ANDRÉ CARVALHO LIMA

SAZONALIDADE DA ATIVIDADE CAMBIAL
EM LIANAS

SÃO PAULO

2012

ANDRÉ CARVALHO LIMA

SAZONALIDADE DA ATIVIDADE CAMBIAL
EM LIANAS

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para a obtenção do título de Mestre em Ciências, na área de Botânica.

Orientação: Prof. Dr. Veronica Angyalossy

SÃO PAULO

2012

Lima, André Carvalho

2012

Sazonalidade da atividade cambial em lianas

44 Páginas

Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Botânica.

1.Lianas 2. Atividade cambial 3. Sazonalidade 4. Camadas de crescimento 5. Variação cambial

Comissão Julgadora:

Prof. Dr.

Prof. Dr.

Prof. Dr. Veronica Angyalossy

Aos meus avós Zezinho e Maria Eliza

Agradecimentos

Acredito que esta é a parte mais difícil de escrever da minha dissertação. Sei de antemão que não vou conseguir expressar o quanto sou grato a cada uma das pessoas que vou citar aqui, e a tantas outras, que neste momento vão me escapar, mas que não escapam ao que eu me tornei graças a elas.

Agradeço:

À minha orientadora e amiga, exemplo de pesquisadora, de professora dedicada, e mais do que isso, de pessoa, de bondade desinteressada, Prof. Dr. Veronica Angyalossy. A cada dia que passa aumenta minha admiração por você. Obrigado pela paciência e pelo respeito. Obrigado pela sensibilidade com que me recebeu de volta, com que me ajudou a encontrar meu rumo. Obrigado pelas discussões, pelos estresses de última hora, por confiar em mim e me fazer confiar. Muito obrigado!

Aos meus pais, que me trouxeram até aqui. Devo a vocês e os enxergo em qualquer traço de qualidade que eu tenho. Só trago pensamentos bons de vocês, do amor, do carinho. Obrigado por estarem sempre ao meu lado. Obrigado por qualquer erro que possam pensar que cometeram. Eu os amo muito mais do que posso por em palavras.

Aos meus irmãos, por dividirem comigo suas vidas, por terem crescido comigo. Obrigado por duas sobrinhas maravilhosas, a quem o tio bravo ama tanto. Obrigado à Mariana Antunes e à Adrea Valente pelo convívio, pela amizade.

Aos meus avós: Zezinho e Maria Eliza, portos seguros e felizes; aos almoços de domingo, à Izabel, Celha e Luiz; e a meus padrinhos Luiz e Mathilde, que estão mais em mim do que percebo na maioria das vezes.

À Bruna, que acompanhou todo o meu mestrado. Não imagino como teria sido sem você, mas não quero pensar. Obrigado pela companhia, pelo apoio, pela ajuda, pela paciência nessa correria, por ser você. Principalmente por ser você, e por estar comigo. Te amo muito.

À todos os amigos da turma de 2004 da Biologia – USP. Vocês foram imprescindíveis para minha formação acadêmica, pessoal, profissional. Me desculpem por sumir de vez em quando, mas nunca esqueço de vocês.

Aos amigos Marcelo Pace e Cairo Faleiros de Figueiredo, que tiveram fundamental importância neste trabalho. Ao Marcelo por todas trocas de ideias e por agregar tanto a um grupo. Ao Cairo por me apresentar às “minhas” plantas, pelas idas à mata e por tantas conversas.

Às melhores técnicas de laboratório de que se têm notícia, Gisele e Tássia. Obrigado pela paciência, pelos socorros de última hora, e por aguentarem o amiguxo!

À toda a equipe da Verônica, por ceder o tempo dela, por me colocar como “prioridade”. Obrigado Caian, Carol, Júlio, Marcelo, Mariana, e à Adriana, Marli, Natasha, Virgínia. Obrigado também à Claudia Luizon, Edenise Segala Alves, Patrícia Soffiatti, Érika Amano, Neuza Tamaio, Marina Cattai, Marina Milanello.

Aos professores do Laboratório de Anatomia Vegetal da USP (em ordem alfabética) Prof. Diego Demarco, Prof. Gladys Flávia Melo de Pinna, Prof. Gregório Ceccantini, Prof. Maria Emília Maranhão Estelita, Prof. Nanuza Luiza de Menezes.

Aos colegas do laboratório Anatomia Vegetal: Ari, Bruno Balboni, Paula Elbl, Marianne, Giuliano

Locosseli, Vivi Jono, José Hernandez, Mario, Marílha, Rafa, Luíza que me ajudou muito mesmo essas últimas semanas, Vitor que me ajudou igualmente nestas últimas semanas, Luiz Horta, Vanessa, Nathália, Thaiz, Deusa, Debora, Ju, Ju El Outra, Arianne, Camila, Bruna, Samurai, Keyla, Aline, Carla, Karen, Bianca, Rodrigo, Carrô, Emília (e a todos que já passaram pelo laboratório)

Ao grande amigo Antônio Carlos Barbosa, grande técnico, maior ainda cientista, e maior ainda coração. Obrigado pela amizade e por horas e horas de cafés, e algum tempo de trabalho, que poupam outros meses de trabalho.

Ao Prof. Renato de Mello-Silva pela compreensão e conselhos em relação à CCPs e CPGs.

À Universidade de São Paulo e ao Instituto de Biociências que tornaram esse trabalho possível.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pela bolsa concedida.

Ao Grupo de Micrometeorologia do IAG – USP pelos dados climáticos.

Obrigado aos meus amigos de Santos, do C02, pra quem eu realmente sumi. Espero que isso não aconteça mais.

Gostaria de ter muito mais tempo para mencionar nome por nome todos vocês que me ajudaram tanto. Agradeço agora a compreensão do porque não o fiz!

Apresentação

Esta Dissertação será apresentada na forma de artigo, a ser submetido ao periódico *Annals of Botany* e segue parcialmente suas normas de editoração.

Índice

Resumo	9
Introdução	10
Material e métodos	
Local de coleta	12
Espécies analisadas	13
Procedimentos anatômicos	14
Levantamento de dados fenológicos	16
Resultados	
Dados climáticos	16
Fenologia	17
Atividade sazonal do câmbio	18
Bignoniaceae - <i>Stizophyllum riparium</i>	22
Leguminoseae - <i>Dalbergia frutescens</i>	26
Sapindaceae - <i>Serjania laruotteana</i>	30
Discussão	30
Conclusões	36
Bibliografia	37

Resumo

- *Introdução e objetivos* Apesar de ser um importante componente estrutural de florestas tropicais e causar impactos na dinâmica e funcionamento destas florestas, pouco se sabe sobre a sazonalidade do crescimento de lianas em seu ambiente natural. Lianas ainda possuem uma rica diversidade de arranjos de tecidos vasculares em seus caules devido à presença de variações cambiais. Neste contexto, o presente trabalho teve como objetivo analisar a sazonalidade da atividade cambial e da diferenciação do xilema de três espécies de lianas pertencentes a famílias com maior diversidade do hábito nos neotrópicos e com diferentes configurações em seus sistemas vasculares caulinares, *Stizophyllum riparium* (Bignoniaceae), *Dalbergia frutescens* (Leguminosae) e *Serjania laruotteana* (Sapindaceae), bem como verificar se há relação entre a sazonalidade da atividade cambial e a sazonalidade da pluviosidade; e se há a formação de camadas de crescimento anuais no xilema.
- *Métodos* A sazonalidade da atividade cambial e da diferenciação do xilema foi estudada através de coletas periódicas de porções caulinares ao longo de um ano, correlacionando-se esses dados com a pluviosidade.
- *Resultados* As três espécies apresentaram sazonalidade nas suas atividades cambiais, correlacionada com a pluviosidade. *S. riparium* e *D. frutescens* apresentam um período de atividade cambial de cerca de seis meses, com início no pico do período chuvoso, e um período de dormência no resto do ano. *S. laruotteana* apresenta atividade cambial contínua ao longo do ano, com um pico de atividade relacionado com o período chuvoso. O câmbio não apresenta atividade contínua por toda sua extensão nas três espécies, sendo que as variações cambiais de *S. riparium* e *S. laruotteana* tem grande influência, respectivamente, sobre as regiões onde a atividade cambial se inicia e tem maior intensidade. Camadas de crescimento anuais são formadas no xilema secundário de *S. riparium* e *S. laruotteana*. Quando a atividade cambial não se estende por toda circunferência do caule, camadas de crescimento confluentes são formadas.
- *Conclusões* A espécies apresentam sazonalidade na atividade cambial correlacionada com a pluviosidade. Entretanto, os diferentes padrões de atividade cambial encontrados são espécie-específicos, e não podem ser explicados apenas pela pluviosidade.

Introdução

Lianas são representantes estruturais de grande importância em florestas tropicais. Representam cerca de 25% da flora continental e da abundância de caules maiores que 2,5 cm de diâmetro à altura do peito (DAP) (Schnitzer e Bongers, 2002). As maiores densidades de lianas ocorrem em áreas com uma estação seca conspícua, em transições de florestas úmidas para secas, mas a sua abundância e diversidade também estão positivamente correlacionadas com a fragmentação, idade e o nível de distúrbio da floresta, aumentando em fragmentos mais jovens, e em bordas de matas (Gentry, 1991; Dewalt *et al.*, 2000; Laurence *et al.*, 2001). Lianas podem ter importantes impactos na dinâmica e funcionamento de florestas tropicais fragmentadas, diminuindo o crescimento, a fecundidade, sobrevivência, além de suprimirem a regeneração de árvores hospedeiras, sendo por isso consideradas parasitas estruturais (Putz, 1984; Stevens, 1987; Schnitzer *et al.*, 2000; Laurence *et al.*, 2001), e sua dominância vem crescendo, possivelmente em razão do aumento da concentração de CO₂ (Phillips *et al.*, 2002).

O hábito lianescente evoluiu diversas vezes em diferentes grupos vegetais, sendo Bignoniaceae e Leguminosae as famílias com maior diversidade nos neotrópicos. As famílias Sapindaceae e Malpighiaceae também aparecem como as mais diversas em muitos levantamentos na América do Sul (Gentry, 1991). Apesar de ser um grupo filogeneticamente diverso, lianas compartilham diversas características anatômicas comuns em seus caules. Plantas que apresentam este hábito possuem uma menor quantidade de xilema quando comparados a indivíduos de hábitos auto-suportantes com copa de mesmo tamanho (Ewers e Fisher, 1991). Isso é possível pela menor necessidade de tecido de sustentação, e pela grande área condutora, que pode exceder 1/3 da área total do xilema secundário. Ademais, seus vasos são mais largos, e se encontram associados a vasos de pequeno calibre, garantindo assim eficiência e segurança na condução hidráulica (Carlquist, 1985, 1991; Ewers 1985; Ewers *et al.*, 1990; Ewers e Fisher, 1991).

Outra característica distintiva do hábito, e que há muito chama a atenção de pesquisadores, são as diferentes configurações do sistema vascular caulinar, devido à presença de variações cambiais (Schenck, 1893; Pfeiffer, 1926; Obaton, 1960; Carlquist 1991; Isnard e Silk, 2009; Angyalossy *et al.*, 2011). As variações cambiais são padrões de crescimento secundário diversos, que produzem quantidade e arranjos de tecidos secundários distintos, por um ou mais câmbios. Elas surgiram múltiplas vezes ao longo da evolução das plantas (Spicer e Groover 2010; Angyalossy *et al.*, 2011), e algumas

delas são características de algumas famílias. Pode ser citado como exemplos o xilema interrompido por cunhas de floema, formado por um único câmbio, característico de Bignoniaceae (Schenck, 1983; Solereder 1908; Dobbins, 1971; Carlquist, 1988); o cilindro vascular composto, em Sapindaceae (Schenck, 1983; Carlquist, 1988; Tamaio *et al.*, 2011), e os câmbio sucessivos em Menispermaceae (Schenck 1983; Carlquist 1996; Jacques e De Franceschi 2007; Tamaio *et al.*, 2009), formados por vários câmbios.

Pouco se sabe sobre a sazonalidade do crescimento secundário de lianas em seu ambiente natural. Todavia, trabalhos analisando o crescimento de espécies arbóreas tropicais vêm sendo realizados há mais de um século (Worbes, 2002). Diferentemente de regiões de clima temperado, onde a temperatura é o principal fator limitante ao crescimento (Borchert, 1999), nas regiões de clima tropical são estações secas ou inundações os fatores limitando o crescimento (Worbes, 1985, 1995; Schöngart, 2002). Worbes (1995) cita que um período de dois ou três meses com pluviosidade igual ou menor a 60 mm mensais podem induzir a formação de camadas de crescimento devido à atividade sazonal do câmbio (Evert, 2006).

Diversos estudos analisando periodicamente a atividade cambial de espécies arbóreas tropicais, e relacionando-a com fatores climáticos e fenológicos vêm sendo conduzidos principalmente na Índia (Paliwal e Prasad, 1970; Ajmal e Iqbal, 1987a e b; Rao e Rajput, 2001) e Brasil (Tomazello e Cardoso, 1999; Coradin, 2000; Marcati *et al.*, 2008). Esses trabalhos mostram detalhadamente a formação das camadas de crescimento, sendo possível desta forma relacionar a diferenciação dos marcadores de crescimento e demais tipos celulares com fatores climáticos ou fenológicos que possam estar influenciando os processos de divisão e diferenciação celular.

Poucos estudos analisam como lianas respondem a mudanças climáticas sazonais e como estas afetam sua atividade cambial, ou se variações cambiais têm influência no seu crescimento. Apenas dois trabalhos analisam o crescimento de espécies lianescetes de regiões de clima temperado (Esau, 1948; Davis e Evert, 1970) e três analisam o crescimento do hábito em espécies tropicais (Léon-Gómez e Monroy-Ata, 2005; Lima *et al.*, 2010; Brandes e Barros, 2011). Léon-Gómez e Monroy-Ata (2005) encontraram sazonalidade na atividade cambial, correlacionada com a sazonalidade da precipitação pluviométrica em três espécies de lianas crescendo no México, enquanto Brandes e Barros (2011) encontraram camadas de crescimento anuais em quatro espécies que não apresentavam variações cam-

bias, mas não encontraram tal periodicidade de formação nas camadas de crescimento presentes em quatro espécies que apresentavam variações cambiais.

Em trabalho recente, encontramos sazonalidade na formação das camadas de crescimento em *Tynanthus cognatus* (Lima *et al.*, 2010). A espécie apresenta atividade cambial por apenas um mês durante o ano, no final da estação chuvosa, quando uma camada de crescimento é formada no seu xilema secundário. Ademais, caracterizamos as camadas de crescimento de outras 31 espécies de lianas pertencentes à tribo Bignonieae, Bignoniaceae, sendo possível perceber a importância das cunhas de floema na atividade cambial da tribo (Lima *et al.*, 2010).

Neste contexto, tivemos como objetivo no presente estudo analisar a sazonalidade da atividade cambial e da diferenciação do xilema de três espécies de lianas pertencentes a famílias com maior diversidade do hábito nos neotrópicos, Bignoniaceae, Leguminosae e Sapindaceae, e com diferentes configurações em seus sistemas vasculares caulinares. Especificamente buscamos responder: 1) se o curto período de atividade cambial é um padrão apresentado por mais espécies lianescetes crescendo na Reserva Florestal do Instituto de Biociências – USP; 2) se há relação entre a sazonalidade da atividade cambial e a sazonalidade da pluviosidade; 3) se a atividade cambial é contínua por toda a circunferência do caule; 4) se há formação de camadas de crescimento anuais no xilema.

Material e métodos

Local de coleta

As coletas foram realizadas na Reserva Florestal do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (USP), na Cidade Universitária Armando Sales de Oliveira, São Paulo. É uma reserva de mata secundária e se encontra no domínio das florestas ombrófilas densas, guardando relações com as florestas ombrófila densa atlântica e estacional semidecidual do estado de São Paulo (Groppi e Pirani, 2005). Conta com aproximadamente 120 espécies de árvores e arbustos nativos (Rossi 1994) e 54 espécies de lianas (Figueiredo 2011). e está localizada nas coordenadas 23°33'S/46°43'W aproximadamente, a uma altitude aproximada de 760 m. A região apresenta temperatura média de 21.2 °C, com temperatura média de 17,2 °C no mês mais frio, em julho, e temperatura média de 24,3 °C nos meses

mais quentes, em janeiro e fevereiro. Apresenta ainda precipitação anual de 1300 mm, com marcada sazonalidade. Enquanto nos meses mais chuvosos, de outubro a março, a precipitação média é de 172,3 mm mensais, nos meses mais secos, de abril a setembro, essa média cai para 44,7 mm (Fig. 1) (dados climatológicos fornecidos pelo Grupo de Micrometeorologia do IAG – USP).

Espécies analisadas

Foram selecionadas para o estudo três espécies de lianas ocorrentes na Reserva Florestal do Instituto de Biociências – USP: *Stizophyllum riparium* (Vell.) Britton, Bignoniaceae; *Dalbergia frutescens* (Kunth) Sandwith, Leguminosae; *Serjania laruotteana* Cambess, Sapindaceae.

As espécies foram selecionadas por serem representantes das famílias mais importantes de lianas dos Neotrópicos (Schenck, 1893) e por apresentarem uma população suficientemente numerosa na Reserva Florestal do Instituto de Biociências – USP para a realização das coletas periódicas. Foram escolhidas também por representarem três tipos distintos de configurações do sistema vascular: crescimento regular e dois tipos de variações cambiais.

A variação cambial do tipo xilema interrompido por cunhas de floema (Fig. 1a), presente em *Stizophyllum riparium* é caracterizada pela atividade diferenciada de quatro porções equidistante do câmbio, denominadas regiões variantes, que passam a formar uma menor quantidade de xilema e maior quantidade de floema em relação às regiões regulares, que continuam produzindo uma maior quantidade de xilema. Essa atividade, além de quebrar a continuidade do câmbio entre as regiões regulares e variantes, acaba por formar cunhas de floema interrompendo o xilema secundário. Além da quantidade de produtos diferenciada, o câmbio variante também para de se dividir anticlinalmente (Pace, 2009). O crescimento regular (Fig. 1b), presente no caule de *Dalbergia frutescens* é caracterizado por uma maior produção de xilema em relação ao floema, de maneira mais ou menos uniforme por toda a circunferência de um único câmbio, presente em *Dalbergia frutescens*. Já o segundo tipo de variação cambial, apresentado por *Serjania laruotteana* (Fig. 1c), é denominado cilindro vascular composto e é caracterizado pela presença de vários cilindros vasculares: um cilindro central, composto por xilema e floema formados por um único câmbio circular e contínuo, e por cilindros periféricos, que apresentam a mesma composição.

Fig. 1. Seções transversais mostrando a diversidade estrutural apresentada pelas espécies analisadas. a) *Stizophyllum riparium* apresenta variação cambial do tipo xilema interrompido por cunhas de floema. **b)** *Dalbergia frutescens*, apresenta crescimento secundário regular. **c)** *Serjannia laruotteana* apresenta variação cambial do tipo cilindro vascular composto

Foram coletadas amostras completas de caules com diâmetro médio de 2,5 cm de indivíduos cujos caules subiam diretamente para o dossel. Estes critérios foram estabelecidos devido ao fato de existir correlação entre o diâmetro e a composição anatômica do caule (Rosell e Olson, 2007), e de que a atividade cambial de espécies que apresentam anel semi-poroso se inicia abaixo das gemas axilares e folhas jovens em desenvolvimento, e progride basipetamente (Lachaud, 1999; Evert, 2006). Desta forma, a escolha do ponto de coleta da amostra com base no dossel, e não a 1,30 m como é realizado em espécies arbóreas, pareceu ter maior significado biológico. As coletas foram realizadas mensalmente, entre os meses de março de 2011 e fevereiro de 2012, buscando-se amostrar ao menos dois indivíduos em cada coleta. No mês de abril foram realizadas três coletas das espécies *Dalbergia frutescens* e *Serjannia laruotteana*, com 10 dias intervalo entre elas, e duas coletas de *Stizophyllum riparium*, no começo e no fim do mês, devido a resultados anteriores apontarem abril como um mês de retomada de atividade cambial para uma espécie lianescente estudada até o momento na Reserva (ver Lima *et al.* 2010). Entretanto, devido principalmente ao tamanho das populações, mas também à dificuldade em encontrar indivíduos, optou-se por se realizarem coletas em períodos chave, como em períodos chuvosos e secos, e nas transições entre estes, e não de maneira contínua ao longo do ano.

Procedimentos anatômicos

Após a coleta, o material foi fixado imediatamente em solução de formalina, ácido acético e etanol 50% (FAA, Berlyn e Miksche, 1976) em bomba a vácuo por cerca de sete dias. O material foi então lavado em água destilada e em sequência amolecido em solução de etilenodiamina 4% em estufa

a 60 °C por 2 dias (Carlquist, 1982). Em seguida o material foi gradativamente impregnado em polietilenoglicol 1500, afixado sobre um suporte de madeira para melhor fixação no micrótomo, e então seccionado em micrótomo de deslize. Para este fim foi aplicada uma camada de resina de poliestireno em acetato de butila sobre a amostra (Barbosa *et al.*, 2010). As secções, de cerca de 8 µm de espessura, foram aderidas com adesivo de Haupt (1930) esticado em lâminas histológicas, e prensadas por cerca de 3 dias em estufa a 43 °C. Foram preparados corpos de prova de cerca de 3mm³ de alguns indivíduos, que incluíam floema, câmbio e xilema, que foram subsequentemente incluídos em Historresina® (Leica Microsystems). Foram obtidos cortes com cerca de 5µm em micrótomo rotativo e coradas em uma solução de azul de toluidina 0,05% em tampão acetato de pH 4,7 (O'Brien et al. 1964).

Para coloração, as lâminas passaram por um banho em acetato de butila para retirada da resina de poliestireno, foram reidratadas à álcool 50%, e então coradas em Azul de Astra e Safranina (Bukatsch, 1972). As lâminas foram novamente desidratadas, e finalmente, montados em bálsamo do Canadá.

A atividade cambial foi analisada na secção transversal. As secções foram analisadas e fotografadas em estereomicroscópio e microscópio óptico, e as regiões que apresentavam atividade cambial foram mapeadas em cada um dos indivíduos coletados usando-se o programa Adobe Illustrator.

Os parâmetros utilizados para identificar a atividade cambial foram a presença de paredes delgadas na zona cambial, sinalizando que foram recém-formadas, células do xilema em diferenciação, bem como de fibras do floema em diferenciação. A diferenciação destes tipos celulares foi escolhida como padrão por ser de fácil observação nos dois tecidos, mas especialmente no xilema, onde é possível observar toda a gradação de células em diferentes níveis de diferenciação, desde células apresentando apenas paredes primárias, células onde há deposição de parede secundária, mas ainda há pouca lignificação, e células onde é possível notar a lignificação da parede secundária. Além desses parâmetros, também se buscou comparar o número de camadas da zona cambial sempre que possível, e identificar os tipos celulares em formação nos diferentes meses de coleta, como xilema inicial ou tardio, diferenciação de elementos de vaso de grande ou pequeno calibre, e fibras do xilema ou do floema. A extensão do câmbio que apresentava atividade também foi um parâmetro considerado na análise dos indivíduos.

Levantamento de dados fenológicos

O levantamento da fenologia reprodutiva das espécies analisadas foi realizado através de datas de coletas em material de herbário, através do sistema SpeciesLink (www.splink.cria.org.br) do Centro de Referência em Informação Ambiental (CRIA). Foram buscados todas as entradas em herbários das espécies no estado de São Paulo que contivessem a data de coleta, município e material coletado (flores, frutos, ramos férteis). Foram consideradas apenas as coletas realizadas no estado de São Paulo com o intuito de diminuir as variações climáticas oriundas da distância em relação à reserva, e ainda ter um número mínimo de coletas. Foram encontradas três coletas que atendessem ao requisitos de *Stizophyllum riparium*, 26 de *Dalbergia frutescens* e sete de *Serjania laruotteana*.

Resultados

Dados climáticos

Os dados climáticos (temperatura média e pluviosidade) da Reserva Florestal do Instituto de Biociências – USP referentes ao período de coletas, bem como os dados médios referentes aos últimos 10 anos, são apresentado (Fig. 2a). A reserva apresenta um período de seca que dura em média cerca de três meses, em algum ponto entre abril e setembro. A pluviosidade acumulada média destes seis meses corresponde a apenas 20% da pluviosidade anual da reserva. A temperatura média varia entre 24,3 °C no mês mais quente, em janeiro, e 17,3 °C no mês mais frio, em julho.

Fenologia

Há apenas três registros de coletas de material reprodutivo de *Stizophyllum riparium* no estado de São Paulo que atendessem os requisitos estabelecidos, entre os meses de janeiro e março. *Dalbergia frutescens* apresenta 26 entradas, durante todo o ano, excetuando-se os meses de março, junho e julho, com um pico de coletas de flores em novembro, e um pico de coleta de frutos em abril. *Serjania laruotteana* apresenta 7 entradas entre os meses de março e junho.

Fig. 2. a) Climatograma da Reserva Florestal do Instituto de Biociências—Universidade de São Paulo. **b)** Sazonalidade da atividade cambial de *Stizophyllum riparium*, *Dalbergia frutescens*, e *Serjania laruotteana*. Meses marcados em vermelho: câmbio ativo; meses marcados em preto: câmbio dormiente; meses marcados em branco: não amostrados. Meses marcados em cinza e vermelho apresentaram indivíduos com câmbio ativo e dormiente. Os 5 diferentes tons de vermelho indicam as diferentes categorias de intensidade da atividade cambial em *S. laruotteana*, com o vermelho mais escuro representando a categoria 5 (atividade mais intensa), e tons gradativamente mais claros representando categorias menores, com atividade menos intensa.

Atividade sazonal do câmbio

Os resultados das análises da sazonalidade da atividade cambial (sintetizados na Fig. 2b) das três espécies analisadas são apresentados a seguir de acordo com o ciclo de atividade e dormência cambial. As descrições da sazonalidade da atividade cambial foram padronizadas pelo início da atividade cambial.

Bignoniaceae - *Stizophyllum riparium*

Nas regiões regulares do xilema estão presentes camadas de crescimento (Fig. 3a) demarcadas por uma linha de parênquima no xilema inicial e por fibras achatadas radialmente e células de raio mais curtas no sentido radial no xilema tardio (Fig. 3b).

A atividade cambial não é contínua ao longo da circunferência do caule em um dado momento, podendo um indivíduo apresentar simultaneamente regiões onde o câmbio está ativo e regiões onde o câmbio está dormente (Fig. 3c – f, e 4c). Entretanto, a atividade cambial pode se estender por toda a

Fig. 3. *Stizophyllum riparium*. **a - b)** Secção transversal do caule. **a)** Regiões variante (**Rv**) e regular (**Rr**), evidenciando as camadas de crescimento na região regular, que podem ser contínuas por toda a região regular (**setas**) ou descontínuas (**cabeça de seta**). O **asterisco** marca o limite onde a camada de crescimento não foi formada. **b)** As camadas de crescimento são demarcadas por linha de parênquima inicial, e por fibras achatadas radialmente e células do raio mais curtas radialmente no xilema tardio. **c - f)** Série de esquemas representando o avanço da atividade cambial em *Stizophyllum riparium* em diferentes períodos. **Linha vermelha delgada:** câmbio; **linha vermelha espessa:** câmbio ativo; **linha preta:** camada de crescimento em formação. **c)** Janeiro: Início da atividade cambial no câmbio variante e nas regiões próximas às cunhas de floema do câmbio regular. **d)** Janeiro/Fevereiro: avanço lateral da atividade cambial nas regiões regulares. **e - f)** Abril-Junho: diminuição da atividade cambial; note a atividade cambial onde a camada de crescimento foi formada ou está em formação. Escala: **a)** 0,27 cm; **b)** 200 µm.

circunferência do caule ao longo da estação de crescimento, formando assim camadas de crescimento contínuas nas regiões regulares (Fig. 3a). Quando a atividade não chega a se estender por toda a circunferência do caule, camadas de crescimento confluentes são formadas. Neste caso os marcadores terminais da camada de crescimento confluem em direção aos marcadores terminais da camada de crescimento anterior, e acabam por se encontrar (Fig. 3a e 4c).

A atividade cambial de *Stizophyllum riparium* tem início em janeiro, durante o pico da estação chuvosa, e se estende até junho, no início da estação seca (Fig. 2a e b). Ademais, a intensidade da atividade não é constante durante toda a estação de crescimento, podendo ser identificados dois momentos distintos, que serão descritos em maior detalhe a seguir: o início de atividade, quando esta é mais acentuada, entre janeiro e fevereiro (Fig. 3c e d), e em um segundo momento, uma atividade menos acentuada, entre abril e junho (Fig. 3e e f), seguida da entrada do câmbio em um estado de dormência, detectado entre os meses de setembro e dezembro.

Início e pico da atividade – janeiro e fevereiro

No início do período de atividade cambial, em janeiro, apenas o câmbio variante e as porções do câmbio regular mais próximas à cunha de floema estão ativos, enquanto as porções centrais do câmbio regular continuam inativas (Fig. 3c). A zona cambial variante apresenta neste momento 4 a 10 células de espessura, enquanto que na região regular a zona cambial, quando ativa, apresenta cerca de 4 a 8 células, e quando dormente, apenas 2 células de espessura.

A formação de células do floema antecede a formação de células do xilema na região variante. Pode-se ver em uma das cunhas de floema que um número maior de células floemáticas foi formado, evidenciado por duas camadas consecutivas de fibras ainda em diferenciação a certa distância da zona cambial, em contraposição às fibras diferenciadas, que apresentam paredes espessas e lume muito reduzido (Fig. 4a). As fibras em diferenciação, da camada mais próxima ao câmbio, apresentam pouca deposição de parede secundária quando comparadas com as fibras que estão em fase final de diferenciação, da camada mais afastada em relação ao câmbio (Fig. 4a). Enquanto isso, apenas algumas camadas de células do xilema estão se diferenciando (Fig. 4a). Entretanto, em outras cunhas do mesmo indivíduo, já estão em diferenciação também várias camadas de células do xilema, compostas pelo parênquima inicial, fibras e vasos de grande calibre (Fig. 4b).

Fig. 4. *Stizophyllum riparium*. Coleta de janeiro de 2012. Secção transversal. **a)** Região variante (**Rv**) apresentando uma larga faixa de floema recém formada (**fl**), evidenciado por duas camadas de fibras em dois estágios de diferenciação (**cabeça de seta**), enquanto apenas poucas células do xilema (**seta**) foram formadas. **Rr**: região regular. **b)** Região variante (**Rv**) apresentando floema e xilema recém formados, evidenciado respectivamente por fibras do floema (**cabeça de seta**) e elementos de vaso de grande calibre em diferenciação (*). **Rr**: região regular. **c)** Início da atividade cambial na região regular (**Rr**) próxima à região variante (**Rv**). Vasos de grande calibre (*) e fibras do floema (**cabeça de seta**) estão em diferenciação próximos à zona cambial ativa. No centro da região regular o câmbio ainda está dormente (**cd**). Duas camadas de crescimento abaixo é possível identificar os marcadores finais confluindo em direção aos marcadores da camada anterior (**seta**). Escala: **a)** 100 μm **b** e **c)** 200 μm .

Da mesma forma, a presença de fibras do floema em diferenciação na região regular em porções onde ainda não há elementos xilemáticos formados nos indica que a formação de células de floema antecede a formação de células do xilema também nesta região (i.e. Fig. 5b). Na região regular próxima às cunhas de floema, podemos ver algumas fibras do floema, bem como o parênquima inicial e vasos de grande calibre do xilema inicial em diferenciação (Fig. 4c). No centro da região regular células diferenciadas do xilema tardio e do floema estão junto ao câmbio, que está dormente (Fig. 4c).

Em fevereiro, a atividade cambial avança em direção ao centro da região regular, concomitantemente à produção de células de xilema e floema nas regiões onde a atividade teve início em janeiro. Nota-se neste período que o câmbio regular e variante está em seu pico de atividade, abrangendo a metade da circunferência caular (Fig. 3d).

Período de atividade reduzida – abril e junho

Nas coletas de abril e junho pôde-se perceber a diminuição da área onde o câmbio está ativo, bem como a diminuição da intensidade da atividade. Nesses meses as regiões ativas se limitam a pontos esparsos pela circunferência do caule, sempre em regiões onde a camada de crescimento já foi formada ou está em formação (Fig. 2e e f). A zona cambial nas regiões ativas apresenta de 2 a 4 células de espessura, tanto na região regular quanto na variante, em ambos os meses.

No mês de abril observa-se a continuidade da formação da camada de crescimento pelo câmbio regular (Fig. 5a e b). É possível identificar vasos de grande calibre, embora menores do que os primeiros vasos formados na camada de crescimento, bem como vasos de pequeno calibre e fibras próximos à zona cambial (Fig. 5a). Na região regular do caule onde o câmbio está iniciando sua atividade, próximo ao centro da porção regular, observam-se os primeiros vasos de grande calibre do xilema inicial em diferenciação. No limite oposto da região onde o câmbio está ativo nota-se que as fibras do floema estão em diferenciação em uma região onde ainda não foram formadas as células xilemáticas. Mais ao centro da porção regular, o câmbio continua dormente (Fig. 5b, à direita).

Já no mês de junho, apenas os marcadores finais da camada de crescimento estão em diferenciação junto à zona cambial: fibras achatadas radialmente, células do raio radialmente mais curtas (Fig. 5c), e ainda, vasos de pequeno calibre. No floema, fibras estão quase completamente diferenciadas (Fig. 5c).

Células totalmente diferenciadas do xilema e do floema podem ser observadas junto à zona cambial nas coletas de setembro a dezembro (Fig. 5d).

O padrão de formação dos marcadores das camadas de crescimento mostra que as camadas são formadas anualmente.

Fig. 5. *Stizophyllum riparium*. Secções transversais da região regular. Atividade cambial em diferentes períodos. **a e b)** Coleta de abril de 2011. **a)** Camada de crescimento em formação na região regular (**seta**). Fibras do floema em diferenciação são observadas próximas ao câmbio (**cabeça de seta**). A diferenciação do xilema é evidenciada pelo vaso de grande e pequeno calibre (*) e fibras próximo à zona cambial. **b)** Continuação da atividade cambial e avanço da formação da camada de crescimento em direção ao centro da região regular (**a direita**). Pode-se perceber que os primeiros vasos de grande calibre do xilema inicial ainda estão em diferenciação (*) na região limite onde se inicia a atividade cambial. No limite oposto da região da atividade cambial, nota-se que as fibras do floema (**ff**) estão em diferenciação em uma região onde ainda não foram formados elementos xilemáticos. Mais ao centro da região regular o câmbio continua dormente (**cd**). **c)** Coleta de junho de 2011. Marcadores de crescimento do xilema tardio em diferenciação próximo à zona cambial da região regular: fibras achatadas (**seta**) e células do raio mais curtas (**flecha**). No floema, fibras se encontram no final da diferenciação (**cabeça de seta**). **d)** Setembro a dezembro de 2011. Características do câmbio dormente: zona cambial estreita (**zc**), formada por 2 células; células do xilema tardio com paredes secundárias lignificadas (**x**) e células diferenciadas do floema (**fl**) junto à zona cambial. Escalas: **a, c, e d)** 100 µm; **b)** 200 µm.

Leguminosae - *Dalbergia frutescens*

Dalbergia frutescens não apresenta variação cambial em seu caule (Fig. 6a). A espécie apresenta porosidade semi-difusa em seu xilema secundário, e suas camadas de crescimento são demarcadas por anéis semi-porosos e faixa de parênquima inicial e fibras achatadas no lenho tardio (Fig. 6b).

A atividade cambial na espécie não é contínua ao longo da circunferência do caule, e um indivíduo pode apresentar em um mesmo momento regiões onde o câmbio está ativo e regiões onde o câmbio

está dormente (Fig. 6c - f). A atividade cambial, entretanto, pode se estender por toda a circunferência do caule ao longo da estação de crescimento, formando assim camadas de crescimento contínuas (Fig. 6a). Quando a atividade não chega a se estender por toda a circunferência do caule, camadas de crescimento confluentes são formadas (Fig. 6a). Essas camadas são caracterizadas pela junção dos marca-

Fig. 6. *Dalbergia frutescens* a - b) Secção transversal. a) Caule com crescimento secundário regular, camadas de crescimento distintas contínuas (**setas**) e confluentes (**cabeça de seta**; *: fim da camada de crescimento confluyente). b) Detalhe das camadas de crescimento, demarcadas pelos vasos de grande diâmetro (*) e faixa parenquimática no xilema inicial (**cabeça de seta**), e fibras achatadas radialmente (**setas**) e vasos de pequeno diâmetro no xilema tardio (**flecha**). c - f) Série de esquemas representando o avanço da atividade cambial em *Dalbergia frutescens* em diferentes períodos. **Linha vermelha delgada**: câmbio; **linha vermelha espessa**: câmbio ativo; **linha preta**: camada de crescimento em formação. c) Início da atividade cambial em pontos esparsos pela semicircunferência do caule. d e e) Aumento das regiões que apresentam atividade cambial e aumento da extensão da camada de crescimento em formação. f) Câmbio ativo e camada de crescimento formada por toda a semicircunferência analisada do caule. Escala: a) 0,3 cm; b) 200 μ m.

dores terminais de uma camada com os marcadores terminais da camada de crescimento anterior.

A atividade cambial de *Dalbergia frutescens* tem início em janeiro, durante o pico da estação chuvosa, e se estende até junho, no início da estação seca (Fig. 2a e b). Ademais, a intensidade da atividade não é constante durante toda a estação de crescimento, aumentando gradativamente até o seu máximo, em junho, quando toda a semicircunferência apresenta o câmbio ativo (Fig. 6c – f). No período de julho a dezembro a câmbio permanece dormente.

Início e pico da atividade – janeiro a junho

No início do período de atividade cambial, em janeiro, a atividade é descontínua e restrita a alguns pontos da semicircunferência do caule (Fig. 6c), onde é possível observar os primeiros vasos de grande calibre do xilema inicial e fibras em diferenciação (Fig. 7a). Nas demais porções do caule o câmbio ainda está inativo e o xilema tardio formado na estação de crescimento anterior se encontra junto à zona cambial, como o observado na Figura 7c.

Nas coletas seguintes pode-se notar o aumento das regiões do câmbio que apresentam atividade, bem como o aumento da extensão da camada de crescimento (Fig. 6d - f). Na coleta de março (Fig.

Fig. 7. *Dalbergia frutescens*. Secção transversal. Atividade cambial em diferentes períodos. **a)** Coleta de janeiro de 2012, apresentando o lenho inicial em diferenciação. Elemento de vaso de grande calibre do xilema inicial, ainda com protoplasto e em processo de deposição de parede secundária (**cabeça de seta**); note as fibras ao redor desse vaso indiferenciadas. **b)** Coleta de junho de 2011, mostrando o lenho tardio em diferenciação, finalizando a camada de crescimento formada neste período de atividade cambial (**cc**). Elementos de vaso de pequeno calibre do xilema tardio (**cabeça de seta**) e fibras do xilema tardio (**seta**) em diferenciação. **c)** Coletas de julho a dezembro de 2011: câmbio dormente observando-se os marcadores terminais da camada de crescimento do xilema junto à zona cambial: elemento de vaso de pequeno calibre (**cabeça de seta**) e fibras achatadas radialmente (**seta**). Escalas: **a e b)** 200 µm; **c)** 50 µm.

Fig. 8. *Dalbergia frutescens*. Coleta do início de abril de 2011. **a)** Secção transversal mostrando a diferença da quantidade de xilema produzido na camada de crescimento em formação, em diferentes regiões do caule (**setas**). As regiões 1 e 2 são mostradas em detalhes em **b)** e **c)**, respectivamente. **b)** Detalhe do xilema tardio sendo formado na região 1 mostrada em **a)** *: elementos de vaso de menor calibre do xilema tardio em diferenciação; **seta**: quantidade de xilema produzido até o momento de coleta na estação de crescimento em andamento. **c)** Detalhe do xilema inicial sendo formado na região 2 mostrada em **a)** *: elementos de vaso de grande calibre do xilema inicial em diferenciação; **seta**: quantidade de xilema produzido até o momento de coleta na estação de crescimento em andamento. Escala: 100 μm .

6d), somente elementos do xilema inicial se encontram em diferenciação próximo à zona cambial. Já na coleta do início de abril (Fig. 6e e 8a) é possível notar próximo à zona cambial de regiões onde já foi formada uma maior quantidade de xilema, elementos de vaso de menor diâmetro, do xilema tardio, em diferenciação (Fig. 8b). Entretanto, em regiões onde houve menor produção de xilema, os elementos de vaso de grande calibre do lenho inicial ainda estão em diferenciação próximos à zona cambial (Fig. 8c).

Em junho é possível notar apenas elementos de vaso de menor diâmetro do xilema tardio em diferenciação próximo à zona cambial, finalizando a camada de crescimento formada nessa estação de crescimento (Fig. 7b). Nas demais coletas, do final de junho a dezembro os marcadores terminais da camada de crescimento, vasos de pequeno diâmetro e fibras achatadas radialmente, foram encontrados totalmente diferenciados junto à zona cambial (Fig. 7c).

O padrão de formação dos marcadores das camadas de crescimento mostra que as camadas são formadas anualmente.

Sapindaceae - *Serjania laruotteana*

O caule de *Serjania laruotteana* apresenta variação cambial do tipo composto. Nos entrenós os cilindros periféricos são geralmente em número de seis, e estão organizados de maneira que dois destes se encontram de um lado do caule, e os outros quatro cilindros estão do lado oposto (Fig. 9a). Entretanto, a organização nos entrenós não é constante, apresentando diferentes números e organizações de cilindros periféricos (Fig. 9b – e). Em diversos caules pode ser observada a formação de novos cilindros, isto é, neoformações, externamente ao cilindro central e entre os cilindros periféricos (Fig. 9b,d,e e). Camadas de crescimento não são observadas no xilema secundário do cilindro central ou dos periféricos.

A atividade cambial não é contínua ao longo da circunferência de um cilindro vascular, tanto central quanto periférico, de forma que um cilindro pode apresentar porções que apresentam atividade cambial e porções onde o câmbio está dormente (Fig. 10a - e). As regiões cambiais de dois cilindros adjacentes, sejam estes cilindros central e periférico ou ambos periféricos, apresentam geralmente maior atividade (Fig. 10c e e), enquanto que as porções do câmbio que estão voltadas para o exterior

Fig. 9. *Serjania laruotteana*. Secção transversal do caule, mostrando a organização geral dos cilindros vasculares nas regiões dos entrenós. **a)** Organização mais comum dos cilindros, apresentando um cilindro central e seis periféricos, dois deles de um lado do caule, e os quatro restantes do lado oposto. (*) porção externa dos cilindros vasculares, apresentando maior concentração de fibras e menor concentração de vasos no xilema. **b – e)** Organizações diversas dos cilindros periféricos encontradas nos entrenós. **b)** Neoformações de cilindros vasculares, externamente e entre os cilindros periféricos (**cabeças de seta**) em um caule que apresenta organização mais comumente encontrada. **c)** Cilindros periféricos circundando o cilindro central unilateralmente. **d)** Caule com sete cilindros vasculares periféricos, circundando o cilindro central unilateralmente, e com cilindros externos neoformados (**cabeças de seta**). **e)** Caule com apenas três cilindros vasculares periféricos, conferindo à secção transversal do caule aspecto triangular, e com cilindros neoformados em posição externa (**cabeças de seta**).

do caule dos cilindros periféricos apresentam menor atividade cambial (Fig. 10a e c). Isto faz com que as medulas destes cilindros periféricos fiquem excêntricas, sendo deslocadas para a periferia. O xilema formado nessas regiões também difere das demais regiões, apresentando uma maior concentração de fibras e menor concentração de vasos (Fig. 9a).

A atividade cambial de *Serjania laruotteana* é contínua ao longo do ano, podendo-se observar células do xilema em diferenciação em todas as coletas. A intensidade da atividade cambial, entretanto, não é constante ao longo do ano, podendo ser reconhecido dois períodos distintos, que serão descritos em maior detalhe a seguir: um período de maior atividade, entre janeiro e abril, e um período de menor

atividade, entre junho e dezembro (Fig. 2b).

Período de maior atividade – janeiro a abril

Apesar de a intensidade da atividade ter variado entre os indivíduos de uma mesma coleta, pôde-se observar nas coletas de janeiro, fevereiro e abril os indivíduos que apresentaram a maior atividade cambial (Fig. 10 a e b, e Fig. 11a e b).

A atividade cambial no mês de janeiro é contínua pela maior parte dos cilindros central e periféricos, e apenas algumas porções do câmbio de cilindros periféricos que não são adjacentes a outros cilindros não estão ativas. A zona cambial é composta por mais de seis camadas celulares e alguns vasos de grande calibre, vasos de pequeno calibre e fibras estão em diferenciação.

Fevereiro e abril foram os meses que apresentaram indivíduos com maior atividade cambial, quando a maior parte da zona cambial se encontrava ativa (Fig. 10a - b), com zona cambial com mais de seis camadas de células e muitos elementos de vaso de grande calibre em diferenciação, além de vasos e pequeno calibre e fibras (Fig. 11a - b). Em abril, entretanto, também foram coletados indivíduos que apresentaram atividade semelhante aos indivíduos coletados no período de menor atividade, que serão descritos a seguir.

Período de atividade menos acentuada – junho e dezembro

Os indivíduos coletados entre junho e dezembro apresentaram uma menor atividade cambial, caracterizada tanto pela área do câmbio ativo (Fig. 10c - e), quanto pelo número de camadas da zona cambial (Fig. 11c e e).

Fig. 10. *Serjania laruotteana*. Série de esquemas representando a atividade cambial. **Linha vermelha delgada:** câmbio; **linha vermelha espessa:** câmbio ativo. **a)** Coleta de fevereiro de 2012. Indivíduo classificado na categoria 5 de atividade cambial. **b)** Coleta de abril de 2011. Indivíduo classificado na categoria 4 de atividade cambial. **c)** Coleta de junho de 2011. Indivíduo classificado na categoria 2 de atividade cambial. **d)** Coleta de julho de 2011. Indivíduo classificado na categoria 1 de atividade cambial. **e)** Coleta de setembro de 2011. Indivíduo classificado na categoria 3 de atividade cambial.

Fig. 11. *Serjania laruotteana*. Secção transversal. Atividade cambial em diferentes períodos. **a)** Coleta de fevereiro, apresentando zona cambial (zc) com várias camadas de células cambiais, com muitas camadas de fibras (seta), além de vasos de grande (*) e pequeno calibre (cabeça de seta) em diferenciação. **b)** Coleta de abril, apresentando elemento de vaso de grande calibre (*) de menor diâmetro, e muitos vasos de pequeno calibre (cabeça de seta) e fibras (seta) em diferenciação. **c)** Coleta de junho, apresentando cerca de quatro camadas celulares compondo a zona cambial (zc) e diferenciação de elementos de vaso de pequeno calibre (cabeça de seta) e fibras (seta). **d)** Coleta de setembro, apresentando zona cambial (zc) muito estreita e poucos elementos de vaso de pequeno calibre (cabeça de seta) em diferenciação.

Nas coletas de junho (Fig. 10c, 11c) e julho a largura da zona cambial varia entre três e quatro camadas de células, e fibras e elementos de vaso de pequeno calibre em diferenciação podem ser vistos.

A coleta de setembro apresenta uma maior área do câmbio ativa (Fig. 10e), apesar de o câmbio ativo ser composto por cerca de quatro camadas celulares. Apenas elementos de vaso de pequeno calibre e fibras do xilema se encontram em diferenciação. Já nos meses de outubro e dezembro a área do câmbio que está ativo diminui novamente, assemelhando-se ao encontrado nos meses de junho e julho (Fig. 10c - d). Nesses meses, apenas fibras e elementos de vaso de pequeno calibre, pertencentes a grupamentos de vasos, estavam em diferenciação.

Não foi possível identificar qualquer diferença entre a atividade do câmbio do cilindro central e os câmbios dos cilindros periféricos além das citadas anteriormente, como a menor atividade e formação de um xilema com menor concentração de vasos e maior concentração de fibras na porção mais externa dos cilindros periféricos.

O câmbio não forma camadas de crescimento no xilema secundário desta espécie.

Discussão

Um primeiro estudo sobre a sazonalidade da atividade cambial de liana da Reserva Florestal do Instituto de Biociências da USP foi realizado com *Tynanthus cognatus* (Bignoniaceae), que apresenta apenas um mês de atividade durante todo o ano (Lima *et al.*, 2010). A partir deste resultado, levantou-se a hipótese de que as demais lianas da reserva responderiam da mesma forma. Este estudo traz novas respostas e demonstra que esse não é único padrão de atividade cambial das lianas, e que pelo menos mais dois padrões são observados. *Dalbergia frutescens* e *Stizophyllum riparium* apresentam um câmbio ativo por um período de seis meses, de janeiro a junho, e dormente pelos seis meses restantes, isto é, de julho a dezembro. O outro padrão se observa em *Serjania laruotteana*, que apresenta atividade cambial contínua ao longo de todo o ano, com flutuações na intensidade da atividade. Com isso, tem-se com as espécies estudadas da Reserva três padrões distintos da atividade cambial frente às mesmas condições climáticas: i) câmbio ativo por um período muito curto, de apenas um mês; ii) câmbio ativo por um período intermediário, por seis meses; iii) câmbio ativo durante todo o ano.

Apenas mais um trabalho analisa a sazonalidade da atividade cambial através de coletas periódicas de lianas de regiões tropicais, de forma similar ao que foi realizado neste trabalho. Como o encontrado para *Serjania laruotteana* no presente estudo, Léon-Gómez e Monroy Ata (2005) encontraram atividade cambial contínua, com pequenas flutuações correlacionadas à sazonalidade da pluviosidade, em quatro espécies de lianas crescendo em uma floresta tropical (Tuxtla, México). Porém, os autores utilizam como único parâmetro para a análise da atividade cambial o número de camadas celulares na zona cambial, e não explicam como identificariam uma possível dormência cambial. A interpretação dos resultados pelos autores se trona controversa tendo-se em vista os baixos valores que as espécies apresentam para o parâmetro, com valores mínimos em torno de três camadas, e ainda erros graves na identificação das camadas da zona cambial (Léon-Gómez e Monroy-Ata, 2010, Fig. 6a – c à direita) e delimitação dos períodos chuvosos e secos (de novembro a março segundo os autores, [pg. 117] quando os dois primeiros meses deste intervalo apresentam pluviosidade entre 400 e 700 mm mensais [Fig. 2]). A delimitação errônea do período chuvoso parece coincidir com períodos em que duas das espécies analisadas apresentam menor número de camadas celulares na zona cambial (Léon-Gómez e Monroy-Ata, 2010, Fig 8a e c).

Por outro lado, para lianas de clima temperado, somente dois trabalhos analisam a sazonalidade da atividade cambial. O primeiro, realizado por Esau (1948) analisa minuciosamente o início e o avanço da atividade cambial de *Vitis vinifera*, próximo às gemas em desenvolvimento, encontrando que o câmbio permanece ativo por dois meses durante a primavera. Já Davis e Evert (1970) analisaram a atividade cambial de *Celastrus scandens*, *Parthenocissus inserta* e *Vitis riparia* crescendo em região de clima temperado. Os autores encontraram atividade cambial de três e meio, quatro, e um mês e meio respectivamente, e elementos do floema secundário formados antes que elementos do xilema em *P. inserta* e *V. riparia*, e concomitantemente em *C. scandens*.

Se a sazonalidade de espécies lianescetes não é bem conhecida, o conhecimento sobre o tema em espécies arbóreas tropicais é amplo. Aqui, diferentes metodologias vêm sendo utilizadas, tais como marcação cambial (janela de Mariaux, 1967; Luchi 1998), faixas dendrométricas (Detienne e Mariaux, 1977), análise dendrocronológicas (Worbes, 1995), e análises periódicas do câmbio (Ajmal e Iqbal, 1987a e b; Marcati *et al.*, 2008). Esta última metodologia, utilizada no presente estudo, vem sendo realizada principalmente em trabalhos indianos e brasileiros, e mostram a correlação entre a atividade cambial, a fenologia, e fatores climáticos, em especial a pluviosidade, de diversas espécies de árvo-

res tropicais. Enquanto a sazonalidade da pluviosidade pode induzir a parada da atividade cambial, o brotamento de novas folhas seria responsável pela reativação do câmbio (Dave e Rao, 1982; Coradin, 2000; Marcati *et al.*, 2006).

É importante salientar que a dendrocronologia, ao demonstrar a periodicidade de formação das camadas de crescimento, demonstra também, de maneira indireta, a sazonalidade da atividade cambial, visto que as camadas de crescimento são produtos da atividade periódica do câmbio (Evert, 2006). Análises periódicas do câmbio por sua vez, podem demonstrar de maneira direta a atividade sazonal do câmbio, bem como a diferenciação de seus produtos em ordem cronológica, podendo também correlacioná-la com fatores bióticos e abióticos ocorrendo no período.

Enquanto que em zonas de clima temperado é a temperatura o principal fator responsável pelo controle da atividade cambial (Kozlowski *et al.*, 1991; Begum *et al.*, 2007), em zonas tropicais são períodos de cheias de grandes rios (Worbes, 1985; Schöngart *et al.*, 2002) ou de secas (Worbes, 1995) os principais fatores responsáveis pela modulação da atividade cambial e formação de camadas de crescimento. Worbes (1995) destaca que um período de dois a três meses com pluviosidade abaixo de 60 mm mensais seria capaz de induzir a formação de camadas de crescimento em espécies arbóreas tropicais.

O início da atividade cambial das espécies *Stizophyllum riparium* e *Dalbergia frutescens* ocorre três meses após o início da estação chuvosa, durante o pico de chuvas. Porém, enquanto *S. riparium* tem seu pico de atividade no começo da estação de crescimento, *D. frutescens* apresenta um aumento gradativo na intensidade de sua atividade cambial, culminando no final da estação de crescimento. Já o pico da atividade cambial de *Serjania laruotteana* se dá entre janeiro e abril, enquanto que a liana *Tynanthus cognatus*, crescendo na mesma reserva, tem sua atividade cambial restrita ao mês de abril, final da estação chuvosa, após seis meses do início desta estação (Lima *et al.*, 2010). Percebemos então que a atividade cambial das lianas analisadas guarda relação positiva com a pluviosidade.

Borchert (1994a, b, 1994) cita que nos trópicos fatores climáticos e a atividade cambial, bem como a fenologia, não são bem sincronizados. O principal fator limitante ao crescimento, que induziria tanto a parada da atividade cambial quanto a formação de camadas de crescimento, seria o status hídrico da planta, que por sua vez seria influenciado por diversos fatores bióticos e abióticos: quantidade e sazonalidade das chuvas, capacidade do solo de armazenar água, armazenamento de água pela

madeira, tamanho e profundidade do sistema radicular, deciduidade, período de perda das folhas, entre outras. Fatores climáticos por si só não conseguiriam explicar a periodicidade do crescimento, e a falta de sincronidade entre espécies tropicais se daria devido às diferenças dos fatores bióticos que afetam o status hídrico da planta.

Da mesma forma, o início e a duração da atividade cambial encontrados para as espécies analisadas não são sincronizados, não podendo ser explicados apenas pela pluviosidade da reserva. Apesar de não ser possível a visualização das copas para o acompanhamento fenológico, foi possível obter informação acerca da fenologia reprodutiva das espécies por meio de dados de herbários. O pico de coletas de flores de *Dalbergia frutescens* ocorre um mês antes da retomada da atividade cambial na espécie, enquanto que o pico de coleta de frutos ocorre no meio do período de atividade cambial, no final da estação chuvosa. *Stizophyllum riparium* e *Serjania laruotteana* apresentam um único período de coletas mais frequentes, na metade e no final da estação chuvosa, próximo ao período de pico de atividade. Croat (1975) também se utilizou de coletas de herbários em trabalho sobre a fenologia reprodutiva da flora de Barro Colorado, Panamá, no qual analisou cerca de 1200 espécies. Ele encontrou sazonalidade na floração e frutificação de lianas, com o pico de ambas as fenofases na estação seca. A análise de dados de herbários não mostra a fenologia de um indivíduo, mas a variação fenológica mais comum de uma dada espécie (Croat, 1975). Entretanto deve-se tomar cuidado com a análise destes dados tendo em vista que eles podem apresentar vieses, como maior número de dados em determinado período devido a datas mais propícias para a coleta de material (Opler *et al.*, 1991)

Borchert (1999) ainda relata que espécies arbóreas decíduas crescendo em solos bem drenados têm a fenologia e a atividade cambial mais sincronizadas entre si e com a pluviosidade, e que fenologia e atividade cambial seriam gradativamente menos sincronizadas com a pluviosidade em espécies semi-decíduas e sempre-verdes crescendo em solos com grande capacidade de armazenamento de água. Dados fenológicos apontam que lianas tropicais são em sua grande maioria sempre-verdes, além de produzirem novas folhas por um maior período de tempo do que espécies arbóreas (Putz e Windsor, 1987). Fica patente, entretanto, a necessidade de se buscar metodologias adequadas para o acompanhamento da fenologia de lianas em estudos futuros.

As metodologias utilizadas para análise do crescimento em diâmetro do tronco de espécies arbóreas (faixas dendrométricas, análises dendrocronológicas) e mesmo análises periódicas (marcações

cambiais como Janela de Mariaux ou coletas periódicas do câmbio), por amostrarem porções muito pequenas do caule, não fornecem informações detalhadas a respeito do início e do avanço da atividade cambial. No presente estudo foi possível perceber o início e o avanço da atividade cambial, e como este não é contínuo na circunferência do caule das diferentes espécies lianescentes.

A retomada da atividade cambial em *Stizophyllum riparium* se dá primeiramente no câmbio variante, e avança tangencialmente em direção ao centro da região regular, resultado semelhante ao encontrado para *Tynanthus cognatus*, outra Bignoniaceae (Lima *et al.*, 2010). Foi possível notar também que células do floema secundário são formadas antes das células de xilema secundário, apesar de não ter sido possível identificar quais os primeiros tipos celulares a serem formados devido à metodologia utilizada, com intervalos muito grandes entre as coletas e fixação inadequada para visualização de elementos de tubo crivado e células parenquimáticas em diferenciação. Desta forma, é possível que estes tipos celulares tenham sido formados anteriormente às fibras do floema que vemos em diferenciação na Fig. 4a e 5c. O padrão de formação de células floemáticas anteriormente a células xilemáticas parece ser o mais comum para espécies arbóreas com porosidade semi-difusa ou difusa tanto de clima temperado (Davis e Evert, 1968; Tucker e Evert, 1969), quanto tropical (Ghouse e Hashmi, 1983; Ajmal e Iqbal 1987b). Em espécies que apresentam anel-poroso o início concomitante da produção de xilema e floema secundários parece ser o mais comum (Evert, 2006). Entretanto, a produção de xilema anterior à produção de floema é conhecida também em espécies arbóreas tropicais (Ghouse e Hashmi, 1980; Ajmal e Iqbal, 1987a).

A atividade cambial de *Dalbergia frutescens* tem início em diversos pontos separados na circunferência do caule, que não estão relacionados à estrutura variante, visto que a espécie não apresenta variação cambial. Este fenômeno é semelhante ao encontrado em *Vitis vinifera*, espécie lianescente de clima temperado que também não apresenta variação cambial. Em trabalho minucioso, Esau (1948) mostra o início da atividade cambial logo abaixo das gemas em desenvolvimento. A atividade avança concomitantemente em sentido basípeto e tangencial, de forma que a atividade cambial em uma porção mais basal do caule tem início primeiramente na mesma direção da gema, e apenas em um segundo momento no lado oposto do caule. Em *Dalbergia frutescens*, entretanto, encontramos uma situação levemente distinta, na medida em que a atividade cambial se inicia em mais de uma região da circunferência do caule. É importante ressaltar que enquanto o estudo em *Vitis vinifera* foi realizado

analisando-se regiões próximas às gemas, o caule de *Dalbergia frutescens* foi analisado a vários metros de distância da copa.

Apesar de apresentar atividade ininterrupta ao longo do ano, o caule de *Serjania laruotteana* também apresentou atividade descontínua pelas circunferências dos câmbios de seus cilindros vasculares, central ou periféricos. Pôde-se perceber que porções cambiais adjacentes a outro cilindro vascular apresentam geralmente uma maior atividade. A porção externa do câmbio dos cilindros periféricos é a região que apresenta menor atividade, resultando em medulas geralmente excêntricas nestes cilindros.

Foi possível perceber pelo padrão de diferenciação do xilema secundário de *S. riparium* e de *D. frutescens* que suas camadas de crescimento são formadas anualmente. Camadas de crescimento em lianas já foram relatadas em outros estudos (Schenck, 1893; Lima *et al.*, 2010; Brandes *et al.*, 2011). Schenck (1893) considera as camadas de crescimento presentes em lianas muito irregulares o que deveria indicar sua natureza não anual. Já Brandes, encontrou camadas de crescimento anuais em lianas que não apresentavam variações cambiais da família Leguminosae, porém não encontra tal periodicidade na formação das camadas de crescimento presente nos caules que apresentavam variações cambiais. No presente estudo, apenas *S. laruotteana* não apresenta camadas de crescimento no seu xilema secundário.

A atividade cambial, quando não chega a se estender por toda a circunferência do caule, forma camadas de crescimento confluentes nos caules de *Stizophyllum riparium* e *Dalbergia frutescens*. A presença deste tipo de camada já foi anteriormente relatada em espécies arbóreas (Worbes, 1985; Soliz-Gamboa, 2010) e lianescetes (Lima *et al.*, 2010; Brandes *et al.*, 2011), e está relacionada com anéis juvenis, próximos à medula, e indivíduos de crescimento lento ou crescendo no sub-bosque. Brandes (2011) cita que a competição a qual lianas estão sujeitas podem iniciar alterações cambiais em regiões específicas do caule. Aqui, como em trabalho recente (Lima *et al.*, 2010), preferimos adotar o nome camadas de crescimento confluentes em detrimento a “wedging rings” (*i.e.* camadas de crescimento em cunhas) sugerido por Worbes (1985) para evitar possíveis interpretações errôneas devido à presença das cunhas de floema, características da tribo Bignonieae, e por acreditar que o termo dá uma ideia mais clara da estrutura. Entretanto, ambas as terminologias dizem respeito à mesma estrutura.

Da mesma forma que o início da atividade cambial não se dá ao mesmo tempo por toda a circunferência do caule, a mudança de produção de xilema inicial para xilema tardio também não é concomitante. Foi possível notar na coleta de abril de *Dalbergia frutescens* que enquanto um lado do caule o câmbio já estava produzindo elementos de vaso de pequeno diâmetro do xilema tardio, o lado oposto ainda estava produzindo elementos de vaso de grande diâmetro do lenho inicial. O paralelismo entre os dois eventos pode estar relacionado à sinalização para o início desses processos. A auxina é o principal fitormônio relacionado tanto à retomada da atividade cambial (Kozlowski, 1971; Iqbal, 1995; Lachaud, 1999; Evert, 2006) quanto à mudança da produção de xilema inicial para xilema tardio (Sundberg *et al.*, 1987; Funada *et al.*, 2005). Entretanto, o mecanismo de ação da auxina na retomada da atividade cambial ainda não é claro, existindo hipóteses que seria o aumento de sua concentração (Little e Savidge, 1987), a sensibilidade do câmbio ao fitormônio (Little e Wareing, 1981; Lachaud 1989), ou um gradiente de concentração (Uggla *et al.*, 1996) o responsável pela retomada da atividade, e ainda evidências de que o fitormônio não seria necessário para a retomada da atividade cambial (Evert e Kozlowski, 1967; Evert *et al.*, 1972; Evert 2006).

Conclusões

Os resultados obtidos mostram a existência de mais dois padrões de atividade cambial de lianas crescendo na Reserva Florestal do Instituto de Biociências - USP, além do encontrado na liana *Tynanthus cognatus*: atividade intermediária de seis meses em *Stizophyllum riparium* e *Dalbergia frutescens*, e atividade contínua em *Serrjania laruotteana*. Ademais, a sazonalidade da atividade cambial guarda relação com a pluviosidade. Foi possível mostrar também que a atividade cambial não é espacialmente contínua pela circunferência do caule, e que variações cambiais influenciam na atividade do câmbio, seja na região de retomada da atividade, como as cunhas em *S. riparium*, seja na intensificação da atividade em regiões específicas, como as regiões entre dois cilindros adjacentes em *S. laruotteana*. Por fim, pôde-se demonstrar que as camadas de crescimento no xilema secundário de *S. riparium* e *D. frutescens* são formadas anualmente, e que, como a retomada da atividade cambial, a mudança de produção do xilema inicial para o xilema tardio, não ocorre concomitantemente por todo o câmbio ativo.

A partir destes resultados, levantam-se as questões de como é a fenologia vegetativa, e qual é o balanço entre o crescimento primário e secundário das espécies analisadas? Qual é o mecanismo pelo qual as variações cambiais influenciam a atividade cambial? Qual o mecanismo responsável pela sinalização da retomada da atividade cambial, e ele está relacionada com a sinalização para mudança da produção de xilema inicial para xilema tardio? Essas perguntas devem ser abordadas em estudos posteriores.

Bibliografia

Ajmal S, Iqbal M. 1987a. Annual rhythm of cambial activity in *Streblus asper*. *Iawa Bulletin n. s.* **8**: 275-283.

Ajmal S, Iqbal M. 1987b. Seasonal rhythms of structure and behaviour of vascular cambium of *Ficus rumphii*. *Annals of Botany* **60**: 649-656.

Angyalossy V, Angeles G, Pace MR, Lima AC, Dias-Leme CL, Lohmann LG, Madero-Vega C. 2011. An overview on the anatomy, development and evolution of the vascular system of lianas. *Plant Ecology & Diversity*. doi: 10.1080/17550874.2011.615574.

Barbosa ACF, Pace MR, Witovisk L, Angyalossy V. 2010. A new method to obtain good anatomical slides of heterogeneous plant parts. *Iawa Journal* **31**: 373–383.

Begum S, Nakaba S, Oribe Y, Kubo T, Funada R. 2007. Induction of cambial reactivation by localized heating in a deciduous hardwood hybrid poplar (*Populus sieboldii* x *P. grandidentata*). *Annals of botany* **100**: 439–47.

Berlyn GP, Miksche JP. 1976. *Botanical microtechnique and cytochemistry*. Ames: Iowa State University Press.

Borchert R. 1994 a. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* **75**: 1437–1449.

Borchert R. 1994 b. Water status and development of tropical trees during seasonal drought. *Trees* **8**: 115-125.

- Borchert R. 1999.** Climatic periodicity, phenology and cambium activity in tropical dry forest trees. *Iawa Journal* **20**: 239–247.
- Brandes AF das N, Lisi CS, Barros CF. 2011.** Dendrochronology of lianas of the Leguminosae family from the Atlantic Forest, Brazil. *Trees* **25**: 133–144.
- Bukatsch F. 1972.** Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. *Mikrokosmos* **61**: 255.
- Carlquist S. 1985.** Observations on functional wood histology of vines and lianas: vessel dimorphism, tracheids, vasicentric tracheids, narrow vessels, and parenchyma. *Aliso* **11**: 139–157.
- Carlquist S. 1982.** The use of ethylenediamine in softening hard plant structures for paraffin sectioning. *Stain Technology* **57**: 311–317.
- Carlquist S. 1988.** *Comparative wood anatomy – systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood*. Berlin: Springer-Verlag.
- Carlquist SJ. 1991.** Anatomy of vine and liana stems: a review and synthesis. In: Putz FE, Mooney HA eds. *The biology of vines*. Cambridge: Cambridge University Press
- Carlquist S. 1996.** Wood, bark, and stem anatomy of Gnetales: a summary. *International Journal of Plant Sciences* **157**: S58-S76.
- Coradin VTR. 2000.** *Formação de anéis de crescimento e sazonalidade da atividade cambial de dez espécies lenhosas do cerrado*. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Brasília, Brasil.
- Croat TB. 1975.** Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). *Biotropica* **7**: 270–277.
- Dave YS, Rao KS. 1982.** Seasonal activity of the vascular cambium in *Gmelina arborea* Roxb. *Iawa Bulletin n. s.* **3**: 59-65.
- Davis JD, Evert RF. 1968.** Seasonal development of the secondary phloem in *Populus tremuloides*. *Botanical Gazette* **129**: 1–8.
- Davis JD, Evert RF. 1970.** Seasonal cycle of phloem development in woody vines. *Botanical Gazette* **131**: 128–138.

- Detienne P, Mariaux A. 1977.** Nature et périodicité des cernes dans les bois rouges de Méliacées africaines. *Revue Bois et Forêts Des Tropiques* **175**: 52-61.
- DeWalt SJ, Schnitzer SA, Denslow JS. 2000.** Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology* **16**: 1–19.
- Dié A, Kitin P, Kouamé FN, Bulcke JV den, Acker JV, Beeckman H. 2012.** Fluctuations of cambial activity in relation to precipitation result in annual rings and intra-annual growth zones of xylem and phloem in teak (*Tectona grandis*) in Ivory Coast. *Annals of botany* **110**: 861-873.
- Dobbins DR. 1971.** Studies on the anomalous cambial activity in *Doxantha unguis-cati* (Bignoniaceae). II. A case of differential production of secondary tissues. *American Journal of Botany* **58**: 697–705.
- Esau K. 1948.** Phloem structure in the grapevine, and its seasonal changes. *Hilgardia* **18**: 217–296
- Evert RF. 2006.** *Esau's plant anatomy. Meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development*. Hoboken: John Wiley & Sons.
- Evert RF, Kozlowski TT. 1967.** Effect of isolation of bark on cambial activity and development of xylem and phloem in trembling aspen. *American Journal of Botany* **54**: 1045– 1054.
- Evert RF, Kozlowski TT, Davis JD. 1972.** Influence of phloem blockage on cambial growth of sugar maple. *American Journal of Botany* **59**: 632-641.
- Ewers FW. 1985.** Xylem structure and water conduction in conifer trees, dicot trees and lianas. *Iawa Bulletin n.s.* **6**: 309-317.
- Ewers FW, Fisher JB, Chiu ST. 1990.** A survey of vessel dimensions in stems of tropical lianas and other growth forms. *Oecologia* **84**: 544–552.
- Ewers FW, Fisher JB. 1991.** Why vines have narrow stems: Histological trends in Bauhinia (Fabaceae). *Oecologia* **88**: 233–237.
- Figueiredo CFD. 2011.** Anatomia e identificação macroscópica das lianas ocorrentes na mata do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo - SP, Brasil. Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo. Brasil.

- Funada R, Kubo T, Tabuchi M, Sugiyama T, Fushitani M. 2001.** Seasonal variations in endogenous indole-3-acetic acid and abscisic acid in the cambial region of *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. stems in relation to earlywood-latewood transition and cessation of tracheid production. *Holzforschung* **55**: 128-134.
- Gentry AH. 1991.** The distribution and evolution of climbing plants. In: Putz FE, Mooney HA eds. *The biology of vines*. Cambridge: Cambridge University Press, 3-52.
- Ghouse AKM, Hashmi S. 1980.** Seasonal production of secondary phloem and its longevity in *Mimusops elengi* L. *Flora* **170**: 175–179.
- Ghouse AKM, Hashmi S. 1983.** Periodicity of cambium and of the formation of xylem and phloem in *Mimusops elengi* L., an evergreen member of tropical India. *Flora* **173**: 479–487.
- Groppi M, Pirani JR. 2005.** Levantamento florístico das espécies de ervas, subarbustos, lianas e hemiepipítas da mata da reserva da cidade universitária “Armando de Salles Oliveira” São Paulo, SP, Brasil. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* **23**: 141-233.
- Iqbal M. 1995.** Structure and behavior of vascular cambium and the mechanism and control of cambial growth. In: Iqbal M ed. *The Cambial Derivatives. Encyclopedia of Plant Anatomy*. Berlin: Gebrüder Borntraeger.
- Isnard S, Silk W. 2009.** Moving with climbing plants from Charles Darwin’s time into the 21st century. *American Journal of Botany* **96**: 1205–1221.
- Jacques FMB, de Franceschi D. 2007.** Menispermaceae wood anatomy and cambial variants. *Iawa Journal* **28**: 139–172.
- Kozłowski TT. 1971.** *Growth and development of trees vol. II Cambial growth, root growth, and reproductive growth*. New York: Academic Press.
- Kozłowski TT, Kramer PJ, Pallardy SG. 1991.** *The physiological ecology of woody plants*. London: Harcourt Brace Jovanovich.
- Lachaud S. 1989.** Participation of auxin and abscisic acid in the regulation of seasonal variations in cambial activity and xylogenesis. *Trees* **3**: 125–137.

- Lachaud S, Catesson A, Bonnemain J. 1999.** Structure and functions of the vascular cambium. *Life Sciences* **322**: 633–650.
- Laurence WF, Pérez-Salicrup D, Delamônica P *et al.* 2001.** Rain forest fragments and the structure of amazonia liana communities. *Ecology* **82**: 105–116.
- Léon-Gómez C, Monroy-Ata A. 2005.** Seasonality in cambial activity of four lianas from a mexican lowland tropical rainforest. *Iawa Journal* **26**: 111–120.
- Lima AC, Pace MR, Angyalossy V. 2010.** Seasonality and growth rings in lianas of Bignoniaceae. *Trees* **24**: 1045–1060.
- Little CHA, Savidge RA. 1987.** The role of plant growth regulators in forest tree cambial growth. *Plant Growth Regulation* **6**: 137–169.
- Little CHA, Wareing PF. 1981. Control of cambial activity and dormancy in *Picea sitchensis* by indol-3-ylacetic and abscisic acids. *Canadian Journal of Botany* **59**: 1480-1493.**
- Luchi AE. 1998.** Periodicidade de crescimento em *Hymenaea courbaril* L. e anatomia ecológica do lenho de espécies de mata ciliar. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, Brasil.
- Marcati CR, Milanez CRD, Machado SR. 2008.** Seasonal development of secondary xylem in *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Trees* **22**:3–12.
- Marcati CR, Angyalossy V, Evert RF. 2006.** Seasonal variation in wood formation of *Cedrela fissilis* (Meliaceae). *Iawa journal* **27**: 199-211.
- Mariaux A. 1967.** Les cernes dans les bois tropicaux africains, nature et périodicité. *Revue Bois et Forêts Des Tropiques* **113**:23–37.
- Obaton M.1960.** Les lianes ligneuses a` structure anormale des fore^ts denses d’Afrique Occidentale– Les divers types d’anomalies. *Annales des Sciences Naturelles (Botanique)* **12**:20–220
- O’Brien TP, Feder N, Mccully ME. 1964.** Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma* **59**:368–373

- Opler PA, Baker HG, Frankie GW. 1991.** Seasonality of climbers: a review and example from Costa Rican dry forest. In: Putz FE, Mooney HA eds. *The biology of vines*. Cambridge: Cambridge University Press, 377-392.
- Pace MR, Lohmann LG, Angyalossy V. 2009.** The rise and evolution of the cambial variant in Bignonieae (Bignoniaceae). *Evolution & development* **11**: 465-479.
- Paliwal GS, Prasad NVSRK. 1970.** Seasonal activity of cambium in some tropical trees. I. *Dalbergia sissoo*. *Phytomorphology*. **20**:333–339.
- Pfeiffer H. 1926.** Das abnorme Dickenwachstum. In: Linsbauer K, ed. *Hanbuch der Pflanzenanatomie*. Berlin: Borntraeger.
- Phillips OL, Martínez RV, Arroyo L et al. 2002.** Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature* **418**: 770–747.
- Putz FE. 1984.** The natural history of lianas on Barro Colorado Island , Panama. *Ecology* **65**: 1713–1724.
- Putz FE, Windsor DM. 1987.** Liana phenology on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* **19**: 334–341.
- Rao KS, Rajput KS. 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.
- Rosell JA, Olson ME. 2007.** Implicit assumptions regarding the age vs. size. *American Journal of Botany* **94**: 161–172.
- Rossi L. 1994.** A flora arbóreo-arbustiva da mata da Reserva da Cidade Universitária “Armando de Salles Oliveira”. (São Paulo, Brasil). *Boletim do Instituto de Botânica* **9**: 1-105.
- Schenck H. 1893.** Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen im Besonderen der in Brasilien einheimischen Arten. II. Theil. Beiträge zur Anatomie der Lianen. In: Schimper AFW, ed. *Botanische Mittheilungen aus den Tropen*. Jena: Gustav Fisher.

- Schnitzer SA, Bongers F. 2002.** The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology & Evolution* **17**: 223–230.
- Schnitzer SA, Dalling JW, Carson WP. 2000.** The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps : evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *Journal of Ecology* **88**: 655–666.
- Schöngart J, Piedade MTF, Ludwigshausen S, Horna V, Worbes M. 2002.** Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *Journal of Tropical Ecology* **18**: 581–597.
- Solereider H. 1908.** *Systematic anatomy of the dicotyledons, vol I, II.* Oxford: Charenton Press.
- Soliz-Gamboa CC, Rozendaal DM a., Ceccantini G, Angyalossy V, Borg K, Zuidema PA. 2010.** Evaluating the annual nature of juvenile rings in Bolivian tropical rainforest trees. *Trees* **25**: 17–27.
- Tucker CM, Evert RF. 1969.** Seasonal development of the secondary phloem in *Acer negundo*. *American Journal of Botany* **56**: 275–284.
- Spicer R, Groover AT. 2010.** Evolution of development of vascular cambia and secondary growth. *The New phytologist* **186**: 577–92.
- Stevens GC. 1987.** Lianas as Structural parasites : the *Bursera Simaruba* example. *Ecology* **68**: 77–81.
- Sundberg B, Little CHA, Riding RT, Sandberg G. 1987.** Levels of endogenous indole-3-acetic acid I the vascular cambium region of *Abies balsamea* trees during the activity – rest – quiescence transition. *Physiologia Plantarum* **71**: 163-170.
- Tamaio N, Neves MF, Brandes AFN, Vieira Ricardo C. 2011.** Quantitative analyses establish the central vascular cylinder as the standard for wood-anatomy studies in lianas having compound stems (Paullinieae: Sapindaceae). *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* **206**: 987–996.
- Tamaio N, Vieira Ricardo Cardoso, Angyalossy V. 2009.** Origin of successive cambia on stem in three species of Menispermaceae. *Revista Brasileira de Botânica* **32**: 839–848.

Uggla C, Moritz T, Sandberg G, Sundberg B. 1996. Auxin as a positional signal in pattern formation in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **93**: 9282–6.

Tomazello M, Cardoso NS. 1999. Seasonal variations of the vascular cambium of teak (*Tectona grandis* L.) in Brazil. In: Wimmer R, Vetter RE, eds. *Tree ring analysis—biological, methodological and environmental aspects*. New York: CABI Publishing.

Worbes M. 1985. Structural and other adaptations to long-term flooding by trees in Central Amazonia. *Amazoniana* **9**:459–484.

Worbes M. 1995. How to measure growth dynamics in tropical trees - a review. *Iawa Journal* **16**: 337–351.