

CAPÍTULO 3

Fenologia como instrumento no acompanhamento da periodicidade e formação de anéis de crescimento no tronco de espécies arbóreas

Paulo César Botosso

Em ecossistemas tropicais, onde o clima é mais uniforme, em comparação às regiões temperadas, assumia-se que o câmbio vascular das espécies arbóreas não apresentava sazonalidade em sua atividade, crescendo continuamente durante todo o ciclo de vida das plantas. Considerava-se impraticável analisar os anéis de crescimento em espécies arbóreas tropicais pela ausência de estação que induzisse a dormência e/ou redução dos processos fisiológicos relacionados com o crescimento das plantas. Assim, durante muito tempo, foi quase consenso que somente as espécies arbóreas de clima temperado formavam anéis anuais de crescimento, o que possibilitou que muitas delas fossem identificadas como potencialmente importantes e, conseqüentemente, fossem utilizadas para estudos dendrocronológicos. Nesse sentido, por muito tempo, as florestas tropicais permaneceram condicionadas a um segundo plano.

Ainda que, comparativamente, tenha ocorrido um menor progresso nessa área da pesquisa nos trópicos, esforços importantes têm sido empenhados por grupos e instituições de pesquisa no país e no exterior, possibilitando o crescimento e a busca pela consolidação dessa área do conhecimento com a geração de informações essenciais que subsidiam os estudos com espécies arbóreas nativas.

A existência de anéis anuais e/ou sazonais de crescimento em diversas espécies tropicais e subtropicais, resultantes de um ritmo de crescimento intermitente, tem sido demonstrada (KORIBA, 1958; AMOBI, 1973; DÉTIENNE; MARIAUX, 1977; MARIAUX, 1979, 1981; PRÉVOST; PUIG, 1981; DÉTIENNE et al., 1988; DÉTIENNE, 1989; BOTOSSO; VETTER, 1991; KILLMANN; THONG, 1995; WORBES, 1995; GOURLAY, 1995; BOTOSSO et al., 2000; BOTOSSO; TOMAZELLO FILHO, 2001; TOMAZELLO FILHO et al., 2001; FERREIRA, 2002; MARIA, 2002; FERREIRA-FEDELE et al., 2004; BOTOSSO et al., 2005a), podendo ser decorrente de mudanças climáticas e/ou ambientais, bem como de fatores endógenos inerentes às espécies. Muitos desses estudos contribuíram, de forma significativa, para que espécies arbóreas provenientes de regiões tropicais e subtropicais fossem reconhecidas como potencialmente importantes e empregadas em estudos dendrocronológicos, climáticos e ambientais.

Com relação ao desenvolvimento e à experiência alcançada nesses estudos com espécies florestais em áreas tropicais, pode-se distinguir aqueles que objetivam basicamente: (i) provar a natureza anual dos anéis (anatomia da madeira e ritmo de crescimento) (COSTER, 1927; WORBES, 1995; VETTER; BOTOSSO, 1989), (ii) os que tratam das relações entre crescimento e clima (JACOBY; ARRIGO, 1990; BHATTACHARYYA et al., 1992; PUMIJUMNONG et al., 1995; STAHL et al., 1999; WORBES, 1999; SCHÖNGART et al., 2004) e, (iii) os que fornecem dados essenciais sobre a idade e a dinâmica florestal (WORBES et al., 2003). Outros temas correlatos, de igual importância, envolvendo o estudo de anéis de crescimento e sua aplicação, têm gerado dados imprescindíveis sobre o tema (DEVALL et al., 1995; DÜNISCH et al., 2002; ROIG, 2000; STAHL, 1999).

Existe atualmente um crescente interesse pela aplicação de métodos de análise de anéis de crescimento, particularmente das florestas em ambientes tropicais, procurando extrair informações necessárias aos estudos florestais, ecológicos e climáticos. O fato tem despertado a atenção de especialistas das mais diversas áreas (ex.: Anatomia e Química da Madeira,

Climatologia, Fisiologia, Hidrologia, Biologia, Silvicultura, Estatística, etc), com as quais tem estreita conexão, através de ações multidisciplinares.

Nesse sentido, os estudos fenológicos têm contribuído, de forma expressiva, para os estudos de formação do xilema secundário (madeira) e das estratégias de crescimento das espécies arbóreas, possibilitando avaliar as alterações no ritmo da atividade cambial, marcando o período de dormência e caracterizando a formação dos anéis de crescimento (JACOBY, 1989). Ainda que esses estudos sejam relativamente numerosos, poucos têm tratado da correspondência entre os ciclos fenológicos, a atividade cambial e a presença de anéis de crescimento em espécies tropicais e subtropicais (COSTER, 1927, 1928; TOMLINSON; LONGMAN, 1981). Diversas evidências têm, entretanto, demonstrado uma nítida relação entre a produção e queda de folhas, floração e frutificação com fatores climáticos e com a atividade cambial em espécies tropicais (ALVIM, 1964; MATTHES, 1980; JACOBY, 1989; ROIG, 2000). O estudo comparativo entre a atividade cambial e fenológica é uma ferramenta interessante visando à interpretação da natureza periódica de formação dos anéis de crescimento (VENUGOPAL; KRISHNAMURTHY, 1987).

Os estudos fenológicos podem ser empregados para interpretar a ocorrência de eventos biológicos repetitivos nas árvores e sua relação com os fatores bióticos e abióticos. Fatores bióticos e genéticos, controlando as respostas fisiológicas, característicos para cada espécie, associados ao clima e fotoperíodo são considerados como causas desses eventos repetitivos (MATTHES, 1980). Neste contexto, estratégias específicas de crescimento como a dormência e a senescência foliar e sua relação com a formação dos anéis de crescimento podem ser interpretadas, comparando-se os estágios fenológicos em relação às condições climáticas sazonais (JACOBY, 1989; ROIG, 2000). Esses métodos têm sido aplicados com sucesso para árvores tropicais na região amazônica em florestas de terra firme, mostrando evidências da formação de anéis anuais de crescimento em resposta às mudanças sazonais de precipitação

(WORBES, 1989; BOTOSSO; VETTER, 1991; VETTER, 2000; BOTOSSO et al., 2000). De maneira similar, outras espécies provenientes de áreas tropicais da Bolívia produzem variações nos anéis de crescimento em resposta às mudanças climáticas sazonais (ROIG, 2000; BRIENEN; ZUIDEMA, 2006). A ocorrência de seca sazonal e, conseqüentemente, mudanças na disponibilidade hídrica no solo, tem sido identificada como o principal fator externo que controlaria, direta ou indiretamente, os ritmos periódicos de crescimento de florestas tropicais estacionais (ALVIM, 1964; ALVIM; ALVIM, 1976; BORCHERT, 1983; REICH, 1995; SCHÖNGART et al., 2002), ocorrendo de forma similar na península de Yucatán, no México, onde o gradiente de precipitação anual e chuvas sazonais influenciariam os processos fisiológicos das árvores, incluindo a queda das folhas, o crescimento das árvores e a formação de anéis de crescimento (ROIG et al., 2005).

O entendimento das relações causais entre as condições ambientais, comportamento fenológico, periodicidade cambial e crescimento das árvores é relativamente bem conhecido para espécies arbóreas de regiões temperadas do Hemisfério Norte. Contudo, para espécies tropicais ou do Hemisfério Sul, as informações são comparativamente escassas. Os primeiros estudos conduzidos, na Indonésia, por Coster (1927, 1928), examinando a fenologia e a fisiologia de espécies arbóreas nativas e exóticas, concluíram que a tendência de crescimento rítmico está geneticamente fixada, mas a periodicidade pode ser alterada por mudanças nas condições de crescimento. Estes resultados foram, posteriormente, confirmados por Koriba (1958), Fahn e Werker (1990), analisando indivíduos de *Acacia dealbata* A. Cunn. e *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh., respectivamente. Em estudo similar, Chowdhury (1958) observou até quatro picos de crescimento apical, mas somente um período de crescimento radial, sugerindo que o crescimento apical e lateral (radial) possam ser processos ocorrendo de forma independente mesmo dentro de uma mesma árvore.

Diversos estudos relatam que o comportamento fenológico e de crescimento de árvores tropicais podem ser influenciados por diferentes fatores ambientais, incluindo o comprimento do dia (NJOKU, 1964; DAUBENMIRE, 1972; FRANKIE et al., 1974; RIVERA; BORCHERT, 2001; WRIGHT; SCHAİK, 1994; TALORA; MORELLATO, 2000; MORELLATO et al., 2000; VAN SCHAİK, 1986), nível interno da água, disponibilidade hídrica no solo, e umidade relativa do ar (ALVIM; ALVIM, 1976; BORCHERT, 1983; MYERS et al., 1998), mecanismos termoperiódicos (ALVIM, 1964) e temperatura (PALIWAL et al., 1975; AJMAL; IQBAL, 1987).

Enquanto a maioria das árvores em climas tropicais sazonais demonstra intervalos periodicamente recorrentes de repouso, os quais são refletidos pela dormência cambial e no comportamento fenológico com a queda das folhas, para espécies arbóreas em um ambiente tropical considerado não sazonal as questões relacionadas à periodicidade de crescimento cambial têm sido há muito tempo discutidas. Algumas evidências indicam que, mesmo sob estas condições climáticas, as árvores apresentariam um crescimento rítmico, possivelmente em função da variação na quantidade de precipitação (KILLMANN; THONG, 1995). É importante lembrar que, tanto em escalas geográficas grandes como pequenas, observa-se uma grande variação nos padrões de fenologia vegetativa e reprodutiva nas florestas tropicais. A sazonalidade climática e composição de espécies explicam a maioria da diversidade fenológica observada (FRANKIE et al., 1974; MONASTERIO; SARMIENTO, 1976; HEIDEMAN, 1989). Quanto maior a sazonalidade climática, com a presença de uma estação de crescimento restritiva, mais baixa a diversidade em padrões fenológicos dentro de um determinado sítio (MORELLATO et al., 2000). No caso das florestas neotropicais, os estudos fenológicos têm sido conduzidos, em sua maioria, em florestas estacionais, apresentando um clima sazonal com uma estação seca distinta (MORELLATO et al., 2000; MORELLATO, 2003). Nessas florestas sazonais, as fenofases floração, frutificação e produção de folhas têm sido correlacionadas com a variação anual na precipitação e na temperatura, e com a presença de uma estação seca com precipitação geralmente de 60 milímetros (FRANKIE et al., 1974; MONASTERIO; SARMIENTO, 1976;

ALENCAR et al., 1979; SCHAİK et al., 1993). A presença de uma estação seca anual, com duração de dois a três meses e precipitação média mensal inferior a esse índice, induziria a formação de anéis anuais de crescimento em árvores tropicais (WORBES, 1995; MARCATI et al., 2006). Para espécies arbóreas tropicais e/ou subtropicais, a ocorrência de secas ou períodos de inundação sazonal tem sido mencionada como os principais fatores desencadeadores da formação de anéis anuais de crescimento (JACOBY, 1989; WORBES, 1995). Em extensas áreas da floresta de inundação na Amazônia, a perda máxima de folhas ocorre dentro do maior período de inundação, entretanto, um segundo pico de abscisão foliar pode ocorrer durante a estação seca em períodos livres de inundação (WORBES, 1995). Estudos conduzidos no País corroboram a existência de uma correlação entre suprimento hídrico e periodicidade de crescimento radial em árvores nativas (WORBES, 1989; VETTER; BOTOSSO, 1988, 1989; BOTOSSO; VETTER, 1991; BAUCH; DÜNISCH, 2000; BOTOSSO et al., 2000; BOTOSSO; TOMAZELLO FILHO, 2001; MARCATI et al., 2006; LISI et al., 2007).

Contudo, conforme salientado anteriormente, relativamente poucos estudos têm sido desenvolvidos focalizando a fenologia de árvores de florestas úmidas neotropicais, sob um regime climático fracamente sazonal (FRANKIE et al., 1974; TALORA; MORELLATO, 2000; OPLER et al., 1980; BENCKE; MORELLATO, 2002; MORELLATO et al., 2000; SAN MARTIN-GAJARDO; MORELLATO, 2003), sendo que as pesquisas em florestas não sazonais têm sido conduzidas, em sua grande maioria, na Malásia e na Ásia (MEDWAY, 1972; PUTZ, 1979; APPANAH, 1985; ASHTON et al., 1988; CORLETT, 1990; SAKAI et al., 1999).

As relações entre clima e fenologia das plantas crescendo sob condições climáticas não sazonais restam ambíguas para espécies arbóreas, e mesmo os padrões de ocorrência e da disponibilidade dos recursos, tais como folhas, flores, e frutos são pouco conhecidos para as florestas neotropicais (MORELLATO, 2003). Em condição de florestas tropicais, com pouca ou nenhuma sazonalidade climática, a questão é mais complexa e os estudos buscando-se correlacionar os processos

fenológicos às condições de crescimento têm sido menos abordados (MORELLATO et al., 2000). Observando a fenologia reprodutiva e de mudança foliar em áreas da floresta pluvial atlântica do Sudeste do Brasil, Morellato et al. (2000) evidenciaram a importância da luz na fenologia de árvores sob clima pouco sazonal. As fenofases de floração e o brotamento foram significativamente sazonais, concentrados durante o início da estação úmida, apresentando correlação significativa com o comprimento do dia e a temperatura.

Ainda que não tenha sido possível identificar o fator primário determinando a dormência cambial e formação de anéis de crescimento em árvores ocorrendo em diferentes níveis altitudinais da Floresta Ombrófila Densa (floresta atlântica) no Estado do Paraná, Botosso et al. (2004) puderam constatar a presença de anéis de crescimento distintos em todas as categorias de plantas decíduas, semidecíduas e perenifólias consideradas nesse estudo, enquanto que anéis indistintos não foram observados em espécies decíduas. Anéis indistintos e/ou pouco distintos foram mais frequentemente verificados em espécies das terras baixas (0-20 m), provavelmente relacionado às condições climáticas mais constantes durante todo o ano. Por outro lado, provavelmente a maior variação climática como baixas temperaturas de inverno e redução nas taxas de precipitação durante os meses mais frios tenham influenciado a formação de anéis distintos em espécies perenifólias, crescendo em áreas mais elevadas (mista montana: 800 m a 1200 m; altomontana: acima de 1200 m), enquanto que a perda de folhas seja relacionada à formação dos anéis de crescimento em plantas decíduas e semidecíduas em ambientes com pouca sazonalidade, como no caso da vegetação das terras baixas.

Analisando as características anatômicas dos anéis de crescimento de espécies arbóreas nativas de uma floresta sujeita à inundação temporária "várzea" dentro de uma área da floresta atlântica do Estado do Rio de Janeiro, Callado et al. (2001a) apresentam evidências de que o período de inundação tenha, provavelmente, influenciado a formação de anéis em espécies perenifólias, enquanto que a perda das folhas foi relacionada à

formação de anéis distintos em decíduas e semidecíduas. Posteriormente, Callado et al., (2001b) correlacionaram a periodicidade de crescimento radial dessas espécies com sua fenologia, temperatura, precipitação, fotoperíodo, regime de inundação e ritmos endógenos. Nesse caso, a fenologia mostrou-se um importante fator influenciando a atividade do câmbio vascular, sendo que o período de perda foliar foi correlacionado com a formação do lenho tardio em algumas espécies, ainda que ocorresse em períodos diferentes para cada uma delas. Todas as espécies mostraram a presença de anéis anuais de crescimento.

Uma etapa fundamental para o conhecimento da dinâmica de espécies arbóreas tropicais reside no estudo da periodicidade de crescimento das árvores pelo acompanhamento do incremento radial do tronco e no estudo de seus anéis de crescimento. Isso permite obter informações que servirão de base ao estabelecimento das relações entre os fenômenos vitais envolvidos no seu crescimento e as condições ambientais (JACOBY, 1989; BOTOSSO et al., 2000; FERREIRA, 2002; MARIA, 2002; BOTOSSO; TOMAZELLO FILHO, 2001), bem como pela sua importância para o manejo e economia florestal, ecologia, sustentabilidade e a compreensão de mudanças climáticas globais.

Quando se analisa a periodicidade de crescimento radial de espécies arbóreas tropicais, algumas das questões, quase sempre levantadas, buscam elucidar: (a) As espécies mostram periodicidade sazonal na formação dos anéis de crescimento? (b) Qual(is) fator(es), se externo(s) e/ou interno(s), induziria(m) esse crescimento cíclico? (c) As espécies mostrariam o mesmo padrão de crescimento radial?

A necessidade de obtenção de respostas a essas questões, entre outras, propiciou o desenvolvimento de diferentes métodos de análise visando obter informações sobre o acompanhamento da periodicidade, ritmo e taxa de crescimento em árvores de espécies tropicais (FAHN et al., 1981), envolvendo técnicas de análise de amostras de madeira extraídas das árvores (métodos "estáticos") ou pela utilização de árvores vivas ("dinâmicos"). Nesse contexto, diversos são os métodos para acompanhar o

ritmo e a periodicidade de crescimento, podendo envolver tanto técnicas destrutivas como não destrutivas (WORBES, 1995) ou, pela associação de ambas, através do(a): (i) uso de dendrômetros permanentes (DÉTIENNE et al., 1988; BOTOSSO; TOMAZELLO FILHO, 2001; HIGUCHI et al., 2003); (ii) estudo dos anéis de crescimento do tronco (ROIG, 2000; BOTOSSO et al., 2000); (iii) marcação periódica do câmbio vascular (MARIAUX, 1977; SASS et al., 1995; BOTOSSO; TOMAZELLO FILHO, 2001); (iv) estudo dos ritmos fenológicos (MEDWAY, 1972; KILLMANN; THONG, 1995; ROIG, 2000); (v) registro climático (WORBES, 1989), entre outros mencionados em vasta literatura.

Os dendrômetros possibilitam a medição contínua do crescimento diametral ou da circunferência do tronco das árvores e, desta forma, determinam os períodos de atividade cambial e sua relação com ritmo de crescimento e variáveis climáticas (KÄTSCH et al., 1992). Dentre os métodos considerados “dinâmicos” para o estudo do crescimento de árvores, os mais promissores envolvem o uso de dendrômetros e técnicas de marcação cambial (Figura 1). Este método consiste, basicamente, na implantação de faixas dendrométricas permanentes (HALL, 1944; LIMING, 1957; MARIAUX, 1977; BOTOSSO; TOMAZELLO FILHO, 2001; BOTOSSO et al., 2005a, 2005b) e na marcação periódica do câmbio, através da abertura de: (i) pequena incisão na casca, atingindo a área cambial (DÉTIENNE; MARIAUX, 1977; VETTER; BOTOSSO, 1988, 1989; DÉTIENNE, 1989; BOTOSSO; VETTER, 1991; CARDOSO, 1991; SASS et al., 1995; LUCHI, 1998; BOTOSSO et al., 2000; BOTOSSO, 2000; BOTOSSO; TOMAZELLO FILHO, 2001), ou pela (ii) inserção de agulha ou prego fino (“*pinning method*”), ocasionando um pequeno ferimento na área cambial (WOLTER, 1968; SHIOKURA, 1989). Em geral, essas incisões são realizadas uma vez por ano na estação seca (ou de menor índice de precipitação), quando a atividade cambial diminui e/ou cessa (DÉTIENNE, 1989; VETTER; BOTOSSO, 1989). Fahh et al. (1981) sugerem a investigação contínua da atividade cambial, como alternativa para as espécies com idade não conhecida, como as realizadas por Amobi (1973), ou a marcação periódica do câmbio em datas determinadas e a posterior retirada de amostras do xilema e floema secundários e análises das

cicatrizes, resultantes da atividade cambial, sob microscopia (Figuras 4 e 5.A - D).

Diversas são as vantagens observadas na utilização de faixas dendrométricas, como (i) facilidade de instalação e leitura; (ii) baixo custo, e (iii) não acarretam danos no caule e no câmbio (KEELAND; SHARITZ, 1993). Por outro lado, Cameron e Lea (1980) salientam que a principal desvantagem é o fato de que, no primeiro ano de observações, há uma tendência em que o crescimento em diâmetro seja subestimado. Entretanto, Day (1985) observou que, em regiões com sazonalidade bem definida, a obtenção de medidas subestimadas pode ser atribuída à aparente falta de crescimento em determinados períodos do ano, o que provocaria problemas no ajuste das molas de instalação dessas cintas. Ainda que algumas desvantagens tenham sido levantadas, as evidências apresentadas, através de inúmeros experimentos de médio e longo prazos conduzidos por Détienne e Mariaux (1977), Détienne et al. (1988), Détienne (1989), Prévost e Puig (1981), Komiyama et al. (1987), Jalil et al. (1998), Vetter e Botosso (1989), Botosso e Vetter (1991), consideram-na bastante promissora, permitindo descrever o padrão de crescimento individual das árvores com precisão e relacioná-lo com variáveis climáticas, fenológicas e de disponibilidade hídrica.

Atualmente, estão disponíveis novos modelos de dendrômetros automáticos, muitas vezes, sendo acoplados a sistemas que incorporam os recentes recursos da informática e da automação, permitindo, inclusive, avaliar alguns parâmetros fisiológicos (TABUCHI; TAKAHASHI, 1998; DOWNES et al., 1999). Esses modelos caracterizam-se pela precisão, grande sofisticação e elevado custo. Os mesmos têm sido utilizados, mais freqüentemente, em áreas de florestas temperadas, principalmente quando o objetivo é analisar o relacionamento entre a fenologia e o crescimento individual da árvore.

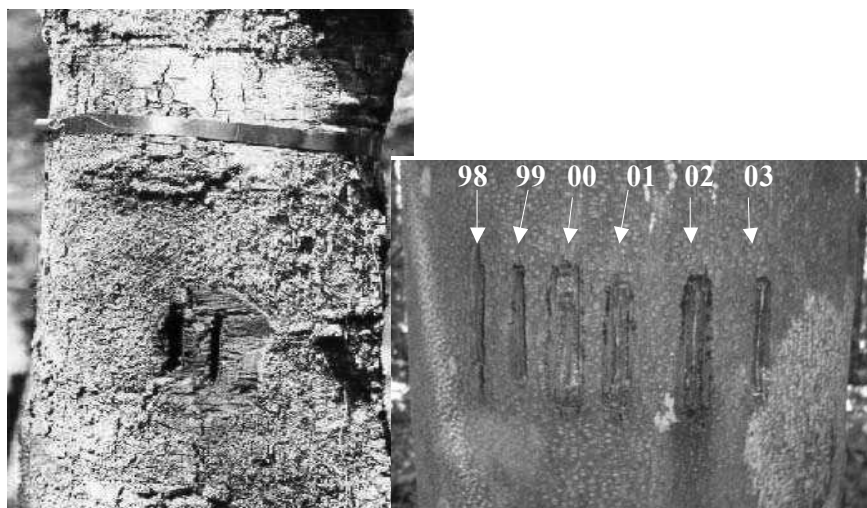


Figura 1. Faixa dendrométrica de aço utilizada na medição contínua do incremento em circunferência do tronco (ex.: *Dipteryx alata*, Fabaceae; à esquerda) e marcações cambiais anuais (setas) realizadas entre os anos de 1998 e 2003 (ex.: *Esenbeckia leiocarpa*, Rutaceae, à direita).

Apesar dos avanços ocorridos nos estudos de acompanhamento do crescimento de árvores tropicais, os dados científicos referentes ao conhecimento da atividade cambial e crescimento das árvores em ecossistemas tropicais são, no entanto, ainda fragmentados e escassos, e esta área da ciência florestal está longe de ser completamente compreendida, devido à diversidade de espécies, extensão das regiões e influências climáticas desses ambientes. As informações existentes envolvendo a aplicação dessas técnicas, em especial, no continente sul-americano, referem-se, particularmente, aos estudos realizados na Guiana Francesa (PRÉVOST; PUIG, 1981; DÉTIENNE, 1989; DÉTIENNE et al., 1988), Argentina (BONINSEGNA et al., 1989), Amazônia Central (WORBES, 1989, 1995; VETTER; BOTOSSO, 1988, 1989; BOTOSSO; VETTER, 1991) e, mais recentemente, em áreas de domínio da Floresta Atlântica (LUCHI, 1998; LISI et al., 2007; FERREIRA-FEDELE et al., 2004; BOTOSSO et al., 2005a, 2005b; CALLADO et al., 2001b).

Em florestas tropicais do continente africano, pesquisas realizadas com a aplicação da técnica da “janela” (DÉTIENNE; MARIAUX, 1977; AKACHUKU, 1984; DÉTIENNE, 1989) possibilitaram determinar a idade e a taxa de crescimento das espécies, analisando a natureza e periodicidade da atividade cambial por longos períodos de observação. O crescimento em diâmetro das árvores dependeu diretamente da disponibilidade de água no período de chuvas; ocorrendo na estação seca uma redução da atividade cambial, refletida na formação de camadas de crescimento anatomicamente definidas. Em três países da África equatorial, sob diferentes regimes de chuvas, Détienne e Mariaux (1977) demonstraram que o período de maior atividade cambial ou de formação de madeira correspondeu à fase mais longa de permanência das folhas nas árvores, enquanto que na estação seca ocorreu a queda das folhas e a dormência cambial. Resultados similares foram obtidos por Botosso et al. (2005a), analisando a fenologia vegetativa de cinco espécies da floresta estacional semidecidual (*Tabebuia serratifolia*, *Cedrela fissilis*, *Dipteryx alata*, *Copaifera langsdorffii* e *Cariniana estrellensis*) do Estado de São Paulo. Constatou-se uma redução e/ou cessação da atividade cambial durante a estação “seca” devido à deficiência hídrica do solo durante o inverno, induzindo a queda das folhas e a formação de anéis anuais de crescimento. Demonstraram, também, que o maior período de formação de madeira correspondeu à estação chuvosa e a fase mais longa de permanência das folhas nas árvores.

Espécies conhecidas como o cedro (*Cedrela odorata*) apresentam, pela variação da atividade cambial das árvores e do seu comportamento fenológico, em resposta ao clima, anéis anuais de crescimento com padrão anatômico característico e bem definido (WORBES, 1995; BOTOSSO et al., 2000; TOMAZELLO FILHO et al., 2000). Estudos de periodicidade da formação dos anéis de crescimento por marcações cambiais anuais indicam que as faixas do parênquima axial são formadas no reinício da atividade do câmbio vascular no período de emissão da nova brotação, com a retomada do crescimento em diâmetro possibilitando a datação das árvores (DÉTIENNE, 1989). Da mesma forma, na Selva Misionera (Argentina), a demarcação

anatômica dos anéis anuais de crescimento de *Cedrela fissilis* é similar à de *Cedrela odorata*, indicando-a como potencial para a dendrocronologia e revelando a possibilidade do estabelecimento de séries cronológicas para a espécie (BONINSEGNA et al., 1989; TOMAZELLO FILHO et al., 2000).

A importância da fenologia nos estudos de acompanhamento de crescimento e formação da madeira em espécies arbóreas em relação às condições do ambiente tem sido cada vez mais considerada. Em áreas da floresta estacional semidecidual no interior do Estado de São Paulo, árvores de *Cedrela fissilis* exibiram um sincronismo das fenofases de queda foliar correspondendo à estação seca com dois a três meses de duração e precipitação mensal média inferior a 60 mm, enquanto que a brotação foliar coincidiu com o início da estação chuvosa (SANTOS; TAKAKI, 2005; MARCATI et al., 2006). O período ativo da atividade cambial correspondeu à estação chuvosa e presença de folhas maduras nas árvores, enquanto que o de dormência coincidiu com o período seco e de queda foliar, confirmando o caráter anual de formação desses anéis para a espécie (MARCATI et al., 2006).

Estudos fenológicos conduzidos em fragmentos de florestas estacionais semidecíduais do Estado de São Paulo (MATTHES, 1980; MORELLATO; LEITÃO FILHO, 1995; CARDOSO, 1991; BOTOSSO, 2000; MARCATI, 2000; FERREIRA, 2002; MARIA, 2002) têm fornecido evidências importantes, possibilitando relacionar as fases fenológicas e a atividade cambial de diversas espécies arbóreas. Nesse contexto, Lisi et al. (2007) puderam avaliar, após vários anos de observação, o comportamento de crescimento de 24 espécies florestais representativas desses ambientes naturais, envolvendo a fenologia das espécies, análise da estrutura anatômica dos anéis de crescimento, marcações cambiais anuais e medições mensais contínuas de crescimento do tronco com uso de dendrômetros. A aplicação desses métodos mostrou-se suficientemente precisa para avaliar o comportamento sazonal de crescimento das árvores em resposta às condições climáticas e fenológicas.

Considerando-se os dados fenológicos das espécies analisadas, Lisi et al. (2007) concluíram que, em geral, as espécies arbóreas perderam suas folhas entre os meses de maio e setembro, coincidindo com o período seco (Figuras 2 e 3) e de maior deficiência hídrica. Com o aumento da condição de estresse durante o período seco (especialmente entre julho e setembro), a queda das folhas foi intensificada na maioria das espécies arbóreas observadas. O desenvolvimento de novas folhas ocorreu, normalmente, entre setembro e outubro, coincidindo com o início da estação chuvosa. Durante a estação mais úmida, entre outubro e março, a maior parte das espécies havia desenvolvido completamente sua nova folhagem, o que corresponde ao período das maiores médias mensais de precipitação, ocorrendo entre os meses de dezembro e fevereiro. O sincronismo das fenofases de floração, frutificação e dispersão de sementes foi similar ao observado para outras espécies da floresta estacional semidecidual em São Paulo (MATTHES, 1980; CARDOSO, 1991; CUSTÓDIO FILHO et al., 1994; MORELLATO; LEITÃO FILHO, 1995).

Estes dados indicam que o estresse provocado pelos períodos de seca severa foi o fator determinante afetando a perda de folhas para espécies da floresta estacional semidecidual (ROIG, 2000). Esta fenofase ocorre quando o câmbio vascular está menos ativo (BORMANN; BERLYN, 1981). Entretanto, nem todas as espécies apresentaram o mesmo padrão fenológico, observando-se, também, que o sincronismo das demais fenofases diferiu entre as espécies arbóreas estudadas, sendo esse comportamento considerado normal para condições climáticas sazonais das florestas semidecíduas (MORELLATO, 1991; FERREIRA, 2002; MARIA, 2002).

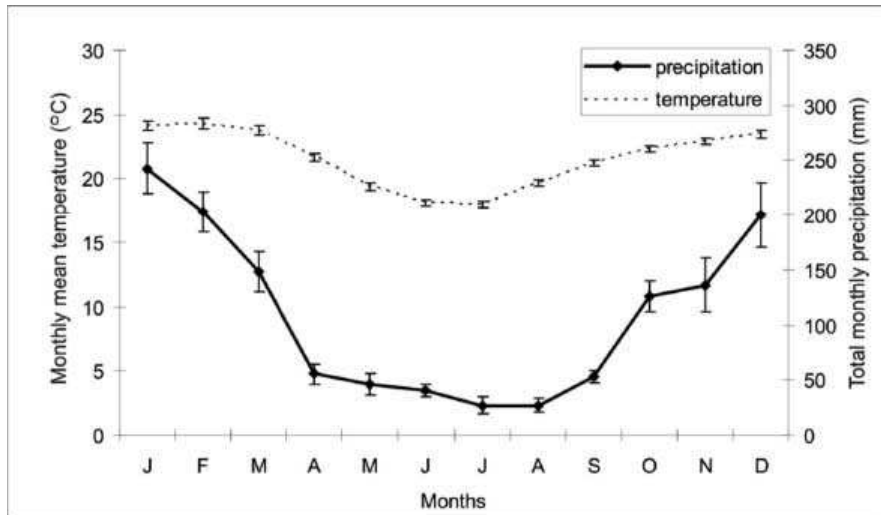


Figura 2. Dados mensais de temperatura média e de precipitação total na região sudeste do Estado de São Paulo com base em seis estações meteorológicas. (fonte: Depto. de Ciências Exatas – ESALQ/USP). As barras verticais representam o desvio padrão entre as estações. (Fonte: LISI et al., 2007).

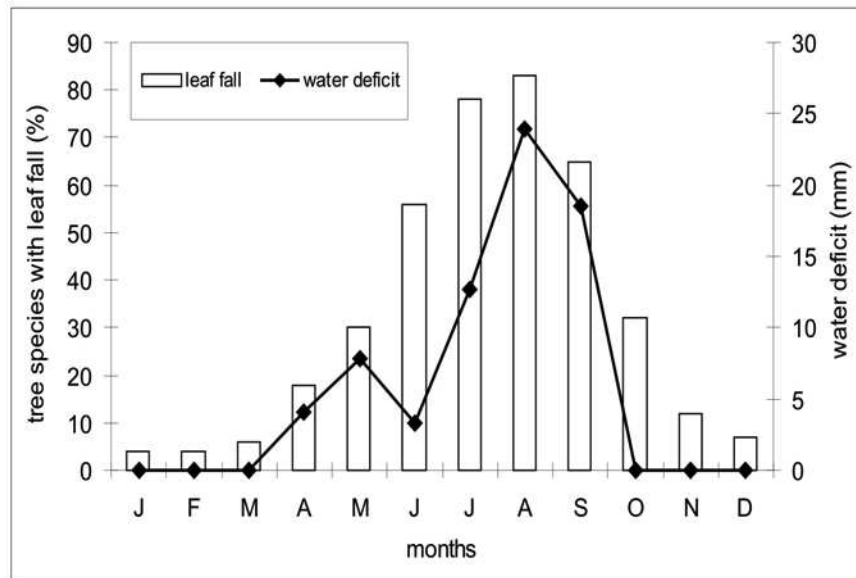


Figura 3. Porcentagem de espécies arbóreas com atividade de perda foliar em resposta ao incremento do estresse hídrico. (Fonte: LISI et al., 2007).

Embora a taxa anual de crescimento do tronco possa ser influenciada por condições ambientais locais (ex.: topografia, disponibilidade de nutrientes, e competição entre árvores, entre outras), os resultados de Lisi et al. (2007) indicam que a disponibilidade hídrica parece ser o fator dominante afetando o crescimento das árvores. Isto sugere o fato de que o câmbio vascular decresce sua atividade durante os períodos de baixa precipitação dos meses de inverno. Esta diminuição da atividade cambial reduziria a produção de células do xilema secundário, resultando na definição de limites anatomicamente distinguíveis entre anéis anuais de crescimento para a maioria das espécies.

As figuras 4.A-D e 5.A-D ilustram alguns exemplos apresentados por Lisi et al. (2007), referentes às cicatrizes resultantes da marcação periódica cambial realizada em datas determinadas e analisadas, posteriormente, sob microscopia.

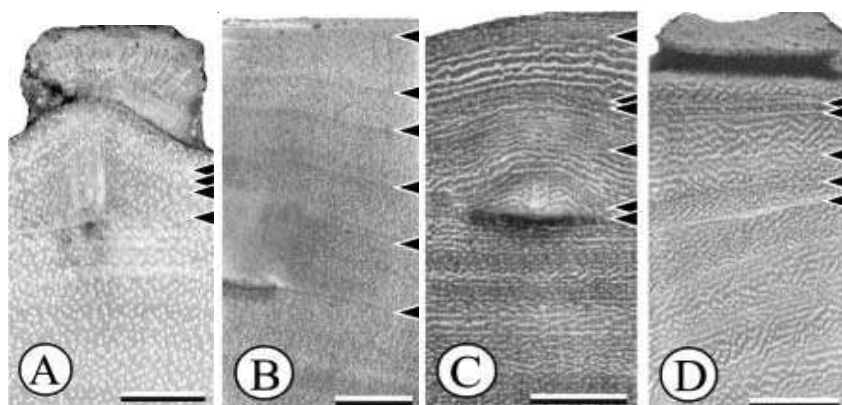


Figura 4. Cicatrizes no xilema secundário induzidas pelo método de marcação cambial (LISI et al., 2007). O período (mês/ano) entre a marcação cambial e de amostragem do material para análise está indicado entre parênteses. – A: *Astronium graveolens*, Anacardiaceae (10/00; 10/04). – B: *Aspidosperma polyneuron*, Apocynaceae (09/99; 12/04). – C: *Tabebuia serratifolia*, Bignoniaceae (07/98; 12/04). – D: *Zeyheria tuberculosa*, Bignoniaceae (09/99; 10/04). Setas indicam os limites dos anéis. (escala = 5 mm).

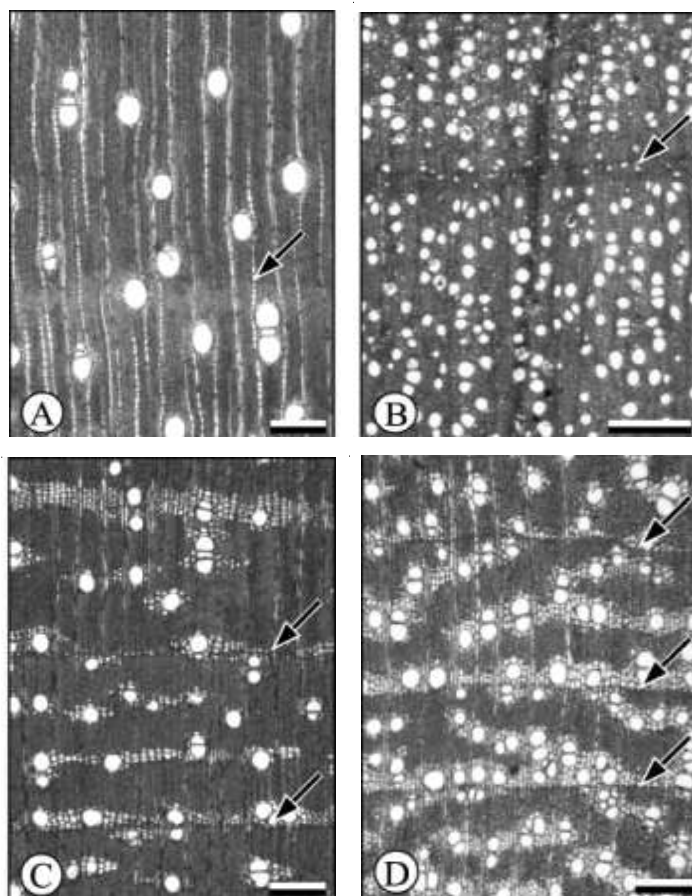


Figura 5. Seções transversais do tronco de algumas espécies arbóreas, mostrando a estrutura anatômica da madeira (LISI et al., 2007). – A: *A. graveolens*. – B: *A. polyneuron*. – C: *T. serratifolia*. – D: *Z. tuberculosa*. (escala = 0.1 mm)

O crescimento das árvores (incremento radial) foi positivamente correlacionado com a precipitação anual (Figura 6; LISI et al., 2007). Esses dados demonstram a influência da precipitação sobre o ritmo do câmbio vascular e a correspondente formação sazonal dos anéis de crescimento de espécies da floresta estacional semidecidual. Os resultados fornecem evidências de que as florestas estacionais semidecíduais da região de São Paulo experimentam ciclos sazonais no crescimento radial, de acordo

com as variações climáticas sazonais, e este crescimento periódico pode ser identificado através de anéis de crescimento anatomicamente distinguíveis para a maioria das espécies. Estas características podem ser empregadas visando a sua aplicação em estudos ecológicos, climáticos, programas de conservação e produtividade florestal em regiões neotropicais.

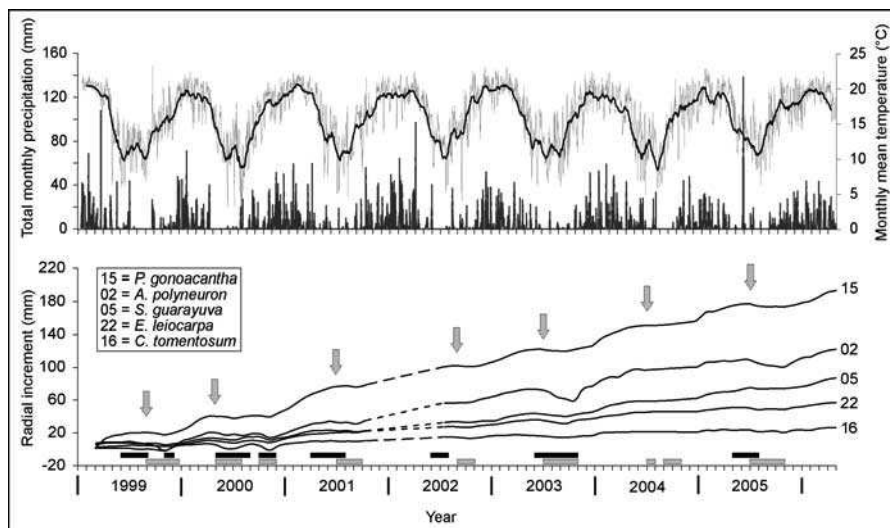


Figura 6. Relação entre as condições climáticas e taxa de crescimento do tronco de espécies arbóreas da estação ecológica de Ibicatú (fonte: Depto. de Ciências Exatas, ESALQ/USP). O gráfico acima mostra a precipitação mensal total (histograma) e temperatura mensal média (temperatura média diária com uma curva suavizada de cinco anos sobreposta) da estação meteorológica de Piracicaba, SP. O gráfico abaixo representa o crescimento radial acumulado correspondente às cinco espécies citadas. O comprimento da estação seca aparece abaixo das curvas (barras escuras) e o comprimento do período dormente (barras sombreadas). As setas indicam o início do período dormente.

Até o momento, as florestas tropicais e subtropicais estão entre os ecossistemas menos conhecidos no mundo. Apesar disso, constata-se ainda hoje, por quase todo país, a exploração contínua e predatória dos seus recursos. Como consequência disso, evidencia-se a alteração progressiva desses ambientes naturais, sendo, inclusive, freqüentemente reduzidos a pequenos fragmentos isolados e/ou descontínuos, culminando em sérios comprometimentos a sua biodiversidade e conservação.

Não obstante o volume de informações que as espécies arbóreas tropicais podem oferecer, apenas uma reduzida parte tem sido explorada e aplicada do ponto de vista climático e/ou ecológico. O número de espécies arbóreas existentes e a diversidade desses ambientes no País representam um grande desafio e um vasto campo de aplicação para os estudos fenológicos, dendrocronológicos e de acompanhamento do crescimento de suas espécies. Nesse contexto, a condução de pesquisas futuras envolvendo os processos fenológicos e as condições de crescimento de espécies arbóreas em ambientes não sazonais ou com pouca sazonalidade climática deveria ser enfatizada. Tendo em vista a maior complexidade das relações entre clima e fenologia nas florestas tropicais com pouca ou nenhuma sazonalidade, estudos de médio e longo prazos no acompanhamento da periodicidade de crescimento dessas árvores poderiam contribuir para o entendimento dessas relações, buscando, inclusive, elucidar algumas das questões anteriormente levantadas nesse trabalho, a saber: (a) Essas espécies mostrariam o mesmo padrão de crescimento radial? (b) Qual(is) fator(es), se externo(s) e/ou interno(s), induziria(m) esse crescimento e a formação de anéis de crescimento?

Como é do conhecimento, os ecossistemas tropicais constituem uma parte essencial para o equilíbrio global do planeta, com forte interferência nas mudanças climáticas, intercâmbio de carbono com a atmosfera e nos processos envolvendo o ciclo global da água. Ambientes complexos como esses demandam cada vez mais ações de pesquisa com caráter multidisciplinar, no sentido de tentar compreender o conjunto dos processos desempenhados nesses ambientes. Acrescido a isso, além do desafio de restituir as suas funções, resta ainda a necessidade premente de preservar e/ou manejar a biodiversidade existente, procurando mitigar os impactos das mudanças climáticas globais – sejam elas de origem natural ou decorrentes de ações antrópicas.

Referências

- AJMAL, S.; IQBAL, M. Seasonal rhythms of structure and behaviour of vascular cambium in *Ficus rumphii*. **Annals of Botany**, v. 60, p. 649-656, 1987.
- AKACHUKU, A. E. The effects of some internal and external factors on growth rate of *Lovoa trichilioides* deduced from its wood anatomy. **IAWA Bulletin**, v. 5, n. 10, p. 75-80, 1984.
- ALENCAR, J. C.; ALMEIDA, R. A.; FERNANDES, N. P. Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia central. **Acta Amazonica**, v. 9, n. 1, p. 63-97, 1979.
- ALVIM, P. D. Tree growth and periodicity in tropical climates. In: ZIMMERMANN, M. H. (Ed.). **The formation of wood in forest trees**. New York: Academic Press, 1964. p. 479-495.
- ALVIM, P. T.; ALVIM, R. Relation of climate to growth periodicity in tropical trees. In: TOMLINSON, P. B.; ZIMMERMANN, M. H. (Ed.). **Tropical trees as living systems**. Cambridge: Cambridge University Press, 1976. p. 455-464.
- AMOBİ, C. C. Periodicity of wood formation in some trees of lowland rain forest in Nigeria. **Annals of Botany**, v. 37, p. 211-218, 1973.
- APPANAH, S. General flowering in the climax rain forests of south-east Asia. **Journal of Tropical Ecology**, v. 1, n. 3, p. 225-240, 1985.
- ASHTON, P. S.; GIVINISH, T. J.; APPANAH, S. Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics. **The American Naturalist**, v. 132, n. 1, p. 44-66, 1988.
- BAUCH, J.; DÜNİSCH, O. Comparison of growth dynamics and wood characteristics of plantation-grown and primary forest *Carapa guianensis* in central Amazonia. **IAWA Journal**, v. 21, p. 321-333, 2000.
- BENCKE, C. S. C.; MORELLATO, L. P. C. Estudo comparativo da fenologia de nove espécies arbóreas em três tipos de floresta atlântica no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, n. 2, p. 237-248, 2002.
- BHATTACHARYYA, A.; YADAV, R. R.; BORGAONKAR, H. P.; PANT, G. B. Growth analysis of indian tropical trees: dendroclimatological potential. **Current Science**, v. 62, n. 11, p. 736-741, 1992.

BONINSEGNA, J. A.; VILLALBA, R.; AMARILLA, L.; OCAMPO, J. Studies on tree rings, growth rates and age-size relationships of tropical tree species in Misiones, Argentina. **IAWA Bulletin**, v. 10, n. 2, p. 161-169, 1989.

BORCHERT, R. Phenology and control of flowering in tropical trees. **Biotropica**, v. 15, n. 2, p. 81-89, 1983.

BORMANN, F. H.; BERLYN, G. (Ed.). **Age and growth rate of tropical trees: new directions for research**. New Haven: Yale University, School of Forestry and Environmental Studies, 1981. 137 p. (Yale University. Bulletin, 94). Proceedings of the Workshop on Age and Growth rate Determination for Tropical Trees held at the Harvard Forester, Petersham, Massachusetts, 1980.

BOTOSSO, P. C. **Periodicidade, taxa de crescimento e aspecto de formação de algumas espécies arbóreas em áreas de matas mesófilas semidecíduas na região sudeste do Estado de São Paulo**. 2000. 82 f. Relatório final (Pós-Doutorado) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba.

BOTOSSO, P. C.; MATTOS, P. P.; GALVÃO, F.; RODERJAN, C. V.; KUNIYOSHI, Y. S.; TEIXEIRA, L. L. Anatomical features of growth rings in trees of the Atlantic rain forest in Paraná State, Brazil. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON WOOD SCIENCES, 2004, Montpellier. **Proceedings**. [S.l.]: IAWA, 2004. p. 6. Pôster.

BOTOSSO, P. C.; TOMAZELLO FILHO, M. Aplicação de faixas dendrométricas na dendrocronologia: avaliação da taxa e do ritmo de crescimento do tronco de árvores tropicais e subtropicais. In: MAIA, N. B.; MARTOS, H. L.; BARELLA, W. **Indicadores ambientais: conceitos e aplicações**. São Paulo: EDUC, 2001. p. 145-171.

BOTOSSO, P. C.; TOMAZELLO FILHO, M.; MARIA, V. R. B.; FERREIRA-FEDELE, L. Les lianes et l'accroissement de *Centrolobium tomentosum* Guill. Ex-Benth. (Papilionoideae) au Brésil. **Bois et Forêts des Tropiques**, v. 284, n. 2, p. 71-75, 2005a.

BOTOSSO, P. C.; TOMAZELLO FILHO, M.; LISI, C. S.; MARIA, V. R. B. Periodicity and growth rate of five promising tropical tree species from semideciduous forests in southeast region of São Paulo state, Brazil. **The International Forestry Review**, Oxford, v. 7, n. 5, p. 73, Aug. 2005b. Edição dos Abstracts do 22º IUFRO World Congress, 2005, Brisbane. Forests in the balance: linking tradition and technology.

BOTOSSO, P. C.; VETTER, R. E. Alguns aspectos sobre a periodicidade e taxa de crescimento em oito espécies arbóreas tropicais de floresta de terra firme (Amazônia). **Revista do Instituto Florestal**, v. 3, n. 2, p. 163-180, 1991.

- BOTOSSO, P. C.; VETTER, R. E.; TOMAZELLO FILHO, M. Periodicidade e taxa de crescimento de árvores de cedro (*Cedrela odorata* L.), jacareúba (*Calophyllum angulare* A.C. Smith) e muirapiranga (*Eperua bijiga* Mart. Ex Benth) da floresta de terra firme, em Manaus-AM. In: ROIG, F. A. (Ed.). **Dendrocronología en América Latina**. Mendoza: EDIUNC, 2000. p. 357-380.
- BRIENEN, R. J. W.; ZUIDEMA, P. A. The use of tree rings in tropical forest management: projecting timber yields of four bolivian tree species. **Forest Ecology and Management**, v. 226, p. 256-267, 2006.
- CALLADO C. H.; SILVA NETO, S. J.; SCARANO, F. R.; BARROS, C. B.; COSTA, C. G. Anatomic features of growth rings in flood-prone trees of the Atlantic rain forest in Rio de Janeiro, Brazil. **IAWA Journal**, v. 22, p. 29-42, 2001a.
- CALLADO, C. H.; SILVA NETO, S. J.; SCARANO, F. R.; COSTA, C. G. Periodicity of growth rings in some flood-prone trees of the Atlantic rain forest in Rio de Janeiro, Brazil. **Trees**, v. 15, p. 492-497, 2001b.
- CAMERON, R. J.; LEA, R. Band dendrometers or diameter tapes? **Journal of Forestry**, v. 78, p. 277-278, 1980.
- CARDOSO, N. S. **Caracterização da estrutura anatômica da madeira, fenologia e relações com a atividade cambial de árvores de teca (*Tectona grandis*) - Verbenaceae**. Piracicaba, 1991. 117 f. Dissertação (Mestrado) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- CHOWDHURY, K. A. Extension and radial growth in tropical perennial plants. In: MAHESHWARI, P. (Ed.). **Modern developments in plant physiology**. Delhi: Delhi University, 1958. p. 10-20.
- CORLETT, R. T. Flora and reproductive phenology of the rain forest at Bukit Timah, Singapore. **Journal of Tropical Ecology**, v. 6, n. 1, p. 55-63, 1990.
- COSTER, C. Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen und Jahresringbildung in den Tropen. **Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg**, v. 37, p. 49-161, 1927.
- COSTER, C. Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen und Jahresringbildung in den Tropen. II. **Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg**, v. 38, p. 1-114, 1928.
- CUSTÓDIO FILHO, A.; FRANCO, G. A. D.; NEGREIROS, O. C.; MARIANO, G.; GIANNOTTI, E.; DIAS, A. C. Composição florística da vegetação arbórea da mata mesófila semidecídua: Estação Ecológica de Ibicatu, Piracicaba, S.P. **Revista do Instituto Florestal**, v. 6, p. 99-111, 1994.

- DAUBENMIRE, R. Phenology and other characteristics of tropical semideciduous forest in north-western Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 60, p. 147-170, 1972.
- DAY, F. P., Jr. Tree growth rates in the periodically flooded Great Dismal Swamp. **Castanea**, v. 50, p. 89-95, 1985.
- DÉTIENNE, P. Appearance and periodicity of growth rings in some tropical woods. **IAWA Bulletin**, v. 10, n. 2, p. 123-132, 1989.
- DÉTIENNE, P.; BARBIER, C.; AYPHASSORHO, H.; BETIN, F. Rythmes de croissance de quelques essences de Guyane Française. **Bois et Forêts des Tropiques**, v. 217, p. 63-76, 1988.
- DÉTIENNE, P.; MARIAUX, A. Nature et périodicité des cernes dans les bois rouges de meliacées africaines. **Bois et Forêts des Tropiques**, v. 175, p. 53-61, 1977.
- DEVALL, M. S.; PARRESOL, B. R.; WRIGHT, S. J. Dendroecological analysis of *Cordia alliodora*, *Pseudobombax septenatum* and *Annona spraguei* in central Panama. **IAWA Journal**, v. 16, p. 411-424, 1995.
- DOWNES, G. M.; BEADLE, C.; GENSLER, W.; MUMMERY, D.; WORLEDGE, D. Diurnal variation and radial growth of stems in young plantation eucalypts. In: WIMMER, R.; VETTER, R. E. (Ed.). **Tree-ring analysis: biological, methodological and environmental aspects**. Wallingford: CABI, 1999. v. 1, p. 83-103.
- DÜNISCH, O.; BAUCH, J.; GASPAROTTO, L. Formation of increment zones and intraannual growth dynamics in the xylem of *Swietenia macrophylla*, *Carapa guianensis* and *Cedrela odorata* (Meliaceae). **IAWA Journal**, v. 23, n. 2, p. 101-119, 2002.
- FAHN, A.; BURLEY, J.; LONGMAN, K. A.; MARIAUX, A.; TOMLINSON, P. B. Possible contributions of wood anatomy to the determination of the age of tropical trees. In:
- BORMANN, F. H.; BERLYN, G. (Ed.). **Age and growth rate of tropical trees: new directions for research**. New Haven: Yale University, School of Forestry and Environmental Studies, 1981. p. 83-100. (Yale University. Bulletin, 94). Proceedings of the Workshop on Age and Growth rate Determination for Tropical Trees held at the Harvard Forester, Petersham, Massachusetts, 1980.
- FAHN, A.; WERKER, E. Seasonal cambial activity. In: IQBAL, M. (Ed.). **The vascular cambium**. Taunton: Research Studies Press, 1990. p. 139-157.

FERREIRA, L. **Periodicidade do crescimento e formação da madeira de algumas espécies arbóreas de florestas estacionais semidecíduas da região sudeste do Estado de São Paulo**. 2002. 103 f. Dissertação (Mestrado) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba.

FERREIRA-FEDELE, L.; TOMAZELLO FILHO, M.; BOTOSSO, P. C.; GIANOTTI, E. Periodicidade do crescimento de *Esenbeckia leiocarapa* Engl. (guarantã) em duas áreas da região sudeste do Estado de São Paulo. **Scientia Florestalis**, v. 65, p. 141-149, 2004.

FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G.; OPLER, P. A. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 62, p. 881-919, 1974.

GOURLAY, I. D. The definition of seasonal growth zones in some african *Acacia* species: a review. **IAWA Journal**, v. 16, n. 4, p. 353-359, 1995.

HALL, R. C. A verneer tree-growth band. **Journal of Forestry**, v. 42, p. 742-743, 1944.

HEIDEMAN, P. D. Temporal and spatial variation in the phenology of flowering and fruiting in a tropical rainforest. **Journal of Ecology**, v. 77, n. 4, p. 1059-1079, 1989.

HIGUCHI, N.; CHAMBERS, J. Q.; SILVA, R. P.; MIRANDA, E. V.; SANTOS, J.; IIDA, S.; PINTO, A. C. M.; ROCHA, R. M.; SOUZA, C. A. S. Uso de bandas metálicas e dendrômetros automáticos para definição do padrão de crescimento individual das principais espécies arbóreas da floresta primária da região de Manaus, Amazonas, Brasil. In: HIGUCHI, N.; SANTOS, J.; SAMPAIO, P. T. B.; MARENCO, R. A.; FERRAZ, J.; SALES, P. C.; SAITO, M.; MATSUMOTO, S. (Org.). **Projeto Jacaranda: fase II: pesquisas florestais na Amazônia Central**. Manaus: INPA, Coordenação de Pesquisas em Silvicultura Tropical, 2003. p. 55-68.

JACOBY, G. C. Overview of tree-ring analysis in tropical regions. **IAWA Bulletin**, v. 10, n. 2, p. 99-108, 1989.

JACOBY, G. C.; ARRIGO, R. D. d'. Teak (*Tectona grandis* L. F.): a tropical species of large-scale dendroclimatic potential. **Dendrochronologia**, v. 8, p. 83-98, 1990.

JALIL, N. R. A.; ITOH, T.; SAHRI, M. H.; JUSOH, M. Z. Periodicity of xylem growth of rubberwood (*Hevea brasiliensis*) grown in Malaysia. **Holzfoschung**, v. 52, n. 6, p. 567-572, 1998.

KÄTSCH, C.; AGUIRRE, O.; KRAMER, H. Untersuchungen des kurzfristigen Dickenzuwachses in ungleichaltrigen Mischbeständen Mexikos. **Forstarchiv**, v. 63, p. 66-73, 1992.

- KEELAND, B. D.; SHARITZ, R. R. Accuracy of tree growth measurements using dendrometer bands. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 23, p. 2454-2457, 1993.
- KILLMANN, W.; THONG, H. L. The periodicity of growth in tropical trees with special reference to Dipterocarpaceae: a review. **IAWA Journal**, v. 16, n. 4, p. 329-335, 1995.
- KOMIYAMA, A.; INOUE, S.; ISHIKAWA, T. Characteristics of the seasonal diameter growth of twenty-five species of deciduous broadleaved trees. **Journal of the Japanese Forestry Society**, v. 69, p. 379-385, 1987.
- KORIBA, K. On the periodicity of tree-growth in the tropics, with reference to the mode of branching, the leaf fall and the formation of resting bud. **Gardens Bulletin Singapore**, v. 17, p. 11-81, 1958.
- LIMING, F. G. Homemade dendrometers. **Journal of Forestry**, v. 55, p. 575-577, 1957.
- LISI, C. S.; TOMAZELLO FILHO, M.; BOTOSSO, P. C.; ROIG, F. A.; MARIA, V. R. B.; FERREIRA-FEDELE, L.; VOIGT, A. R. A. Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in southeast Brazil. **IAWA Journal**, v. 28, n. 3, 2007. No prelo.
- LUCHI, A. E. **Periodicidade de crescimento em *Hymenaea courbaril* L. e anatomia ecológica do lenho de espécies de mata ciliar**. 1998. 236 f. Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- MARCATI, C. R. **Sazonalidade cambial em espécies tropicais**. 2000. 147 f. Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- MARCATI, C. R.; ANGIALOSSY-ALFONSO, V.; EVERT, R. F. Seasonal variation in wood formation of *Cedrela fissilis* (Meliaceae). **IAWA Journal**, v. 27, n. 2, p. 199-211, 2006.
- MARIA, V. R. B. **Estudo da periodicidade do crescimento, fenologia e relação com a atividade cambial de espécies arbóreas tropicais de florestas estacionais semidecíduais** 2002. 126 f. Dissertação (Mestrado) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- MARIAUX, A. **Marques et rubans dendromètres**. Nogent-sur-Marne: Centre Technique Forestier Tropical, 1977. 10 p. (CTFT. Information technique, 238).

MARIAUX, A. **Nature et périodicité des cernes dans les arbres de zone tropicale sèche en Afrique de l'Ouest**. Nogent-sur-Marne: Centre Technique Forestier Tropical, 1979. 83 p.

MARIAUX, A. Past efforts in measuring age and annual growth in tropical trees. In: BORMANN, F. H.; BERLYN, G. (Ed.). **Age and growth rate of tropical trees: new directions for research**. New Haven: Yale University, School of Forestry and Environmental Studies, 1981. p. 20-30. (Yale University. Bulletin, 94). Proceedings of the Workshop on Age and Growth rate Determination for Tropical Trees held at the Harvard Forester, Petersham, Massachusetts, 1980.

MATTHES, L. A. F. **Composição florística, estrutura e fenologia de uma floresta residual do planalto paulista: Bosque dos Jequitibás (Campinas-SP)**. 1980. 209 f. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

MEDWAY, L. Phenology of a tropical rain forest in Malaysian. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 4, p. 117-146, 1972.

MONASTERIO, M.; SARMIENTO, G. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and semideciduous forest of the venezuelan llanos. **Journal of Biogeography**, v. 3, p. 325-356, 1976.

MORELLATO, L.P.C. **Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil**. 1991. Tese (Doutorado) - Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

MORELLATO, L. P. C. Phenological data, networks, and research: South America. In: SCHWARTZ, M. D. (Ed.). **Phenology: an integrative environmental science**. Dordrecht: Kluwer Academic Publ., 2003. p. 75-92.

MORELLATO, L. P. C.; LEITÃO FILHO, H. F. **Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: reserva de Santa Genebra**. Campinas: UNICAMP, 1995. 136 p.

MORELLATO, L. P. C.; TALORA, D. C.; TAKAHASI, A.; BENCKE, C. C.; ROMERA, E. C.; ZIPPARRO, V. B. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. **Biotropica**, v. 32, p. 811-823, 2000.

MYERS, B. A.; WILLIAMS, R. J.; FORDYCE, I.; DUFF, G. A.; EAMUS, D. Does irrigation affect leaf phenology in deciduous and evergreen trees of the savannas of northern Australia? **Australian Journal of Ecology**, v. 23, p. 329-339, 1998.

NJOKU, E. Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria. II. Observation on seedlings. **Journal of Ecology**, v. 52, p. 19-26, 1964.

- OPLER, P. A.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 68, n. 1, p. 167-188, 1980.
- PALIWAL, G. S.; PRASAD, N. V. S. R. K.; SAJWAN, V. S.; AGGARWAL, S. K. Seasonal activity of cambium in some tropical trees. II. *Polyalthia longifolia*. **Phytomorphology**, v. 25, p. 478-484, 1975.
- PRÉVOST, M. F.; PUIG, H. Accroissement diamétral des arbres en Guyane: observations sur quelques arbres de forêt primaire et de forêt secondaire. **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle**. Section B, Adansonia, Botanique, n. 2, p. 147-171, 1981.
- PUMIJUMNONG, N.; ECKSTEIN, D.; SASS, U. Tree-ring research on *Tectona grandis* in northern Thailand. **IAWA Journal**, v. 16, p. 385-392, 1995.
- PUTZ, F. E. Aseasonality in Malaysian tree phenology. **Malaysian Forester**, v. 42, n. 1, p. 1-24, 1979.
- REICH, P. B. Phenology of tropical forests: patterns, causes, and consequences. **Canadian Journal of Botany**, v. 73, n. 2, p. 164-174, 1995.
- RIVERA, G.; BORCHERT, R. Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium specimens. **Tree Physiology**, v. 21, p. 201-212, 2001.
- ROIG, F. A. Dendrocronología en los bosques del neotrópico: revisión y prospección futura. In: ROIG, F.A. (Ed.). **Dendrocronología en América Latina**. Mendoza: EDIUNC, 2000. p. 307-355.
- ROIG, F. A.; JIMENEZ OSORIO, J. J.; DIAZ, J. V.; LUCKMAN, B.; TIESSEN, H.; MEDINA, A.; NOELLEMAYER, E. J. Anatomy of growth rings at the Yucatán Peninsula. **Dendrochronologia**, v. 22, p. 187-193, 2005.
- SAKAI, S.; MOMOSE, K.; YUMOTO, T.; NAGAMITSU, T.; NAGAMASU, H.; HAMID, A. A.; NAKASHIZUKA, T. Plant reproductive phenology over four years including an episode of general flowering in a lowland dipterocarp forest, Sarawak, Malaysia. **American Journal of Botany**, v. 86, n. 10, p. 1414-1436, 1999.
- SAN MARTIN-GAJARDO, I.; MORELLATO, L. P. C. Inter and intraspecific variation on reproductive phenology of Atlantic forest Rubiaceae: ecology and phylogenetic constraints. **Revista de Biología Tropical**, v. 51, n. 3/4, p. 691-698, 2003.
- SANTOS, D. L.; TAKAKI, M. Fenologia de *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae) na região rural de Itirapina, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, n. 3, p. 625-632, 2005.

- SASS, U.; KILMANN, W.; ECKSTEIN, D. Wood formation in two species of Dipterocarpaceae in Peninsular Malaysia. **IAWA Journal**, v. 16, n. 4, p. 371-384, 1995.
- SCHAIK, C. P. Phenological change in a Sumatran rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 2, p. 327-347, 1986.
- SCHAIK, C. P.; TERBORGH, J. W.; WRIGHT, S. J. The phenology of tropical forests: adaptative significance and consequences for primary consumers. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 24, p. 353-377, 1993.
- SCHÖNGART, J.; JUNK, W. J.; PIEDEDE, M. T. F.; AYRES, J. M.; HÜTTERMANN, A.; WORBES, M. Teleconnection between tree growth in the Amazonian floodplains and the el niño-southern oscillation effect. **Global Change Biology**, v. 10, p. 683-692, 2004.
- SCHÖNGART, J.; PIEDEDE, M. T. F.; LUDWIGSHAUSEN, S.; HORNA, V.; WORBES, M. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. **Journal of Tropical Ecology**, v. 18, p. 581-597, 2002.
- SHIOKURA, T. A method to measure radial increment in tropical trees. **IAWA Bulletin**, v. 10, n. 2, p. 147-154, 1989.
- STAHL, D. W. Effective strategies for the development of tropical tree-ring chronologies. **IAWA Journal**, v. 20, p. 249-253, 1999.
- STAHL, D. W.; MUSHOVE, P. T.; CLEVELAND, M. K.; ROIG, F. A.; HAYNES, G. A. Management implications of annual growth rings in *Pterocarpus angolensis* from Zimbabwe. **Forest Ecology Management**, v. 124, p. 217-229, 1999.
- TABUCHI, R.; TAKAHASHI, K. The development of a new dendrometer and its application to deciduous broadleaf tree species in Hokkaido, northern Japan. **Journal of Sustainable Forestry**, v. 6, n. 1/2, p. 23-34, 1998.
- TALORA, D. C.; MORELLATO, L. P. C. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 23, n. 1, p. 13-26, 2000.
- TOMAZELLO FILHO, M.; BOTOSSO, P. C.; LISI, C. S. Análise e aplicação dos anéis de crescimento das árvores como indicadores ambientais: dendrocronologia e dendroclimatologia. In: MAIA, N. B.; MARTOS, H. L.; BARELLA, W. (Ed.). **Indicadores ambientais: conceitos e aplicações**. São Paulo: EDUC, 2001. p. 117-143.
- TOMAZELLO FILHO, M.; BOTOSSO, P. C.; LISI, C. S. Potencialidade da família Meliaceae para dendrocronologia em regiões tropicais e subtropicais. In: ROIG, F.A. (Ed.). **Dendrocronología en América Latina**. Mendoza: EDIUNC, 2000. p. 381-431.

TOMLINSON, P. B.; LONGMAN, K. A. Growth phenology of tropical trees in relation to cambial activity. In: BORMANN, F. H.; BERLYN, G. (Ed.). **Age and growth rate of tropical trees: new directions for research**. New Haven: Yale University, School of Forestry and Environmental Studies, 1981. p. 7-19. (Yale University. Bulletin, 94). Proceedings of the Workshop on Age and Growth rate Determination for Tropical Trees held at the Harvard Forester, Petersham, Massachusetts, 1980.

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

VETTER, R. E. Growth periodicity and age of Amazonian tree species: methods for their determination. In: ROIG, F. A. (Ed.). **Dendrocronología en América Latina**. Mendoza: EDIUNC, 2000. p. 135-155.

VETTER, R. E.; BOTOSSO, P. C. Observações preliminares sobre a periodicidade e taxa de crescimento em árvores tropicais. **Acta Amazonica**, v. 18, n. 1/2, p. 189-195, 1988.

VETTER, R. E.; BOTOSSO, P. C. Remarks on age and growth rate determination of Amazonian trees. **IAWA Bulletin**, v. 10, n. 2, p. 133-145, 1989.

WOLTER, K. E. A new method for marking xylem growth. **Forest Science**, v. 14, p. 102-104, 1968.

WORBES, M. Annual growth rings, rainfall - dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. **Journal of Ecology**, v. 87, n. 3, p. 391-403, 1999.

WORBES, M. Growth rings, increment and age of trees in inundation forests, savannas and a mountain forest in the neotropics. **IAWA Bulletin**, v. 10, n. 2, p. 109-122, 1989.

WORBES, M. How to measure growth dynamics in tropical trees: a review. **IAWA Journal**, v. 16, n. 4, p. 337-351, 1995.

WORBES, M.; STASCHEL, R.; ROLOFF, A.; JUNK, W. J. Tree ring analysis reveals age structure, dynamics and wood production of a natural forest stand in Cameroon. **Forest Ecology and Management**, v. 173, p. 105-123, 2003.

WRIGHT, S. J.; SCHAİK, C. P. van. Light and phenology of tropical trees. **American Naturalist**, v. 143, n. 1, p. 193-199, 1994.