece a dispersão da atividade cambial nos ramos e caules.

Observamos em nossos resultados uma variação entre a atividade cambial no módulo de crescimento mais próximos do ápice caulinar do que nos mais distantes. O mesmo padrão foi encontrado por Marcati (2014) para espécies decíduas e sempreverdes do cerrado. Neste trabalho, a autora ressalta a possibilidade desta proximidade aos ápices caulinares jovens possuírem maiores fontes de auxina, e por meio do transporte polar que ocorre de forma basípeta, sendo este hormônio um importante regulador da atividade cambial, iniciar a atividade cambial nos ramos mais jovens e gradativamente nos mais velhos. Marcati (2014) observou o início da atividade cambial em ramos mais jovens em quatro espécies estudadas. No entanto, existem ressalvas a esta hipótese, como a tese de Deshpande (1967), no qual, a autora conclui que o início das divisões celulares não ocorre somente abaixo das gemas e nem na mesma intensidade.

Bosio (2015) estudou o caule principal de *Kielmeyera grandiflora* e o início da atividade cambial foi observado em outubro, enquanto nos ramos aqui estudados, tiveram início em agosto, uma diferença de quase três meses. Portanto, é possível que haja uma iniciação basípeta em certo nível da planta, considerando as diferenças entre ramos e caule principal. Contudo, o que observamos em nosso resultado é que a atividade cambial teve início simultâneo nos módulos de crescimento, porém a produção de paredes recém formadas foi sempre maior nas porções próximas aos tecidos jovens.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), à Faculdade de Ciências Agronômicas, UNESP e à Fundação de amparo à pesquisa do estado de São Paulo (FAPESP), processo 2009/17778-9 pelo auxílio financeiro necessário ao desenvolvimento de pesquisa.

LITERATURA CITADA

- Ajmal S, Iqbal M. 1987.** Annual rhythm of cambial activity in *Streblus asper*. *IAWA Bulletinns* **8**: 275-83.
- Aloni R. 2015.** Ecophysiological implications of vascular differentiation and plant evolution. *Trees* **29**: 1-16.
- Aloni R, Zimmermman MH. 1983.** The control of vessel size and density along the plant axis: a new hypothesis. *Differentiation* **24**: 203-208.
- Aljaro ME, Avila G, Hoffmann A, Kummerow J. 1972.** The Annual Rhythm of Cambial Activity in Two Woody Species of the Chilean "Matorral". *American Journal of Botany* **59**: 879-885.
- Bennett HS, Wyrick AD, Lee SW, McNeil JH. 1976.** Science and art in preparing tissues embedded in plastic for light microscopy, with special reference to glycol methacrylate, glass knives and simple stains. *Stain Technology* **51**: 71-97.
- Berlyn GP, Miksche JP. 1976.** *Botanical microtechnique and cytochemistry*. Ames: The Iowa State University Press.
- Borchert R. 1999.** Climatic periodicity, phenology and cambium activity in tropical dry forest trees. *Iawa Journal* **20**: 239-248.
- Coutinho LM. 2002.** O bioma do cerrado. In: Klein AL. ed. *Eugen Warming e o cerrado brasileiro*. São Paulo: UNESP, Imprensa Oficial do Estado, 77-92.
- Dié A, Kitin P, Kouamé FNG, Van den Bulcke J, Van Acker J, Beeckman H. 2012.** Fluctuations of cambial activity in relation to precipitation result in annual rings and intraannual growth zones of xylem and phloem in teak (*Tectona grandis*) in Ivory Coast. *Annals of botany* **110**: 861-873.

Evert RF. 2006. *Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: 35. Their structure, function, and development*, 3rd edn. New Jersey: John Wiley & Sons INC.

Fournier LA. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas em árboles. *Turrialba* **24**: 422-423.

Krepkowski J, Bräuning A, Gebrekirstos A, Strobl S. 2011. Cambial growth dynamics and climatic control of different tree life forms in tropical mountain forest in Ethiopia. *Trees* **25**: 59-70.

O'brien TP, Feder N, McCully ME. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma* **59**: 368-373.

O'Brien TP, McCully ME. 1981. *The study of plant structure: principles and selected methods*. Melbourne: Termarcarphi Pty LTD.

Rao KS, Rajput KS. 1999. Seasonal behaviour of vascular cambium in teak (*Tectona grandis*) growing in moist deciduous and dry deciduous forests. *IAWA Journal* **20**: 85-93.

Rivera G, Elliott S, Caldas LS, Nicolossi G, Coradin VT, Borchert R. 2002. Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. *Trees* **16**: 445-456.

Sorce C, Giovanelli A, Sebastiani I e Alfondillo, T. 2013. Hormonal signals involved in the regulation of cambial activity, xylogenesis and vessel partening in trees. *Plant Cell Reports*. **32**: 885-898.

Suzuki M, Yoda K, Suzuki H. 1996. Phenological comparison of the onset of vessel formation between ring-porous and diffuse-porous deciduous trees in a Japanese temperate forest. *Iawa Journal* **17**: 431-444.

Trouet V, Mukelabai M, Verheyden A, Beeckman H. 2012. Cambial growth season of brevi-deciduous *Brachystegia spiciformis* trees from south central Africa restricted to less than four months. *PloS One* **7**: e47364. doi: 10.1371/journal.pone.0047364.

Venugopal N, Krishnamurthy KV. 1987. Seasonal production of secondary xylem in the twigs of certain tropical trees. *IAWA Bulletin ns* **8**: 31-40.

Wang KH, Nobuchi T, Abdul Azim AA, Sahri MH. 2013. Seasonal variations in cambial anatomy of plantation-grown *Azadirachta excelsa*. *Journal of Tropical Forest Science* **25**: 111-117.

Yanez-Espinosa L, Terrazas T, Lopez-Mata L. 2006. Integrated analysis of tropical trees growth: a multivariate approach. *Annals of botany* **98**: 637-645.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 Relação do número de paredes recém formadas dos três módulos de crescimento dos ramos de cada exemplar de <i>Kielmeyera grandiflora</i> amostrado no período de fevereiro de 2012 a fevereiro de 2013	41
--	----

Tabela 2 Modelo Generalizado Linear Misto (GLMM) com erro Binomial e desvio padrão para a variável resposta presença/ausência da atividade cambial; com erro de Poisson e desvio padrão para a variável resposta de contagem de paredes recém formadas. Tempo e módulo de crescimento● representam o fator fixo, enquanto as plantas avaliadas representam a variável randômica. ● Distância entre os módulos de crescimento de 1 e 3 anos	42
--	----

Tabela 1

Ano	2012											2013	
Meses	fev	mar	abr	mai	jun	jul	ago	set	out	nov	dez	jan	fev
NÚMERO DE PAREDES RECÉM FORMADAS													
	k11	k14	k4	k6	k10	k3	k26	k2	k5	k24	k7	k5	k26
Módulo 1	1	0	0	0	0	0	3	2	7	1	0	0	0
Módulo 2	0	0	0	0	0	1	2	1	6	3	0	0	0
Módulo 3	0	0	1	0	0	0	0	3	4	3	0	1	0
	k23	k41	k17	k22	k12	k35	k32	k15	k8	k38	k20	k11	k9
Módulo 1	0	1	0	0	0	0	1	4	4	3	0	2	0
Módulo 2	0	2	0	0	0	0	0	1	4	3	1	1	0
Módulo 3	1	3	1	0	0	0	0	2	1	3	1	1	0
	k24	k26	k42	k43	k30	k36	k33	k39	k45	k41	k30	k12	k22
Módulo 1	1	0	0	0	0	0	3	7	3	3	3	0	2
Módulo 2	1	0	0	0	0	0	0	9	3	3	2	0	3
Módulo 3	1	0	0	0	0	0	2	5	2	1	2	1	2

Tabela 2

Análises	Descritores da atividade cambial	Distribuição probabilística	Meses analisados	Fatores fixos				Figuras
				Tempo		Módulo de crescimento●		
				β	$\pm$ sd	α	$\pm$ sd	
①	Presença/Ausência	Binomial	Fev - Jun/12	-1.46	$\pm 0.84^*$	+0.51	± 1.02	Fig. 5A
②	Presença/Ausência	Binomial	Jun - Out/12	+2.61	$\pm 0.96^{**}$	-1.88	± 1.25	Fig. 5B
③	Presença/Ausência	Binomial	Out - Fev/13	-1.54	$\pm 0.69^{**}$	+0.85	± 1.08	Fig. 5C
④	Número de paredes recém formadas	Poisson	Fev - Jun/12	-0.93	± 0.49	+0.69	± 0.71	Fig. 6A
⑤	Número de paredes recém formadas	Poisson	Jun - Out/12	+1.07	$\pm 0.21^{**}$	-0.59	$\pm 0.27^{**}$	Fig. 6B
⑥	Número de paredes recém formadas	Poisson	Out - Fev/13	-0.62	$\pm 0.14^{**}$	-0.37	± 0.27	Fig. 6C

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 Comprimento do dia (h), precipitação (mm) e temperatura °C (máxima, média e mínima) em Botucatu, SP, no período de estudo.....	45
Figura 2 Módulos de crescimento de 1, 2 e 3 anos em ramo de <i>Kielmeyera grandiflora</i> coletado	46
Figura 3 Câmbio vascular ativo em <i>Kielmeyera grandiflora</i> . (A-B). Módulo de crescimento de 1 ano com 2 paredes celulares recém formadas (ponta de seta) no exemplar K26 em agosto de 2012. Módulo de crescimento de 2 anos com 3 paredes recém formadas (ponta de seta) no exemplar K45 em outubro de 2012. (B). Câmbio vascular dormente. (C-D). Módulo de crescimento de 3 anos no exemplar K26 em agosto de 2012. (C). Módulo de crescimento de 1 ano no exemplar K9 em fevereiro de 2013. (D). F = floema secundário. X= xilema secundário. ZC = zona cambial. Barras = 20 µm	47
Figura 4 Representação percentual da fenologia por meio do índice de atividade (—•—) e do índice de intensidade (- -•- -). A. Brotação. B. Folhas novas. C. Folhas adultas. D. Senescência foliar. E. Queda foliar. Amostragem feita em savana tropical (cerrado) em indivíduos de <i>Kielmeyera grandiflora</i>	48
Figura 5 Probabilidade da atividade cambial em <i>Kielmeyera grandiflora</i> ocorrer no período de fevereiro de 2012 a fevereiro de 2013. Modelo Linear Generalizado Misto. Distribuição probabilística binomial.....	49

Figura 6 Número de paredes recém formadas em módulos de crescimento de *Kielmeyera grandiflora* no período de fevereiro de 2012 a fevereiro de 2013. Modelo Linear Generalizado Misto. Distribuição probabilística de Poisson..... 50

Figura 1

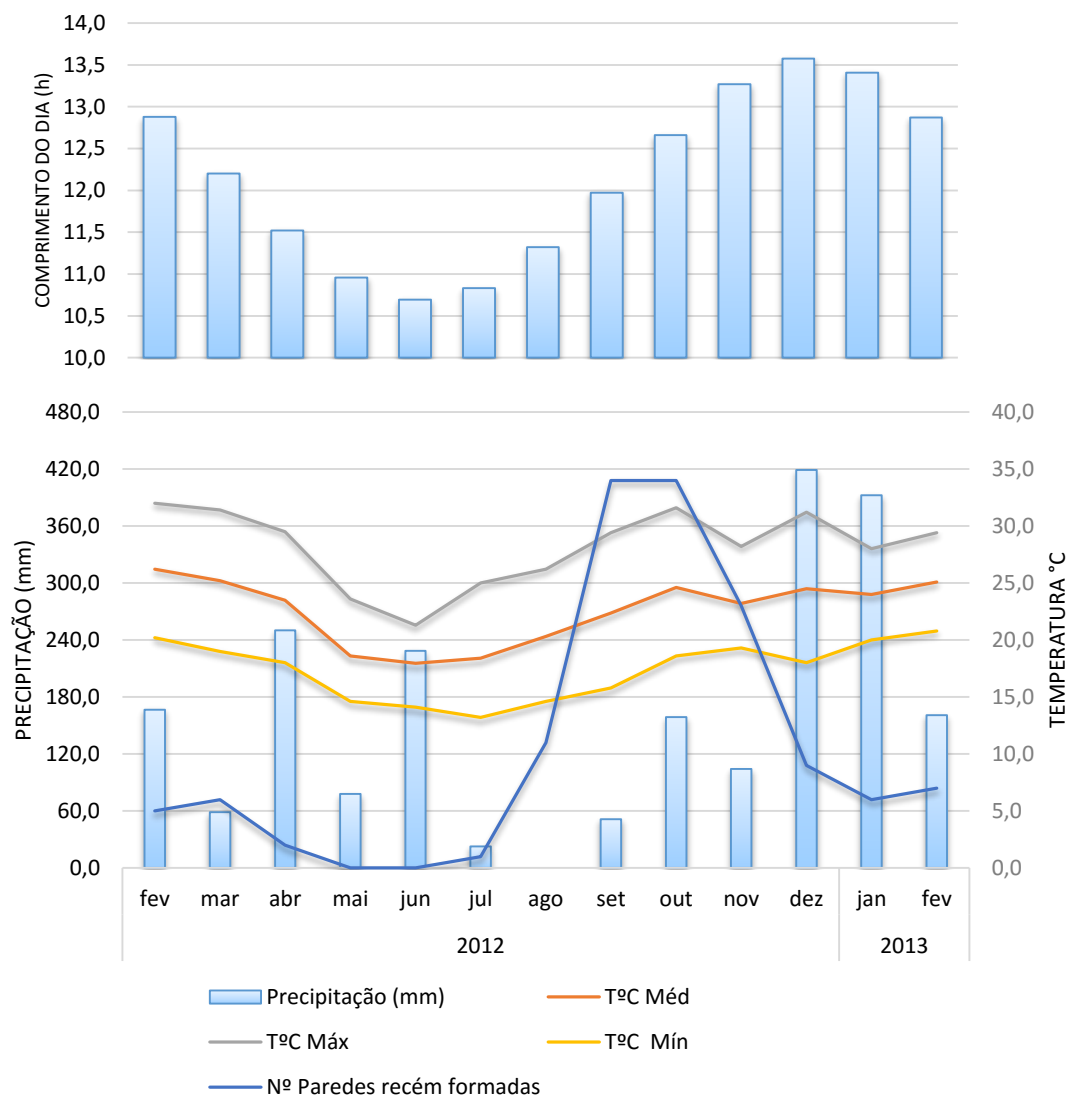


Figura 2



Figura 3

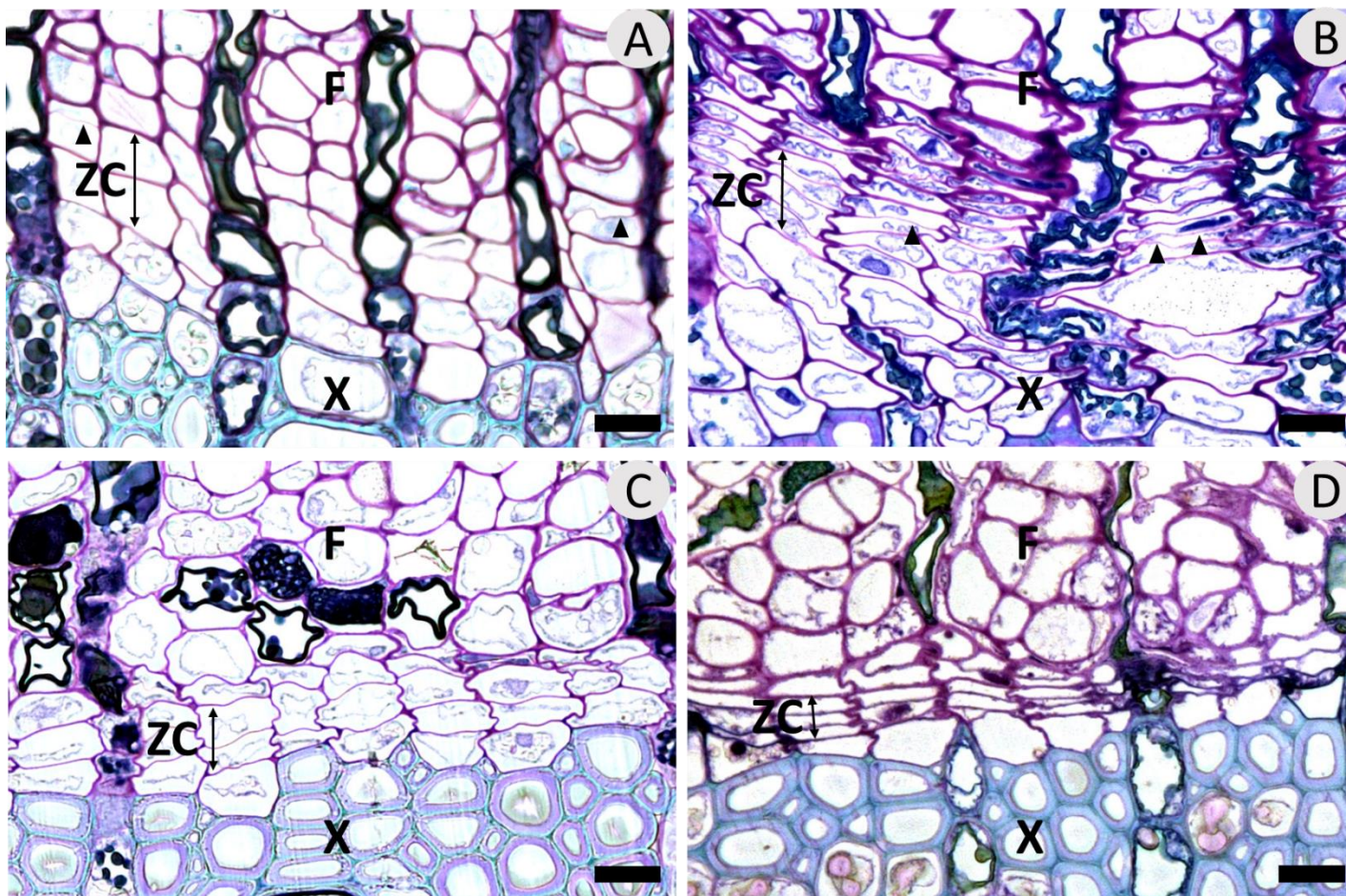


Figura 4

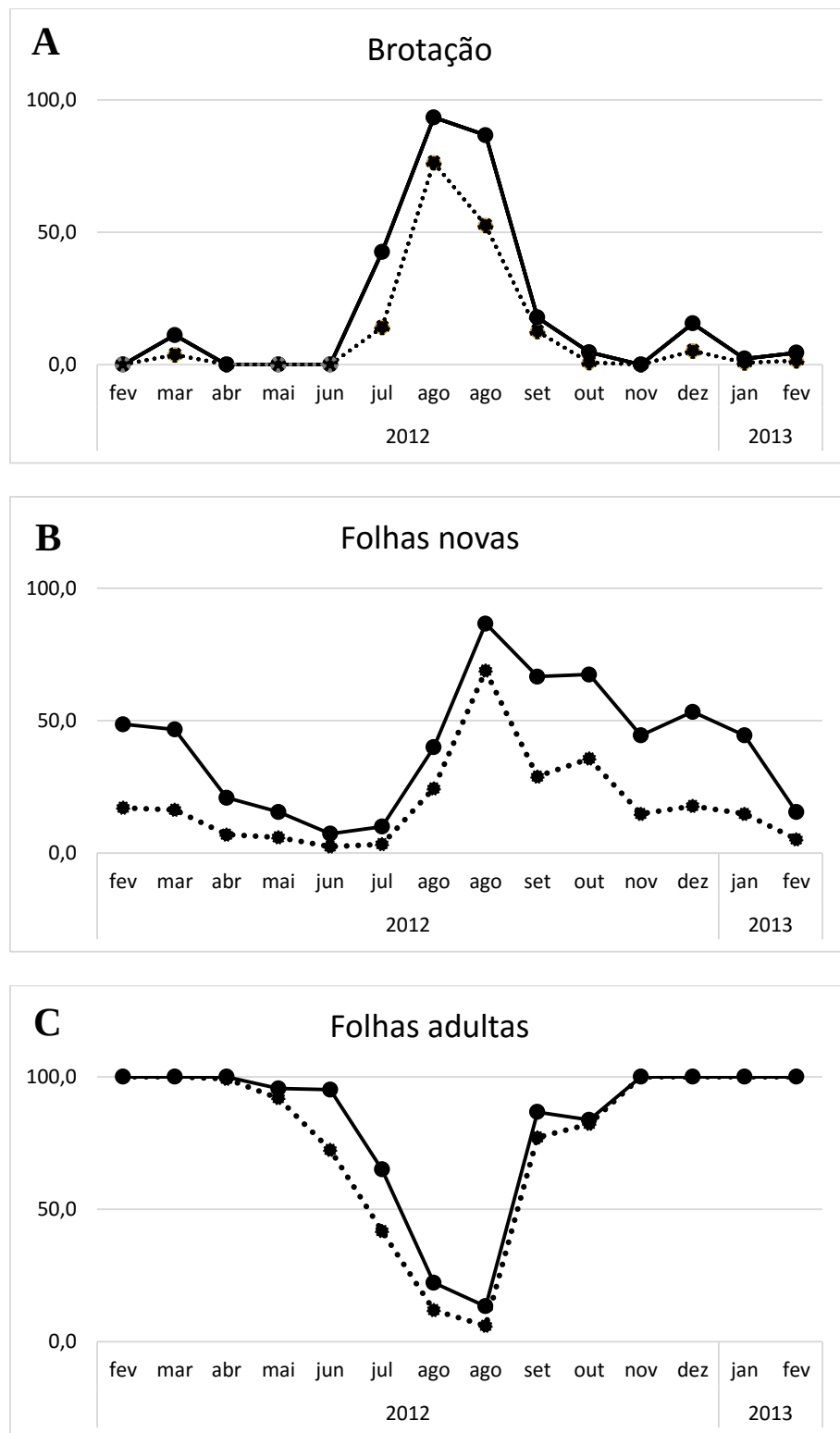


Figura 4 (continuação)

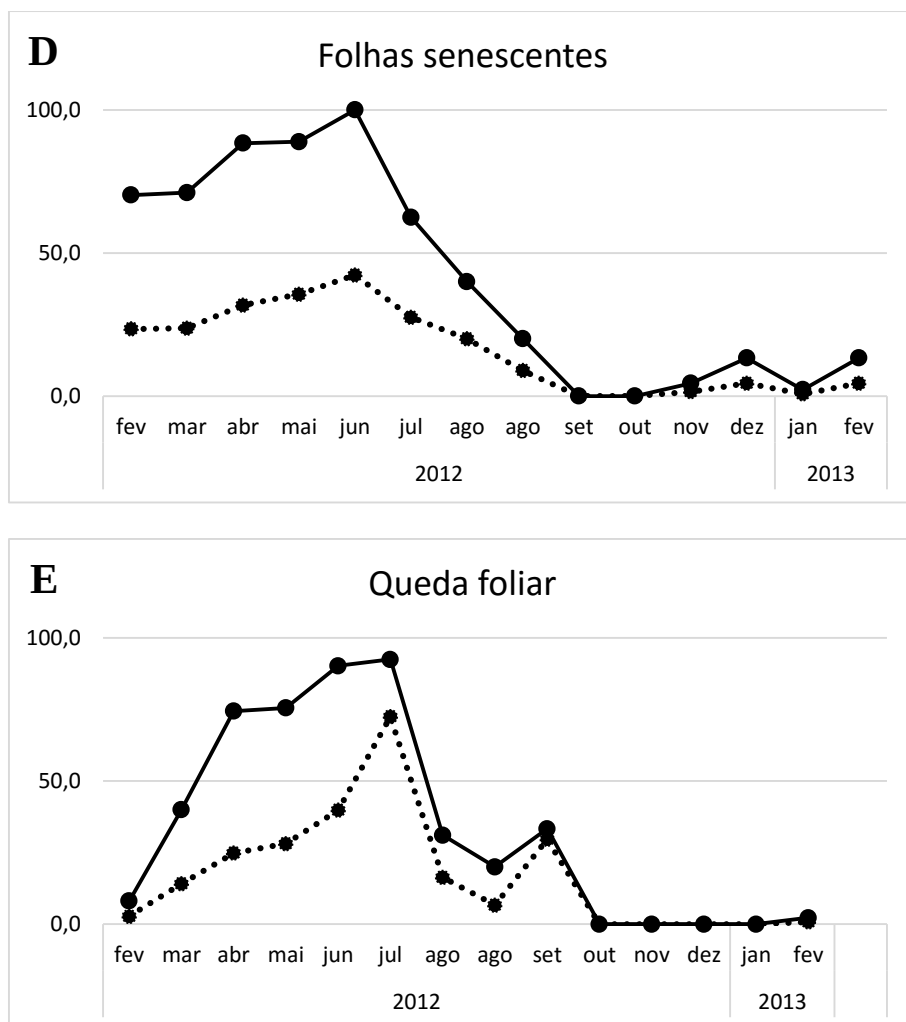


Figura 5

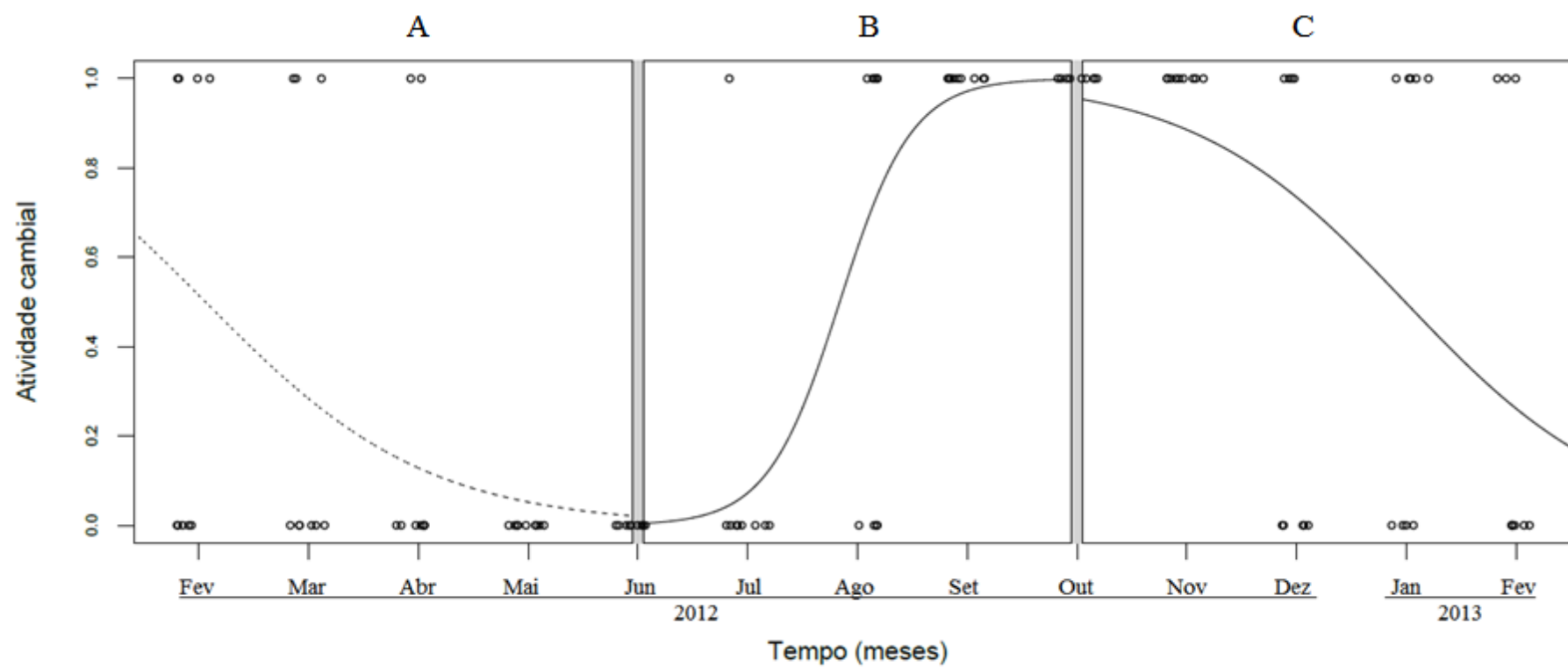
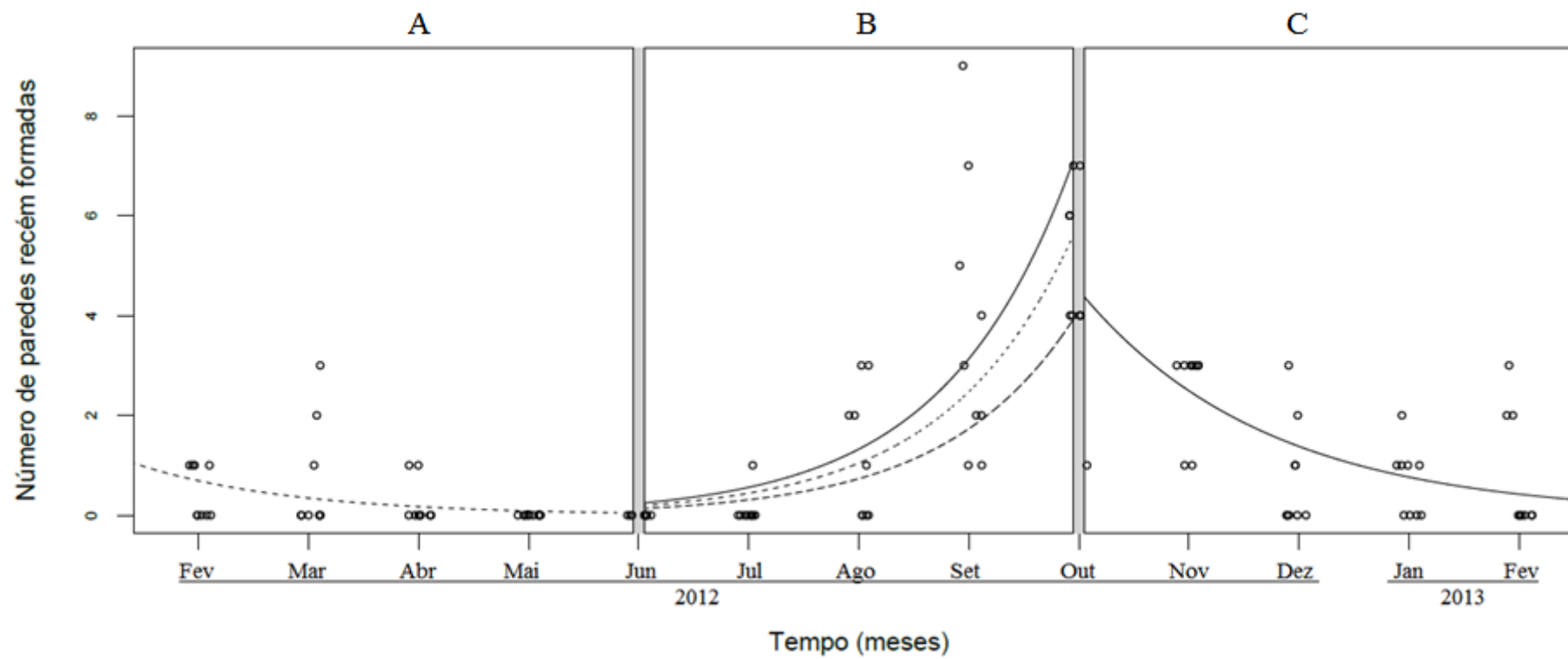


Figura 6



CONCLUSÕES

Os ramos de *K. grandiflora* apresentaram atividade cambial sazonal;

A atividade cambial possui possível relação com a temperatura e o comprimento do dia;

A relação da atividade cambial com a precipitação não é clara;

O início da atividade cambial ocorreu junto à brotação e o término da atividade cambial ocorreu com o aumento de folhas senescentes e queda foliar;

Existe variação significativa entre a atividade cambial no módulo 1 e no 3.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AJMAL, S., IQBAL, M. Annual rhythm of cambial activity in *Streblus asper*. **IAWA Bulletin**, v. 8, p. 275-283, 1987.
- ALJARO, M. E.; AVILA, G.; HOFFMANN, A.; KUMMEROW, J. Annual rhythm of cambial activity in two Woody species of the chilean “Matorral”. **American Journal of Botany**, v. 59, n. 9, p. 879-885, 1972.
- ALONI, R. Wood formation in deciduous hardwood trees. In: Raghavendra AS (ed) **Physiology of trees**. Wiley, New York, 1991, p. 175–197.
- ALONI, R. Foliar and axial aspects of vascular differentiation - hypotheses and evidence. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 20, p. 22-34, 2001.
- ALONI, R.; ALONI, E.; LANGHANS, M.; ULLRICH, C. L. Role of cytokinin and auxin in shaping root architecture: regulating vascular differentiation, lateral root initiation, root apical dominance and root gravitropism. **Annals of Botany**, n. 97, p. 883-893, 2006.
- ALONI, R. The induction of vascular tissue by auxin. In: DAVIES, P. J. (Ed.). **Plant Hormones: Biosynthesis, Signal Transduction**. Dordrecht, Boston: Kluwer Academic Publishers, p. 485-506, 2010.
- ALONI, R. Ecophysiological implications of vascular differentiation and plant evolution. **Trees**, v. 29, p. 1-16, 2015.
- 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 Environment Biology**, v. 35, p. 301-310, 2014.
- BATALHA, M. A. O cerrado não é um bioma. **Biota Neotropica**, v. 11, n. 1. P. 21-24, 2001.
- BENNET, H. S. Science and art in preparing tissues embedded in plastic for light microscopy, with special reference to glycol methacrylate, glass knives and simple stains. **Stain Technology**, v. 55, p. 71-97, 1976.
- BERLYN, G. P.; MIKSCH, J. P. **Botanical microtechnique and cytochemistry**. Ames: The Iowa State University Press, 1976.
- BORCHERT, R. Climatic periodicity, phenology and cambial activity in tropical dry forest trees. **IAWA Journal**, Leuven, v. 20, n. 3, p. 239-247, 1999.
- BOURLIÈRE, F., HADLEY, M. Present-day savannas: an overview. In: Ecosystems of the world – tropical savannas (D.W. Goodall, ed.). Elsevier, Amsterdam, p. 1 – 17. 1983.

- BOUTIN, B. 1985. Étude de la réactivation cambiale chez un arbre ayant un bois à zones poreuses (*Castanea sativa*) et deux autres au bois à pores diffus (*Betula verrucosa*, *Acer campestre*). **Can. J. Bot.** 63, 1335-1343.
- BUTTERFIELD, B. G. Terminology used for describing the cmbium. IAWA Bull. p. 13-14. 1975.
- CESAR, O.; PAGANO, S.N.; LEITÃO FILHO, H.F.; MONTEIRO, R.; SILVA, O.A.; MARINIS, G.; SHEPHERD, G.J. Estrutura fitossociológica do estrato arbóreo de uma área de vegetação de cerrado no município de Corumbataí (Estado de São Paulo). **Naturalia**, v. 13, p. 91-101, 1988.
- CORADIN, V. T. R. **Formação de anéis de crescimento e sazonalidade da atividade cambial de dez espécies lenhosas do cerrado**. Tese (Doutorado em Ecologia). Universidade de Brasília. 2000.
- COUTINHO, L.M. O bioma do cerrado. In: KLEIN, A.L. (Org.). **Eugen Warming e o cerrado brasileiro**. São Paulo: UNESP; Imprensa Oficial do Estado, 2002. p. 77-92.
- DAVE, Y.S., RAO, K. S. Seasonal activity of the vascular cambium in *Gmelina arborea* Roxb. **IAWA Bulletin**, v. 3, p. 59-65, 1982.
- DAYAN, J. VORONIN, N. GONG, F. SUN, T. P.; HEDDEN, P. FROMM, H.; ALONI, R. Leaf-induced gibberellin signaling is essential for internode elongation, cambial activity, and fiber differentiation in tobacco stems. **The plant cell**, v. 24, n. 1, p. 66–79, 2012.
- DIÉ, A.; KITIN, P. KOUAMÉ, F. NG.; BULCKE, J. V. VAN ACKERT, J.; BEECKMAN, H. Fluctuations of cambial activity in relation to precipitation result in annual rings and intraannual growth zones of xylem and phloem in teak (*Tectona grandis*) in Ivory Coast. **Annals of Botany**, v. 110, p. 861–873, 2012.
- DURIGAN, G.; BACIC, M.C.; FRANCO, G.A.D.C.; SIQUEIRA, M. F. Inventário florístico do cerrado na estação ecológica de Assis, SP. **Hoehnea**, v. 26, p. 149-172, 1999.
- EITEN, G. The Cerrado Vegetation of Brazil. **The Botanical Review**, v. 38, n. 2, p. 201-341, 1972.
- EVERT, R. F. **Anatomia das plantas de Esau**: meristemas, células e tecidos do corpo da planta: sua estrutura, função e desenvolvimento / trad. Da 3ª ed. Americana – São Paulo: Blucher. 2013. 648p.
- FALEIRO, F. G.; GAMA, L. C.; FARIAS NETO, A. L.; SOUSA, E. S. O simpósio nacional sobre o cerrado e o simpósio internacional sobre savanas tropicais. In: FALEIRO, F. G.; FARIAS NETO, A. L. (Org.). **Savanas**: desafios e estratégias para o equilíbrio entre sociedade, agronegócio e recursos naturais. Planaltina-DF: Embrapa Cerrados, 2008. p. 33-46.

- FOURNIER, L. A. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas em árvores. **Turrialba**, v. 24, n. 4, p. 422-423, outubro-dezembro de 1974.
- HARTIG, T. Ueber die Entwicklung des Jahrringes Hulpflanzen. **Bot. Ztg.** v. 11. p. 553-560, 569-579. 1853.
- IQBAL, M.; GHOUSE, A.K.M. Anatomy of the vascular cambium of *Acacia nilotica* (L.) Del. var. *telia* Troup (Mimosaceae) in relation to age and season. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 94, p. 385–397, 1987.
- KLINK, C. A., MOREIRA, A., SOLBRIG, O. T. **Ecological impacts of agricultural development in Brazilian Cerrados**. In: YOUNG, M. D.; SOLBRIG, O. T. (eds.). *The world's savannas: economic driving forces, ecological constraints, and policy options for sustainable land use*. Paris: NESCO, 1993, p.259-282.
- KREPKOWSKI, J.; BRÄUNING, A., GEBREKIRSTOS, A.; STROBL, S. Cambial growth dynamics and climatic control of different tree life forms in tropical mountain forest in Ethiopia. **Trees**, v. 25, p. 59–70, 2011.
- LACHAUD, S. e J.-L. BONNEMAIN. 1981. Xylogénese chez les Dicotylédones arborescentes. I. Modalités de la remise en activité du cambium et de la xylogénese chez les Hêtres et les Chênes âgés. **Can. J. Bot.** 59, 1222-1230.
- LACHAUD, S.; CATESSON, M.; BONNEMAIN, J. L. Structure and functions of the vascular cambium. **Comptes rendus de l'Académie des sciences**. Série III, **Sciences de la vie**, Paris, v. 322, p. 633-50, 1999.
- LARSON, P. R. **The vascular cambium: development and structure**. New York: Springer-Verlag, 1994, 400p.
- MACHADO, R. B.; RAMOS NETO, M. B.; PEREIRA, P. G. P.; CALDAS, E. F.; GONÇALVES, D. A.; SANTOS, N. S.; TABOR E M. STEININGER. **Estimativas de perda da área do Cerrado brasileiro**. Relatório técnico não publicado. Conservação Internacional, Brasília, DF, 2004, p. 23.
- MARCATI, C. R.; ANGYALOSSY, V.; EVERT, R. F. Seasonal variation in wood formation of *Cedrela fissilis* (Meliaceae). **IAWA Journal**, v. 27, n. 2, p. 199-211, 2006a.
- MARCATI, C. R.; OLIVEIRA, J. S.; MACHADO, S. R. Growth rings in Cerrado woody species: occurrence and anatomical markers. **Biota Neotropica**, v. 6, n. 3, 2006b
- 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**, v. 22, p. 3-12, 2008.

- MARCATI, C. R. **Atividade cambial em espécies de cerrado**. 2014. 132 f. Tese (Livre Docente), Universidade Estadual Paulista, 2014.
- MARIAUX A. Esfuerzos anteriores en la medida de la edad y el crecimiento anual en los árboles tropicales. In: Bormann FH, Berlyn G, eds. *Edad y tasa de crecimiento de los árboles tropicales: nuevos enfoques para la investigación*. Trans. de la Parra CA, Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, México: Compañía Editorial Continental, p. 20–30. 1981.
- MOREL, H.; MANGENET, T.; BEAUCHÊNE, J. et al. Seasonal variations in phonological traits leaf shedding and cambial activity in *Parkia nitida* Miq. and *Parkia velutina* Benoist (Fabaceae) in tropical rainforest. *Trees*. v. 29. p. 973-984. 2015.
- MYERS, N., MITTERMEIER, R.A., MITTERMEIER, C.G., FONSECA, G.A.B. & KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403 n. 6772: p. 853-858. 2000.
- O'BRIEN, T. P., N. FEDER & M. E. MCCULLY. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. **Protoplasma**, v. 59, p. 368-373, 1964.
- O'BRIEN, T. P.; MCCULLY, M. E. The study of plant structure; principles and selected methods. Termarcarphy PTY Ltd., Melbourne, Australia, 1981.
- OLIVEIRA, J. M.; SANTAROSA, E.; PILLAR, V. D.; ROIG, F. A. Seasonal cambium activity in the subtropical rain forest tree *Araucaria angustifolia*. **Trees**, v. 23, p. 107-115, 2010.
- PUMIJUMNONG, N.; WANYAPHET, T. Seasonal cambial activity and tree-ring formation of *Pinus merkusii* and *Pinus kesiya* in Northern Thailand in dependence on climate. **Forest Ecology and Management**, v. 226, p. 279–289, 2006.
- RAATZ, W. Die Stabbildungen um secundarem Holzkörper der Bäume und die Initialentheorie. **Jarhb Wiss Bot**. v. 23. p. 567-636. 1892.
- RAJPUT, K. S.; RAO, K. S. Cambial activity and development of wood in *Acacia nilótica* (L.) Del. growing in different forests of Gujarat State. **Flora**, v. 195, p. 165-171, 2000.
- 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, 2001.
- 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**, v. 20, p. 85-93, 1999.

- RAO, K.S., RAJPUT, K.S. 2000. Cambial activity and development of wood in *Acacia nilotica* (L.) Del. growing in different forest of Gujarat State. *Flora* 165-171.
- RAO, K. S.; RAJPUT, K. S. 2001. Relationship between seasonal cambial activity, development of xylem and phenology in *Azadirachta indica* growing in different forests of Gujarat State. *Annals of Forest Science* 58: 691-698.
- RATTER, J.A., BRIDGEWATER, S., RIBEIRO, F. **Biodiversity patterns of the woody vegetation of the Brazilian Cerrado.** In Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography and conservation (R.T. Pennington, G.P. Lewis & J.A. Ratter, eds.). Taylor & Francis, London, 2006, p.31-65.
- RIVERA, G.; ELLIOTT, S.; CALDAS, L.S.; NICOLOSSI, G.; CORADIN, V. T. R.; BORCHERT, R. Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. **Trees**, v. 16 p. 445–456, 2002.
- ROSSI, S.; DESLAURIERS, A.; ANFODILLO, T. Assessment of cambial activity and xylogenesis by microsampling trees species: an example at the alpine timberline. **IAWA Journal**, v. 27, n. 4, p., 383–394, 2006.
- SADDI, N. Novas espécies de *Kielmeyera* Martius (Guttiferae) do sudeste brasileiro. **Rodriguésia**, v. 36, p. 59-64, 1984.
- SANIO, K. 1873. Anatomie der gemeinen Kiefer (*Pinus silvestris* L.). II. 2. Entwicklungsgeschichte der Holzzellen. **Jahrb. Wiss Bot.** v. 9. p. 50-126.
- SANO, S. M.; ALMEIDA, S. P.; RIBEIRO, J. F. **Cerrado: ecologia e flora.** Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica, 2008. 2 v. 1279 p.
- SCHMID, R. The elusive cambium – another terminological contribution. *IAWA Bull.* p. 51-59.
- SENNERBY-FORSSE, L. 1986. Seasonal variation in the ultrastructure of the cambium in young stems of willow (*Salix viminalis*) in relation to phenology. **Physiol. Plant.** 67, 529-537.
- SORCE, C.; GIOVANELLI, A.; SEBASTIANI, L. e ALFONDILLO, T. Hormonal signals involved in the regulation of cambial activity, xylogenesis and vessel partening in trees. *Plant Cell Reports.* v. 32. p. 885-898. 2013.
- SUZUKI, M.; K. YODA e H. SUZUKI. 1996. Phenological comparison of the onset of vessel formation between ring-porous and diffuse-porous deciduous trees in a Japanese temperate forest. **IAWA J.** v. 17. p. 431–444. 1996.
- TOMLINSON, P. B.; LONGMAN, K. A. **Crecimiento fenológico de árboles tropicales en relación a la actividad del cámbium.** In: Bormann FH, Berlyn G, eds. *Edad y tasa de*

crecimiento de los árboles tropicales: nuevos enfoques para la investigación. Trans. de la Parra CA, Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, México: Compañía Editorial Continental, 1981, p. 31–55.

VOLLAND-VOIGT. F.; BRÄUNING, A.; GANZHI, O.; et al. Radial stem variations of *Tabebuia chrysantha* (Bignoniaceae) in different tropical forest ecosystems of southern Ecuador. **Trees**. v. 25. p. 39–48. 2011.

WASEL, Y.; FAHN, A. The effect of environment on wood formation and cambial activity in *Robinia pseudoacacia* L. **New Phytologist**, v. 64, p. 436-442, 1965.

WANG, K. H.; NOBUCHI, T.; ABDUL AZIM, A. A.; SAHRI, M. H. Seasonal variations in cambial anatomy of plantation-grown *Azadirachta excels.* **Journal of Tropical Forest Science**, v. 25, n. 1, p. 111-117, 2013.

WILSON, K. J.; C. L. NESSLER e P. G. MAHLBERG. Pectinase in *Asclepias* latex and its possible role in laticifer growth and development. **Am. J. Bot.** v. 63. p. 1140-1144. 1976.

WORBES M. How to measure growth dynamics in tropical trees: a review. **IAWA Journal**. v. 16. p. 337-351. 1995.

VENUGOPAL, N., KRISHNAMURTHY, K.V. Seasonal production of secondary xylem in the twigs of certain tropical trees. **IAWA Bulletin**, v. 8, p. 31-40, 1987.

VENUGOPAL, N.; LIANGKUWANG, M.G. 2007. Cambial activity and annual rhythm of xylem production of elephant apple tree (*Dillenia indica* L.) in relation to phenology and climatic factor. **Trees**, v. 21, p. 101-110, 2007.

YANEZ-ESPIOSA, L.; TERRAZAS, T.; LÓPEZ-MATA, L. Integrated analysis of tropical trees growth: a multivariate approach. **Annals of Botany**, v. 98, p. 637-645, 2006.