



Efeito da intensidade de luz no desenvolvimento vascular e na qualidade de mudas de Paricá

Effect of light intensity on vascular development and seedling quality in Paricá

M. J. S. Lopes^{1*}; M. B. Dias-Filho²; E. D. Cruz²; E. S. C. Gurgel¹

¹Coordenação de Botânica, Laboratório de Biotecnologia de Propágulos e Mudanças (LBPM), Museu Paraense Emílio Goeldi, 66040-170, Belém-Pará, Brasil

²Embrapa Amazônia Oriental, 66095-903, Belém-Pará, Brasil

*monyck_lopes@yahoo.com.br

(Recebido em 08 de abril de 2021; aceito em 28 de dezembro de 2021)

A luz é um fator ambiental essencial no crescimento de plantas. Por isso, este estudo objetiva analisar a influência da intensidade luminosa no desenvolvimento vascular e na qualidade de mudas de paricá (*Schizolobium parahyba* var. *amazonicum* Huber ex Ducke). As mudas foram alocadas sob pleno sol, baixa, média e alta intensidade de sombreamento (0%, 25%, 50% e 75% de sombreamento, respectivamente). Foram medidos o diâmetro, a altura, o índice SPAD, a produção de biomassa e o desenvolvimento vascular do caule (xilema, câmbio e floema). Calculou-se ainda o índice de qualidade de Dickson (IQD). Os maiores valores de produção de biomassa, desenvolvimento vascular e IQD foram encontrados nas mudas cultivadas sob baixa intensidade de sombreamento. Concluiu-se que a intensidade de luz influencia os parâmetros de crescimento em paricá, e que o desenvolvimento vascular do caule e os atributos morfológicos apresentam correlação direta, explicando o crescimento radial e o aumento da qualidade das mudas, que foi otimizado nas mudas cultivadas sob baixa intensidade de sombra. Portanto, a melhor qualidade de mudas e produção xilemática pode ser alcançada por mudas de paricá quando cultivadas sob baixa intensidade de sombreamento.

Palavras-chave: *Schizolobium parahyba*, xilema, sombra.

Light is an essential environmental factor to plant growth. Therefore, this study aimed to analyze the influence of light intensity on vascular development and the quality of paricá seedlings (*Schizolobium parahyba* var. *amazonicum* (Huber ex Ducke)). The seedlings were allocated under full sun, low, medium, and high shading intensities (0%, 25%, 50%, and 75% of shading, respectively). Diameter, plant height, SPAD index, biomass production and stem vascular development (xylem, cambium, and phloem) were measured. Dickson's quality index (DQI) was also calculated. The highest values of biomass production, vascular development, and DQI were found in seedlings under low shading intensity. It was concluded that the light intensity influences the growth parameters in paricá and that the vascular development of the stem and the morphological attributes work together, explaining the radial growth and the increase in the quality of the seedlings, which was optimized in the seedlings grown under low shade intensity. Therefore, the best seedling quality and xylem production can be achieved by paricá seedlings under low shade intensity.

Keywords: *Schizolobium parahyba*, xylem, shade.

1. INTRODUÇÃO

A luz é um fator ambiental essencial no crescimento vegetal. Variações na intensidade de luz afetam a morfologia, anatomia e fisiologia das plantas, alterando a fotossíntese, produção de biomassa, transporte de fotoassimilados e a relação fonte e dreno [1, 2]. No entanto, todas as plantas possuem algum grau de plasticidade adaptativa, ou seja, são capazes de, em maior ou menor escala, modificarem seu comportamento morfofisiológico e anatômico a fim de usar de forma mais eficiente a luz disponível no ambiente [3].

Mudas de espécies florestais também modificam suas características morfofisiológicas quando cultivadas sob déficit luminoso [4-6]. Um dos parâmetros de maior plasticidade é o caule, pois é o dreno preferencial durante a fase de desenvolvimento vegetativo das mudas. Isso por que é o responsável pela sustentação da planta, condução dos fotoassimilados e é essencial para a adaptação da muda em campo, sendo também importante à indústria madeireira [7, 8].

A variação do diâmetro do caule em resposta a luz é uma forma de adaptação ambiental que ocorre em razão do desenvolvimento vascular (atividade cambial), a qual é estimulada por carboidratos, produzidos na fotossíntese, e por hormônios [3, 9]. De acordo com Dejardin et al. (2010) [10], a maior atividade cambial, aumenta o desenvolvimento vascular, elevando a produção de xilema, principal componente da madeira, aumentando o crescimento radial, ou seja, o diâmetro caulinar. No entanto, a atividade cambial pode ser influenciada por fatores ambientais, como a luz, e por fatores intrínsecos à planta, como genética e fisiologia [11]. Uma vez que essa atividade é afetada, hipotetiza-se aqui que a qualidade da muda também será influenciada.

Portanto, é primordial conhecer os requerimentos de luz das espécies florestais, a fim de aperfeiçoar a produção de mudas a baixo custo e com qualidade morfofisiológica elevada, visando atender programas de reflorestamento [6, 8]. Dentre as espécies com aptidão ao reflorestamento e na formação de sistemas silvipastoris na Amazônia estão as Leguminosae arbóreas, como *Schizolobium parahyba* var. *amazonicum* (Huber ex Ducke) Barneby, comumente conhecida como paricá. *Schizolobium parahyba*, pertence à subfamília Caesalpinioideae, é uma espécie pioneira amazônica, arbórea de mata primária e secundária, encontrada da terra firme a várzea alta, de crescimento excessivamente rápido [12].

Visando ampliar o conhecimento anatômico e morfofisiológico das espécies arbóreas amazônicas, e partindo da hipótese que o sombreamento influencia a atividade cambial e o desenvolvimento de mudas de espécies florestais, o presente estudo propõe avaliar a influência do sombreamento na atividade cambial e nas características morfofisiológicas de mudas de *S. parahyba* (paricá), visando à produção de mudas aptas ao campo e com ótima qualidade morfofisiológica.

2. MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido em um ambiente semicontrolado, no viveiro de mudas unidade de produção da Embrapa Amazônia Oriental (01°28'40''S; 48°26'59''W) em Belém, PA, Brasil. A temperatura média do ar e a umidade relativa, durante o período experimental foram de $27 \pm 2,8$ °C e $81 \pm 0,68\%$ (média \pm dp), segundo medições em uma estação agrometeorológica próximo à unidade experimental.

As sementes de *Schizolobium parahyba* var. *amazonicum* (Huber ex Ducke) Barneby usadas no estudo foram coletadas de árvores na cidade de Paragominas, PA (02°59'45''S; 47°21'10''W) na região oriental da Amazônia.

As sementes foram escarificadas com esmeril e semeadas em bandejas de plástico preenchidas com um substrato composto de areia e serragem (1: 1). Seis dias após a germinação, as mudas foram transplantadas para sacos de polietileno preto (15 x 25 cm) com substrato feito de uma mistura de superfície solo da floresta e esterco de ovelha (3: 2). Quinze dias após a germinação, as mudas foram fertilizadas com 3g de NPK (28-10-20) por saco.

As mudas foram distribuídas nos tratamentos compostos de pleno sol, baixa, média e alta intensidade de sombreamento, ou seja, 0%, 25%, 50% e 75% de sombreamento, obtidas com telas de polietileno (Sombrite) (ou 2000, 1540, 660 e 540 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, na altura do dossel, medido às 11h, hora local, em um dia sem nuvens).

No final do experimento, 80 dias após a germinação, foi medido o diâmetro do caule (D), a altura da muda (A), o índice SPAD - *Soil Plant Analysis Development* (três folhas por planta, as mais novas e totalmente formadas, produzindo um valor médio dessas medidas). Para isso usamos um medidor portátil de clorofila (SPAD-502. Konica Minolta Sensing, INC. Japão). Em todos os tratamentos as mudas apresentaram 100% de sobrevivência.

Nesse período as plantas foram coletadas e seccionadas em folhas, caule e raízes. Esse material foi levado à estufa por 60 °C até atingir massa constante. A biomassa total (BT) foi obtida pelo seco das amostras, somando massa seca das folhas (MSF), caule (MSC) e raízes (MSR).

Para calcular a qualidade das mudas, foi utilizado o índice de qualidade de Dickson (IQD= [matéria seca total (g) / [(A (cm) / D (mm)) + ((MSA (g) / MSR (g)))]). Ou seja, considerou-se a relação entre massa seca total, altura/diâmetro e o peso da massa seca da parte aérea (MSA) / peso massa seca da raiz (MSR).

Para analisar o desenvolvimento vascular, foi verificada a atividade cambial do caule. Foram selecionados os fragmentos do primeiro entre nó do caule, a partir do solo. Esses fragmentos foram armazenados em álcool etílico a 70%. As seções transversais do caule foram feitas a mão livre e clarificadas por imersão em hipoclorito de sódio (NaClO) e depois lavadas com água destilada. Subsequentemente, foram corados com Safranina (1%) e azul Astra (1%) [12]. As lâminas semipermanentes foram preparadas com glicerina. A atividade cambial que equivale à somatória da espessura do xilema, câmbio e floema, foi medida com o auxílio de uma objetiva e ocular de 10x micrometrada no microscópio Zeiss Axiolab. As fotos foram obtidas com uma câmera de 3.0 M pixel (Moticam).

O desenho experimental foi inteiramente casualizado com quatro tratamentos e cinco repetições. Inicialmente os dados foram avaliados quanto a normalidade pelo teste Shapiro-Wilk. Em seguida foram submetidos a análise de variância, e quando apropriado, as médias foram comparadas pelo teste de Tukey a 5%. A análise de correlação entre a atividade cambial, diâmetro, massa seca do caule, biomassa total e IQD foi calculada por método paramétrico (correlação de Pearson) ou não paramétrico (correlação de Spearman), de acordo com a natureza dos dados. Todos os cálculos estatísticos foram realizados pelo software STATÍSTICA 7.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

O sombreamento modificou o crescimento e a atividade cambial em *S. parahyba*. Essa espécie manteve maiores alturas sob pleno sol, sombra moderada e alta intensidade de sombra (Figura 1A). Nesses tratamentos as mudas apresentaram altura de aproximadamente 57 cm. Sob altas intensidades de sombra, geralmente as plantas sofrem estiolamento, isso é um mecanismo de adaptação a ambientes com pouca luz [3], como em *Cedrela fissilis* L. que apresentaram maior altura quando cultivadas sob alta intensidade de sombreamento. Segundo Gomes e Freire (2019) [13], esse ambiente também resultou no maior diâmetro e aumento da massa seca nas mudas dessa espécie.

Contrariamente, houve ausência de estiolamento em paricá, demonstrando que essa espécie possui outros mecanismos de plasticidade morfofisiológica para se adaptar as diferentes intensidades de luz. Isso pode indicar também uma provável alta taxa de assimilação de CO₂ a pleno sol, e resistência a maior temperatura. Resultados semelhantes foram encontrados em mudas de *Handroanthus ochraceus*, as quais apresentaram maior altura sob as maiores intensidades de luz [14].

Também foi possível observar que sobre 25% de sombreamento houve uma diminuição significativa da altura, valor que comparado aos outros parâmetros avaliados, pode ser benéfico, uma vez que plantas mais altas, tendem a ter menor espessura do caule, o que reduz a sobrevivência em campo, devido a facilidade de tombamento [20].

Quanto ao parâmetro diâmetro, notou-se que as diferentes intensidades de luz não o afetaram. Em todos os tratamentos as mudas apresentaram diâmetro médio de 8 mm (Figura 1B). Altura e diâmetro são os parâmetros mais usados para caracterizar morfológicamente as mudas florestais. Como esses parâmetros são não destrutivos, eles são amplamente utilizados em viveiros florestais para determinar a qualidade das mudas [8]. No presente estudo, foi observado que plantas de paricá apresentam crescimento acelerado, e com base nessas medidas de altura e diâmetro, mudas de todos os tratamentos estariam aptas ao campo, pois as mudas florestais geralmente são consideradas aptas ao campo ao atingirem cerca de 20cm de altura e 3 mm de diâmetro [5, 7, 8].

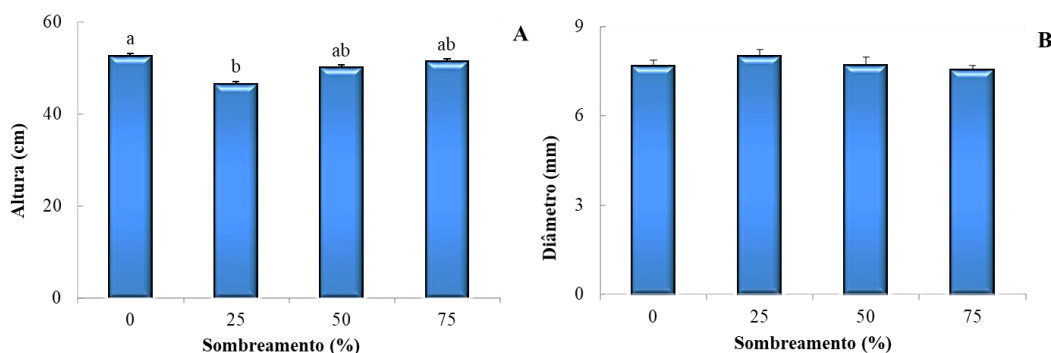


Figura 1: Altura (A) e diâmetro (B) de mudas de *Schizolobium parahyba* var. *amazonicum* cultivadas sobre diferentes intensidades de sombreamento. Média \pm erro padrão ($n=5$). Colunas com letras diferentes apresentam diferenças significativas dentre tratamentos ($P < 0.05$, teste de Tukey).

O padrão de produção de biomassa em paricá sugere baixa tolerância ao sombreamento. Isso porque o sombreamento reduziu a biomassa nessas mudas, as quais apresentaram maior produção de biomassa quando cultivadas sob sombra moderada (Figura 2A). Isso indica que essa espécie tem um ponto de compensação de destaque; ou seja, carbono consumido pela respiração é maior do que aquele produzido pela fotossíntese, reduzindo a produção total de biomassa [12, 15]. Resultados semelhantes também foram observados em *Caesalpinia echinata* Lam. nas condições de menor intensidade de sombreamento, as mudas obtiveram maior altura, biomassa e IQD [4].

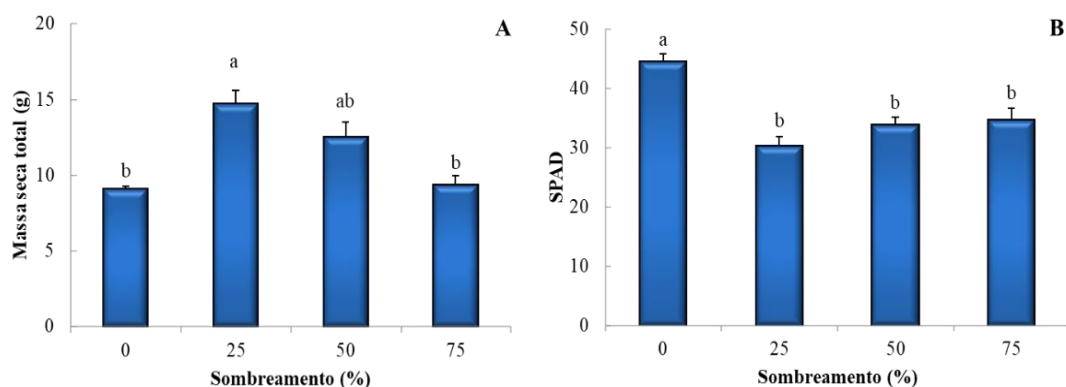


Figura 2: Massa seca total (A) e índice SPAD (B) de mudas de *Schizolobium parahyba* var. *amazonicum* cultivadas sobre diferentes intensidades de sombreamento. Média \pm erro padrão ($n=5$). Colunas com letras diferentes apresentam diferenças significativas dentre tratamentos ($P < 0.05$, teste de Tukey).

Os valores de SPAD foram maiores em mudas cultivadas em pleno sol (Figura 2B). Os valores SPAD estimam a quantidade da clorofila total, a qual tende a acumular mais em plantas cultivadas em ambientes mais sombreados, como relado em *Hymenaea courbaril* L., sendo um efeito compensatório da espécie a menor quantidade de radiação disponível [16]. No presente estudo, o conteúdo de clorofila (ou seja, valores de SPAD) em mudas de paricá não seguiu a resposta esperada. Ou seja, essa espécie não modificou a concentração de clorofila para se adaptar as menores taxas luminosas. A maior concentração de clorofila em mudas de paricá a pleno sol sugere a ausência de foto-oxidação, indicando que a síntese e a degradação de clorofila estavam ocorrendo proporcionalmente nos diferentes tratamentos, potencializando à eficiência fotossintética das mudas [5]. Isso também pode ter ocorrido, porque provavelmente houve o menor desenvolvimento do complexo grana nos cloroplastos das plantas sombreadas, em comparação as que foram cultivadas no sol. De modo similar o uso de telas de sombreamento também não influencia o teor de clorofila nas mudas de *Handroanthus* sp. [17].

As mudas de paricá apresentaram maior vascularização quando cultivadas em ambientes com menores intensidades de sombra (Figura 3A). A secção transversal do caule de paricá apresentou periderme, lenticelas, menor área de camadas de células parenquimáticas e sistema vascular bem desenvolvido, resultado da alta atividade cambial. O câmbio já estava bem desenvolvido, com o anel cambial completo e em plena atividade, tendendo a ser maior sob a baixa intensidade de sombreamento (Figuras 3B e 4).

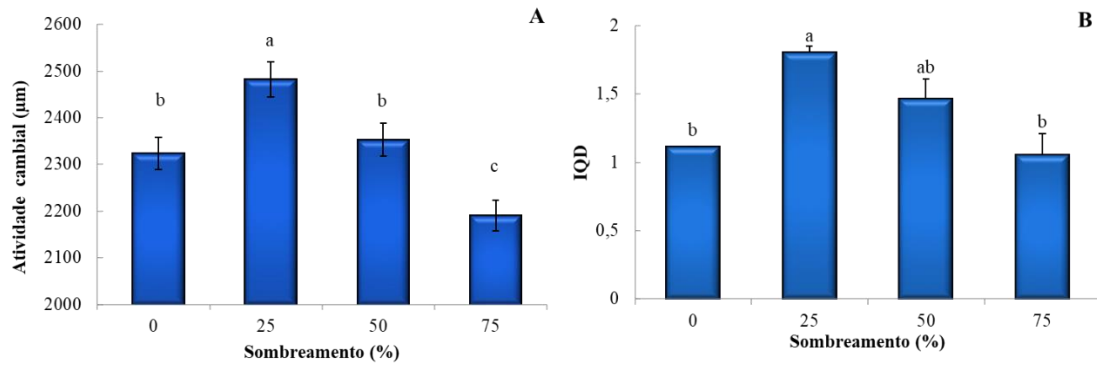


Figura 3: Atividade cambial (A) e índice de qualidade de Dickson (B) de mudas de *Schizolobium parahyba* var. *amazonicum* cultivadas sobre diferentes intensidades de sombreamento. Média \pm erro padrão ($n=5$). Colunas com letras diferentes apresentam diferenças significativas dentre tratamentos ($P < 0.05$, teste de Tukey).

A luz estimula o desenvolvimento vascular, no entanto, a intensidade ideal luminosa varia de acordo com as necessidades de cada espécie. Ademais, os fatores ambientais afetam as dimensões e a organização dos elementos vasculares, visando garantir a segurança do transporte nos vasos condutores, sobretudo, quando a planta está sujeita a algum tipo de estresse. Nosso estudo demonstrou que a maior atividade cambial nas plantas cultivadas sob 25% de sombreamento, resultou em maior crescimento das mudas e aumento do índice de Qualidade de Dickson, demonstrando ser essa luminosidade a ideal para o cultivo dessa espécie.

Por outro lado, a maior intensidade de sombreamento reduziu significativamente a atividade cambial em paricá. Isso ocorreu, provavelmente, porque a luz é um dos fatores que afetam a atividade do câmbio por alterar o metabolismo dos fitormônios que regulam essa atividade, principalmente auxinas e giberelinas, e por estimular a fotossíntese, aumentando a produção de carboidratos, que poderão ser usados para produzir xilema e floema [3, 12]. De acordo com Botterweg-Paredes et al. (2020) [3] a intensidade luminosa afeta a estrutura do sistema vascular, que é oriundo da atividade cambial. Esses autores relatam que visando manter a densidade vascular constante, mesmo sob sombra, *Arabidopsis thaliana* aumenta o número e os tipos de elementos traqueais condutores de água no cilindro vascular.

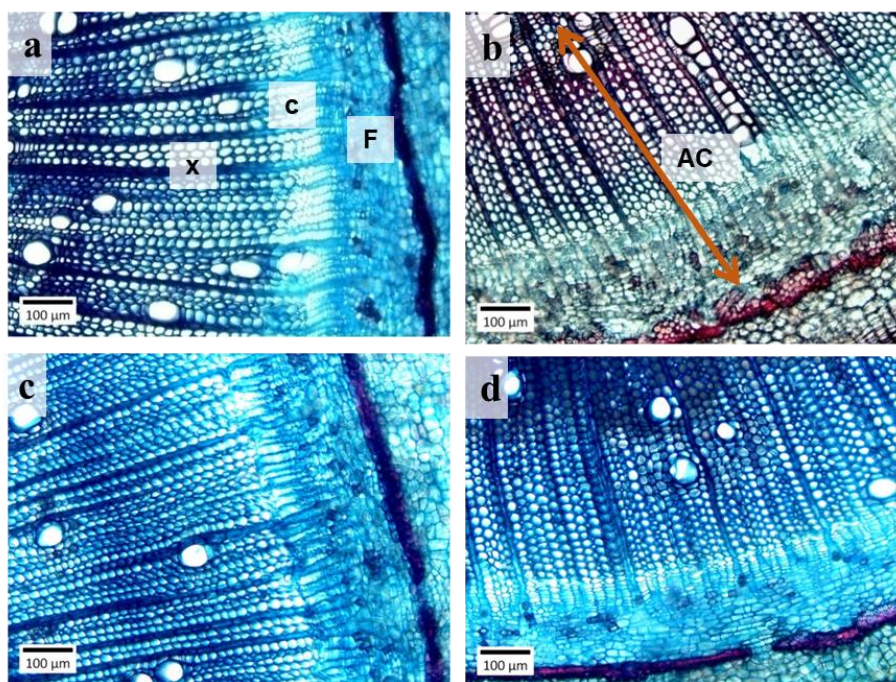


Figura 4: Secção transversal do caule de mudas de *Schizolobium parahyba* var. *amazonicum* cultivadas sobre pleno sol (a), 25% (b) 50% (c) e 75% de sombreamento (d). Atividade cambial (AC), xilema (x), câmbio (c) e floema (f).

Nossos resultados revelam que o desenvolvimento da muda de paricá foi grandemente afetado pela atividade do câmbio, que por sua vez induziu o maior crescimento e produção de biomassa, resultando em mudas de melhor qualidade quando mantidas sobre 25% de sombra. Embora os valores de IQD sob todos os tratamentos impostos tenham sido acima do valor mínimo ideal de 0,20 [7, 18], esses valores foram maiores sob a baixa intensidade de sombreamento, sendo de aproximadamente 1,8, assim como a maior atividade cambial, podendo ser esse o nível de luz considerado adequado para a produção de mudas dessa espécie (Figura 3B). De modo similar, Aguiar et al. (2011) [4] e Melo et al. (2008) [18] consideraram os maiores valores de IQD (superiores a 0,20), para classificar a qualidade das mudas de *Caesalpinia echinata* Lam. e *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.), respectivamente, cultivadas sob diferentes intensidades de luz.

Além disso, a maior vascularização incrementou a biomassa caulinar, aumentando também o diâmetro do caule e o índice de qualidade de Dickson, teoricamente elevando a probabilidade de sobrevivência no campo (Tabela 1). O câmbio é o meristema lateral que forma o xilema e floema secundários e promove o crescimento em espessura de caules. Esse modelo do desenvolvimento de mudas relacionando a atividade cambial também explica o fato do caule ser o dreno preferencial na fase vegetativa das plantas. Isso porque essa atividade é responsável pelo crescimento radial caulinar, permite o transporte de água e nutrientes, aumenta o diâmetro do caule, atua na sustentação do vegetal, o que resulta em maior resistência da muda [19].

Tabela 1. Coeficiente de correlação (r) entre atividade cambial, diâmetro, massa seca caulinar, produção de biomassa total e índice de qualidade de Dickson (IQD).

Parâmetros	r
Atividade Cambial	0,88
Diâmetro	0,94*
Massa seca do caule	0,68
Biomassa total	0,80
IQD	0,86

*Resultados obtidos por análise não paramétrica.

Sob estresses abióticos as plantas possuem plasticidade fenotípica, visando maior adaptação e sobrevivência às variações ambientais [20]. O número de camadas celulares e os aspectos morfológicos e funcionais das células que formam a zona cambial podem variar de acordo com a luz, temperatura, nutrientes do solo e disponibilidade de água. A atividade cambial é altamente plástica, variando em resposta ao ambiente. Sendo capaz de proteger o câmbio contra estresses abióticos como o aumento da tensão mecânica à medida que a planta cresce. Como observado nesse estudo, a atividade cambial variou de acordo com a intensidade luminosa em que a planta foi cultivada, sendo que a maior intensidade de sombreamento reduziu a atividade cambial, o crescimento da planta e a qualidade das mudas (IQD), o que provavelmente diminuiria a sua sobrevivência no campo.

Pesquisas sobre atividade cambial são de grande relevância para estudos de produção de madeira e essencial para estudos dendro climatológicos, pois auxiliam compreender o processo da dinâmica do crescimento radial das plantas lenhosas e sua relação com o clima [21]. Conhecer sobre a relação entre características anatômicas e mudanças ambientais fornece explicações fisiológicas, ajudando a compreender o processo de adaptação e as estratégias de resposta das plantas lenhosas às mudanças ambientais [22]. Além disso, auxilia na previsão dos impactos das mudanças do clima nas características anatômicas da madeira [21, 23].

4. CONCLUSÃO

Concluiu-se que a atividade cambial e os atributos morfológicos tem correlação direta. Isso porque o crescimento radial aumentou a qualidade das mudas, as quais foram otimizadas quando cultivadas sob baixa intensidade de sombra. Portanto, a melhor qualidade de mudas e produção xilemática pode ser alcançada por mudas de paricá quando cultivadas sob baixa intensidade de sombreamento.

5. AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Museu Paraense Emílio Goeldi e ao MCTI/CNPq (302048/2021-9).

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Puglielli G, Laanisto L, Poorter H, Niinemets U. Global patterns of biomass allocation in woody species with different tolerances of shade and drought: evidence for multiple strategies. *New Phytologist*. 2020;229(1):308-22. doi: 10.1111/nph.16879
2. Lopes MJS, Dias-Filho MB, Gurgel ESC. Successful plant growth-promoting microbes: inoculation methods and abiotic factors. *Front Sustain Food Syst*. 2021;5:606454. doi: 10.3389/fsufs.2021.606454
3. Botterweg-Paredes E, Blaakmeer A, Hong S-Y, Sun B, Mineri L, Kruusvee V, et al. Light affects tissue patterning of the hypocotyl in the shade-avoidance response. *PLoS Genet*. 2020;16(3):e1008678. doi: 10.1371/journal.pgen.1008678
4. Aguiar FFA, Kanashiro S, Tavares AR, Nascimento TDRD, Rocco FM. Crescimento de mudas de pau-brasil (*Caesalpinia echinata* Lam.), submetidas a cinco níveis de sombreamento. *Rev Ceres*. 2011;58:729-34.
5. Lopes MJS, Dias-Filho MB, Menezes Neto MA, Santos JUM, Cruz ED, Dias HSS. Morphological and physiological responses to shade in seedlings of *Parkia gigantocarpa* Ducke and *Schizolobium parahyba* var. *amazonicum* (Huber ex Ducke) Barneby (Leguminosae). *Sci For*. 2015;43(107):573-80.
6. Borella DR, Souza AP, Silva AC, Felipe RTA, Silva KNC, Souza JHG. Exigências térmicas e filocrono de *Dipteryx alata* sob níveis de sombreamento na transição Cerrado-Amazônia. *Sci Plena*. 2020;16(5):051702. doi: 10.14808/sci.plena.2020.051702
7. Araujo MM, Navroski MC, Schorn LA. Produção de sementes e mudas: um enfoque à silvicultura. Santa Maria (RS): Ed. UFSM; 2018.
8. Gomes SHM, Gonçalves FB, Ferreira RA, Pereira FRM, Ribeiro MMJ. Avaliação dos parâmetros morfológicos da qualidade de mudas de *Paubrasilia echinata* (pau-brasil) em viveiro florestal. *Sci Plena*. 2019; 15(1):110203. doi: 10.14808/sci.plena.2019.110203

9. Dayan J, Voronin N, Gong F, Sun TP, Hedden P, Fromm H, et al. Leaf-induced gibberellin signaling is essential for internode elongation, cambial activity, and fiber differentiation in tobacco stems. *The Plant Cell*. 2012;24:66-79. doi: 10.1105/tpc.111.093096
10. Dejardin A, Laurans F, Arnaud D, Breton C, Pilate G, Leple JC. Wood formation in Angiosperms. *Comptes Rendus Biol*. 2010;333:325-34. doi: 10.1016/j.crv.2010.01.010
11. Terrazas T, Rodriguez SA, Ojanguren CT. Development of successive cambia, cambial activity, and their relationship to physiological traits in *Ipomoea arborescens* (Convolvulaceae) seedlings. *Am J Bot*. 2011;98:765-74. doi: 10.3732/ajb.1000182
12. Lopes MJS, Dias-Filho MB, Menezes Neto MA, Cruz ED. Morphophysiological behavior and cambial activity in seedlings of two amazonian tree species under shade. *J Bot*. 2015;2015:863968. doi: 10.1155/2015/863968
13. Gomes ADV, Freire ALO. Crescimento e qualidade de mudas de cedro (*Cedrela fissilis* L.) em função do substrato e sombreamento. *Sci Plena*. 2019;15(11):110203. doi: 10.14808/sci.plena.2019.110203
14. Sabino M, Ferneda BG, Martim CC, Bouvié L, Silva CC, Souza AP, et al. Crescimento inicial de ipê-amarelo amazônico e de cerrado cultivados sob diferentes intensidades de sombreamento e comprimento espectral de onda. *Interciencia*. 2020;45(4):183-91.
15. Valladares F, Laanisto L, Niinemets Ü, Zavala MA. Shedding light on shade: ecological perspectives of understorey plant life. *Plant Ecology & Diversity*. 2016;9(3):237-51. doi: 10.1080/17550874.2016.1210262
16. Pagliarini MK, Moreira ER; Nasser FACM, Mendonça VZ, Castilho RMM. Níveis de sombreamento no desenvolvimento de mudas de *Hymenaea courbaril* var. *Stilbocarpa*. *Cultura Agrônômica*. 2017;26(3):330-46.
17. Sabino M, Korpan C, Ferneda BG, Silva AC. Crescimento de mudas de ipês em diferentes telas de sombreamento. *Nativa*. 2016;4(2):61-5. doi: 10.14583/2318-7670.v04n02a01
18. Melo RR, Cunha MCL, Rodolfo Júnior F, Stangerlin DM. Crescimento inicial de mudas de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong. sob diferentes níveis de luminosidade. *Rev Bras Ciênc Agrar*. 2008;3:138-44.
19. Fischer U, Kucukoglu M, Helariutta Y, Bhalerao, RP. The dynamics of cambial stem cell activity. *Ann Rev Plant Biol*. 2019;70(1): 293-319. doi: 10.1146/annurev-arplant-050718-100402
20. Lopes MJS, Alves ACS, Oliva RAL, Silva IN, Dias-Filho MB, Cruz ED, et al. Crescimento e alocação de carbono em mudas de *Parkia gigantocarpa* cultivadas sob sombreamento. In: Fraga LP, Silva PK, organizadores. *Pesquisa e aplicação em ciências biológicas*. 1. ed. São Paulo: Bookerfield; 2021. p. 47-55.
21. Callado CH, Roig FA, Tomazello-Filho M, Barros CF. Cambial growth periodicity studies of South American woody species – A review. *IAWA J*. 2013;34(3):213-30. doi: 10.1163/22941932-00000019
22. Gärtner H, Farahat E. Cambial activity of *Moringa peregrina* (Forssk) fiori in arid environments. *Front Plant Sci*. 2021;12:760002. doi: 10.3389/fpls.2021.760002
23. Pandey S. Climatic influence on tree wood anatomy: a review. *J Wood Sci*. 2021;67(1):1-7. doi: 10.1186/s10086-021-01956-w