



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ**  
**CENTRO DE CIÊNCIAS**  
**DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS**

**ANDRIELI LIMA DA SILVA**

**COMO A ATIVIDADE CAMBIAL EM PLANTAS ARBÓREAS DO DOMÍNIO  
SEMIÁRIDO RESPONDE AOS FATORES ABIÓTICOS?**

**FORTALEZA**

**2023**

ANDRIELI LIMA DA SILVA

COMO A ATIVIDADE CAMBIAL EM PLANTAS ARBÓREAS DO DOMÍNIO  
SEMIÁRIDO RESPONDE AOS FATORES ABIÓTICOS?

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia Vegetal.

Orientador: Profa. Dra. Arlete Aparecida Soares.

Coorientador: Dra. Ellen Cristina Dantas de Carvalho.

FORTALEZA

2023

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação  
Universidade Federal do Ceará  
Sistema de Bibliotecas  
Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

---

- S578c Silva, Andrieli Lima da.  
Como a atividade cambial em plantas arbóreas do domínio semiárido responde aos fatores abióticos? /  
Andrieli Lima da Silva. – 2023.  
34 f.
- Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação  
em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2023.  
Orientação: Profa. Dra. Arlete Aparecida Soares.  
Coorientação: Profa. Dra. Ellen Cristina Dantas de Carvalho.
1. Atividade cambial. 2. Caatinga. 3. Crescimento secundário. 4. Floresta estacional sempre verde. 5.  
Sazonalidade. I. Título.

CDD 577

---

ANDRIELI LIMA DA SILVA

COMO A ATIVIDADE CAMBIAL EM PLANTAS ARBÓREAS DO DOMÍNIO  
SEMIÁRIDO RESPONDE AOS FATORES ABIÓTICOS?

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia Vegetal.

Aprovada em: 31/08/2021.

BANCA EXAMINADORA

---

Prof. Dra. Arlete Aparecida Soares (Orientadora)  
Universidade Federal do Ceará (UFC)

---

Prof. Dr. Peter Stoltenborg Groenendyk  
Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP)

---

Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa  
Universidade Federal do Ceará (UFC)

## AGRADECIMENTOS

À CAPES, pelo apoio financeiro com a manutenção da bolsa de auxílio.

Ao CNPQ, pelo apoio financeiro dos projetos do Laboratório de Anatomia Vegetal na Universidade Federal do Ceará.

À Universidade Federal do Ceará, pela infraestrutura que viabilizou esse trabalho.

Ao Laboratório de Anatomia Vegetal da Universidade Federal do Ceará e seus coordenadores Professora Dra. Arlete Aparecida Soares e Professor Dr. João Luiz Pinheiro Bastos.

À Fazenda Experimental Vale do Curu na Universidade Federal do Ceará, pela infraestrutura e apoio logístico que viabilizaram a realização das coletas.

Ao ICMbio e a gestão do Parque Nacional de Ubajara pelo apoio logístico, disponibilidade e cordialidade durante as coletas no Parque.

Aos meus professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, agradeço a formação nas disciplinas cursadas.

Aos professores integrantes da minha banca de defesa Prof. Dr. Peter Stoltenborg Groenendyk e Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa

À Professora Arlete Aparecida Soares pela orientação e apoio para a execução do projeto e escrita da dissertação e pela amizade construída ao longo desses anos de convívio.

Ao professor Dr. Lorenzo Roberto Sgobaro Zanette pela disponibilidade em contribuir com os testes estatísticos.

Aos amigos e colegas de trabalho que me ajudaram no difícil trabalho de campo e de confecção do laminário, Cauê, Gino, Juliane, Palomam e Robson de Jesus Mentos, S.

Ao Daniel que me acompanhou e ajudou em todos os campos de Ubajara.

À minha turma e os amigos que fiz no Programa de Pós-graduação, em especial Luanderson e Luana.

Por fim agradeço a minha família, minha mãe (Andrea) e meu irmão (Bruno), e meus amigos pelo suporte emocional e atenção nos momentos em que achei que não conseguiria e pensei em desistir.

## RESUMO

O crescimento de plantas lenhosas é dividido em primário ou axial (altura) e secundário (aumento do diâmetro). O crescimento secundário ocorre por meio da atividade do câmbio. As divisões celulares do câmbio estão relacionadas a fenofases vegetativas e reprodutivas e aos fatores ambientais (por exemplo, precipitação, temperatura e fotoperíodo). Em ambientes tropicais sazonalmente secos, pulsos de água intercalados com seca influenciam a fenologia da planta e a atividade cambial. Entender como a atividade cambial é regulada pela fenologia e pelo ambiente é importante para delimitar a resposta ecológica do crescimento das plantas nos diferentes ambientes. Em ambientes tropicais sazonalmente secos, espera-se que o crescimento secundário das plantas sejam sincronizados com o período de duração da folha. No entanto, essa relação ainda não está bem definida e pode variar entre as espécies e as condições ambientais. Além disso, as informações sobre a atividade cambial são mais escassas para plantas de ambientes tropicais sazonalmente secos, como o semiárido brasileiro. Para discutir os últimos avanços em relação ao crescimento secundário em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas, realizamos uma revisão de literatura (Capítulo 1). Constatamos que a disponibilidade de água atua no incremento da atividade do câmbio e o déficit hídrico, em geral, leva à dormência, mas informações sobre a ação de outros fatores ambientais sobre este meristema são escassas. Para entender como o crescimento secundário responde à sazonalidade ambiental, acompanhamos a atividade cambial de espécies do gênero *Cordia* L. (Cordiaceae) por 12 meses em ambientes sazonalmente secos com variações na disponibilidade de água (Capítulo 2). A partir de medidas da altura da zona cambial, estimamos o efeito das variáveis ambientais sobre a atividade por meio de um modelo linear generalizado misto (GLMM). Nossos resultados sugerem que o fotoperíodo é um gatilho na ativação das divisões das células cambiais em condições de disponibilidade hídrica e temperaturas mais amenas. Nosso estudo ressaltou um cenário mais complexo para o crescimento das plantas em ambiente tropical sazonal seco.

**Palavras-chave:** atividade cambial; Caatinga; crescimento secundário; Floresta estacional sempre verde; sazonalidade.

## ABSTRACT

The growth of woody plants is divided into primary or axial (height) and secondary (increase in diameter). Secondary growth occurs through the activity of the cambium. The cell divisions of the cambium are related to vegetative and reproductive phenophases and to environmental factors (e.g. rainfall, temperature and photoperiod). In seasonally dry tropical environments, pulses of water interspersed with drought influence plant phenology and cambial activity. Understanding how cambial activity is regulated by phenology and environment is important for delineating the ecological response of plant growth in different environments. In seasonally dry tropical environments, secondary plant growth is expected to be synchronized with leaf life. However, this relationship is not yet well defined and may vary between species and environmental conditions. Moreover, information on cambial activity is scarcer for plants from seasonally dry tropical environments, such as the Brazilian semiarid. To discuss the latest advances regarding secondary growth in Seasonally Dry Tropical Forests, we conducted a literature review (Chapter 1). We found that water availability acts to increase cambium activity and water deficit, in general, leads to dormancy, but information on the action of other environmental factors on this meristem is scarce. To understand how secondary growth responds to environmental seasonality, we followed the cambial activity of species of the genus *Cordia* L. (Cordiaceae) for 12 months in seasonally dry environments with variations in water availability (Chapter 2). From measurements of cambial zone height, we estimated the effect of environmental variables on activity using a generalized linear mixed model (GLMM). Our results suggest that photoperiod is a trigger in activating cambial cell divisions under conditions of water availability and warmer temperatures. Our study has highlighted a more complex scenario for plant growth in a seasonally dry tropical environment.

**Keywords:** Caatinga; cambial activity; seasonality; secondary growth; evergreen seasonal forest.

## **LISTA DE TABELAS**

Tabela 1 - Publicações brasileiras envolvendo atividade cambial .....	25
---	----

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	<b>9</b>
<b>2</b>	<b>CAPÍTULO 1 - FATORES AMBIENTAIS QUE INFLUENCIAM O CRESCIMENTO SECUNDÁRIO DE PLANTAS EM FLORESTAS TROPICAIS SAZONALMENTE SECAS</b> .....	<b>13</b>
<b>2.1</b>	<b>Resumo</b> .....	<b>13</b>
<b>2.2</b>	<b>Introdução</b> .....	<b>13</b>
<b>2.3</b>	<b>Material e Métodos</b> .....	<b>14</b>
<b>2.4</b>	<b>Resultados e Discussão</b> .....	<b>15</b>
<i>2.4.1</i>	<i>Metodologia utilizadas nos estudos de crescimento secundário</i> .....	<i>15</i>
<i>2.4.2</i>	<i>Crescimento secundário em florestas tropicais sazonalmente secas</i> .....	<i>16</i>
<i>2.4.3</i>	<i>Fatores endógenos que influem sobre o crescimento secundário</i> .....	<i>19</i>
<i>2.4.4</i>	<i>Estudo da atividade cambial no Brasil</i> .....	<i>21</i>
<b>2.5</b>	<b>Considerações finais</b> .....	<b>22</b>
<b>3</b>	<b>CAPÍTULO 2 -THE DYNAMICS OF CAMBIAL ACTIVITY RELATED TO PHOTOPERIOD, TEMPERATURE, AND PRECIPITATION IN TWO <i>Cordia</i> L. SPECIES OF THE BRAZILIAN SEMIARID</b> .....	<b>24</b>
<b>4</b>	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	<b>25</b>
	<b>REFERENCIAS</b> .....	<b>26</b>

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

O crescimento de plantas lenhosas é regulado por fatores endógenos como fenologia (ELO *et al.*, 2009; MARCATI *et al.*, 2016; ZHANG *et al.*, 2018), precursores hormonais (ELO *et al.*, 2009; FISCHER *et al.*, 2019; LITTLE; SAVIDGE, 1987; MELZER *et al.*, 2008; NILSSON *et al.*, 2008; SHALIT-KANEH *et al.*, 2019), bem como modulado por fatores abióticos como a temperatura (FONTI *et al.*, 2010; LARA; MARCATI, 2016), o fotoperíodo (BOSIO; ROSSI; MARCATI, 2016; YÁÑEZ-ESPINOSA; TERRAZAS; LÓPEZ-MATA, 2006) e a disponibilidade hídrica (MONTAGNOLI *et al.*, 2019; RAJPUT; RAO, 2001; SETTE JR *et al.*, 2016). Considerando que a água representa a maior proporção do volume celular, essa constitui um fator primário e indispensável para o desenvolvimento e crescimento de plantas (TAIZ *et al.*, 2017). Assim, em ambientes tropicais sazonalmente secos, onde a disponibilidade hídrica ocorre em pulsos de chuva intercalados com interpulsos de seca, sofrendo flutuações ao longo do ano (CHESSON *et al.*, 2004; REN *et al.*, 2015) a água constitui o fator mais limitante para a atividade celular e o crescimento de plantas (BORCHERT, 1999; LARA; MARCATI, 2016; MARCATI; ANGYALOSSY, 2005; WORBES, 2014). Todavia, ainda não está claro como a variação na sazonalidade influencia o crescimento de plantas, em especial a atividade cambial e o crescimento secundário de ambientes tropicais sazonalmente secos.

O crescimento de plantas é decorrente da atividade dos meristemas (EVERT, 2006), situados em locais distintos na planta, no ápice de raiz e caule promovem o crescimento axial ou crescimento primário e na circunferência dos órgãos, o câmbio que coordena e promove o crescimento em espessura ou secundário (EVERT, 2006; FISCHER *et al.*, 2019). O câmbio é um meristema lateral formado por dois tipos celulares, as iniciais fusiformes, alongadas, e as iniciais radiais, isodiamétricas, que por divisão e diferenciação formam o floema e xilema secundário (FISCHER *et al.*, 2019; TOMESCU; GROOVER, 2019). A atividade desse meristema depende da disponibilidade de recursos (DESLAURIERS *et al.*, 2017) e responde à sazonalidade e mudanças ambientais (MOREL *et al.*, 2015). Por exemplo, em climas temperados as atividades metabólicas dependem de temperatura mais amenas, assim como do comprimento do dia para intensificar esses períodos de atividades (BORCHERT; RIVERA, 2001; ROSSI; DESLAURIERS; TOMMASO, 2006). Nas regiões tropicais, são diversos os fatores ambientais que afetam as flutuações no crescimento secundário, como variações na precipitação e temperatura (FONTI *et al.*, 2010; LARA; MARCATI, 2016; MONTAGNOLI *et al.*, 2019; WORBES, 2014), na disponibilidade de água

(PUMIJUMNONG; BUAJAN, 2013; RAJPUT; RAO, 2001; SETTE JR *et al.*, 2016), alagamentos (SCHÖNGART *et al.*, 2002, 2006) e seca sazonais (BORCHERT, 1999; MARCATI; ANGYALOSSY, 2005) o que leva a padrões de crescimento diferentes (MOREL *et al.*, 2015). Entretanto estes padrões ainda não estão completamente esclarecidos.

Em ambientes onde ocorre sazonalidade hídrica, as plantas sincronizam a fenologia e atividade cambial ao período de precipitação sazonal (BORCHERT, 1999). No entanto, as respostas de crescimento aos pulsos hídricos variam muito entre as plantas, e o desenvolvimento anual pode não ser sincrónico (MOREL *et al.*, 2015). Além disso, pouca atenção tem sido dada para a relação entre a fenologia e a atividade cambial, responsável pelo crescimento secundário, e as variáveis ambientais, especialmente a disponibilidade hídrica sazonal (CALLADO *et al.*, 2014; MARCATI; ANGYALOSSY; EVERT, 2006; MARCATI; MILANEZ; MACHADO, 2008).

Com relação à disponibilidade hídrica sazonal, estudos vêm demonstrando que as plantas apresentam pulsos de crescimento e dormência síncronos com pulsos de chuva (WORBES, 2014). Fonti *et al.*, (2010), ressaltaram a importância de entender como e quando os processos de crescimento são sensíveis ao ambiente, o que pode auxiliar na compreensão da resposta funcional e também avaliar a plasticidade e subsidiar previsões de respostas às mudanças climáticas.

Além disso, estudos vem mostrando que fatores endógenos como a fenologia, especialmente a foliar (LISI *et al.*, 2008; PENG *et al.*, 2019; ZHANG *et al.*, 2018), podem influenciar na reativação da atividade do câmbio (BEGUM *et al.*, 2018; LIMA; RODAL, 2010). Em estudos realizados com espécies semidecíduas de ambiente tropical úmido Marcati Angyalossy e Evert (2006) Marcati, Milanez e Machado (2008), mostraram que em *Cedrela fissilis* (Meliaceae) e *Schizolobium parahyba* (Fabaceae) mostraram respectivamente, que a dormência e a redução da atividade cambial acontecem quando a planta perde as folhas durante a estação seca. Por outro lado, Lima, Pace e Angyalossy (2010) demonstraram que em espécies de Lianas (Bignoniaceae), ocorrentes em floresta semidecídua, a atividade cambial inicia no final da estação chuvosa e início ainda na estação seca. Bosio, Rossi; Marcati (2016), apresentam para uma espécie lenhosa de ambiente tropical sazonalmente seco (Cerrado), que a ativação do câmbio aconteceu dois meses após o brotamento foliar. Também, Rajput e Rao (2001), não encontraram sincronia entre o crescimento do câmbio e fenologia em floresta tropical úmida. Esses autores mostraram que a atividade cambial diminui mesmo com o brotamento nas áreas úmidas, enquanto na floresta seca o crescimento cessa com a perda foliar. Em duas espécies congêneres, decídua e semidecídua, da Amazônia; Morel *et al.*

(2015) mostraram que o período de dormência está intimamente ligado a queda foliar (outono), indicando que não somente a disponibilidade de recurso, mas também fatores endógenos, como a fenologia se relacionam com a atividade do câmbio. Em seus estudos com plantas de cerrado Marcati et al. (2016a) verificaram que a atividade cambial dos ramos se inicia no período seco e se relaciona com o brotamento de folhas atrelado a fatores ambientais como a duração do dia. Desse modo, a ativação dos meristemas pode variar entre espécies, disponibilidade de recursos e fenologia e a literatura ressalta que não está claro o que desencadeia o crescimento secundário em espécies lenhosas de ambientes tropicais.

Em regiões semiáridas os estudos realizados com *Proustia cuneifolia* e *Acácia caven*, duas espécies arbustivas da região Central do Chile, Aljaro et al. (1972), reportaram que espécies que crescem no mesmo ambiente xérico podem mostrar padrões distintos da atividade cambial. De forma que foi observado coincidência na atividade cambial entre espécies diferentes de esclerófilas sempre verdes da região Central do Chile e da Califórnia, em resposta a condições ambientais semelhantes (AVILA *et al.*, 1975). Villalba (1985) estudando *Prosopis flexuosa* (Fabaceae) revelou que a atividade cambial se relaciona com a fenologia vegetativa e reprodutiva, precipitação e temperatura.

No semiárido brasileiro, onde ocorre predominantemente a Caatinga, há forte severidade hídrica e a maioria das plantas é decídua (SILVA *et al.*, 2017). A vegetação da Caatinga é exposta a baixa disponibilidade de água, intensa radiação solar, altas temperaturas e taxas evaporativas ao longo do ano e produzem respostas ecofisiológicas, como a caducifolia (ARAÚJO; CASTRO; ALBUQUERQUE, 2007). Por outro lado, no domínio semiárido ocorre um tipo de Floresta Estacional Sempre verde que também é exposta à sazonalidade porém a severidade ambiental é amena quando comparada àquela observada na Caatinga (MANTOVANI *et al.*, 2017). Nesses enclaves serranos mais úmidos a precipitação é maior e as temperaturas são mais amenas. Neste trabalho, buscamos entender, como os fatores abióticos influenciam na atividade cambial de duas espécies congêneres em duas formações vegetacionais distintas do domínio semiárido. *Cordia oncocalyx* ocorre na Caatinga e *C. bicolor* que cresce em uma Floresta Estacional Sempre Verde. Assim organizamos a dissertação nos seguintes capítulos:

**Capítulo 1** - Fatores ambientais que influenciam o crescimento secundário de plantas em florestas tropicais sazonalmente secas. Esse capítulo objetivou fazer uma revisão na literatura sobre os fatores exógenos e endógenos que influenciam o crescimento secundário de plantas de Floresta Tropical Sazonalmente Secas.

**Capítulo 2** - Efeito do fotoperíodo, temperatura e precipitação na dinâmica da atividade

cambial de plantas arbóreas do domínio semiárido brasileiro. Esse trabalho busca entender como o ritmo da atividade cambial é regulado pela sazonalidade de duas áreas no domínio semiárido.

## **2 CAPÍTULO 1 - FATORES AMBIENTAIS QUE INFLUENCIAM O CRESCIMENTO SECUNDÁRIO DE PLANTAS EM FLORESTAS TROPICAIS SAZONALMENTE SECAS**

### **2.1 Resumo**

Em ambientes sazonais, como o semiárido Brasileiro, a precipitação direciona as respostas fenológicas em árvores. Embora a sincronicidade entre períodos de precipitação e seca conduza a maioria dos eventos fenológicos, outros fatores como disponibilidade de luz e temperatura também são importantes. No entanto, o conhecimento sobre como os fatores ambientais ou endógenos impactam o crescimento em espessura, em especial de florestas tropicais sazonalmente secas, são escassos. Esse estudo revisou sistematicamente na literatura os avanços do estudo de crescimento secundário nas Florestas Tropicais Sazonalmente Secas nos últimos 15 anos. Apresentamos discussões sobre as metodologias que vêm sendo utilizadas, como fatores ambientais e endógenos influem sobre o crescimento e com base na literatura, reportamos algumas lacunas no conhecimento. Para esses ambientes sabemos que a disponibilidade hídrica se relaciona com o crescimento em espessura, no entanto, a temperatura alta também vem sendo reportada como fator importante. Traços funcionais das árvores que vegetam nesses ecossistemas, como característica da madeira e fenologia foliar, também se relacionam com a atividade cambial. Nesse estudo consideramos importante a continuidade do conhecimento sobre o crescimento de plantas de ambientes sazonalmente secos. Pois, é importante entender a dinâmica da vegetação num cenário onde as alterações climáticas, como previsto pelo IPCC, podem afetar negativamente o crescimento e a sobrevivência das espécies.

### **2.2 Introdução**

A sazonalidade climática influencia na reprodução das plantas (MURPHY; LUGO, 1986) e na fenologia vegetativa, como crescimento secundário (WAGNER *et al.*, 2014, 2016). Entender a resposta das plantas às variações sazonais pode contribuir para o entendimento sobre o ritmo do crescimento e também para prever suas possíveis respostas às mudanças climáticas futuras (FONTI *et al.*, 2010). O crescimento secundário das plantas arbóreas, em geral, é resultante da atividade do câmbio vascular (FISCHER *et al.*, 2019). No caule, esse meristema tem sua origem da reativação do procâmbio entre os feixes vasculares do eixo primário e da diferenciação de células do parênquima interfascicular (AICHINGER *et al.*, 2012; FISCHER *et al.*, 2019). A produção de novas células depende dos recursos disponíveis no ambiente, como temperatura, luz, água e nutrientes no solo (SAVIDGE, 2001).

Essa resposta é plástica e a atividade cambial pode ser reduzida pela seca hídrica ou congelamento no inverno (FISCHER *et al.*, 2019). Entretanto, para plantas de ambientes tropicais sazonalmente secos ainda pouco se sabe sobre como os fatores ambientais afetam a atividade cambial (ALJARO *et al.*, 1972; AVILA *et al.*, 1975; RAO; DAVE, 1983; TROUET *et al.*, 2012).

Tanto para florestas tropicais sazonalmente secas como para florestas úmidas, a precipitação e a radiação solar terrestre são os principais fatores climáticos que explicam a sazonalidade de crescimento de plantas (WAGNER *et al.*, 2014). No entanto, em uma floresta tropical sempre verde, espécies arbóreas apresentaram maior correlação do crescimento e precipitação no período chuvoso, enquanto no período de seca a atividade cambial se relacionou com a temperatura (PUMIJUMNONG; BUAJAN, 2013). Dessa forma, diferentes fatores ambientais podem estar envolvidos na sinalização da atividade do câmbio em regiões tropicais.

Na região Amazônica, por exemplo, a sazonalidade é marcada por alagamentos anuais, causado por períodos de maior vazante de rios Amazônicos, expressa na formação de anéis de crescimento (WORBES, 2014). A sazonalidade na formação de madeira, indica existência de fatores indutivos e inibitórios da atividade cambial em plantas de florestas tropicais (CALLADO *et al.*, 2014). No entanto, não se chegou a um consenso sobre os fatores indutivos e existem poucos estudos sobre os fatores inibitórios do crescimento (WANG, 2020), e menos ainda sobre as plantas que ocorrem em ambientes tropicais sazonalmente secos. Para melhor entender o crescimento de plantas que vegetam nesses ambientes, fizemos uma revisão integrativa dos fatores que influenciam o crescimento secundário em florestas tropicais sazonalmente secas ao redor do mundo.

### **2.3 Material e Métodos**

Foram levantados dados presentes nos artigos da plataforma de busca Web of Science. O método de seleção dos artigos para compor o banco de dados desse estudo foi usando as palavras-chave: atividade cambial (cambium activity) ou atividade cambial (cambial activity) e floresta tropical sazonalmente secas (seasonally dry tropical forests). O código usado para a busca foram os seguintes operadores booleanos: TS= ("cambium activity" OR "cambial activity" AND tropical forests). O segundo critério foi selecionar os artigos publicados entre 1959 e 2021, onde no total foram encontrados 150 artigos e 13 artigos de revisão. Ainda submetido a uma segunda triagem obtivemos 80 artigos. Foram selecionados os artigos nas regiões tropicais com foco nas sinalizações ambientais, hormonais e fenológicas da atividade

cambial foram exclusas publicações em regiões temperadas e voltadas a expressão gênica. Após está triagem restaram 80 artigos

Os textos foram lidos em seguida foi construída uma planilha com informações dos fatores exógenos e endógenos que foram apontados como preditores da atividade do câmbio, assim como a metodologia de coleta de dados e os principais resultados.

## **2.4 Resultados e Discussão**

Nos últimos 15 anos revisados, encontramos que os estudos sobre crescimento de plantas de florestas sazonalmente secas avançaram devido à importância desses ecossistemas para o estoque de carbono (WAGNER *et al.*, 2014, 2016). De forma que explorar as respostas das plantas ocorrentes nesses ambientes sazonalmente secos fornece dados importantes do crescimento secundário.

### *2.4.1 Metodologia utilizadas nos estudos de crescimento secundário*

As Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (STDF) constituem um ambiente com diferentes limitações de recursos para os organismos vivos e as condições estressoras variam em ciclos anuais (BULLOCK; MOONEY; MEDINA, 1995), de o modo que as espécies arbóreas que ocorrem nessas regiões tropicais apresentam características de resistência a fatores estressores como a seca e altas temperaturas (MURPHY; LUGO, 1986). Contudo, a forma como os pulsos hídricos anuais interferem no crescimento de espécies arbóreas ainda são pouco exploradas para plantas das STDFs.

Os estudos nesses ecossistemas têm sido realizados majoritariamente em árvores. O número de amostras varia de acordo com o método de coleta e o tipo de pesquisa. Estudos usando dendrômetros variam de 5 a 15 indivíduos e coletas anatômicas variam entre 1 e 6 indivíduos amostrados. Enquanto, coletas de discos de xilema chegam a mais 200 indivíduos.

Ao pensar no desenho amostral de estudos de crescimento secundário é importante atentar para questões metodológicas como ao número de indivíduos amostrados, de forma que os dados sejam representativos e padronizados. Em uma revisão Arêdes-Dos-Reis *et al.* (2019) apontaram a importância de coletar em torno de 12 indivíduos para pesquisas que envolvam a atividade cambial (ARÊDES-DOS-REIS *et al.*, 2019)(ARÊDES-DOS-REIS *et al.*, 2019).

Ao estudar o crescimento de árvores usando dendrômetros e análises anatômicas através de microcores, Mendivelso *et al* (2016) encontraram aumento da espessura do caule

mas não registrou atividade de crescimento em nível celular. Em um estudo realizado em uma floresta tropical úmida, Yanez-Espinosa, Terrazas e López-Mata. (2010) demonstraram que apenas uma das 3 espécies amostradas apresentaram atividade do felogênio síncrona com a cambial. No entanto, em floresta tropical úmida, Stahl *et al.* (2010), a quantidade de água na casca esteve relacionada com o crescimento em diâmetro. Em outro estudo, Spann *et al.* (2016), concluíram que mesmo ao retirar parte da casca antes de instalar os dendrômetros, encontraram incremento durante a estação chuvosa e encolhimento quando se inicia a estação seca. Por tanto, essa variação no crescimento pode estar relacionada à quantidade de água nos tecidos, isso pode mascarar a real taxa de crescimento quando usamos dendrômetros.

Dessa forma, informações relativas à xilogênese não são confiáveis quando apoiadas apenas em técnicas de medição diâmetro do caule, pois, as plantas apresentam dois meristemas laterais e suas atividades podem ser simultâneas. Além disso, a casca pode atuar como tecido de reserva de água influenciando os dados de incremento do caule (MENDIVELSO *et al.*, 2016). A literatura também reporta relação entre o floema condutor e atividade do câmbio. Marcati, Milanez e Machado (2008) observaram maior quantidade de floema condutor quando as árvores apresentaram folhagem completa, na estação chuvosa. O floema condutor mais estreito foi concomitantemente ao início da atividade cambial, em dezembro, mês mais quente e chuvoso (LARA; MARCATI, 2016).

Aqui, apresentamos algumas lacunas referentes aos fatores ambientais que atuam na atividade dos meristemas laterais e ressaltamos a importância da água, e da casca sob a atividade cambial (MENDIVELSO *et al.*, 2016). Nesses estudos a padronização das metodologias de coleta e ajuste no desenho amostral foram importantes. Além disso, as metodologias mais precisas para descrever o crescimento intra-anual, são as análises da xilogênese.

#### 2.4.2 Crescimento secundário em florestas tropicais sazonalmente secas

Em resposta a sazonalidade, as plantas podem apresentar crescimento sazonal marcado por características anatômicas da madeira. No final do período de crescimento *Brachystegia spiciformis* (Fabaceae) apresentou formação de uma faixa de células de parênquima terminal e formação de anéis de crescimento (TROUET *et al.*, 2012). Outras espécies, *Prosopis juliflora* (Fabaceae) e *Shinopsis brasilienses* (Anacardiaceae), apresentaram formação do parênquima marginal e espessamento de parede das fibras do xilema (NOGUEIRA JR *et al.*, 2019, 2018). Enquanto, em outra espécie, *Bursera graveolens* (Burseraceae), o limite do crescimento é caracterizado por grandes células do xilema inicial e

menores do xilema tardio (RODRÍGUEZ *et al.*, 2005). Embora as características da anatomia da madeira em resposta a sazonalidade ambiental podem estar associadas à filogenia das espécies (WORBES; BLANCHART; FICHTLER, 2013), algumas plantas apresentam resposta rápida a pequenas variações na precipitação e podem levar a formação de falsos anéis de crescimento (PAGOTTO *et al.*, 2015). Por outro lado, em plantas decíduas quando expostas a seca prolongada espera-se a formação de anéis de crescimento (BRIENEN *et al.*, 2009).

De acordo com a literatura, o principal fator ambiental que tem sido relacionado com o crescimento em plantas STDF é a disponibilidade hídrica (ALJARO *et al.*, 1972; CAMARERO; MENDIVELSO; SÁNCHEZ-SALGUERO, 2020; GARCÍA-CERVIGÓN *et al.*, 2020; MENDIVELSO *et al.*, 2014; NOGUEIRA JR *et al.*, 2019, 2018; PAGOTTO *et al.*, 2015; PEREIRA *et al.*, 2018; RAO; DAVE, 1983; SCHÖNGART *et al.*, 2006; TROUET *et al.*, 2012). Em estudos de dendrocronologia em plantas da Caatinga o crescimento foi relacionado a eventos de precipitação e também com o aumento da temperatura superficial do oceano (ARAGÃO; GROENENDIJK; LISI, 2019; PAGOTTO *et al.*, 2015; SCHÖNGART *et al.*, 2006). Eventos como El niño Oscilação Sul (ENOS) têm efeitos sobre a formação de nuvens, o que leva ao aumento do crescimento das espécies arbóreas (RODRÍGUEZ *et al.*, 2005).

Em regiões tropicais sazonalmente secas a água é um recurso limitante que direciona o ciclo de atividade primária e alocação de nutrientes (MAASS; BURGOS, 2011), ciclos fenológicos e de crescimento das plantas (BORCHERT, 1999). A água também está relacionada com a atividade cambial durante o período de reativação do câmbio e as células iniciais fusiformes tornam-se túrgidas (RAO; DAVE, 1983).

Embora à sazonalidade da disponibilidade hídrica esteja intimamente ligada a duração da formação de anel de crescimento (ARAGÃO; GROENENDIJK; LISI, 2019; LÓPEZ; VILLALBA, 2016; MENDIVELSO *et al.*, 2014; NOGUEIRA JR *et al.*, 2019; VOLLAND-VOIGT *et al.*, 2011). A atividade cambial é intensificada pelo aumento na disponibilidade desse recurso (RAO; DAVE, 1983), de forma que os caules aumentam em diâmetro durante o período chuvoso e decrescem nos meses mais secos (GARCÍA-CERVIGÓN; CAMARERO; ESPINOSA, 2017). Porém, em um estudo que usou a técnica de microcores de madeiras, apenas 3 de 5 espécies de uma STDF do Equador apresentaram sincronia e coincidiram com o período chuvoso (GARCÍA-CERVIGÓN; CAMARERO; ESPINOSA, 2017). O que nos leva a questionar: Quais outros fatores se relacionam com a atividade cambial em plantas sob clima sazonalmente seco?

Apesar da grande documentação da relação entre o crescimento e a precipitação em ambientes sazonalmente secos, existem estudos que contradizem esses resultados. Por exemplo, a espécie *Cordia alliodora* (Ruiz e Pav.) Oken, e *Piptadenia constricta* Macbride durante o período de seca, quando irrigadas abundantemente não produziram falso anel de crescimento (HAYDEN; GREENE; QUESADA, 2010). Dessa forma é possível que exista outros fatores ambientais que estejam atuando na sinalização do crescimento secundário, além da disponibilidade hídrica.

Mesmo que em espécies de Mata Tropical úmida (CALLADO *et al.*, 2001), de Floresta Subtropical Sazonal semidecídua (MARCATI; ANGYALOSSY, 2005) ou de Floresta Tropical Seca (DÜNISCH; MONTÓIA; BAUCH, 2003) a maior atividade cambial aconteceu durante o período chuvoso. Outros fatores como a duração do dia e temperatura tem sido relacionados com a sazonalidade anual da atividade do câmbio (ANDREACCI; BOTOSSO; GALVÃO, 2017; MARCATI *et al.*, 2016; OLIVEIRA *et al.*, 2009; YÁÑEZ-ESPINOSA; TERRAZAS; LÓPEZ-MATA, 2010). Em um estudo experimental com espécies de Cerrado, Lara *et al.* (2017) propuseram que a duração do dia dá início a atividade cambial enquanto a disponibilidade de chuva intensifica as divisões. Outros autores relacionam a disponibilidade de água com a variação interanual (ARAGÃO; GROENENDIJK; LISI, 2019; MENDES *et al.*, 2020).

Em um estudo de dendrocronologia de 10 espécies arbóreas do Equador foi encontrada forte relação do incremento com a precipitação e fraca com temperatura (PUCHA-COFREP; PETERS; BRÄUNING, 2015). Mesmo as temperaturas extremas sendo um potencial estressor para o crescimento de plantas (ATKIN; TJOELKER, 2003) a reativação do câmbio correspondeu com altas temperaturas e pluviosidade (MENDIVELSO *et al.*, 2016). Por outro lado outros estudos associaram o crescimento à precipitação e não com a temperatura (CAMARERO; MENDIVELSO; SÁNCHEZ-SALGUERO, 2020; MENDIVELSO *et al.*, 2014).

Em algumas regiões onde ocorrem SDTF, a temperatura média chega a 30 °C em determinados períodos do ano (SILVA *et al.*, 2017). Modelos climáticos preveem aumento na temperatura nesse tipo florestal (MEIR; PENNINGTON, 2011). Além disso, atividade cambial, também sofre influência da poluição, podendo causar o encurtamento das células fusiformes e aumentando os raios parenquimáticos (VASCONCELLOS; CUNHA; CALLADO, 2017). Dessa forma, conhecer as respostas da atividade cambial aos fatores abióticos e entender como eles podem impactar nessa atividade pode ser importante para conseguirmos prever respostas dessas plantas frente às possíveis mudanças climáticas.

Diante do exposto, observamos algumas lacunas sobre como os fatores abióticos que modulam o crescimento secundário de plantas de regiões sazonalmente secas ainda persistem. Mesmo que as condições climáticas locais tenham importante influência nas taxas de crescimento, as espécies podem apresentar padrões específicos de crescimento radial (ENQUIST; LEFFLER, 2001). Possivelmente, esses pulsos de crescimento ainda estejam associados a traços como a característica da madeira, status hídrico e fenologia, pois são atributos relacionados à aptidão das espécies frente ao estresse ambiental.

#### 2.4.3 Fatores endógenos que influem sobre o crescimento secundário

Espécies que apresentam diferentes características funcionais como fenologia foliar, adaptações fisiológicas, morfológicas e anatômicas podem responder de forma distinta aos pulsos hídricos (ENQUIST; LEFFLER, 2001; MURPHY; LUGO, 1986). De forma que a resposta de cada espécie pode variar de acordo com cada evento climático, por exemplo, espécies com madeira porosa difusa têm a atividade cambial mais prolongada em relação a espécies que apresentam anel poroso (RAO; DAVE, 1983).

Quanto à densidade da madeira, indivíduos com a densidade de madeira mais alta tendem a crescer em locais mais secos (CHATURVEDI; RAGHUBANSHI; SINGH, 2011). Por outro lado, de acordo com Mendivelso et al. (2014) madeira mais densa e menos alburno armazenam pouca água. Esses atributos podem afetar a atividade cambial, visto que a expansão e divisão celular depende primariamente da água.

Outro atributo funcional tem se relacionado com a atividade cambial nas plantas da STDF é a fenologia foliar. Em um estudo realizado por (ALJARO *et al.*, 1972) em região semiárida não foi relacionada a atividade cambial com a fenologia, no entanto, a resposta apresenta diferenças entre grupos funcionais. A atividade cambial um arbusto decíduo (*Proustia cuneifolia*) se relacionou com a disponibilidade de água, enquanto, no arbusto perene (*Acacia caven*) diminuiu gradualmente na estação seca (ALJARO *et al.*, 1972).

Espécies perenes mostraram apenas uma curta interrupção na atividade cambial algumas semanas antes da troca de folhas no meio da estação seca (WORBES; BLANCHART; FICHTLER, 2013). Porém espécies decíduas que ocorrem em locais secos, a atividade cambial e a fenologia foram determinadas pela sazonalidade da chuva (BORCHERT, 1999; WORBES; BLANCHART; FICHTLER, 2013). Por outro lado, as espécies que armazenam água no caule, o câmbio se torna inativo lentamente formando madeira tardia, com células menores de paredes espessas (WORBES; BLANCHART; FICHTLER, 2013).

Os padrões de crescimento e fenologia são respostas aos fatores limitantes

encontrados no ambiente onde as espécies estão vegetando (BORCHERT, 1999). Ao comparar o crescimento de plantas de regiões Tropicais Sazonalmente Secas com diferentes disponibilidades hídricas na Índia, Rajput e Rao (2001) encontraram que a reativação do câmbio na região mais úmida aconteceu com o surgimento de novas folhas, enquanto na floresta seca começou um mês após a brotação vegetativa. De acordo Rie Trouet et al. (2012) o atraso da região mais seca pode estar ligada a uma estratégia adaptativa em relação à segurança hídrica da planta sob estresse hídrico.

O brotamento foliar no geral está relacionado com a alta precipitação e ao balanço hídrico (BORCHERT, 1999; MENDIVELSO *et al.*, 2016), no entanto depende das limitações de água no sistema (WAGNER *et al.*, 2016). De forma que em uma região mais úmida, as folhas completamente expandidas e a formação de xilema em espécies semidecíduas sobrepuseram o período mais úmido (MENDIVELSO *et al.*, 2016). Wagner et al. (2016) encontraram que o recurso hídrico em regiões úmidas não foi limitante para o crescimento e este foi afetado pela temperatura máxima que reflete a disponibilidade de energia solar disponível ou insolação diária (WAGNER *et al.*, 2016).

No entanto, as espécies brevifolhas que ocorrem em ambientes com disponibilidade hídrica trocam suas folhas durante o período seca sazonal e a atividade cambial pode ser contínua ao longo do ano (BORCHERT, 1999). Porém, em regiões mais secas a capacidade fotossintética é altamente dependente da disponibilidade hídrica (WAGNER *et al.*, 2016) e por isso, tanto a fenologia quanto a atividade cambial são altamente determinadas pela sazonalidade da chuva (BORCHERT, 1999). Plantas que crescem em ambiente seco podem possuir menor período de crescimento em relação às que vegetam em ambiente mais úmido (VOLLAND-VOIGT *et al.*, 2011). Como o aferido por Mendivelso *et al.* (2016), na região mais seca o período de crescimento começou no meio da estação chuvosa quando as folhas estavam completamente expandidas. Isto pode refletir um mecanismo que garanta a seguridade hídrica. Exemplo disso, é o que acontece com *Tabebuia chrysantha* (Bignoniaceae) que utiliza reservas de água do solo e perdem as folhas quando vegetam em ambiente mais seco (VOLLAND-VOIGT *et al.*, 2011). No entanto, já foi reportado que o estímulo para o início da atividade cambial pode ser hormonal pois acontece com o brotamento de folhas jovens e a intensificação com o aumento da chuva (RAO; DAVE, 1983). O status hídrico envolve a relação de equilíbrio entre a absorção de água pelas raízes e a perda pela transpiração estando relacionado à sazonalidade das árvores da STDF (BORCHERT, 1999). Dessa forma, a atividade cambial se relaciona com status hídrico da árvore, como um possível mecanismo de proteger o tecido contra ocorrência de chuvas

irregulares (TROUET et al., 2012) e espécies decíduas têm o potencial hídrico negativo na época seca (BORCHERT, 1999). No entanto, em um estudo recente de dendrocronologia em quatro espécies de diferentes fenologia foliar apresentaram resposta homogênea de crescimento à precipitação (ARAGÃO; GROENENDIJK; LISI, 2019). Esses resultados mostraram que ainda não está claro como as características intrínsecas das espécies arbóreas podem contribuir para diferentes respostas no crescimento secundário. Estudos comparativos mais detalhados entre as diferentes características funcionais (anatomia da madeira, status hídrico, fenologia foliar) e as variações no crescimento secundário ainda são necessários.

Em florestas tropicais úmidas, a resposta cambial ainda pode variar em função do estrato que a espécie ocupa na floresta (YÁÑEZ-ESPINOSA; TERRAZAS; LÓPEZ-MATA, 2006) e das respostas fenológicas (YÁÑEZ-ESPINOSA; TERRAZAS; LÓPEZ-MATA, 2010). Para espécies de dossel, durante a primavera e verão, o aumento do comprimento do dia, da temperatura máxima e temperatura média do dossel se relacionaram com a atividade cambial. Enquanto para espécies de sub-bosque, a atividade do câmbio iniciou com o aumento da intensidade de luz e posteriormente houve um incremento das divisões com o aumento da pluviosidade, umidade do solo, umidade relativa e temperatura no sub-bosque (YÁÑEZ-ESPINOSA; TERRAZAS; LÓPEZ-MATA, 2006). Além dos fatores microclimáticos os autores verificaram que o período de atividade do câmbio esteve associado com a emergência de novas folhas (YÁÑEZ-ESPINOSA; TERRAZAS; LÓPEZ-MATA, 2010). Dependendo do ambiente em que as plantas estejam inseridas, os fatores ambientais que afetam a resposta funcional podem variar.

#### *2.4.4 Estudo da atividade cambial no Brasil*

No Brasil, a maior parte dos estudos realizados concentram nas regiões de Mata Atlântica e Cerrado, até o momento nenhum trabalho utilizando anatomia cambial foi produzido na Caatinga. As metodologias mais utilizadas é o acompanhamento dos períodos de atividade e dormência do câmbio através da observação histológica do tecido cambial e, algumas vezes, podem ser aliadas a dendrocronologia. Além disso, dois trabalhos fizeram a análise usando a análise da impressão na madeira (Tabela 1).

Na revisão de Callado *et al.* (2014) foram apontados os principais desafios para o estudo da atividade cambial. Aqui os retomamos: saber quantos indivíduos devem ser amostrados, em quais pontos da circunferência, qual a periodicidade ideal, quanto tempo de desenho experimental deve durar, quais os aspectos ambientais e biológicos devem ser monitorados simultaneamente e como determinar efetivamente os períodos de atividade e dormência do

câmbio.

Tabela 1 – Publicações brasileiras envolvendo atividade cambial.

Métodos	Nº de trabalhos	Citações
Métodos de análise histológica do câmbio	10	CALLADO et al., 2001; LARA et al., 2017; MARCATI et al., 2016; PACE; LOHMANN; ANGYALOSSY, 2009 MARCATI; ANGYALOSSY, 2005; LARA; MARCATI, 2016; (ARÊDES-DOS-REIS et al., 2019; BOSIO; ROSSI; MARCATI, 2016; DE VASCONCELLOS; DA CUNHA; CALLADO, 2017; MARCATI; MILANEZ; MACHADO, 2008; BUDZINSKI et al., 2016
Métodos de análise histológica do câmbio + dendrocronologia	2	ANDREACCI; BOTOSSO; GALVÃO, 2017; LOPES; DE SOUZA; DE ALMEIDA, 2017.
Análise histológica das impressões da atividade na madeira	2	OLIVEIRA et al., 2009; LISI et al., 2008

Atualmente podemos indicar alguns estudos que discutem os desafios levantados por Callado et al. (2014). Em seu estudo Arêdes-dos-reis *et al.* (2019) sugere que sejam amostrados 12 indivíduos da espécie estudada, para que seja possível estabilizar os valores de atividade cambial. Também demonstraram que não existe variância significativa para a amostragem em torno à circunferência do caule. Em um estudo anterior, os autores recomendaram amostragens mensais ou semanais, pois a diferenciação celular ocorre em um curto espaço de tempo, assim como ressaltou a importância de estudos de longa duração (CALLADO *et al.*, 2013). Outro ponto importante ressaltado é a importância de diversificar as fitofisionomias estudadas assim como os métodos utilizados (CALLADO *et al.*, 2014).

## 2.5 Considerações finais

Nosso trabalho revisou pontos importantes que vêm sendo abordados na literatura sobre a atividade cambial. Embora as plantas ocorrentes nas florestas tropicais sazonalmente secas sejam resilientes ao déficit hídrico (MAASS; BURGOS, 2011), algumas questões ainda precisam ser melhor esclarecidas. Por exemplo: Como a precipitação e a temperatura atuam na regulação da atividade cambial? Quais outros fatores atuam sobre a atividade cambial de plantas de ambientes tropicais sazonalmente secos? Algumas respostas foram mostradas nos

trabalhos realizados no cerrado brasileiro, porém, as condições ambientais onde ocorre vegetação sob influência de climas sazonais são muito variáveis e estudos em regiões onde a severidade ambiental é marcada por longos períodos de seca, curtos pulsos hídricos, altas temperaturas, altas taxas de evapotranspiração e fotoperíodo com pouca variação ainda precisam avançar muito e permanece como lacuna do conhecimento, especialmente plantas da Caatinga. Considerando que as mudanças climáticas preveem aumento da temperatura e redução das precipitações (IPCC, 2021; MEIR; PENNINGTON, 2011) é esperado o agravamento do déficit hídrico nessas regiões onde a disponibilidade hídrica é limitante e a forte radiação e temperatura são fatores de estresse para as plantas.

Outra abordagem que demanda mais estudos é entender como se dá atividade cambial em plantas de diferentes grupos funcionais das espécies arbóreas de regiões semiáridas. Por exemplo, plantas de baixa densidade de madeira, em geral, possuem grande quantidade de água e carboidratos armazenados em seu caule, em contraste ao que ocorre em muitas espécies de alta densidade de madeira. No semiárido brasileiro, onde ocorre a Caatinga, algumas poucas espécies são sempre verdes e a maioria enquadram nos grupos caducifólias precoces e caducifólias tardias. No entanto, continua como uma lacuna importante estudos comparativos que nos leve a entender como a atividade cambial e o crescimento dessas espécies respondem à sazonalidade e aos fatores abióticos. Outra abordagem que precisa ser avaliada é como a atividade do felogênio e o próprio tecido da casca se correlaciona com a atividade cambial. Assim ressaltamos a necessidade de pesquisas que possam trazer a luz resposta para tais questões.

**3 CAPÍTULO 2 - THE DYNAMICS OF CAMBIAL ACTIVITY RELATED TO PHOTOPERIOD, TEMPERATURE, AND PRECIPITATION IN TWO *Cordia* L. SPECIES OF THE BRAZILIAN SEMIARID.**

Publicado na revista *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* no ano de 2023.

#### **4 CONSIDERAÇÕES FINAIS**

Nesse trabalho revisamos os principais pontos referentes a atividade cambial de espécies que ocorrem em ambientes sazonalmente secos. Nesse estudo encontramos que, além da disponibilidade hídrica, fatores como fotoperíodo e temperatura também regulam a atividade cambial. A literatura também vem reportando a influência de fatores endógenos na regulação da atividade cambial, como fenologia e densidade da madeira.

Verificamos também, em duas espécies de ambientes com diferentes disponibilidades hídricas distintas, que a disponibilidade hídrica dias longos e temperatura média influenciam a atividade cambial. Eventos de seca e de aumento da temperatura, por tanto, podem sessar as divisões cambiais, o que impacta o crescimento e a sobrevivência das árvores.

## REFERÊNCIAS

- AICHINGER, Ernst *et al.* Plant stem cell niches. **Annual Review of Plant Biology**, [s. l.], vol. 63, p. 615–636, 2012.
- ALJARO, Maria E. *et al.* The annual rhythm of cambial activity in two woody species of the Chilean “Matorral.” **Am. J. of Bot.**, [s. l.], vol. 59, no. 9, p. 879, 1972.
- ANDREACCI, Fernando; BOTOSSO, Paulo Cesar; GALVÃO, Franklin. Fenologia vegetativa e crescimento de *Cedrela fissilis* na Floresta Atlântica, Paraná, Brasil. **Floresta e ambiente**, [s. l.], vol. 24, 2017.
- ARAGÃO, José Roberto Vieira; GROENENDIJK, Peter; LISI, Claudio Sergio. Dendrochronological potential of four neotropical dry-forest tree species: Climate-growth correlations in northeast Brazil. **Dendrochronologia**, [s. l.], vol. 53, p. 5–16, 2019.
- ARAÚJO, José Carlos *et al.* Water scarcity under cenarios for global climate change and Regional development in semiarid Northeastern Brazil. **International Water Resources Association**, [s. l.], vol. 29, no. 2, p. 209–220, 2004.
- ARÊDES-DOS-REIS, Maxmira de Souza *et al.* Sample size and cardinal orientation in cambial activity analysis: A case study. **IAWA Journal**, [s. l.], vol. 40, no. 2, p. 183–190, 2019.
- ATKIN, Owen K.; TJOELKER, Mark G. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. **Trends in Plant Science**, [s. l.], vol. 8, no. 7, p. 343–351, 2003. Available at: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1360138503001365>.
- AVILA, Guacolda *et al.* The seasonal cambium activity of Chilean and Californian shrubs. **American Journal of Botany**, [s. l.], vol. 62, no. 5, p. 473, 1975.
- BEGUM, Shahanara *et al.* Climate change and the regulation of wood formation in trees by temperature. **Trees**, [s. l.], vol. 32, no. 1, p. 3–15, 2018. Available at: <http://link.springer.com/10.1007/s00468-017-1587-6>.
- BORCHERT, Rolf. Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. **IAWA Journal**, [s. l.], vol. 20, no. 3, p. 239–247, 1999.
- BORCHERT, Rolf *et al.* Phenology of temperate trees in tropical climates. **International**

**Journal of Biometeorology**, [s. l.], vol. 50, no. 1, p. 57–65, 2005.

BORCHERT, R.; RIVERA, G. Photoperiodic control of seasonal development and dormancy in tropical stem-succulent trees. **Tree Physiology**, [s. l.], vol. 21, no. 4, p. 213–221, 2001.

BOSIO, Fabio; ROSSI, Sergio; MARCATI, Carmen R. Periodicity and environmental drivers of apical and lateral growth in a Cerrado woody species. **Trees - Structure and Function**, [s. l.], vol. 30, no. 5, p. 1495–1505, 2016.

BRIENEN, Roel J.W. *et al.* The potential of tree rings for the study of forest succession in Southern Mexico. **Biotropica**, [s. l.], vol. 41, no. 2, p. 186–195, 2009.

BUDZINSKI, Ilara G F *et al.* Seasonal variation of carbon metabolism in the cambial zone of *Eucalyptus grandis*. **Frontiers in Plant Science**, [s. l.], vol. 1, p. 932, 2016. Available at: [www.frontiersin.org](http://www.frontiersin.org).

BULLOCK, Stephen H.; MOONEY, Harold A.; MEDINA, Ernesto. **Seasonally dry forest**. [s. l.]: Cambridge University Press, 1995.

CALLADO, Cátia Henriques *et al.* Cambial growth periodicity studies of south american woody species-a review. **IAWA Journal**, [s. l.], vol. 34, no. 3, p. 213–230, 2013.

CALLADO, Cátia *et al.* Periodicity of growth rings in some flood-prone trees of the Atlantic Rain Forest in Rio de Janeiro, Brazil. **Trees - Structure and Function**, [s. l.], vol. 15, no. 8, p. 492–497, 2001.

CALLADO, Cátia H. *et al.* Studies on cambial activity: Advances and challenges in the knowledge of growth dynamics of Brazilian woody species. **An. Acad. Bras. Ciênc.**, [s. l.], vol. 86, no. 1, p. 277–283, 2014.

CAMARERO, J. Julio; MENDIVELSO, Hooz A.; SÁNCHEZ-SALGUERO, R. How past and future climate and drought drive radial-growth variability of three tree species in a Bolivian Tropical Dry Forest. *In*: POMPA-GARCÍA, Marín; CAMARERO, Jesus Julio (eds.). **Latin American Dendroecology**. New York: Springer, Cham, 2020. p. 141–167.

CHATURVEDI, R. K.; RAGHUBANSHI, A. S.; SINGH, J. S. Carbon density and accumulation in woody species of tropical dry forest in India. **Forest Ecology and Management**, [s. l.], vol. 262, no. 8, p. 1576–1588, 2011. Available at:

<http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2011.07.006>.

CHESSON, Peter *et al.* Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. **Oecologia**, [s. l.], vol. 141, no. 2, p. 236–253, 2004.

DESLAURIERS, Annie *et al.* Ecophysiology and plasticity of wood and phloem formation. *In: AMOROSO, M. et al. (Org.). Dendroecology: tree-ring analyses applied to ecological studies.* Edinburgh, UK: Springle, Cham, 2017. p. 13–33.

DÜNISCH, Oliver; MONTÓIA, Valdinez Ribeiro; BAUCH, Josef. Dendroecological investigations on *Swietenia macrophylla* King and *Cedrela odorata* L. (Meliaceae) in the central Amazon. **Trees - Structure and Function**, [s. l.], vol. 17, no. 3, p. 244–250, 2003.

ELO, A. *et al.* Stem cell function during plant vascular development. **Seminars in Cell & Developmental Biology**, [s. l.], vol. 20, no. 9, p. 1097–1106, 2009.

ENQUIST, Brian J.; LEFFLER, A. Joshua. Long-term tree ring chronologies from sympatric tropical dry-forest trees: Individualistic responses to climatic variation. **Journal of Tropical Ecology**, [s. l.], vol. 17, no. 1, p. 41–60, 2001.

EVERT, Ray F. **Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body.** New Jersey: John Wiley & Sons, 2006.

FISCHER, Urs *et al.* The dynamics of cambial stem cell activity. **Annual Review of Plant Biology**, [s. l.], vol. 70, p. 293–319, 2019.

FONTI, Patrick *et al.* Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. **New Phytologist**, [s. l.], vol. 185, no. 1, p. 42–53, 2010.

GARCÍA-CERVIGÓN, Ana I. *et al.* Climate seasonality and tree growth strategies in a tropical dry forest. **Journal of Vegetation Science**, [s. l.], vol. 31, no. 2, p. 266–280, 2020.

GARCÍA-CERVIGÓN, Ana I.; CAMARERO, J. Julio; ESPINOSA, Carlos I. Intra-annual stem increment patterns and climatic responses in five tree species from an Ecuadorian tropical dry forest. **Trees - Structure and Function**, [s. l.], vol. 31, no. 3, p. 1057–1067, 2017.

HAYDEN, B.; GREENE, D. F.; QUESADA, M. A field experiment to determine the effect of

dry-season precipitation on annual ring formation and leaf phenology in a seasonally dry tropical forest. **Journal of Tropical Ecology**, [s. l.], vol. 26, no. 2, p. 237–242, 2010.

IPCC. **Climate Change 2021: The physical science basis**. United Kingdom and New York: [s. n.], 2021.

LARA, Natália Oliveira Totti *et al.* Duration of cambial activity is determined by water availability while cambial stimulus is day-length dependent in a Neotropical evergreen species. **Environmental and Experimental Botany**, [s. l.], vol. 141, p. 50–59, 2017.

LARA, Natália Oliveira Totti; MARCATI, Carmen Regina. Cambial dormancy lasts 9 months in a tropical evergreen species. **Trees - Structure and Function**, [s. l.], vol. 30, no. 4, p. 1331–1339, 2016.

LIMA, André C.; PACE, Marcelo R.; ANGYALOSSY, Veronica. Seasonality and growth rings in lianas of Bignoniaceae. **Trees**, [s. l.], vol. 24, no. 6, p. 1045–1060, 2010.

LIMA, A. L.A.; RODAL, M. J.N. Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil. **Journal of Arid Environments**, [s. l.], vol. 74, no. 11, p. 1363–1373, 2010.

LISI, Claudio S. *et al.* Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in southeast Brazil. **IAWA Journal**, [s. l.], vol. 29, no. 2, p. 189–207, 2008.

LITTLE, C. H. A.; SAVIDGE, R. A. 7. The role of plant growth regulators in forest tree cambial growth. **Plant Growth Regulation**, [s. l.], vol. 6, no. 1–2, p. 137–169, 1987.

LOPES, Willian Adriano Lira; DE SOUZA, Luiz Antonio; DE ALMEIDA, Odair José Garcia. Procambial and cambial variants in *Serjania* and *Urvillea* species (Sapindaceae: Paullianieae). **Journal of the Botanical Research Institute of Texas**, [s. l.], vol. 11, no. 2, p. 421–432, 2017.

LÓPEZ, Lidio; VILLALBA, Ricardo. An assessment of *Schinopsis brasiliensis* Engler (Anacardiaceae) for dendroclimatological applications in the tropical Cerrado and Chaco forests, Bolivia. **Dendrochronologia**, [s. l.], vol. 40, p. 85–92, 2016.

MAASS, Manuel; BURGOS, Ana. Water dynamics at the ecosystem level in seasonally dry

tropical forests. *In*: DIRZO, Rodolfo *et al.* (Org.). **Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation**. Washington, DC: Island Press/Center for Resource Economics, 2011. p. 141–156. *E-book*.

MANTOVANI, Waldir *et al.* A conservação da biodiversidade no domínio da caatinga. *In*: Pesquisas em unidades de conservação do domínio da Caatinga: subsídios à gestão PP - Fortaleza. Fortaleza, CE: Edições UFC, 2017. p. 81–122.

MARCATI, Carmen R. *et al.* Cambial activity in dry and rainy season on branches from woody species growing in Brazilian Cerrado. **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, [s. l.], vol. 223, p. 1–10, 2016.

MARCATI, Carmen Regina; ANGYALOSSY, Veronica. Seasonal presence of acicular calcium oxalate crystals in the cambial zone of *Citharexylum myrianthum* (Verbenaceae). **IAWA Journal**, [s. l.], vol. 26, no. 1, p. 93–98, 2005.

MARCATI, Carmen Regina; ANGYALOSSY, Veronica; EVERT, Ray Franklin. Seasonal variation in wood formation of *Cedrela fissilis* (Meliaceae). **IAWA Journal**, [s. l.], vol. 27, no. 2, p. 199–211, 2006.

MARCATI, Carmen Regina; MILANEZ, Camilla Rozindo Dias; MACHADO, Silvia Rodrigues. Seasonal development of secondary xylem and phloem in *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake (Leguminosae: Caesalpinioideae). **Trees - Structure and Function**, [s. l.], vol. 22, no. 1, p. 3–12, 2008.

MEIR, Patrick; PENNINGTON, R. Toby. Climatic change and Seasonally Dry Tropical Forests. *In*: SEASONALLY DRY TROPICAL FORESTS. Washington, DC: Island Press/Center for Resource Economics, 2011. p. 279–299. *E-book*.

MELZER, Siegbert *et al.* Flowering-time genes modulate meristem determinacy and growth form in *Arabidopsis thaliana*. **Nature Genetics**, [s. l.], vol. 40, no. 12, p. 1489–1492, 2008.

MENDES, Keila R. *et al.* Seasonal variation in net ecosystem CO<sub>2</sub> exchange of a Brazilian seasonally dry tropical forest. **Scientific Reports**, [s. l.], vol. 10, no. 1, p. 1–16, 2020.

MENDIVELSO, Hooz A. *et al.* Climatic influences on leaf phenology, xylogenesis and radial stem changes at hourly to monthly scales in two tropical dry forests. **Agricultural and Forest**

**Meteorology**, [s. l.], vol. 216, p. 20–36, 2016.

MENDIVELSO, Hooz A. *et al.* Time-dependent effects of climate and drought on tree growth in a Neotropical dry forest: Short-term tolerance vs. long-term sensitivity. **Agricultural and Forest Meteorology**, [s. l.], vol. 188, p. 13–23, 2014.

MONTAGNOLI, Antonio *et al.* Seasonality of fine root dynamics and activity of root and shoot vascular cambium in a *Quercus ilex* L. forest (Italy). **Forest Ecology and Management**, [s. l.], vol. 431, p. 26–34, 2019.

MOREL, Hélène *et al.* Seasonal variations in phenological traits: leaf shedding and cambial activity in *Parkia nitida* Miq. and *Parkia velutina* Benoist (Fabaceae) in tropical rainforest. **Trees - Structure and Function**, [s. l.], vol. 29, no. 4, p. 973–984, 2015.

MURPHY, P. G.; LUGO, A. E. Ecology of tropical dry forest. **Annual review of ecology and systematics. Vol. 17**, [s. l.], p. 67–88, 1986.

NILSSON, Jeanette *et al.* Dissecting the molecular basis of the regulation of wood formation by auxin in hybrid Aspen. **Plant Cell**, [s. l.], vol. 20, no. 4, p. 843–855, 2008.

NOGUEIRA JR, Francisco de Carvalho *et al.* Responses of tree-ring growth in *Schinopsis brasiliensis* to climate factors in the dry forests of northeastern Brazil. **Trees**, [s. l.], vol. 32, p. 453–464, 2018.

NOGUEIRA JR, F C *et al.* The hydrological performance of *Prosopis juliflora* (Sw.) growth as an invasive alien tree species in the semiarid tropics of northeastern Brazil. **Biological Invasions**, [s. l.], vol. 21, p. 2561–2575, 2019.

OLIVEIRA, Juliano Morales *et al.* Seasonal cambium activity in the subtropical rain forest tree *Araucaria angustifolia*. **Trees - Structure and Function**, [s. l.], vol. 23, no. 1, p. 107–115, 2009.

PACE, Marcelo R.; LOHMANN, Lúcia G.; ANGYALOSSY, Veronica. The rise and evolution of the cambial variant in Bignoniaceae (Bignoniaceae). **Evolution and Development**, [s. l.], vol. 11, no. 5, p. 465–479, 2009.

PAGOTTO, Mariana Alves *et al.* Influence of regional rainfall and Atlantic sea surface temperature on tree-ring growth of *Poincianella pyramidalis*, semiarid forest from Brazil.

**Dendrochronologia**, [s. l.], vol. 35, p. 14–23, 2015. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.dendro.2015.05.007>.

PENG, Xiaomei *et al.* Elevation-influenced variation in canopy and stem phenology of Qinghai spruce, central Qilian Mountains, northeastern Tibetan Plateau. **Trees**, [s. l.], vol. 33, no. 3, p. 707–717, 2019. Available at: <http://link.springer.com/10.1007/s00468-019-01810-z>.

PEREIRA, Gabriel de Assis *et al.* The climate response of *Cedrela fissilis* annual ring width in the Rio São Francisco basin, Brazil. **Tree-Ring Research**, [s. l.], vol. 74, no. 2, p. 162–171, 2018.

PUCHA-COFREP, Darwin; PETERS, Thorsten; BRÄUNING, Achim. Wet season precipitation during the past century reconstructed from tree-rings of a tropical dry forest in Southern Ecuador. **Global and Planetary Change**, [s. l.], vol. 133, p. 65–78, 2015.

PUMIJUMNONG, Nathsuda; BUAJAN, Supaporn. Seasonal cambial activity of five tropical tree species in central Thailand. **Trees**, [s. l.], vol. 27, p. 409–417, 2013.

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**, [s. l.], vol. 14, no. 2–3, p. 115–127, 2001.

RAO, K S; DAVE, Y S. Seasonal histochemical changes in the cambium of *Tectona grandis* L. L and *Gmelina arbores* Roxe. **Biologia plantarum (Praha)**, [s. l.], vol. 25, no. 4, p. 241–245, 1983.

REN, Ping *et al.* Is precipitation a trigger for the onset of xylogenesis in *Juniperus przewalskii* on the north-eastern Tibetan Plateau?. **Annals of Botany**, [s. l.], vol. 115, no. 4, p. 629–639, 2015.

RODRÍGUEZ, Rodolfo *et al.* “El Niño” events recorded in dry-forest species of the lowlands of northwest Peru. **Dendrochronologia**, [s. l.], vol. 22, no. 3, p. 181–186, 2005.

ROSSI, Sergio; DESLAURIERS, Annie; TOMMASO, Anfodillo. Assessment of cambial activity and xylogenesis by microsampling tree species: an example at the alpine timberline. **IAWA Journal**, [s. l.], vol. 27, no. 4, p. 383–394, 2006.

SAVIDGE, Rodney Arthur. Intrinsic Regulation of Cambial Growth. [s. l.], no. 2000, p. 52–77, 2001.

SCHÖNGART, Jochen *et al.* Climate-growth relationships of tropical tree species in West Africa and their potential for climate reconstruction. **Global Change Biology**, [s. l.], vol. 12, no. 7, p. 1139–1150, 2006.

SCHÖNGART, Jochen *et al.* Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. **Journal of Tropical Ecology**, [s. l.], vol. 18, no. 4, p. 581–597, 2002. Available at: <https://doi.org/10.1017/S0266467402002389>.

SETTE JR, C. R. *et al.* Relationship between climate variables, trunk growth rate and wood density of *Eucalyptus grandis* W. Mill ex Maiden trees. **Revue des Sciences Humaines**, [s. l.], vol. 40, no. 2, p. 337–346, 2016.

SHALIT-KANEH, Akiva *et al.* The flowering hormone florigen accelerates secondary cell wall biogenesis to harmonize vascular maturation with reproductive development. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, [s. l.], vol. 116, no. 32, p. 16127–16136, 2019.

SILVA, José Maria Cardoso da *et al.* The Caatinga: understanding the challenges. In: SILVA, José Maria Cardoso da; LEAL, Inara R.; TABARELLI, Marcelo (Org.). **Caatinga: The largest tropical dry forest region in South America**. Cham: Springer International Publishing, 2017. p. 3–19. *E-book*.

SPANNL, Susanne *et al.* Climate variability, tree increment patterns and ENSO-related carbon sequestration reduction of the tropical dry forest species *Loxopterygium huasango* of Southern Ecuador. **Trees**, [s. l.], vol. 30, p. 1245–1258, 2016.

STAHL, Clément *et al.* Seasonal variation in atmospheric relative humidity contributes to explaining seasonal variation in trunk circumference of tropical rain-forest trees in French Guiana. **Journal of Tropical Ecology**, [s. l.], vol. 26, no. 4, p. 393–405, 2010.

TAIZ, Lincoln *et al.* **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. [s. l.]: Artmed Editora, 2017.

TOMESCU, Alexandru M.F.; GROOVER, Andrew T. Mosaic modularity: an updated perspective and research agenda for the evolution of vascular cambial growth. **New**

**Phytologist**, [s. l.], vol. 222, no. 4, p. 1719–1735, 2019.

TROUET, Valérie *et al.* Cambial growth season of brevi-deciduous *Brachystegia spiciformis* trees from South Central Africa restricted to less than four months. **PlosOne**, [s. l.], vol. 7, no. 10, p. 1–9, 2012.

VASCONCELLOS, Thaís Jorge de; CUNHA, Maura da; CALLADO, Cátia Henriques. A comparative study of cambium histology of *Ceiba speciosa* (A. St.-Hil.) Ravenna (Malvaceae) under urban pollution. **Environmental science and pollution research international**, [s. l.], vol. 24, no. 13, p. 12049–12062, 2017.

VILLALBA, Ricardo. Xylem structure and cambial activity in *Prosopis flexuosa* DC. **IAWA Journal**, [s. l.], vol. 6, no. 2, p. 119–130, 1985.

VOLLAND-VOIGT, Franziska *et al.* Radial stem variations of *Tabebuia chrysantha* (Bignoniaceae) in different tropical forest ecosystems of southern Ecuador. **Trees**, [s. l.], vol. 25, p. 39–48, 2011.

WAGNER, Fabien H. *et al.* Climate seasonality limits leaf carbon assimilation and wood productivity in tropical forests. **Biogeosciences**, [s. l.], vol. 13, no. 8, p. 2537–2562, 2016.

WAGNER, Fabien *et al.* Pan-tropical analysis of climate effects on seasonal tree Growth. **PlosOne**, [s. l.], vol. 9, no. 3, p. e92337–e92337, 2014.

WANG, Huanzhong. Regulation of vascular cambium activity. **Plant Science**, [s. l.], vol. 291, p. 110322, 2020.

WORBES, Martin. How to measure growth dynamics in tropical trees a review. **IAWA Journal**, [s. l.], vol. 16, no. 4, p. 337–351, 2014.

WORBES, Martin; BLANCHART, Sofie; FICHTLER, Esther. Relations between water balance, wood traits and phenological behavior of tree species from a tropical dry forest in Costa Rica - A multifactorial study. **Tree Physiology**, [s. l.], vol. 33, no. 5, p. 527–536, 2013.

YÁÑEZ-ESPINOSA, Laura; TERRAZAS, Teresa; LÓPEZ-MATA, Lauro. Integrated analysis of tropical trees growth: a multivariate approach. **Annals of botany**, [s. l.], vol. 98, no. 3, p. 637–645, 2006.

YÁÑEZ-ESPINOSA, Laura; TERRAZAS, Teresa; LÓPEZ-MATA, Lauro. Phenology and radial stem growth periodicity in evergreen subtropical rainforest trees. **IAWA Journal**, [s. l.], vol. 31, no. 3, p. 293–307, 2010.

ZHANG, Junzhou *et al.* Cambial phenology in *Juniperus przewalskii* along different altitudinal gradients in a cold and arid region. **Tree Physiology**, [s. l.], vol. 38, no. 6, p. 840–852, 2018.