



UNIVERSIDADE  
ESTADUAL DE LONDRINA

---

DANIEL RODRIGO MONTANHER

**DENDROECOLOGIA DE SEIS ESPÉCIES ARBÓREAS EM  
UM FRAGMENTO DE FLORESTA ESTACIONAL  
SEMIDECIDUAL NO NORTE DO PARANÁ, SUL DO BRASIL**

---

Londrina  
2020

DANIEL RODRIGO MONTANHER

**DENDROECOLOGIA DE SEIS ESPÉCIES ARBÓREAS EM  
UM FRAGMENTO DE FLORESTA ESTACIONAL  
SEMIDECIDUAL NO NORTE DO PARANÁ, SUL DO BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina - UEL, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor.

Orientador: Prof. Dr. Edmilson Bianchini

Co-orientador: Dr. Paulo Cesar Botosso

Londrina  
2020

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UEL

M764d Montanher, Daniel Rodrigo.  
Dendroecologia de seis espécies arbóreas em um fragmento de floresta estacional semidecidual do norte do Paraná, sul do Brasil / Daniel Rodrigo Montanher. - Londrina, 2020.  
171 f. : il.

Orientador: Edmilson Bianchini.  
Coorientador: Paulo Cesar Botosso.  
Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, 2020.  
Inclui bibliografia.

1. Anatomia do lenho - Tese. 2. Anéis de crescimento - Tese. 3. Dendrocronologia - Tese. 4. Dendroclimatologia - Tese. I. Bianchini, Edmilson. II. Botosso, Paulo Cesar. III. Universidade Estadual de Londrina. Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas. IV. Título.

CDU 574

DANIEL RODRIGO MONTANHER

**DENDROECOLOGIA DE SEIS ESPÉCIES ARBÓREAS EM UM  
FRAGMENTO DE FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL NO  
NORTE DO PARANÁ, SUL DO BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina - UEL, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor.

**BANCA EXAMINADORA**

---

Orientador: Prof. Dr. Edmilson Bianchini  
Universidade Estadual de Londrina - UEL

---

Dr. Artur Berbel Lírio Rondina  
Universidade Estadual de Londrina - UEL

---

Dr. José Antonio Pimenta  
Universidade Estadual de Londrina - UEL

---

Dra. Marcela B. F. do Nascimento  
Instituto Federal de São Paulo - IF-SP

---

Dr. Tomaz Longhi Santos  
Universidade Federal do Paraná - UFPR

Londrina, 19 de fevereiro de 2020.

## **AGRADECIMENTOS**

Aos professores que prontamente aceitaram o convite para compor as bancas de qualificação e da defesa da tese. Certamente as contribuições, críticas e sugestões foram extremamente importantes para a composição deste trabalho.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Edmilson Bianchini, que conduziu o processo com sabedoria, paciência e parcimônia, além de propiciar um excelente ambiente de convivência, meu muito obrigado!

Ao prof. Dr. Paulo Botosso pelos ensinamentos, não apenas durante o curso, mas por todo o período de contato.

A minha família, em especial à minha mãe Dolores Ana Marcus e meu irmão Otávio Cristiano Montanher por todo carinho, contribuição e paciência.

A minha companheira Kauana Carneiro Lopes pelo carinho, compreensão, amor e inestimável contribuição em todas as etapas deste trabalho.

Aos amigos Anderson Kikuchi Calzavara, Heitor Frossard, Mailson Gabriel da Fonseca, Rafael Campos de Barros e Tatiane Viegas Debiasi por toda a ajuda em diversos pontos deste trabalho.

Aos funcionários do IAP e do Parque Estadual Mata dos Godoy, em especial à Leliana Aparecida Casagrande Luiz, José Ferreira da Silva (Zé da Mata), Maria José de Almeida e Luan Cristian da Cruz, e estagiários, pela sempre pronta disposição e acolhida no parque.

Aos professores do Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas que contribuíram para o enriquecimento e aperfeiçoamento do meu conhecimento.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

MONTANHER, Daniel Rodrigo. **Dendroecologia de seis espécies arbóreas em um fragmento de floresta estacional semidecidual no norte do Paraná, sul do Brasil**. 2020. 174 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2020.

## RESUMO

A interação entre as árvores e o ambiente é uma importante área da ecologia, dado a relevante influência sobre os ciclos biogeoquímicos. Através de técnicas dendroecológicas, o objetivo do presente estudo foi avaliar a interação entre as variáveis ambientais e os indivíduos de seis espécies arbóreas subtropicais, pois dado o elevado número de espécies e de interações ecológicas nessa zona climática, é necessária a identificação e quantificação de como os processos ecológicos modulam o crescimento das árvores visando a elaboração de modelos mais adequados a esse ambiente. As espécies utilizadas foram: *Actinostemon concolor* (Spreng.) Müll. Arg. (Euphorbiaceae), *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg. (Apocynaceae), *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae), *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl. (Sapotaceae), *Nectandra megapotamica* (Spreng.) Mez (Lauraceae) and *Trichilia clausenii* C. DC. (Meliaceae), localizadas em um fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. Foi realizada a avaliação anatômica do lenho de indivíduos expostos a um evento de alagamento atípico, e a identificação da ritmicidade, autoecologia e influência de fatores ambientais no incremento diamétrico pela avaliação de dados de medidas repetidas e de séries de anéis de crescimento provenientes de discos e baguetas. Propôs-se também a elaboração e utilização de uma série de energia radiante solar fotossinteticamente ativa. Os principais resultados: a sugestão de que os indivíduos possuidores de lenho com características xeromórficas toleram um elevado nível de estresse causado por um alagamento de maior intensidade; a alternância entre o aumento e a parada no incremento diamétrico relacionada com a sazonalidade das variáveis climáticas; a modulação do incremento diamétrico de acordo com o nível de exposição da copa; a comprovação da classificação das espécies de acordo com o grau de tolerância à sombra; a identificação das estratégias de acesso ao dossel para quatro espécies; e a mensuração da interação entre as variáveis climáticas e o incremento diamétrico. Os dados obtidos indicaram que, assim como no ambiente tropical, as espécies subtropicais florestais estudadas apresentaram distintas interações com o ambiente, apontando a necessidade do conhecimento das respostas ecofisiológicas para a construção de modelos ecológicos mais ajustados a esses ambientes.

**Palavras-chave:** Anatomia do lenho. Anéis de crescimento. Dendroclimatologia. Neotrópico. Variáveis ambientais.

MONTANHER, Daniel Rodrigo. **Dendroecology of six tree species on fragment of seasonal semi-deciduous forest remnant in the north of Paraná, Southern Brazil**. 2020. 174 p. Thesis (Doctorate degree in Biological Sciences) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2020.

## ABSTRACT

The interaction between trees and the environment is an important topic of ecology, since the relevant influence they have on biogeochemical cycles. Using standard dendroecological techniques, the objective of the present study was to evaluate the interaction between tree individuals and the environmental variables of six subtropical tree species. Given the high number of species and ecological interactions in this climatic zone, the identification and quantification of how ecological processes modulate the growth of trees are necessities to develop more suited models in this environment. The species used were: *Actinostemon concolor* (Spreng.) Müll. Arg. (Euphorbiaceae), *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg. (Apocynaceae), *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae), *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl. (Sapotaceae), *Nectandra megapotamica* (Spreng.) Mez (Lauraceae) and *Trichilia clausenii* C. DC. (Meliaceae) located in a fragment of subtropical forest in southern Brazil. The wood anatomical evaluation of individuals exposed to an atypical flooding event was carried out, and the identification of rhythmicity, autoecology and the influence of environmental factors on the diametric increment was performed by evaluating data from repeated measures and series of tree rings from discs and cores. It was also proposed a development and use of a photosynthetically active solar radiant energy serie. In this analysis, the main results obtained: the suggestion that individuals with xeromorphic wood characteristics tolerate a high level of stress caused by flooding of greater intensity; the alternation between the increase and the stop in the diametric increment related to the seasonality of the climatic variables; the modulation of the diametric increment according to the level of exposure of the crown; corroboration of the classification of species according to the degree of shade tolerance; the identification of canopy access strategies for four species; and the measurement of the interaction between climatic variables and the diametric increment. The data obtained indicated that, just as in the tropical environment, the studied of subtropical forest species showed different interactions with the environment, pointing out the need for knowledge of ecophysiological responses for the construction of ecological models more adjusted to these environments.

**Key words:** Dendroclimatology. Environmental variables. Neotropic. Tree-rings. Wood Anatomy.

## LISTA DE FIGURAS

### CAPÍTULO 1

- Figura 1** Características climáticas de Londrina, PR, sul do Brasil .....41
- Figura 2** Indivíduo de *Actinostemon concolor*, com aproximadamente 2 m de altura, morto após evento de cheia extrema ocorrido em janeiro de 2016 em área alagável do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, sul do Brasil .....43
- Figura 3** Características anatômicas do lenho de *Actinostemon concolor* coletado no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, sul do Brasil .....46
- Figura 4** Comparação das variáveis quantitativas do lenho de *Actinostemon concolor*, nos três grupos analisados, coletados no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, sul do Brasil .....48
- Figura 5** Características anatômicas do lenho de *Chrysophyllum gonocarpum* coletado no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, sul do Brasil.....49
- Figura 6** Comparação das variáveis quantitativas do lenho de *Chrysophyllum gonocarpum*, nos três grupos analisados, coletados no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, sul do Brasil.....51
- Figura 7** Características anatômicas do lenho de *Nectandra megapotamica* coletado no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, sul do Brasil.....52
- Figura 8** Comparação das variáveis quantitativas do lenho de *Nectandra megapotamica* nos três grupos analisados, coletados no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, sul do Brasil.....54

### CAPÍTULO 2

- Figura 1** Localização de Londrina no estado do Paraná, Brasil e o Parque Estadual Mata dos Godoy, área do estudo .....71
- Figura 2** Dados climáticos médios mensais (1962-2019) para a região de Londrina, Paraná, sul do Brasil .....72
- Figura 3** Séries de dados climáticos mensais da região de Londrina,

	Paraná, sul do Brasil, durante o período de março de 2016 até dezembro de 2018 .....	76
<b>Figura 4</b>	Curvas de incremento diamétrico relativo de <i>Actinostemon concolor</i> , <i>Trichilia claussenni</i> , <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> , <i>Nectandra megapotamica</i> , <i>Aspidosperma polyneuron</i> e <i>Cedrela fissilis</i> no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, sul do Brasil.....	79
<b>Figura 5</b>	Incremento diamétrico médio dos indivíduos da vertente e da planície para <i>Actinostemon concolor</i> , <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> e <i>Nectandra megapotamica</i> , no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, sul do Brasil. ....	80
<b>Figura 6</b>	Incremento diamétrico médio e porcentagem de exposição da copa dos indivíduos para <i>Actinostemon concolor</i> , <i>Trichilia clausenii</i> , <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> , <i>Nectandra megapotamica</i> , <i>Aspidosperma polyneuron</i> , <i>Cedrela fissilis</i> no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, sul do Brasil .....	82
<b>Figura 7</b>	Incremento diamétrico médio e porcentagem de ocupação da copa por lianas para <i>Cedrela fissilis</i> , no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, sul do Brasil .....	83
<b>CAPÍTULO 3</b>		
<b>Figura 1</b>	Dados climáticos médios mensais (1962-2019) para a região de Londrina- PR .....	97
<b>Figura 2</b>	Marcação cambial em indivíduo de <i>Actinostemon concolor</i> em fragmento de floresta estacional semidecidual no Sul do Brasil.....	99
<b>Figura 3</b>	Secções transversais de caule a 1,3 m do solo indicando os anéis de crescimento e as marcações cambiais para <i>Actinostemon concolor</i> e <i>Trichilia claussenni</i> em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil .....	105
<b>Figura 4</b>	Secções transversais de caule a 1,3 m do solo indicando a anualidade da formação dos anéis de crescimento em <i>Actinostemon concolor</i> e <i>Trichilia claussenni</i> em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. ....	105

<b>Figura 5</b>	Detalhes de secções transversais de caule a 1,3 m do solo indicando a anualidade da formação dos anéis de crescimento em <i>Actinostemon concolor</i> e <i>Trichilia claussenni</i> em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. ....	106
<b>Figura 6</b>	Exemplo de sincronização entre a série de largura de anéis obtida de discos, coletados do caule a 0 m e a 1,3 m do solo, para <i>Actinostemon concolor</i> em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil.....	107
<b>Figura 7</b>	Resumo da análise estatística da cronologia local de <i>Actinostemon concolor</i> em sub-bosque de um fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil .....	108
<b>Figura 8</b>	Estatísticas da cronologia desenvolvida para <i>Actinostemon concolor</i> em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil.....	110
<b>Figura 9</b>	Incremento diamétrico de 24 indivíduos de <i>Actinostemon concolor</i> em um fragmento de floresta estacional semidecidual, no sul do Brasil.....	112
<b>Figura 10</b>	Tempo de permanência entre as classes diamétricas para <i>Actinostemon concolor</i> em sub-bosque de um fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil .....	113
<b>Figura 11</b>	Avaliação dendroclimatológica para <i>Actinostemon concolor</i> em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil .....	114

#### CAPÍTULO 4

<b>Figura 1</b>	Dados climáticos médios mensais (1962-2019) para a região de Londrina- PR, sul do Brasil.....	136
<b>Figura 2</b>	Anéis de crescimento em <i>Aspidosperma polyneuron</i> , <i>Cedrela fissilis</i> , <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> e <i>Nectandra megapotamica</i> amostrados em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil.....	140
<b>Figura 3</b>	Relações diâmetro-idade para <i>Aspidosperma polyneuron</i> , <i>Cedrela fissilis</i> , <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> e <i>Nectandra megapotamica</i> em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil.....	144

<b>Figura 4</b>	Incremento diamétrico médio acumulado para <i>Aspidosperma polyneuron</i> , <i>Cedrela fissilis</i> , <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> e <i>Nectandra megapotamica</i> em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. ....	145
<b>Figura 5</b>	Correlação entre incremento diamétrico e densidade para <i>Aspidosperma polyneuron</i> , <i>Cedrela fissilis</i> , <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> e <i>Nectandra megapotamica</i> em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. ....	146
<b>Figura 6</b>	Tempo de permanência nas classes diamétricas de 10 cm de diâmetro até o acesso ao dossel, para as espécies amostradas em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. ....	147
<b>Figura 7</b>	Número de eventos de variação do incremento diamétrico de acordo com as classes diamétricas para <i>Aspidosperma polyneuron</i> , <i>Cedrela fissilis</i> , <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> , e <i>Nectandra megapotamica</i> em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. ....	148
<b>Figura 8</b>	Exemplos de padrões de recrutamento: crescimento direto em <i>Aspidosperma polyneuron</i> ; crescimento suprimido sucedido por liberação em <i>Cedrela fissilis</i> ; múltiplos eventos de liberação e supressão em <i>Nectandra megapotamica</i> . ....	149
<b>Figura 9</b>	Cronologias “ars” e o número de séries datadas para <i>Aspidosperma polyneuron</i> ; <i>Cedrela fissilis</i> ; <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> ; <i>Nectandra megapotamica</i> em indivíduos de um fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. ....	151
<b>Figura 10</b>	Detalhes estatísticos das cronologias. Valores de EPS – “expressed population signal” e “running-rbar” para <i>Aspidosperma polyneuron</i> ; <i>Cedrela fissilis</i> ; <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> ; <i>Nectandra megapotamica</i> em indivíduos de um fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. ....	153
<b>Figura 11</b>	Período de verificação da avaliação dendroclimatológica para <i>Aspidosperma polyneuron</i> , <i>Cedrela fissilis</i> , <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> e <i>Nectandra megapotamica</i> em indivíduos de um fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil ....	154

## LISTA DE TABELAS

### CAPÍTULO 1

<b>Tabela 1</b>	Relação das espécies, localização dos indivíduos no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, sul do Brasil e valores de diâmetro e altura, de cada indivíduo .....	43
<b>Tabela 2</b>	Características do lenho de <i>Actinostemon concolor</i> para os três grupos amostrados no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, sul do Brasil .....	47
<b>Tabela 3</b>	Características do lenho de <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> para os três grupos amostrados no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, sul do Brasil .....	49
<b>Tabela 4</b>	Características do lenho de <i>Nectandra megapotamica</i> para os três grupos amostrados no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, sul do Brasil .....	53

### CAPÍTULO 2

<b>Tabela 1</b>	Parâmetros das espécies utilizadas no estudo .....	74
<b>Tabela 2</b>	Número de indivíduos por espécie em cada classe de exposição da copa, no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, sul do Brasil .....	81
<b>Tabela 3</b>	Coeficiente de correlação das interações significativas do teste de correlação cruzada entre as variáveis climáticas e as séries de incremento radial em lag=0 para as espécies durante o período de estudo no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, sul do Brasil .....	83

### CAPÍTULO 3

<b>Tabela 1</b>	Crítérios e valores observados para a interdatação dos indivíduos de <i>Actinostemon concolor</i> em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil .....	109
<b>Tabela 2</b>	Parâmetros da datação de indivíduos mortos de <i>Actinostemon concolor</i> em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil .....	111

## CAPÍTULO 4

<b>Tabela 1</b>	Características das espécies arbóreas e dos indivíduos amostrados em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil, e o número de indivíduos para as análises dendroecológicas .....	138
<b>Tabela 2</b>	Parâmetros das cronologias das espécies estudadas em um fragmento de floresta estacional semidecidual, no sul do Brasil ....	150

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>APRESENTAÇÃO.....</b>	<b>16</b>
<b>2</b>	<b>INTRODUÇÃO GERAL.....</b>	<b>17</b>
2.1	XILEMA SECUNDÁRIO: CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS.....	17
2.2	A FORMAÇÃO DE ANÉIS DE CRESCIMENTO.....	19
2.3	DENDROCRONOLOGIA E DENDROECOLOGIA.....	20
2.4	BIOMA MATA ATLÂNTICA E FLORESTAS ESTACIONAIS.....	23
2.5	ESPÉCIES ESTUDADAS.....	25
2.6	REFERÊNCIAS.....	28
<b>3</b>	<b>CAPÍTULO 1. ANATÔMICA DO LENHO DE TRÊS ESPÉCIES ARBÓREAS DA MATA ATLÂNTICA EXPOSTAS AO ALAGAMENTO..</b>	<b>36</b>
3.1	RESUMO.....	37
3.2	INTRODUÇÃO.....	38
3.3	MATERIAIS E MÉTODOS.....	40
3.3.1	Área De Estudo.....	40
3.3.2	Espécies Estudadas.....	41
3.3.3	Procedimentos Laboratoriais E Estatísticos.....	44
3.4	RESULTADOS.....	45
3.4.1	Actinostemon Concolor.....	45
3.4.2	Chrysophyllum Gonocarpum.....	48
3.4.3	Nectandra Megapotamica.....	51
3.5	DISCUSSÃO.....	54
3.6	CONCLUSÃO.....	58
3.7	REFERÊNCIAS.....	59
<b>4</b>	<b>CAPÍTULO 2. INTERAÇÃO ENTRE INCREMENTO DIAMÉTRICO E VARIÁVEIS AMBIENTAIS DE SEIS ESPÉCIES ARBÓREAS DE FRAGMENTO DE FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL DO NORTE DO PARANÁ, SUL DO BRASIL.....</b>	<b>66</b>
4.1	RESUMO.....	67
4.2	INTRODUÇÃO.....	68

4.3	MATERIAIS E MÉTODOS.....	70
4.3.1	Área De Estudo .....	70
4.3.2	Seleção Das Espécies.....	73
4.3.3	Seleção Dos Indivíduos .....	73
4.3.4	Coleta Dos Dados.....	74
4.3.5	Obtenção Das Séries Temporais Climáticas .....	75
4.4	ANÁLISE DOS DADOS .....	76
4.5	RESULTADOS.....	77
4.5.1	Incremento Diamétrico.....	77
4.5.2	Comparação Do Incremento Diamétrico Entre Indivíduos Da Vertente E Planície.....	78
4.5.3	Incremento Diamétrico E Variáveis Ecológicas .....	80
4.5.4	Incremento Diamétrico E Variáveis Climáticas .....	81
4.6	DISCUSSÃO .....	83
4.7	CONCLUSÃO .....	86
4.8	REFERÊNCIAS.....	86
<b>5</b>	<b>CAPÍTULO 3. DENDROECOLOGIA DE DUAS ESPÉCIES ARBÓREAS DE SUB-BOSQUE EM FRAGMENTO DE FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL DO NORTE DO PARANÁ, SUL DO BRASIL .....</b>	<b>92</b>
5.1	RESUMO.....	93
5.2	INTRODUÇÃO .....	94
5.3	MATERIAIS E MÉTODOS.....	96
5.3.1	Área De Estudo E Espécies Seleccionadas.....	96
5.3.2	Comprovação Da Anualidade.....	98
5.3.3	Coleta E Preparação Das Amostras.....	99
5.3.4	Análises Dendrocronológicas E Dendroecológicas .....	100
5.4	RESULTADOS.....	103
5.4.1	Identificação Dos Anéis De Crescimento.....	103
5.4.2	Idade Dos Indivíduos De Actinostemon Concolor .....	107
5.4.3	Interdatações Em Actinostemon Concolor.....	108
5.4.4	Datação Dos Indivíduos Mortos De Actinostemon Concolor .....	110
5.4.5	Dendroecologia De Actinostemon Concolor .....	112

5.4.6	Dendroclimatologia De Actinostemon Concolor .....	113
5.5	DISCUSSÃO .....	114
5.6	CONCLUSÃO .....	120
5.7	REFERÊNCIAS .....	121
<b>6</b>	<b>CAPÍTULO 4. AUTOECOLOGIA E DENDROCLIMATOLOGIA DE QUATRO ESPÉCIES ARBÓREAS EM FRAGMENTO DE FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL DO SUL DO BRASIL .....</b>	<b>130</b>
6.1	RESUMO.....	131
6.2	INTRODUÇÃO .....	132
6.3	MÉTODOS.....	134
6.3.1	Área De Estudo .....	134
6.3.2	Espécies .....	136
6.3.3	Coleta E Preparação Das Amostras .....	137
6.3.4	Interdatações E Cronologias .....	140
6.3.5	Características Autoecológicas .....	141
6.3.6	Dendroclimatologia.....	143
6.4	RESULTADOS.....	144
6.4.1	Trajelórias De Crescimento .....	144
6.4.2	Tempo De Permanência Nas Classes.....	146
6.4.3	Varição Do Incremento Diamétrico .....	147
6.4.4	Recrutamento .....	148
6.4.5	Cronologias .....	150
6.4.6	Dendroclimatologia.....	152
6.5	DISCUSSÃO .....	154
6.6	CONCLUSÃO .....	160
6.7	REFERÊNCIAS .....	161
<b>7</b>	<b>CONSIDERAÇÕES GERAIS .....</b>	<b>167</b>
	<b>APÊNDICES.....</b>	<b>168</b>
APÊNDICE 1	Descrição da elaboração da série de energia radiante solar fotossinteticamente ativa .....	168
APÊNDICE 2	Secções transversais de caule a 1,3 m do solo	

	indicando os problemas e suas frequências encontradas nos anéis de crescimento em <i>Trichilia claussenni</i> em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil.....	171
APÊNDICE 3	Número de anéis (N) nos discos de caule coletados na base e a 1,3 m do solo para 17 indivíduos de <i>Actinostemon concolor</i> em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil.....	172
APÊNDICE 4	Sugestões de datas, obtidas pelo programa COFECHA, para as séries de anéis de crescimento do indivíduo AC446 de <i>Actinostemon concolor</i> , amostrado em sub-bosque de fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil.....	173
APÊNDICE 5	Relação hipsométrica para <i>Aspidosperma polyneuron</i> , <i>Cedrela fissilis</i> , <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> e <i>Nectandra megapotamica</i> em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil.....	174

## **1 APRESENTAÇÃO**

Os capítulos desta tese estão configurados de acordo com as normas dos periódicos que serão submetidos. Assim, o primeiro segue as recomendações da International Association of Wood Anatomists Journal (IAWA Journal), o segundo capítulo está organizado de acordo com as instruções da Trees-Structure and Function, o terceiro capítulo adota as regras da Dendrochronologia e o quarto capítulo às normas da Journal of Tropical Ecology. A introdução geral não será submetida à publicação, mas segue as normas de IAWA Journal.

## 2 INTRODUÇÃO GERAL

### 2.1 XILEMA SECUNDÁRIO: CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS

O xilema secundário é responsável por diversas funções no corpo secundário das plantas, dentre elas a principal é transporte de água, mas também a sustentação mecânica do indivíduo, reserva de nutrientes, água, solutos e metabólitos secundários associados à defesa contra patógenos. Este tecido é considerado um dos mais complexos nos vegetais (Evert 2013), e, ainda que apresente poucos tipos celulares (elementos traqueais, fibras e células parenquimáticas), a proporção de cada um deles, a organização tridimensional e variações nas características celulares, como tamanho e espessura da parede, propiciam uma alta diversidade organizacional (Calquist 2001).

As traqueídes nas coníferas e os elementos de vaso nas angiospermas são as células por onde a água circula durante o processo de transporte. São células mortas na maturidade e, portanto o transporte é um processo físico explicável pela biomecânica e dependente de um gradiente de potencial hídrico (Evert 2013). A resistência friccional, a cavitação e o colapso da coluna de água nos conduítes, designação dada ao conjunto de células condutoras encadeadas, são questões físicas que presumivelmente guiaram a evolução do xilema (Sperry *et al.* 2006). A grande diversidade de arranjos anatômicos observados no xilema são respostas adaptativas decorrentes do equilíbrio entre eficiência e segurança no transporte (Sperry *et al.* 2006).

A comparação entre esses dois tipos celulares indica que o lenho das coníferas aponta para a eficiência da multiplicidade de tarefas, sendo que as traqueídes têm função de transporte e sustentação mecânica, ao passo que o lenho das angiospermas exhibe a eficiência do transporte por meio da especialização dos elementos de vaso, cabendo às fibras a função de sustentação (Sperry *et al.* 2006). Independente da trajetória evolutiva do lenho, o surgimento do reforço de lignina na parede celular é considerado um pré-requisito para o transporte sob pressão negativa (Raven 1977) e importante para evitar o colapso dos conduítes devido aos efeitos da gravidade e do vento no ambiente terrestre (Niklas 1990; Vincent & Jeronimidis 1991).

Células parenquimáticas podem permanecer vivas no tecido desenvolvido,

sendo responsáveis pela reserva de substâncias diversas e envolvidas no processo de preenchimento de conduítes afetados pela embolia (Sperry *et al.* 2006). A reserva de nutrientes nessas células, na forma de amido ou lipídios, é a fonte de energia para a retomada do crescimento após o período de inatividade do câmbio vascular (Evert 2013). Para as espécies de clima frio essa reserva está associada ainda a proteção contra os efeitos do congelamento, devido ao aumento da molaridade nas soluções intra e extracelulares. O amido acumulado durante a época favorável de produção converte-se em sacarose no inverno, e ao término da estação é reconvertido em amido que será metabolizado no início do período de crescimento (Kozlowski & Pallardy 1997; Evert 2013). Em algumas espécies sub-tropicais, foi observado que essa reserva pode ser deplecionada se ocorrer a elevação da temperatura para além dos valores médios, em decorrência do aumento da respiração celular (Oliveira *et al.* 2010). Compostos tóxicos para microorganismos, fungos e insetos podem ser depositados ou metabolizados no lenho, que contribuem para a preservação. São encontrados principalmente no vacúolo das células parenquimáticas, tanto do sistema axial quanto radial, assim como presentes nos canais secretores e laticíferos (Carlquist 2001). O depósito de corpos pétreos, como os cristais de oxalato de cálcio, corpos silicosos e os cristólitos presumivelmente colaboram para diminuir ou evitar o ataque de insetos mastigadores e minadores, ou estocar metais pesados quando estes estão presentes em altas concentrações (Carlquist 2001; Franceschi & Nakata 2005).

O tecido meristemático responsável pela produção do xilema secundário é o câmbio vascular. Suas células derivadas internas originarão as células do xilema secundário enquanto as células derivadas externas originarão as células do floema secundário (Evert 2013). A quantidade de células e o ambiente em que elas se desenvolvem são condicionados por fatores endógenos (ex: hidratação, níveis hormonais e nutricionais) e por fatores exógenos (ex: temperatura e disponibilidade hídrica) (Schweingruber 1996). Dessa forma, a variação destes fatores em suas diversas ordens (horária, diária ou anual), acarretará em variações celulares perceptíveis que podem servir como um “registro” das condições em que determinada célula ou grupo de células se desenvolveram (Deslauriers *et al.* 2017), sendo uma importante fonte de informações ambientais.

## 2.2 A FORMAÇÃO DE ANÉIS DE CRESCIMENTO

As mudanças sazonais nas variáveis ambientais impõem às plantas a alternância entre uma fase favorável e outra desfavorável ao crescimento (Speer 2010; Worbes 2010). Dessa forma, o câmbio vascular e as células dele derivadas serão progressivamente afetados de forma negativa, conforme a condição ambiental se torna estressante, induzindo a maturação celular diferenciada entre o lenho inicial e o tardio que culminará na dormência cambial, produzindo um anel de crescimento no lenho (Schweingruber 1996). Assim, camadas de crescimento no xilema secundário são formadas quando se observam modificações cíclicas nas características celulares. Mas quando a(s) variável(is) que modula o crescimento é sazonal, recorrente e contida em período específico de tempo, observa-se a produção de anéis anuais de crescimento (Speer 2010). Embora raro, algumas espécies podem produzir dois ou mais anéis de crescimento dentro de um único ano, devido a ocorrência de duas épocas favoráveis por ano (Baker *et al.* 2017).

Água, energia solar e gás carbônico são os principais recursos que as plantas utilizam para a produção de carboidratos, que serão empregados na estrutura celular e utilizados nos processos metabólicos. Porém, a interação desses recursos em associação com a latitude e características edáficas, topográficas e ecológicas do local controlarão, em maior ou menor grau, o crescimento das árvores. O fotoperíodo pode ser considerado como um sinalizador ambiental para o crescimento das plantas (Hotta *et al.* 2007), mas a sazonalidade da temperatura é o principal modulador da produção dos anéis nos ambientes extra-tropicais (Schweingruber 1988) e a precipitação, nos ambientes tropicais (Schöngart *et al.* 2017). Ainda, o excesso de água (solos saturados ou alagamentos) pode causar hipóxia na rizosfera, reduzindo a absorção de água, induzindo o fechamento estomático e, em última instância, reduzindo a taxa de assimilação de carbono. Dessa forma, em ambientes onde o alagamento é sazonal como, por exemplo, nas planícies alagáveis dos grandes rios, as árvores apresentaram um quadro geral de seca fisiológica na época de águas altas, configurando um período desfavorável ao crescimento e dormência cambial (Schöngart *et al.* 2017).

Assim, a largura do anel está diretamente ligada com a quantidade de tempo da condição favorável de crescimento e a distinguibilidade do limite anatômico dos anéis pode ser associada à amplitude da variável que controla o crescimento

(Tarelkin *et al.* 2016; Schöngart *et al.* 2017). No limite de ocupação vegetal das regiões boreais, os indivíduos têm poucos dias com condições favoráveis de crescimento que, em anos particularmente desfavoráveis, não apresentarão crescimento e delimitações anatômicas dos anéis de crescimento muito evidentes (Speer 2010). No outro extremo, algumas espécies tropicais apresentam longos ou até mesmo ininterruptos períodos favoráveis de crescimento com ausência de características anatômicas identificadoras dos anéis (Borchert 1999).

Diversas técnicas foram aplicadas ou desenvolvidas para a identificação e comprovação da produção anual dos anéis e o reconhecimento dos marcadores anatômicos em espécies tropicais, como os estudos anatômicos e fenológicos detalhados, a marcação cambial, o uso de dendrômetros e o uso da datação por meio de radioisótopos (Worbes 1995; Stahle 1999). A associação entre o procedimento de medições repetidas (em escala mensal ou menor) do tronco ou o uso de cintas dendrométricas, associada à técnica de marcação cambial anual, é talvez a mais profícua das associações. Enquanto a primeira indica quando e em que taxa ocorre a variação em diâmetro, a segunda aponta inequivocamente quais características anatômicas devem ser consideradas como delimitadores do anel de crescimento. O conhecimento sobre a ritimicidade e processos ecofisiológicos da produção do xilema secundário têm se desenvolvido muito rapidamente em tempos recentes (Schöngart *et al.* 2017) mas, mesmo que se conheçam os processos de forma geral, ainda existem lacunas (Nath *et al.* 2016).

### 2.3 DENDROCRONOLOGIA E A DENDROECOLOGIA

A dendrocronologia *lato sensu* é a ciência que estuda a sequência espaço-temporal dos anéis de crescimento e também examina os eventos através do tempo que ficam registrados na madeira (Schweingruber 1996; Speer 2010). Foi reconhecida como ciência com escopo definido no início do século 20, com o desenvolvimento da técnica da datação cruzada em 1904 por A. E. Douglass (Fritts 1976). Porém, uma de suas bases, que é a anatomia da madeira e o desenvolvimento da teoria da formação do anel, teve importância histórica reconhecida com os trabalhos dos alemães Theodor Harting e Robert Harting no século 19 e Bruno Huber no século 20, mas indicações da relação entre os anéis de crescimento e o clima são rastreadas desde o século 16 (Speer 2010).

Durante um longo período presumiu-se que as espécies tropicais não apresentavam anéis anuais de crescimento, já que a variação dos fatores limitantes conhecidos seria insuficiente para desencadear o processo, associada ao desconhecimento e incertezas na sazonalidade da precipitação nas áreas tropicais (Schweingruber 1988; Worbes 1995). No entanto, tal presunção não considera a heterogeneidade de condições ambientais nos diversos ecossistemas tropicais, que apresenta outros fatores limitantes, como a sazonalidade da precipitação e o alagamento, que poderão desencadear a formação dos anéis de crescimento (Worbes 1989; Lisi *et al.* 2009; Schöngart *et al.* 2017).

Assim, e mesmo a despeito dos trabalhos de Brandis, Coster, Berlage e Mariaux (Mariaux 1981), que desde a metade do século 19 já apontavam que espécies tropicais asiáticas apresentavam periodicidade no crescimento diamétrico e marcadores anatômicos definidores do limite dos anéis de crescimento, o desenvolvimento da dendrocronologia nos trópicos tem sido modesta em comparação com as regiões extra-tropicais (Brienen *et al.* 2016). Cabe ressaltar que nos livros-textos comumente utilizados, o capítulo destinado à história da dendrocronologia sequer menciona o histórico dos trabalhos desenvolvidos em regiões tropicais (ex: Frits 1976; Schweingruber 1996; Speer 2010).

Faz-se necessário a distinção entre a dendrocronologia *stricto sensu*, que inclui todos os ramos da ciência que usam os anéis de crescimento como parâmetro de idade (ex: dendroarqueologia) e a dendroecologia, que inclui todos os ramos que estudam as sequências de anéis de crescimento para obter informações ecológicas (Schweingruber 1996). Ainda que os dois subcampos estejam subordinados aos mesmos paradigmas e conceitos, como o princípio dos fatores limitantes e conceito de padronização (Speer 2010), Amoroso *et al.* (2017) fazem uma importante ponderação de que o “ruído” estatístico encontrado (e evitado) por dendrocronologistas e dendroclimatologistas pode fazer parte do “sinal” procurado pelos dendroecologistas.

Embora aparentemente prosaica, essa diferença pode contribuir para explicar o pequeno desempenho comparativo da dendrocronologia *latu sensu* tropical, pois ao se depararem com mais “ruídos” do que “sinais”, os dendrocronologistas, em grande medida, evitaram os trópicos (Amoroso *et al.* 2017). Além do fato de que distinção faz toda a diferença desde o delineamento experimental até a conclusão da pesquisa, como, por exemplo, no intuito de potencializar algum “sinal” climático,

os indivíduos jovens são excluídos das análises e estes, por sua vez, podem responder de forma diferente dos indivíduos mais velhos às mesmas variáveis (Brienen *et al.* 2016).

Os estudos sobre autoecologia e dinâmica florestal em áreas tropicais, com base nas séries de largura dos anéis de crescimento, utilizam técnicas desenvolvidas para espécies temperadas com sucesso e é uma área da dendroecologia que recentemente apresenta um crescente número de trabalhos (Brienen *et al.* 2016). Porém as dificuldades logísticas e técnicas, como as grandes distâncias entre áreas de coleta e os centros de estudo, associadas às restrições biológicas apresentadas pelas espécies tropicais, como a baixa densidade populacional de algumas espécies, a elevada densidade da madeira em espécies longevas (o que dificulta o uso dos trados manuais), a falta de conhecimento daquelas com potencial para estudos dendroecológicos e a dificuldade na delimitação dos anéis, ajudam a explicar o pequeno corpo de conhecimento (Tarelkin *et al.* 2016; Schöngart *et al.* 2017). Entretanto, a utilização de espécies que apresentam madeiras com valor comercial propicia a avaliação de secções transversais (discos), que em muitos casos são obtidos nos pátios das empresas madeireiras, ou ainda, a coleta oportunística de discos devido à supressão da vegetação causada pela construção de obras de infra-estrutura (ex. estradas e hidroelétricas), propiciam condições para contornar alguns desses problemas (ex. Longhi-Santos 2017; Worbes & Schöngart 2019).

Os estudos dendroecológicos, que permitem a identificação e quantificação da relação entre o crescimento secundário arbóreo e as variáveis ambientais (climáticas e ecológicas), desenvolvidos no último século têm aumentado nossa compreensão de como as florestas funcionam nas diversas escalas espaço-temporais (Amoroso *et al.* 2017). Ainda, têm contribuído de forma importante em diversos segmentos. Estes estudos proporcionam dados para o desenvolvimento de modelos ecológicos mais relacionados com as florestas tropicais, já que os modelos utilizados são baseados em florestas e espécies temperadas (Baker & Bunyavejchewin 2006). Também contribuem para a exploração madeireira sustentável pois, ao se estudar as trajetórias de crescimento de toda a vida da planta, é possível construir modelos que apontam qual é o limite de corte mais adequado para cada espécie, evitando a superexploração (Schöngart 2008); e possibilitando a reconstrução de condições ambientais anteriores às observações

instrumentais (Schöngart & Junk 2007).

## 2.4 BIOMA MATA ATLÂNTICA E FLORESTAS ESTACIONAIS

A percepção geral sobre as florestas tropicais encontra uma relação incompleta com a realidade. Quando há a referência sobre “floresta tropical”, é muito provável que o interlocutor relacione este termo com florestas tropicais úmidas ou florestas tropicais sempreverdes. Parte desta confusão advém do fato de que a maior parte dos estudos sobre florestas tropicais se concentram em florestas tropicais úmidas. No entanto, as florestas tropicais são um mosaico de diferentes vegetações, que incluem as florestas úmidas, de altitude e as sazonalmente secas (Dirzo *et al.* 2011), como encontrado no bioma Mata Atlântica, por exemplo.

O bioma Mata Atlântica é um dos dois “hotspots” brasileiros, ou seja, áreas de elevada biodiversidade apresentando mais de 1500 espécies de plantas vasculares endêmicas e menos de 30 % de área natural restante (Mittermeier *et al.* 1999). Ela ocorre na margem oceânica brasileira, desde o Rio Grande do Norte ao Rio Grande do Sul, mas em algumas regiões adentra ao continente e apresenta áreas descontínuas mais ao interior, alcançando também o nordeste da Argentina e o Paraguai. A história evolutiva da Mata Atlântica, marcada por intercâmbio de elementos com outras florestas sul-americanas em períodos de expansão e por períodos de isolamento em épocas secas (pré-Plioceno e Pleistoceno-Holoceno), o que leva a especiação alopátrica, contribui para explicar o elevado número de espécies (Ribeiro *et al.* 2011).

Atualmente restam 12,5 % dos 1,3 milhões de km<sup>2</sup> da cobertura original, distribuídos em aproximadamente 245.000 fragmentos. A maior parte dos fragmentos (~83 %) é de pequeno porte (< 0,5 km<sup>2</sup>) inseridos em matrizes agrícolas, e apenas 77 contém mais de 100 km<sup>2</sup>. Dado o elevado número de pequenos fragmentos, ao menos 46 % da floresta restante está contida em uma faixa de 100 m de qualquer borda (Ribeiro *et al.* 2011). Adicionalmente, ela concentra a maior densidade populacional humana e as maiores áreas metropolitanas do Brasil. No Paraná, onde 99 % da área do estado eram cobertos pela Mata Atlântica, restam 13 % da área original, concentrados especialmente na Serra do Mar (Fundação SOS Mata Atlântica/INPE 2015). Diante dessa situação, esforços conservacionistas são desenvolvidos, como por exemplo, a restauração de áreas degradadas e aumento

da conectividade entre os fragmentos, visando o aumento da área e a conexão de subpopuações (Ribeiro *et al.* 2011; Fundação SOS Mata Atlântica/INPE 2015).

Diversas unidades fitogeográficas compõem esse bioma, como as florestas ombrófilas, estacionais, manguezais, restingas e os campos de altitude. A formação Floresta Estacional Semidecidual (FES) é caracterizada pela ocorrência de clima estacional, com verões quentes e úmidos e invernos relativamente secos e frios, que resulta na queda foliar total ou parcial de 20 % a 50 % dos indivíduos (IBGE 2012). Nesse contexto, os mecanismos morfológicos, fisiológicos e comportamentais da biota são intrinsecamente relacionados com esta alternância climática, sendo que as árvores, com sua fenologia bem pronunciada, são o exemplo mais facilmente identificável desta ritimicidade (Dirzo *et al.* 2011).

A FES ocorre de 5 m a 2000 m de altitude, de 4° de latitude norte à 32° de latitude sul, recobrando os solos basálticos eutróficos na parte subtropical da sua distribuição. Possui dominância de gêneros amazônicos como *Parapiptadenia*, *Peltophorum*, *Cariniana*, *Lecythis*, *Handroanthus*, *Astronium* entre outros, entretanto, no oeste paulista e no planalto paranaense, é *Aspidosperma polyneuron* que se destaca (IBGE 2012).

Dirzo *et al.* (2011) propõem uma classificação de escala global para as florestas tropicais sazonalmente secas, que seriam aquelas que se desenvolvem em locais onde a temperatura média anual é acima de 17°C, com pluviosidade variando de 250 a 2000 mm anuais, e a razão entre a evapotranspiração e a precipitação é menor que 1. No entanto, a sazonalidade da precipitação é a característica marcante, com 4 a 6 meses consecutivos apresentando precipitações mensais abaixo de 100 mm (Dirzo *et al.* 2011). Portanto, a definição proposta pelo IBGE (2012) e Dirzo *et al.* (2011) para essa formação florestal podem ser consideradas similares e há uma tendência recente de autores que estudam nessa formação a utilizarem a segunda proposta de classificação (ex. Barbosa *et al.* 2018).

Em escala global, as florestas tropicais sazonalmente secas ocupam 42 % dos ecossistemas tropicais e são o segundo maior tipo de floresta tropical. Aproximadamente 52 % estão na América do Sul e o restante equivalentemente distribuídos entre a América Central e do Norte, África e Eurásia, e uma pequena porção (~4 %) na Australásia e sudeste asiático (Miles *et al.* 2006). Miles *et al.* (2006) apontam que praticamente todas as florestas sazonalmente secas estão sob ameaça das mudanças climáticas, fragmentação de habitats, fogo e conversão em

áreas agricultáveis. A despeito das ameaças, cerca de 300.000 km<sup>2</sup> estão localizados em áreas de proteção, e aproximadamente 72 % localizados na América do Sul.

## 2.5 ESPÉCIES ESTUDADAS

### ***Actinostemon concolor* (Spreng.) Müll. Arg. (Euphorbiaceae)**

Possui ampla distribuição pelo Brasil em diversos biomas e também na Costa Rica, Panamá, Peru, Bolívia, Paraguai, Argentina e Uruguai (Pscheidt & Cordeiro 2012; Melo & Esser 2019). Arvoreta de 2 a 10 m de altura e 6 a 10 cm de DAP, com tronco reto ou levemente tortuoso (Smith *et al.* 1988), de formato circular nos indivíduos de menor diâmetro e lobado nos de maior diâmetro (obs. pessoal).

Espécie perenifólia, esciófita, seletivamente higrófito, muito frequente, ocorrendo preferencialmente no interior das florestas e especialmente em solos úmidos (Smith *et al.* 1988; Bianchini *et al.* 2003). Possui dispersão autocórica e é a espécie com maior densidade relativa em uma área alagável no norte do Paraná (Bianchini *et al.* 2003).

A madeira é branca, levemente rosada, bastante pesada e forte. Mas, devido ao pequeno desenvolvimento da arvoreta, tem pouco uso, embora forneça lenha de boa qualidade e carvão (Smith *et al.* 1988).

### ***Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg. (Apocynaceae)**

Nativa da América do Sul, ocorrendo na Argentina (Misiones), Peru, Bolívia, Colômbia, Paraguai e Brasil, nos estados de Rondônia, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Bahia, Espírito Santo, Rio de Janeiro, Minas Gerais, Paraná e São Paulo (Carvalho 2004). É considerada ameaçada desde 1998 pela International Union for Conservation of Nature (IUCN), devido à exploração madeireira e fragmentação do habitat. Porém, esta classificação carece de re-avaliação pois provavelmente a situação tenha piorado devido a perda de habitat (IUCN, 1998).

Espécie característica da floresta estacional semidecidual, perfazendo de 30 a 80 % de cobertura do estrato emergente e, em outras formações vegetacionais, apresenta menor densidade. Árvore semidecídua, com 15 a 25 m de altura e 50 a 100 cm de diâmetro à altura do peito (DAP), podendo atingir até 50 m de altura e 390 cm de DAP, na idade adulta e possui dispersão anemocórica (Carvalho 2004).

Torezan *et al.* (2005) apontam *Aspidosperma polyneuron* como uma espécie chave para a floresta estacional semidecidual devido à sua elevada biomassa.

Espécie esciófita, possui regeneração natural satisfatória em todos os estratos, com distribuição aleatória nos adultos e com distribuição agregada em plântulas, não ocorrendo em áreas abertas e em solos hidromórficos (Carvalho 2004; Durigan *et al.* 2004).

A madeira possui densidade que varia de 0,66 a 0,85 g cm<sup>-3</sup>, com características adequadas para a carpintaria e marcenaria, sendo utilizada como: tábuas, vigas, tacos, esquadrias de portas e janelas, móveis entre muitas outras utilizações. No entanto, apresenta pouca resistência quando exposta à umidade e não é adequada para a produção de papel (Lorenzi 1992).

### ***Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae)**

Nativa das Américas Central e do Sul, amplamente dispersa pelo Brasil, porém pouco frequente na Amazônia (Stefano *et al.* 2015). Considerada vulnerável pela IUCN desde 2018, apresenta populações em declínio devido à alta fragmentação do habitat e extração de madeira (Barstow 2018). Árvore decídua que apresenta altura variando entre 10 e 45 m de altura e com tronco de 60-90 cm de DAP (Lorenzi 1992).

Espécie heliófita, ocupa a porção superior do dossel ou emergente e cresce em solos preferencialmente úmidos e profundos, como os encontrados nos vales e planícies. Desenvolve-se no interior de florestas conservadas, podendo também ser encontrada como espécie pioneira em capoeiras. A espécie é anemocórica, e seus frutos amadurecem com a árvore totalmente desfolhada em junho-agosto (Klein 1984).

Madeira leve a moderadamente pesada (0,55 g cm<sup>-3</sup>), macia ao corte e notavelmente durável em ambiente seco. Quando enterrada ou submersa apodrece rapidamente. O alburno é branco ou rosado, distinto do cerne. Largamente empregada em compensados, contraplaqueados, esculturas e obras de talha, modelos e molduras, esquadrias, móveis em geral, marcenaria, na construção civil, naval e aeronáutica, na confecção de pequenas caixas, lápis, instrumentos musicais, entre outros (Klein 1984).

A frequência dessa espécie nas florestas do sul do Brasil varia de uma a três árvores por hectare. Essa baixa ocorrência provavelmente é causada pelo ataque da

broca (*Hypsipyla grandella*) quando *Cedrela fissilis* se apresenta em agrupamento. Assim, a alta densidade de indivíduos de cedros em plantios pode favorecer o aparecimento do parasita, inviabilizando sua produção comercial (Carvalho 1994).

### ***Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl. (Sapotaceae)**

Ocorre em praticamente todos os estados do Brasil, com a exceção de Amazonas, Roraima, Amapá, Tocantins e Piauí (Faria *et al.* 2019), e é uma das espécies mais importantes nos fragmentos de floresta estacional semidecidual do Paraná (Bianchini *et al.* 2006). Árvore latescente de 10-20 m de altura com tronco de 50-80 cm de DAP. Planta semidecídua, esciófita, seletiva higrófila e zoocórica, é característica da floresta semidecídua conservada da Bacia do Paraná. É irregularmente distribuída em fundo de vales e início de encostas, ou em terrenos planos com solo úmido. Apresenta desenvolvimento inicial lento quando implantada em campo aberto (Lorenzi 1992). É uma das espécies mais importantes em áreas alagáveis no norte do Paraná (Bianchini *et al.* 2003).

Madeira moderadamente pesada ( $0,7 \text{ g cm}^{-3}$ ), fácil de rachar, de textura fina, fortemente atacada por insetos e pouco resistente à umidade, com cerne e alborno praticamente indistintos. A madeira é utilizada na confecção de brinquedos, caixas, carretéis, forros, e tábuas para o revestimento de casas. A árvore pode ser utilizada na arborização urbana, principalmente de ruas estreitas e na composição de florestas heterogêneas de áreas de preservação degradadas (Lorenzi 1992).

### ***Nectandra megapotamica* (Spreng.) Mez (Lauraceae)**

Espécie neotropical que ocorre no Paraguai, Argentina, Uruguai e nas regiões Centro-Oeste, Sudeste e Sul do Brasil. Presente nas florestas estacional semidecidual e ombrófila mista e no cerrado, além a vegetação ciliar (Baitello 2003). Árvore de 15-25 m de altura, com tronco de 40-60 cm de DAP e copa perfeitamente globosa quando jovem. Planta perenifólia ou semidecídua em algumas regiões, esciófita, sem preferência definida por tipo de solo. Possui dispersão zoocórica (Lorenzi 1992; Bianchini *et al.* 2003). É a espécie com maior valor de importância em uma área alagável no norte do Paraná (Bianchini *et al.* 2003).

Madeira moderadamente pesada, apresentando densidade de  $0,6 \text{ g cm}^{-3}$  (Richter & Dallwitz 2000), fácil de trabalhar, de cheiro desagradável quando fresca,

de média durabilidade sob condições naturais. Pode ser empregada na construção civil, esquadrias e tabuado em geral mas, apesar das características xilotecnológicas, é pouco utilizada devido ao cheiro desagradável (Lorenzi 1992).

Essa espécie é frequentemente utilizada na recomposição florística e também na arborização urbana, principalmente pela forma arredondada de sua copa, o que tem motivado seu uso em inúmeras cidades nos estados de São Paulo e Paraná (Lorenzi 1992).

### ***Trichilia clausenii* C. DC. (Meliaceae)**

Ocorre descontinuamente desde Minas Gerais e Mato Grosso do Sul até o Rio Grande no Sul, nas florestas ombrófilas e sazonais, e menos frequente nas florestas ciliares e de altitude (Pastore 2003). Arvoreta de 6-12 m de altura, com 20-30 cm de DAP. Planta semidecídua, tolerante à sombra e seletiva higrófila. Ocorre preferencialmente no interior da floresta conservada, em solos úmidos de planícies aluviais e início de encostas, bem como em solos pedregosos do topo de morros, onde chega a ser a espécie dominante. Possui dispersão zoocórica. (Lorenzi 1992).

Madeira leve, compacta, grã direita, medianamente resistente, moderadamente durável, é própria para marcenaria leve, forros, lambris, acabamentos internos em construção civil, como molduras, portas e painéis. Pode ser utilizada no paisagismo e arborização de ruas estreitas, em adensamento de florestas ou capoeiras degradadas, e composição de florestas heterogêneas de área de preservação permanente (Lorenzi 1992).

## 2.6 REFERÊNCIAS

Amoroso MM, Baker PJ, Daniels LD, Camarero JJ. 2017. In: MM Amoroso, LD Daniels, PJ Baker, JJ Camarero (eds.), *Dendroecology. Tree-ring analyses applied to ecological studies*: 1--12. Springer International Publishing.

Baitello JB. 2003. Lauraceae. In: Wanderley MGL, Shepherd GJ, Melhem TS, Giulietti AM, Kirizawa M (eds.), *Flora fanerogâmica do estado de São Paulo*: 149--224. RiMa, São Paulo.

Baker P & Bunyavejchewin S. 2006. Suppression, release and canopy recruitment in

five tree species from a seasonal tropical forest in western Thailand. *J. Trop. Ecol.* 22: 521–529. DOI: 10.1017/S0266467406003312.

Baker JCA, Santos GM, Gloor M, Brienen, RJW. 2017. Does *Cedrela* always form annual rings? Testing ring periodicity across South America using radiocarbon dating. *Trees* 31: 1999--2009. DOI: 10.1007/s00468-017-1604-9.

Barbosa ACM, Gabriel P, Granato-Souza D, Santos R, Fontes, M. 2018. Tree rings and growth trajectories of tree species from seasonally dry tropical forest. *Aust. J. Bot.* DOI: 10.1071/BT17212.

Barstow M. 2018. *Cedrela fissilis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T33928A68080477. Downloaded on 18 November 2019.

Bianchini E, Popolo RS, Dias MC, Pimenta JA, 2003. Diversidade e estrutura de espécies arbóreas em área alagável do município de Londrina, Sul do Brasil. *Acta Bot. Bras.* 17: 405--419. DOI: 10.1590/S0102-33062003000300008.

Bianchini E, Pimenta JA, Santos FAM. 2006. Fenologia de *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. (Sapotaceae) em floresta semidecídua do Sul do Brasil. *Rev. Bras. Bot.* 29: 595--602. DOI: 10.1590/S0100-84042006000400009.

Borchert R. 1999. Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. *IAWA J.* 20: 239--247. DOI: 10.1163/22941932-90000687.

Brienen RJW, Schöngart J, Zuidema PA. 2016. Tree rings in the tropics: insights into the ecology and climate sensitivity of tropical trees. In: G Goldstein, LS Santiago (eds.), *Tropical tree physiology: adaptations and responses in a changing environment*: 439—461. Springer International Publisher.

Carlquist S. 2001. *Comparative wood anatomy: Systematic, Ecological, and Evolutionary aspects of Dicotyledon wood*. Springer-Verlag, Berlin.

Carvalho PER. 1994. *Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais,*

potencialidades e uso da madeira. EMBRAPA-CNPQ, Colombo.

Carvalho PER. 2004. Peroba-Rosa – *Aspidosperma polyneuron*. Circular técnica 96. Embrapa Florestas, Colombo.

Deslauriers A, Fonti P, Rossi S, Rathgeber CBK, Gričar J. 2017. Ecophysiology and plasticity of wood and phloem formation. In: MM Amoroso, PJ Baker, LD Daniels, JJ Camarero (eds.), Dendroecology: tree-ring analyses applied to ecological studies: 13--34. Springer International Publishing.

Dirzo R, Young HS, Mooney A, Ceballos G. 2011. Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation. Island Press, Washington.

Durigan G, Siqueira MF, Franco GADC, Biruel RP. 2004. Flora arbustiva-arbórea do médio Paranapanema: base para a restauração dos ecossistemas naturais. In: Bôas OV & Durigan G. (eds.), Pesquisas em conservação e recuperação ambiental no oeste paulista: resultados da cooperação Brasil/Japão: 199--239. Secretaria do Meio Ambiente/IF/JICA, São Paulo.

Evert RF. 2013. Anatomia das plantas de Esau, meristemas, células e tecidos do corpo da planta: sua estrutura, função e desenvolvimento. Blucher, São Paulo.

Faria AD, Carneiro CE, Ribeiro JELS. *Chrysophyllum* in Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB14457>>. Acesso em: 23 Dez. 2019.

Franceschi VR, Nakata PA. 2005. Calcium oxalate in plants: formation and function. Annu. Rev. Plant Biol. 56: 41—71. DOI: 10.1146/annurev.arplant.56.032604.144106.

Fritts HC. 1976. Tree ring and climate. The Blackburn Press, New Jersey.

Fundação SOS Mata Atlântica/INPE. 2015. Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica período 2013--2014. Relatório técnico.

Hotta CT, Gardner MJ, Hubbard KE, Baek SJ, Dalchau N, Suhita D, Dodd AN, Webb

AAR. 2007. Modulation of environmental responses of plants by circadian clocks. *Plant. Cell. Environ.* 30: 333--349. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2006.01627.x.

IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2012. Manual técnico da vegetação Brasileira. IBGE, Rio de Janeiro.

IUCN. 1998. *Aspidosperma polyneuron*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015-4. Disponível em: <<http://www.iucnredlist.org/details/32023/0>>. Acesso em: 15 Mar. 2019.

Klein RM. 1984. Flora Ilustrada Catarinense - Meliáceas. Imprensa oficial do estado de Santa Catarina, Itajaí.

Kozlowski TT & Pallardy SG. 1997. Growth control in woody plants. Academic Press, San Diego.

Lisi CS, Tomazello FoM, Botosso PC, Roig FA, Maria VRB, Ferreira-Fedele L, Voigt AR. 2008. Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in southeast Brazil. *IAWA J.* 29: 189--207. DOI: 10.1163/22941932-90000179.

Lorenzi H. 1992. Árvores brasileiras. Vol 1. Instituto Plantarum, Nova Odessa.

Longhi-Santos T. 2017. Dendroecologia de *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg. em duas condições geomorfológicas no sul do Brasil. Tese. Universidade Federal do Paraná, Curitiba.

Mariaux A. 1967. Les cernes dans les bois tropicaux africains, nature et périodicité. *Bois et Forêts des Tropiques* 113: 3--14.

Mariaux A. 1981. Past efforts in measuring age and annual growth in tropical trees. In: FH Bormann & G. Berlyn (eds), Age and growth rate of tropical trees: New directions for research: 20--31. Yale Univ. School of Forestry and Environm. Studies, Bull n°. 94.

Melo AL & Esser H. 2019. *Actinostemon* in Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. Disponível em: <http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB17447>>. Acesso em: 28 Out. 2019

Miles L, Newton AC, DeFries RS, Ravilious IM, Blyth S, Kapos V, Gordon JE. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *J. Biogeogr.* 33: 491--505. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x.

Mittermeier R, Gil P, Hoffmann M, Pilgrim J, Brooks T, Mittermeier C, Lamoreux J, Fonseca G. 1999. Hotspots: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. CEMEX S.A., Mexico City.

Nath CD, Munoz F, Péliissier R, Burslem DFRP, Muthusankar G. 2016. Growth rings in tropical trees: role of functional traits, environment, and phylogeny. *Trees* 30: 2153--2175. DOI 10.1007/s00468-016-1442-1.

Niklas KJ. 1990. Biomechanics of *Psilotum nudum* and some early Paleozoic vascular sporophytes. *Am. J. Bot* 77: 590--606. DOI: 10.2307/2444807.

Oliveira JM, Roig FA, Pillar VD. 2010. Climatic signals in tree-rings of *Araucaria angustifolia* in the southern Brazilian highlands. *Austral Ecol.* 35: 134--147. DOI: 10.1111/j.1442-9993.2009.02018.x

Pastore JA. 2003. Meliaceae. In: Wanderley MGL, Shepherd GJ, Melhem TS, Giulietti AM, Kirizawa M (eds.), *Flora fanerogâmica do Estado de São Paulo*: 225--240. RiMa, São Paulo.

Pscheidt AC & Cordeiro I. 2012. Sinopse da tribo Hippomaneae (Euphorbiaceae) no Estado de São Paulo, Brasil. *Hoehnea* 39: 347--368. DOI: 10.1590/S2236-89062012000300001.

Raven JA. 1977. The evolution of vascular land plants in relation to supracellular transport processes. *Adv. Bot. Res.* 5: 153--219. DOI: 10.1016/S0065-2296(08)60361-4.

Ribeiro MC, Martensen AC, Metzger JP, Tabarelli M, Scarano F, Fortin M. 2011. The Brazilian atlantic forest: a shrinking biodiversity hotspot. In: FE Zachos, JC Habel (eds.), *Biodiversity hotspots: distribution and protection of conservation priority areas*: 405--434. Springer-Verlag, Heidelberg.

Richter HG & Dallwitz MJ (2000) *Commercial timbers: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval*. Disponível em: < <http://delta-intkey.com/> >. Acesso em: 09 Out. 2019.

Schöngart J & Junk WJ. 2007. Forecasting the flood-pulse in Central Amazonia by ENSO-indices. *J. Hydrol.* 335: 124--132. DOI: 10.1016/j.jhydrol.2006.11.005.

Schöngart J. 2008. Growth-Oriented Logging (GOL): A new concept towards sustainable forest management in Central Amazonian várzea floodplains. *Forest Ecol. Manag.* 256: 46--58. DOI: 10.1016/j.foreco.2008.03.037.

Schöngart J, Bräuning A, Barbosa APMC, Lisi CL, Oliveira JM. 2017. Dendroecological studies in the neotropics: history, status and future challenges. In: Amoroso MM, Daniels LD, Baker PJ, Camarero JJ (eds.), *Dendroecology tree-ring analyses applied to ecological studies*: 35—74. Springer International Publishing.

Schweingruber FH. 1988. *Tree rings: Basic and applications of dendrochronology*. Kluwer, Dordrecht.

Schweingruber FH. 1996. *Tree rings and Environment. Dendroecology*. Birmensdorf, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research. Haupt, Berne.

Smith LB, Downs RJ, Klein RM. 1988. *Flora Ilustrada Catarinense - Euforbiáceas*. Imprensa oficial do estado de Santa Catarina, Itajaí.

Speer J. 2010. *Fundamentals of tree-ring research*. The University of Arizona Press, Tucson.

Sperry JS, Hacke UG, Pittermann J. 2006. Size and function in conifer tracheids and

angiosperm vessels. *Am. J. Bot.* 93:1490--500. DOI: 10.3732/ajb.93.10.1490.

Stahle DW. 1999. Useful strategies for the development of tropical tree-ring chronologies. *IAWA J.* 20: 249--253. DOI: 10.1163/22941932-90000688.

Stefano MV, Calazans LSB, Sakuragui CM. 2015. Meliaceae. In: *Flora do Brasil 2020 em construção*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: < <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> >. Acesso em: 27 Out. 2019.

Tarelkin Y, Delvaux C, De Ridder M, El Berkani De Cannière C, Beeckman H. 2016. Growth-ring distinctness and boundary anatomy variability in tropical trees. *IAWA J.* 37: 275--294. DOI: 10.1163/22941932-20160134.

Torezan JMD, Souza RF, Ruas PM, Ruas CF, Camargo EH, Vanzela ALL. 2005. Genetic variability of pre and post-fragmentation cohorts of *Aspidosperma polyneuron* Muell. Arg (Apocynaceae). *Braz. Arch. Biol. Technol.* 48: 171--180.

Vincent JFV & Jeronimidis G. 1991. The mechanical design of fossil plants. In: JMV Rayner & RJ Wootten (eds.), *Biomechanics and evolution*: 21--36. Cambridge University Press, Cambridge.

Worbes M. 1989. Growth rings, increment, and age of trees in inundation forests, savannas and a mountain forests in the Neotropics. *IAWA Bull.* 10: 109--122. DOI: 10.1163/22941932-90000479.

Worbes M. 1995. How to measure growth dynamics in tropical trees. A review. *IAWA J.* 16: 337--351. DOI: 10.1163/22941932-90001424.

Worbes M & Fichtler E. 2010. Wood anatomy and tree-ring structure and their importance for tropical dendrochronology. In: Junk WJ, Piedade MTF, Wittmann F, Schöngart, J Parolin (eds.), *Amazonian floodplain forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management*: 329--346. Springer International Publishing.

Worbes M & Schöngart J. 2019. Measures for sustainable forest management in the

tropics- A tree-ring based case study on tree growth and forest dynamics in a Central Amazonian lowland moist forest. PLoS ONE 14: e0219770.

### **3 CAPÍTULO 1. ANATOMIA DO LENHO DE TRÊS ESPÉCIES ARBÓREAS DA MATA ATLÂNTICA EXPOSTAS AO ALAGAMENTO.**

Artigo configurado de acordo com as normas do periódico: International Association of Wood Anatomists Journal. Disponível em: [https://www.iawa-website.org/en/IAWA\\_Journal/Instructions\\_to\\_authors.shtml](https://www.iawa-website.org/en/IAWA_Journal/Instructions_to_authors.shtml)

## **Anatomia do lenho de três espécies arbóreas da mata atlântica expostas ao alagamento.**

### 3.1 RESUMO

Em ambientes suscetíveis a alagamentos, as plantas apresentam estratégias evolutivamente selecionadas para evitar os efeitos negativos da hipóxia e seca fisiológica. Um exemplo é a seca fisiológica que pode ser observada em árvores alagadas e a ocorrência de embolia nos vasos do lenho que, conjuntamente com outros processos fisiológicos resultantes do alagamento, podem levar o indivíduo a morte. Características anatômicas qualitativas e quantitativas do lenho de *Actinostemom concolor* (Spreng.) Müll. Arg. (Euphorbiaceae), *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl. (Sapotaceae) e *Nectandra megapotamica* (Spreng.) Mez (Lauraceae) foram analisadas e comparadas após um evento de cheia extrema em 2016, em uma planície aluvial com alagamentos ocasionais, em um fragmento de Floresta Estacional Semidecidual no sul do Brasil. Foram analisados grupos formados por indivíduos da planície (vivos ou mortos) e da vertente. As características qualitativas (presença e tipo de anel, porosidade, arranjo, agrupamento e tipo de placa de perfuração) não apresentaram diferenças entre os três grupos para as três espécies. Já as características quantitativas (número de vasos/área, diâmetro e comprimento do elemento de vaso) para as três espécies foram diferentes para o grupo dos indivíduos vivos da planície em comparação com os outros dois grupos. Os índices de vulnerabilidade e mesomorfia foram menores para o grupo dos indivíduos vivos da planície em comparação aos outros dois grupos. Os resultados apontam que, mesmo na ausência de variação nas características qualitativas, os indivíduos das três espécies que possuem lenho com características mais xeromórficas podem ser beneficiados frente a alagamentos atípicos, provavelmente em razão da maior proteção do sistema de condução contra embolia, o que possibilitou a sobrevivência dos indivíduos destas espécies e morte de outros menos protegidos.

Palavras-chave: dendroecologia, índice de mesomorfia, índice de vulnerabilidade, planície alagável.

### 3.2 INTRODUÇÃO

A amplitude ecológica e a distribuição dos indivíduos são reguladas, em parte, pela plasticidade fenotípica em respostas às variações espaço-temporais das condições ambientais. A limitada plasticidade fenotípica não prejudica apenas o ajuste do indivíduo às variações no microclima, mas também implica em consequências para seu balanço de carbono, produtividade e mortalidade (Valladares *et al.* 2007; Deslauriers *et al.* 2017).

Nos ambientes ripários, o alagamento pode selecionar espécies e indivíduos que ocupam determinada faixa (Kozłowski & Pallardy 2002; Wittmann *et al.* 2004). A saturação de água no solo leva à hipoxia ou anoxia em poucas horas pela respiração das raízes e dos microrganismos, favorecendo o acúmulo de CO<sub>2</sub>, a decomposição anaeróbia da matéria orgânica, a solubilização de substâncias minerais, assim como a redução do potencial de oxidação do solo, o que provoca acúmulo de íons tóxicos (ver Parolin *et al.* 2016). Dessa forma, a ocupação de determinadas áreas dependerá da capacidade das espécies em tolerar os efeitos negativos do alagamento.

Outras importantes fontes de estresse nos ambientes ripários, além daquele causado pela hipoxia/anoxia decorrente do alagamento, é o carreamento de detritos e a deposição de sedimentos durante os eventos de cheia. Esses processos podem causar danos físicos nas árvores, como a quebra de galhos e copas, inclinação, soterramento parcial ou total, que eventualmente aumentam as taxas de mortalidade (Sigafos 1964; Ballesteros-Cánovas *et al.* 2015).

O alagamento e a deposição de sedimentos podem promover seca fisiológica (Kozłowski 1984; Parolin *et al.* 2016) e, conjuntamente com danos mecânicos, podem induzir a ocorrência e a propagação de embolia nos vasos condutores por aumento da pressão negativa acima de níveis críticos (Lens *et al.* 2013), pelo processo de formação de bolhas de ar (Evert 2013; Venturas *et al.* 2017), ou por ambos. Variações normais na pressão negativa, como as desencadeadas pela transpiração, são toleradas sem risco a segurança hidráulica. Mas, condições extremas de déficit hídrico na planta são apontadas como causadoras das maiores perdas de área de condução em árvores (McDowell *et al.* 2008; Awad *et al.* 2010).

Nesse contexto, processos ecofisiológicos e modificações anatômicas foram selecionados evolutivamente para minimizar ou evitar os efeitos causados pelo

alagamento e a sedimentação, como por exemplo, a sincronização da época de crescimento e reprodução com períodos secos (Schöngart *et al.*, 2002; Parolin *et al.* 2004), o equilíbrio entre condução e segurança hidráulica (Deslauriers *et al.*, 2017), produção de raízes adventícias acima do nível da água e o desenvolvimento de tecidos promotores de aeração (Medri *et al.* 2002; Parolin *et al.* 2004).

A variabilidade da organização celular do lenho, tanto em nível de população quanto em níveis taxonômicos, reflete a interação entre as características celulares e os fatores ambientais, as adaptações ecológicas e a evolução (Carlquist 1975, 2001; Dickison 2000). Dessa forma, padrões anatômicos e tendências evolutivas já foram descritos para táxons e até mesmo para floras regionais (Baas & Carlquist 1985; Alves & Angyalossy-Alfonso 2000; Evert 2013). As características da arquitetura hidráulica no xilema, como o arranjo, a frequência, e o tamanho dos elementos de vasos, assim como o espessamento da parede, as características das pontoações e as proporções de tecidos, podem ser moduladas em indivíduos de certas espécies para assegurar o transporte eficiente de água e prover a segurança contra falhas no sistema hidráulico (Pittermann *et al.* 2006; Sperry *et al.* 2006; Choat *et al.* 2008). Porém, como o lenho é formado majoritariamente por células mortas quando desenvolvido, não é possível a aclimação face às mudanças no ambiente e, dessa forma, são as condições durante a xilogênese que definem as características do lenho (Qaderi *et al.* 2019).

As dimensões dos elementos de vaso resultam da interação entre o genótipo e o ambiente (Carlquist 2001). Mas, ainda que as árvores apresentem variações nas características celulares do lenho que as capacitem para tolerar e se adaptar a variações no ambiente, eventos repetidos e longos de estresse podem afetar o equilíbrio entre segurança e eficiência no transporte e desencadear alterações na alocação de carbono na planta, que, em última instância, podem levar a morte da mesma (McDowell 2011; Pellizzari *et al.* 2016; Qaderi *et al.* 2019).

De acordo com o exposto, este trabalho objetivou analisar e comparar aspectos da arquitetura hidráulica de indivíduos arbóreos de três espécies co-ocorrentes em área alagável e área de vertente, após evento de cheia extrema e morte de alguns indivíduos, e testar a seguinte hipótese: os indivíduos sobreviventes ao alagamento atípico possuíam lenho mais resistente ao colapso no transporte. O estudo também contribui para ampliar o conhecimento sobre a ecologia em riachos de pequeno porte.

### 3.3 MATERIAIS E MÉTODOS

#### 3.3.1 Área De Estudo

O estudo foi desenvolvido no Parque Estadual Mata dos Godoy (PEMG), localizado no município de Londrina, estado do Paraná, sul do Brasil. O centro do PEMG tem como coordenadas 23°27 S e 51°15 W, e é cortado pelo Trópico de Capricórnio. De acordo com a classificação de Köppen, o clima é do tipo Cfa (Mendonça & Danni-Oliveira 2002, Alvares *et al.* 2013), com precipitação anual média de 1630 mm e temperatura anual média de 21,1°C (Perina *et al.* 2019) (Fig. 1A). A altitude máxima é de 600 m acima do nível do mar (Bianchini *et al.* 2003).

O PEMG é um remanescente de floresta estacional semidecidual submontana com 690,17 ha, pertencente ao bioma Mata Atlântica (IBGE 2012). Linares-Palomino *et al.* (2011) classificam este tipo florestal como floresta tropical sazonalmente seca, localizada no núcleo Austro-Atlântico. Uma característica relevante desta área é a sazonalidade climática, apresentando uma estação chuvosa, quente e com fotoperíodo longo (outubro a março), e uma estação relativamente seca, fria e com fotoperíodo curto (abril a setembro). O mês mais seco é agosto, com média pluviométrica de 58,2 mm e o mês mais chuvoso é janeiro, com média pluviométrica de 239,8 mm. Junho apresenta o fotoperíodo mais curto (10,7 h) e dezembro o fotoperíodo mais longo (13,4 h). Ressalta-se que apenas em agosto o extrato do balanço hídrico normal (Rolim & Sentelhas 1997) apresenta uma retirada de 0,01 mm (Fig. 1B) e em determinados anos a diferença pluviométrica e térmica entre as estações pode ser acentuada ou atenuada. Os dados climáticos foram obtidos da estação meteorológica de Londrina, operada pelo Instituto Nacional de Meteorologia INMET (1962-2019), aproximadamente 25 Km de distância da área de estudo. Dessa forma, observa-se um acoplamento das fenofases da comunidade arbórea com a alternância das estações, mais evidente para a abscisão foliar (com queda pronunciada na estação seca) e mais discreto para as outras fenofases (Perina *et al.* 2019).

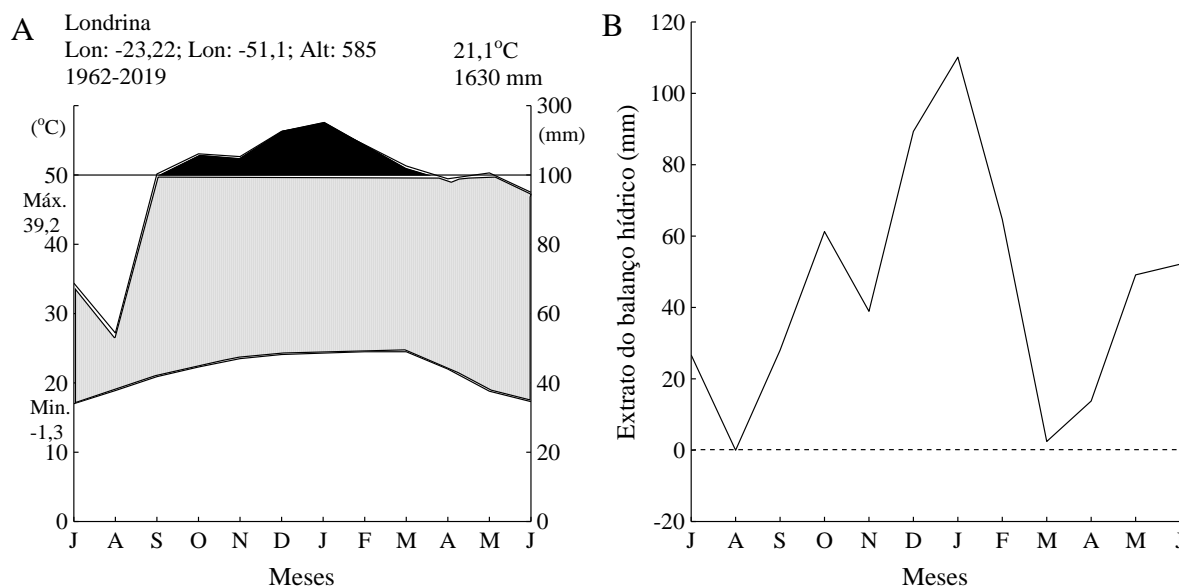


Fig 1. Características climáticas de Londrina, PR, sul do Brasil. – A: Diagrama climático de Walter e Lieth para o período de 1962 a 2019. – B: Balanço do extrato hídrico para o período de 1962 a 2019.

No interflúvio e alto da vertente, o solo é do tipo Latossolo Roxo Eutrófico, profundo e bem drenado (Bianchini *et al.* 2006), onde se desenvolve uma floresta com dossel entre 10 a 20 m de altura, com alguns indivíduos emergentes de até 40 m de altura (Bianchini *et al.* 2001). O limite sul do parque é delimitado pelo Ribeirão dos Apertados, onde são encontradas planícies, contíguas ao riacho, com solo do tipo Latossolo Roxo Hidromorfizado na Base, superficialmente bem drenados e mal drenados em profundidades abaixo de 50 cm. Em episódios de grande pluviosidade, geralmente na estação chuvosa, as planícies podem ser afetadas por pulsos de inundação de curta duração, pequena amplitude e não predizíveis (Junk *et al.* 2014), diferente do alagamento observado em janeiro de 2016, com duração e amplitude maiores (obs. pessoal). Campos (2019) comparou a atributos fitossociológicos antes e depois desse evento e apontou perda de 52 % no número total de árvores, 37 % de redução na área basal e 21 % na riqueza de espécies. Nessas planícies, o dossel é mais baixo, em torno de 12 m, com alguns indivíduos emergentes alcançando 18 m, e menor diversidade arbórea do que a vertente (Bianchini *et al.* 2003).

### 3.3.2 Espécies Estudadas

As espécies *Actinostemom concolor* (Spreng.) Müll. Arg. (Euphorbiaceae), *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl. (Sapotaceae) e

*Nectandra megapotamica* (Spreng.) Mez (Lauraceae) foram selecionadas devido a elevada abundância tanto na vertente (VT) não sujeita ao alagamento, quanto na planície alagável (PA) sujeita ao alagamento. *A. concolor* é uma espécie esciófita, perenifólia e de sub-bosque; *C. gonocarpum* é esciófita, semidecídua e de dossel; e *N. megapotamica* é heliófita, perenifólia e de dossel (Lorenzi, 1992). Os indivíduos (Tab. 1) foram selecionados seguindo os critérios de ausência de deformidades aparentes no fuste e na copa; fuste reto, cilíndrico e com secção circular à altura do peito (1,30 m), minimizando as alterações anatômicas devido à presença de lenho de tensão (Speer 2010); tamanhos semelhantes tanto em altura quanto em diâmetro, de acordo com a espécie; e apenas árvores adultas, evitando assim variações de natureza ontogenética (Noshiro & Suzuki 2001). Neste estudo, indivíduos adultos foram definidos como sendo os com maior diâmetro que contemplassem os pré-requisitos e que já apresentaram fenofase reprodutiva, previamente observada.

Em cada área (PA e VT) foram coletadas amostras cúbicas com 4 cm de lado do lenho de três indivíduos vivos de cada espécie com serra manual, martelo e formão, e o ferimento foi assepticamente tratado com calda bordalesa. Na PA também foram coletados três indivíduos de cada espécie que morreram após o evento de cheia extrema ocorrido em janeiro de 2016 (Fig. 2). Tais indivíduos estavam vivos antes do alagamento, pois se tratavam de árvores monitoradas em outros estudos, visitadas a cada 15 dias. No total, foram coletados e analisados 27 indivíduos, distribuídos nos grupos PA-mortos (PA-m), PA-vivos (PA-v), e VT. Todas as amostras continham ao menos 3 cm de profundidade a partir da região cambial.



Fig 2. Indivíduo de *Actinostemon concolor*, com aproximadamente 2 m de altura, morto após evento de cheia extrema ocorrido em janeiro de 2016 em área alagável do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, sul do Brasil. Imagem obtida após quatro meses do evento. Nota-se também a deposição de sedimento argiloso carreado pelo ribeirão.

Tabela 1: Relação das espécies, localização, valores de diâmetro e altura dos indivíduos no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, sul do Brasil. – PA = planície alagável. – VT = vertente.

Espécie	Local	Diâmetro (cm)	Altura (m)
<i>Actinostemon concolor</i>	PA-mortas	8,75; 9,48; 5,00	7,57; 7,08; 7,15
	PA-vivas	8,33; 7,89; 4,80	7,65; 6,77; 6,6
	VT	6,00; 5,66; 9,29	7,31; 7,82; 7,86
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	PA-mortas	25,46; 24,19; 28,55	15,00; 15,40; 21,18
	PA-vivas	27,69; 24,00; 28,64	19,80; 15,70; 20,20
	VT	27,00; 26,42; 27,37	17,15; 16,48; 18,45
<i>Nectandra megapotamica</i>	PA-mortas	21,16; 40,10; 29,44	10,90; 19,43; 17,10
	PA-vivas	25,49; 26,64; 29,03	16,23; 14,55; 16,90
	VT	32,15; 24,00; 25,94	19,10; 12,72; 14,77

### 3.3.3 Procedimentos Laboratoriais E Estatísticos

As amostras foram reduzidas para corpos de prova de 3x3x3 cm e amolecidos por cozimento em glicerina 25 %, com duração de uma semana até um mês, dependendo da dureza do lenho. Posteriormente os blocos foram seccionados nos planos transversal e longitudinal (radial e tangencial) em micrótomo de deslize Leica modelo SM2010 R, com largura média de 15 µm. As seções nos três planos foram então diafanizadas com hipoclorito de sódio (33 %) em placa aquecedora, desidratadas em série etanólica crescente, coradas com Safranina 1 % alcoólica (50 %) e montadas em lâminas permanentes com Permount® (Kraus & Arduim 1997). Visando à mensuração do comprimento dos elementos de vaso, fragmentos da amostra original foram macerados e dissociados conforme técnica proposta por Franklin (Kraus & Arduim 1997), e montados em lâminas semi-permanentes com gelatina glicerinada de Kaiser (Kraus & Arduim 1997). As amostras de lenho foram depositadas no Laboratório de Ecologia Vegetal da Universidade Estadual de Londrina.

As características anatômicas ecologicamente relevantes do lenho (Carlquist 2001) analisadas foram as qualitativas: presença e tipo de anel de crescimento (ao menos quatro anéis mais externos por indivíduo), porosidade, arranjo, agrupamento, contorno do elemento de vaso, formato da placa de perfuração; e as quantitativas: número de vasos por milímetro quadrado, diâmetro e comprimento do elemento de vaso, descritas de acordo com as normas propostas pelo IAWA Committee (1989) e Crivellaro & Schweingruber (2015), enquanto que para os anéis seguiu-se a classificação para espécies tropicais proposta por Worbes (1989). As características quantitativas foram mensuradas de acordo com IAWA Committee (1989) modificado: para número de vasos por milímetro quadrado (vasos/mm<sup>2</sup>) foram avaliados 20 campos aleatórios de 1 mm<sup>2</sup>; para diâmetro do lúmen e comprimento do elemento de vaso foram medidas 50 unidades. O valor do diâmetro do lúmen do elemento de vaso foi obtido a partir da mensuração da área do lúmen, de acordo com a equação:

$$Dv = 2 \sqrt{\frac{A}{\pi}}$$

Onde Dv significa diâmetro do vaso e A a área do elemento de vaso, respectivamente.

Para cada indivíduo, calculou-se o índice de vulnerabilidade que é o resultado

da razão entre o diâmetro médio do vaso e o número médio de vasos/mm<sup>2</sup>, onde valores abaixo de 1,0 indicam lenhos resistentes a falhas no sistema hidráulico e acima de 1,0 mais suscetíveis a falhas (Carlquist 1977). Também foi calculado o índice de mesomorfia, que é o resultado da multiplicação do índice de vulnerabilidade e do comprimento do elemento de vaso, onde valores abaixo de 75 indicam plantas xerófilas no sentido clássico e valores acima de 200 apontam para plantas mesófilas (Carlquist 1977, 2001). As imagens foram obtidas em microscópio Olympus CX21FS1 com câmera acoplada, e analisadas por meio do software Image Pró-plus v.4.0 para Windows.

Os valores das características quantitativas dos três indivíduos foram agrupados em PA-m, PA-v e VT. Para número de vasos/mm<sup>2</sup> foi aplicado teste de Kruskal-Wallis e teste post-hoc de Wilcoxon com correção de Bonferroni. Para os dados de diâmetro e comprimento do elemento de vaso foi aplicada análise de variância (ANOVA), com teste post-hoc de Tukey nos casos em que os pressupostos foram atendidos. Nos casos onde os pressupostos não foram atendidos, mesmo após transformações, foi utilizado o teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis, com teste post-hoc de Wilcoxon e correção de Bonferroni. Todas as diferenças foram consideradas significativas ao nível de 95 %.

### 3.4 RESULTADOS

A análise das características qualitativas apontou que não há diferença entre os indivíduos dos três grupos (PA-mortas; PA-vivas e VT) para as três espécies. No entanto, para os caracteres morfométricos a análise aponta que há diferenças entre os grupos para as três espécies. Os índices de vulnerabilidade e mesomorfia também apontam para diferenças entre os grupos, ainda que não se tenha testado estatisticamente devido ao baixo número amostral.

#### 3.4.1 *Actinostemon Concolor*

Anel de crescimento presente, do tipo achatamento radial das fibras no lenho tardio (tipo A). Porosidade difusa e arranjo dos vasos em padrão radial. Vasos numerosos, isolados, dispostos em múltiplos radiais curtos (2-3 vasos) e raramente múltiplos radiais longos (4 ou mais vasos), com contorno circular (Fig. 3A). Placa de perfuração simples (Fig. 3B).

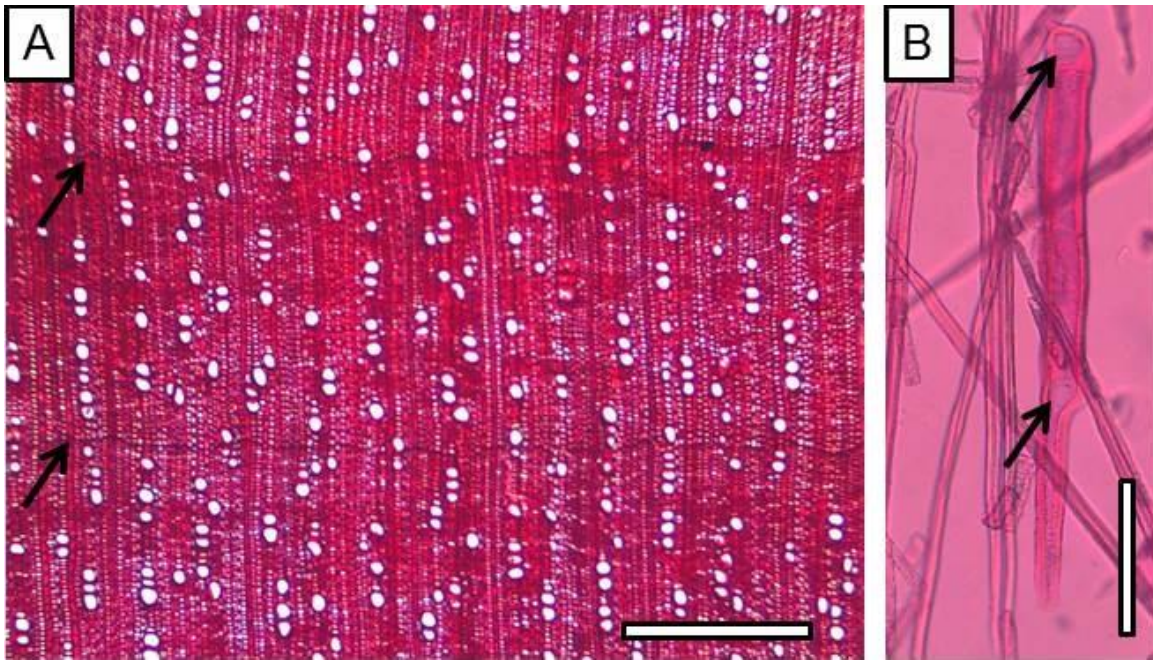


Fig 3. Características anatômicas do lenho de *Actinostemon concolor* coletado no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, sul do Brasil. – A: Secção transversal mostrando as características gerais e a delimitação do anel de crescimento (setas). – B: Elemento de vaso, indicando a placa de perfuração (setas). – Escala= 500  $\mu\text{m}$  (A); 150  $\mu\text{m}$  (B).

Quanto às características quantitativas (Tab. 2), o número de vasos/ $\text{mm}^2$  diferiu entre os grupos ( $\chi^2 = 63,207$ ; GL = 2;  $P < 0,01$ ) e o teste post-hoc indicou diferenças entre os grupos PA-v e PA-m ( $P < 0,01$ ) e PA-v e VT ( $P < 0,01$ ), com maior número de vasos em PA-v (Fig. 4A). Para o diâmetro do lúmen do vaso, a análise apontou diferença entre os grupos ( $\chi^2 = 80,645$ ; GL = 2;  $P < 0,01$ ) e o teste pos-hoc indicou diferenças entre todos os grupos PA-m e VT com ( $P < 0,01$ ), PA-m e PA-v ( $P < 0,01$ ) e PA-v e VT ( $P < 0,01$ ), com o grupo PA-v apresentando o menor diâmetro (Fig. 4B). Para o comprimento do elemento de vaso, a análise apontou diferença ( $F = 27,53$ ; GL = 2;  $P < 0,01$ ) entre os grupos. O teste post-hoc indicou que há diferença entre os grupos PA-v e VT ( $P < 0,001$ ) e entre os grupos PA-m e PA-v ( $P < 0,001$ ), com o grupo PA-v apresentando os elementos de vasos mais curtos (Fig. 4C).

Os valores médios do índice de vulnerabilidade foram menores que 1,0, sendo que o grupo PA-v apresentou o menor valor (Tab. 2), indicando a tendência

de maior redundância de vasos e conseqüentemente, maior segurança hidráulica. De acordo com os valores médios do índice de mesomorfia (Tab. 2), o grupo PA-v está mais próximo do limiar de xeromorfia, e os grupos PA-m e VT mais próximos do limiar de mesomorfia.

Tabela 2: Características do lenho de *Actinostemon concolor* para os três grupos amostrados no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, sul do Brasil. – PA-m = indivíduos mortos coletados na planície alagável. – PA-v = indivíduos vivos coletados na planície alagável. – VT = indivíduos vivos coletados na vertente. – NV = número de vasos por mm<sup>2</sup>. – Dv = diâmetro do lúmen do elemento de vaso. – C = comprimento do elemento de vaso. – V = índice de vulnerabilidade. – M = índice de mesomorfia.

Grupo	Estatística	NV	Dv (µm)	C (µm)	V	M
PA-m	Máx.	131,5	67,91	815,35	0,32	155,83
	Mín.	71,5	14,38	244,88	0,28	196,32
	Média	106,83	31,82	584	0,3	174,59
	Desv.pad.	± 15,42	± 7,93	± 115,21	± 0,02	± 20,4
	N	60	150	150	3	3
PA-v	Máx.	192,5	36,87	771,64	0,21	111,13
	Mín.	87,5	8,73	216,1	0,14	71,66
	Média	131,5	23,99	491,97	0,17	86,74
	Desv.pad.	± 23,46	± 6,22	± 92,08	± 0,03	± 21,31
	N	60	150	150	3	3
VT	Máx.	154	87,95	836,08	0,28	179,38
	Mín.	78,5	14,16	307,91	0,25	132,68
	Média	110,67	30,32	555,46	0,27	153,22
	Desv.pad.	± 15,51	± 12,07	± 111,43	± 0,01	± 23,85
	N	60	150	150	3	3

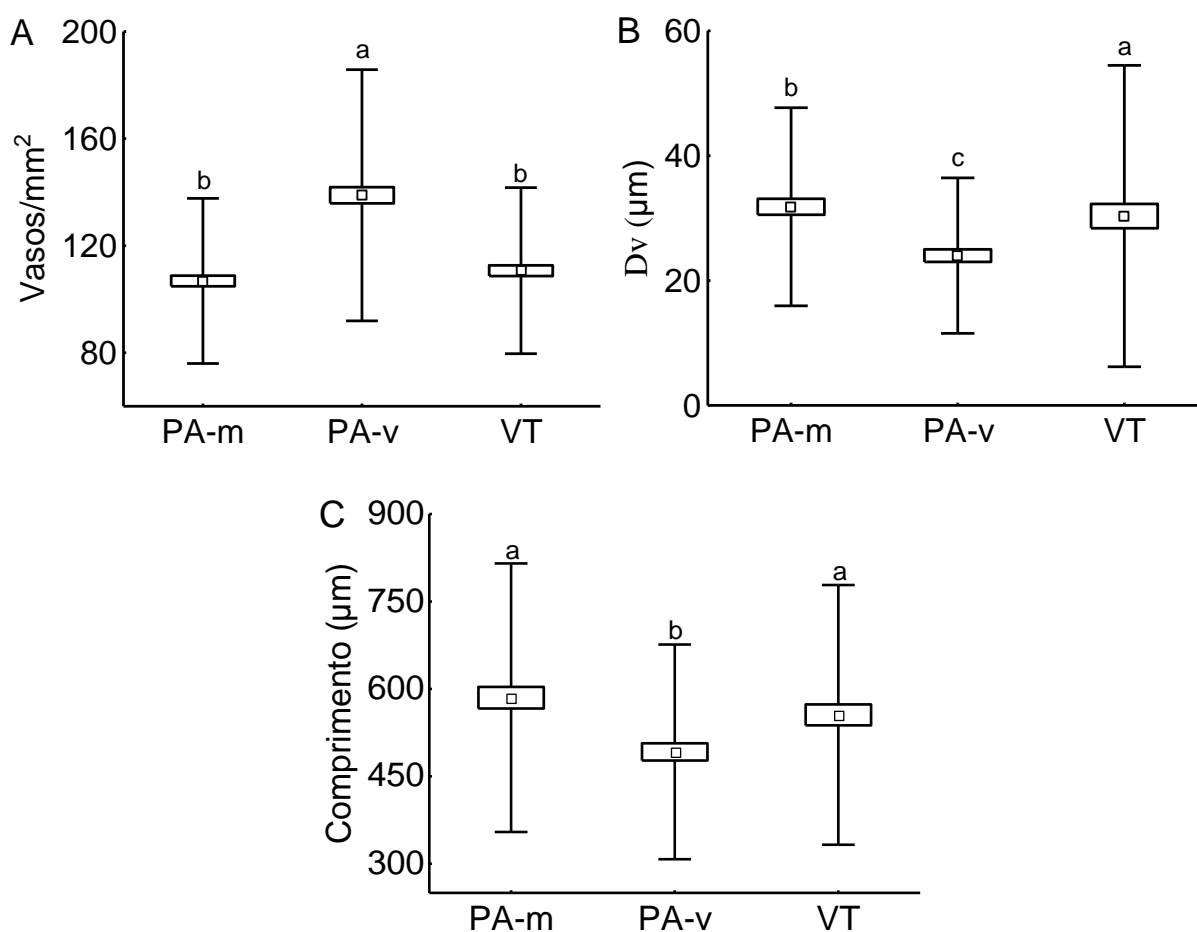


Fig 4. Comparação das variáveis quantitativas do lenho de *Actinostemon concolor*, nos três grupos analisados, coletados no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, sul do Brasil. – A: Número de vasos por milímetro quadrado (vasos/mm<sup>2</sup>). – B: Diâmetro do lúmen do elemento de vaso (Dv). – C: Comprimento do elemento de vaso. – Caixa = média ± intervalo de confiança (95%). – Traços verticais = ± 2 desvios padrões. – PA-m = indivíduos mortos coletados na planície alagável. – PA-v = indivíduos vivos coletados na planície alagável. – VT = indivíduos vivos coletados na vertente. – Letras iguais indicam ausência de diferença estatisticamente significativas ( $P > 0,05$ ).

### 3.4.2 Chrysophyllum Gonocarpum

Anel de crescimento presente, do tipo alternância entre faixas de fibras e parênquima (tipo C) e ausência de parênquima axial na faixa do lenho tardio. Porosidade difusa e arranjo dos vasos combinada entre radial e tangencial. Quantidade de vasos média (Carlquist 2001). Vasos solitários raros, em múltiplos radiais curtos (2-3 vasos) e longos (4 ou mais vasos) e agrupamentos raros, com

contorno circular (Fig. 5A). Placa de perfuração simples (Fig. 5B).

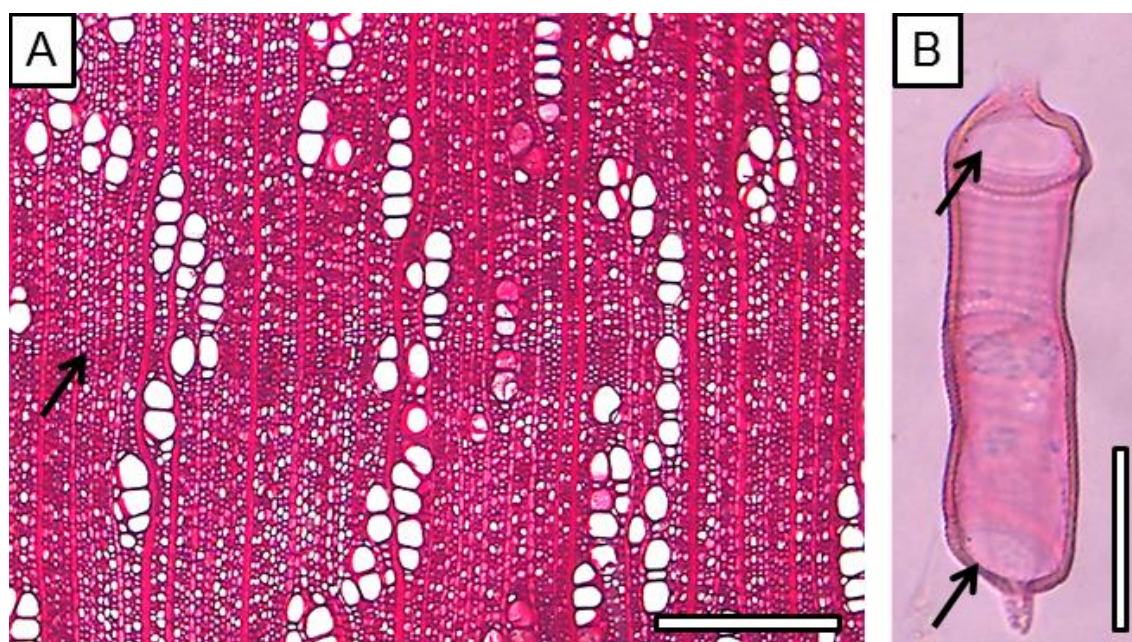


Fig 5. Características anatômicas do lenho de *Chrysophyllum gonocarpum* coletado no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, sul do Brasil. – A: Secção transversal mostrando as características gerais e a delimitação do anel de crescimento (seta). – B: Elemento de vaso, indicando a placa de perfuração (setas). – Escala = 500  $\mu\text{m}$  (A); 150  $\mu\text{m}$  (B).

A avaliação das características quantitativas (Tab. 3) apontou que para o número de vasos/ $\text{mm}^2$ , a diferença entre os grupos foi estatisticamente significativa ( $\chi^2 = 16,898$ ; GL = 2;  $P < 0,01$ ) e o teste post-hoc mostrou diferença entre os grupos PA-v e PA-m ( $P < 0,01$ ) e entre os grupos PA-v e VT ( $P < 0,01$ ) (Fig. 6A). Para o diâmetro do lúmen do elemento de vaso, a análise apontou diferença estatisticamente significativa entre os grupos ( $\chi^2 = 60,741$ ; GL = 2;  $P < 0,01$ ) e o teste pos-hoc mostrou que há diferença entre todos os grupos PA-m e VT ( $P < 0,01$ ), PA-m e PA-v ( $P < 0,01$ ) e entre PA-v e VT ( $P < 0,01$ ) (Fig. 6B). Para o comprimento do elemento de vaso, a análise apontou que há diferença estatisticamente significativa entre os grupos ( $F = 45,07$ ; GL = 2;  $P < 0,01$ ) e o teste post-hoc indicou que há diferença entre os grupos PA-v e VT ( $P < 0,001$ ) e PA-m e PA-v ( $P < 0,01$ ) (Fig. 6C).

Os valores médios do índice de vulnerabilidade (Tab. 3) foram maiores que

1,0 para os grupos PA-m e VT, e de 0,97 para o grupo PA-v, indicando tendência de maior proteção do sistema hidráulico do último. De acordo com os valores médios do índice de mesomorfia (Tab. 3) os indivíduos são classificados como mesófitas, ressaltando que o valor para o grupo PA-v é praticamente a metade dos outros grupos.

Tabela 3: Características do lenho de *Chrysophyllum gonocarpum* para os três grupos amostrados no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, sul do Brasil. – PA-m = indivíduos mortos coletados na planície alagável. – PA-v = indivíduos vivos coletados na planície alagável. – VT = indivíduos vivos coletados na vertente. – NV = número de vasos por mm<sup>2</sup>. – Dv = diâmetro do lúmen do elemento de vaso. – C = comprimento do elemento de vaso. – V = índice de vulnerabilidade. – M = índice de mesomorfia.

Grupo	Estatística	NV	Dv (µm)	C (µm)	V	M
PA-mortas	Máx.	71	85,48	987,51	1,242	789,53
	Min.	27	28,27	287,26	1,168	638,14
	Média	51,04	61,26	600,99	1,21	720,42
	Desv.pad.	± 8,9	± 10,9	± 148,93	± 0,03	± 76,55
	N	60	150	150	3	3
PA-vivas	Máx.	96	79,95	757,1	1,034	494,93
	Mín.	33	26,19	276,84	0,852	420,04
	Média	58,17	56,04	483,38	0,969	468,29
	Desv.pad.	± 12,77	± 10,73	± 88,09	± 0,1	± 41,86
	N	60	150	150	3	3
VT	Máx.	66,5	86,99	816,16	1,41	842,76
	Mín.	35,5	34,33	267,86	1,28	766,24
	Média	49,52	66,3	598,31	1,34	801,49
	Desv.pad.	± 7	± 10,73	± 117,38	± 0,06	± 38,61
	N	60	150	150	3	3

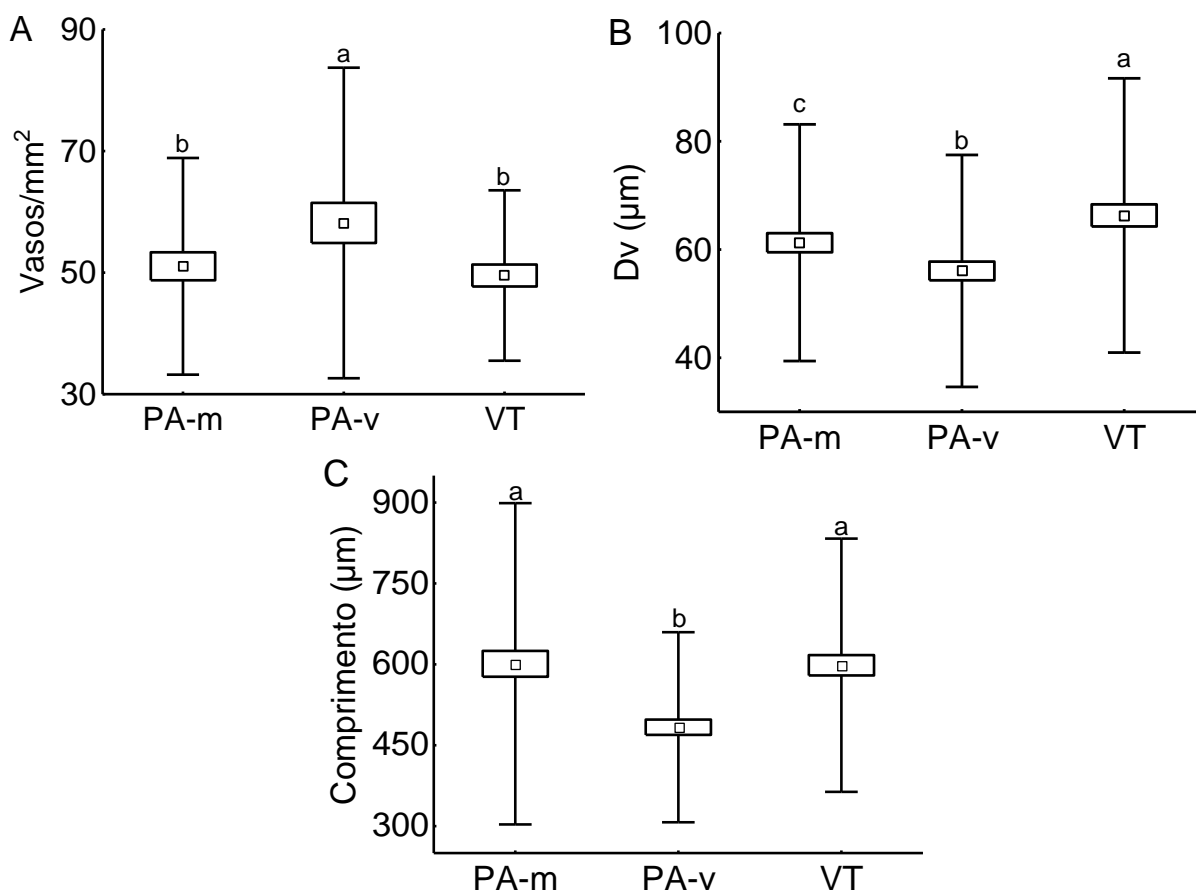


Fig 6. Comparação das variáveis quantitativas do lenho de *Chrysophyllum gonocarpum*, nos três grupos analisados, coletados no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, sul do Brasil. – A: Número de vasos por milímetro quadrado (vasos/mm<sup>2</sup>). – B: Diâmetro do lúmen do elemento de vaso (Dv). – C: Comprimento do elemento de vaso. – Caixa = média ± intervalo de confiança (95 %). – Traços verticais = ± 2 desvios padrões. – PA-m = indivíduos mortos coletados na planície alagável. – PA-v = indivíduos vivos coletados na planície alagável. – VT = indivíduos vivos coletados na vertente. – Letras iguais indicam ausência de diferença estatisticamente significativas ( $P > 0,05$ ).

### 3.4.3 Nectandra Megapotamica

Anel de crescimento presente, do tipo achatamento radial das fibras no lenho tardio (tipo A). Porosidade difusa e arranjo dos vasos em padrão radial. Poucos vasos (Carlquist, 2001), frequentemente solitários, poucos em múltiplos radiais curtos (2-3 vasos) e raramente em agrupamentos, com contorno circular (Fig. 7A). Placa de perfuração simples (Fig. 7B).

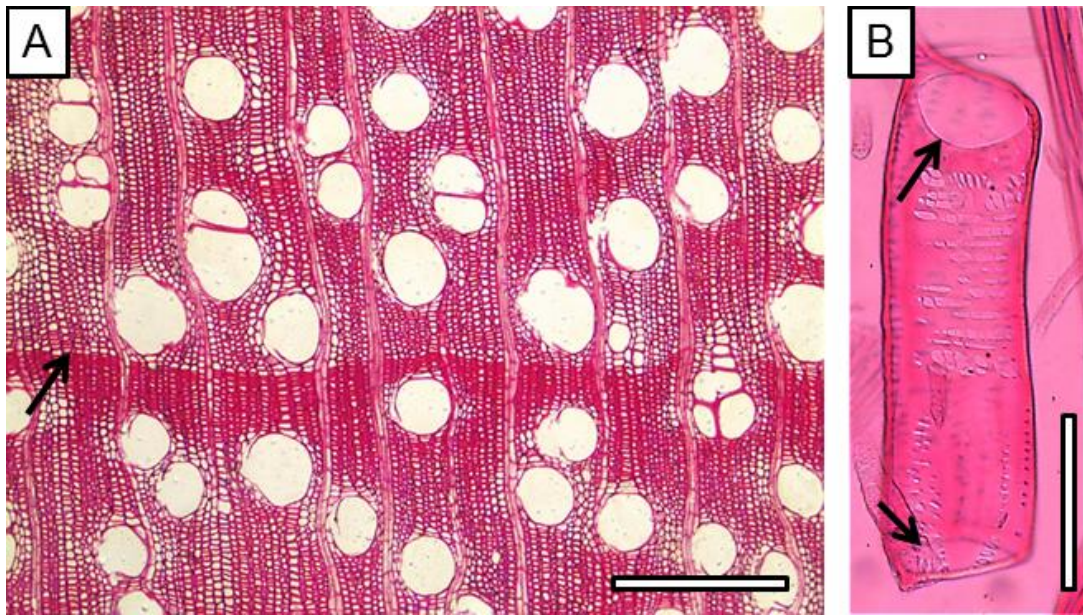


Fig 7. Características anatômicas do lenho de *Nectandra megapotamica* coletado no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, sul do Brasil. – A: Secção transversal mostrando as características gerais e a delimitação do anel de crescimento (seta). – B: Elemento de vaso, indicando a placa de perfuração (setas). – Escala = 500  $\mu\text{m}$  (A); 150  $\mu\text{m}$  (B).

A avaliação das características quantitativas (Tab. 4) indicou que para o número de vasos/ $\text{mm}^2$ , a diferença entre os grupos foi estatisticamente significativa ( $\chi^2 = 72,601$ ; GL = 2;  $P < 0,01$ ) e o teste post-hoc mostrou que há diferença entre PA-v e PA-m ( $P < 0,01$ ) e entre PA-v e VT ( $P < 0,01$ ) (Fig. 8A). Para o diâmetro do lúmen do elemento de vaso, a análise apontou diferença entre os grupo estatisticamente significativa ( $F = 46,08$ ; GL = 2;  $P < 0,01$ ) e o teste pos-hoc mostrou que não há diferença entre PA-m e PA-v ( $P < 0,001$ ) e PA-v e VT ( $P < 0,001$ ) (Fig. 8B). Para o comprimento do elemento de vaso, a análise apontou que há diferença estatisticamente significativa entre os grupos ( $F = 36,69$ ; GL = 2;  $P < 0,01$ ) e o teste post-hoc indicou que há diferença entre PA-v e VT ( $P < 0,001$ ) e entre PA-m e PA-v ( $P < 0,001$ ) (Fig. 8C).

Os valores médios do índice de vulnerabilidade (Tab. 4) foram maiores que 1,0 para todos os grupos, indicando baixa proteção do sistema hidráulico. Entretanto, o valor médio para o grupo PA-v é menos da metade dos valores dos outros grupos. De acordo com os valores médios do índice de mesomorfia (Tab. 4),

são classificadas como mesófitas.

Tabela 4: Características do lenho de *Nectandra megapotamica* para os três grupos amostrados no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, sul do Brasil. – PA-m = indivíduos mortos coletados na planície alagável. – PA-v = indivíduos vivos coletados na planície alagável. – VT = indivíduos vivos coletados na vertente. – NV = número de vasos por mm<sup>2</sup>. – Dv = diâmetro do lúmen do elemento de vaso. – C = comprimento do elemento de vaso. – V = índice de vulnerabilidade. – M = índice de mesomorfia.

Grupo	Estatística	NV	Dv (µm)	C (µm)	V	M
PA-mortas	Máx.	30,5	164,28	844,27	11,76	7088,75
	Min.	5	35,54	72,94	5,19	2737,35
	Média	15,19	110,06	565,02	8,02	4614
	Desv.pad.	± 5,77	± 26,95	± 139,19	± 3,38	± 2236,1
	<i>n</i>	60	150	150	3	3
PA-vivas	Máx.	32,5	183,6	952,05	4,38	2271,79
	Mín.	11	26,02	168,07	3,13	1384,91
	Média	20,77	83,42	466,13	3,9	1833,78
	Desv.pad.	± 4,17	± 28,07	± 148,88	± 0,67	± 443,53
	<i>n</i>	60	150	150	3	3
VT	Máx.	18	195,54	940,33	12	6523,46
	Mín.	6	41,56	265,88	6,15	4154,08
	Média	12,52	109,99	600,96	9,2	5399,68
	Desv.pad.	± 3,16	± 28,07	± 135,11	± 2,93	± 1189,37
	<i>n</i>	60	150	150	3	3

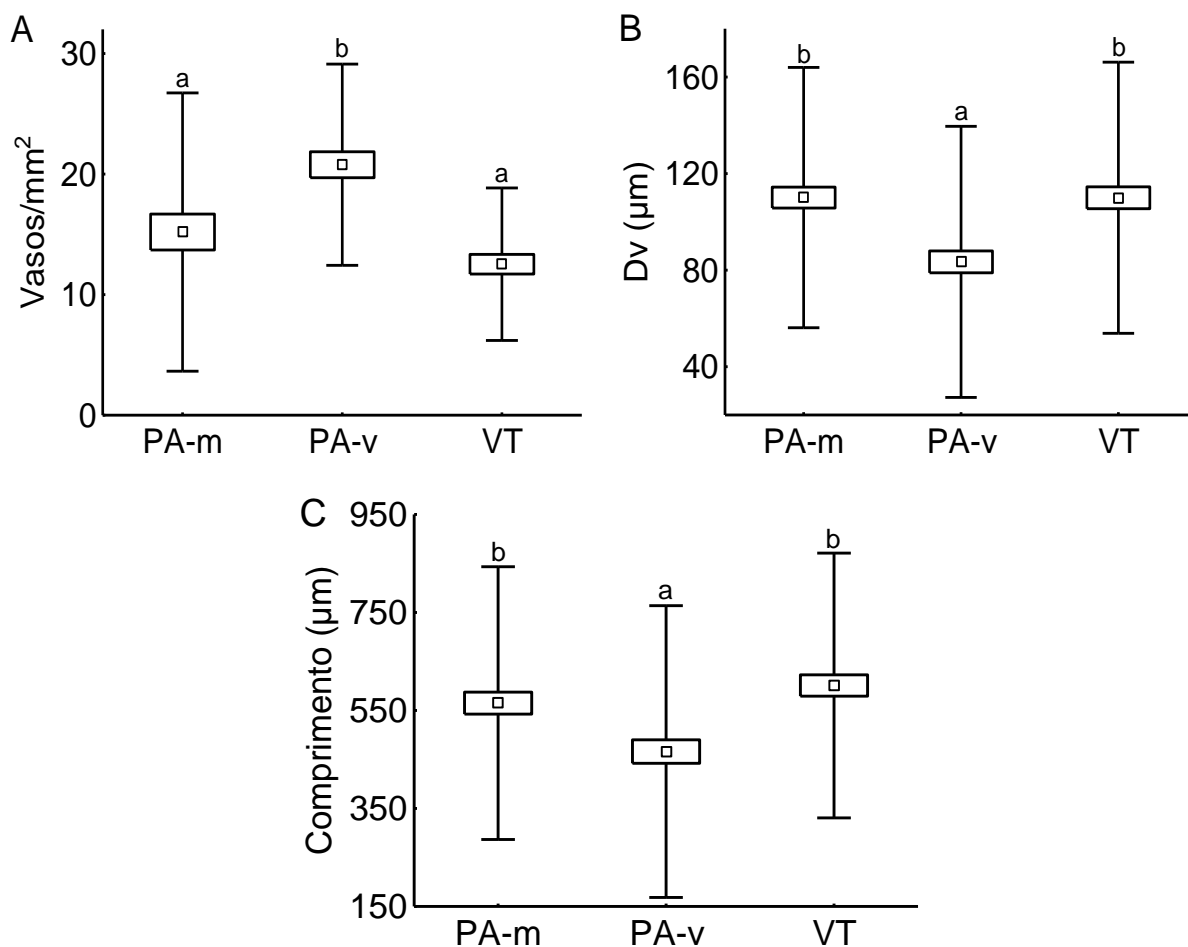


Fig 8. Comparação das variáveis quantitativas do lenho de *Nectandra megapotamica*, nos três grupos analisados, coletados no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, sul do Brasil. – A: Número de vasos por milímetro quadrado (vasos/mm<sup>2</sup>). – B: Diâmetro do lúmen do elemento de vaso (Dv). – C: Comprimento do elemento de vaso. – Caixa = média ± intervalo de confiança (95 %). – Traços verticais = ± 2 desvios padrões. – PA-m = indivíduos mortos coletados na planície alagável. – PA-v = indivíduos vivos coletados na planície alagável. – VT = indivíduos vivos coletados na vertente. – Letras iguais indicam ausência de diferença estatisticamente significativas ( $P > 0,05$ ).

### 3.5 DISCUSSÃO

As características anatômicas são determinadas pela trajetória evolutiva das espécies, sendo fixadas geneticamente, ainda que os fatores ambientais possam influenciar (em graus diversos) a estrutura do lenho, resultando em desempenhos

funcionais distintos em respostas a condições ecológicas diferentes (Baas 1973; Carlquist 2001).

Mesmo ocupando sítios com características ambientais distintas, a avaliação das características anatômicas qualitativas não apontou diferença entre os três grupos, para as três espécies. No entanto, a avaliação das características anatômicas quantitativas apontou para diferenças significativas entre os grupos, para as três espécies.

A ausência de variação nos anéis de crescimento e na porosidade observadas neste estudo pode sugerir uma semelhança das condições entre o ambiente da planície e da vertente. A organização celular do lenho e a morfologia do anel de crescimento como resposta à variação ambiental, que leva a identificação do mesmo, se apresentam como características estáveis para uma dada espécie. No entanto, de acordo com Carlquist (2001), a modificabilidade de anéis de crescimento e da porosidade já foi observada quando se cultivou sementes de diferentes espécies oriundas de ambiente natural em jardim botânico, em que a nova condição para uma dada espécie era mais métrica ou mais xérica que o ambiente de origem. Embora algumas espécies apresentassem modificações, essas ficavam restritas a uma pequena margem de variação. Evert (2013) também apontou que indivíduos de uma espécie arbórea israelense que tipicamente apresentavam porosidade em anel, passaram a apresentar porosidade difusa quando cresceram em ambientes com disponibilidade hídrica maior.

A ausência de variação no agrupamento de vasos entre os grupos observada neste estudo pode ser atribuída ao suprimento hídrico adequado para as plantas na vertente e na planície, quando em condições normais. A formação de agrupamento de vasos é associada a situações ambientais estressantes do ponto de vista hídrico (como a seca e o congelamento), pois o pareamento de elementos de vaso propiciaria a redundância na condução em detrimento ao vaso condutor composto apenas por elementos de vasos encadeados (Carlquist 1984). Assim, caso ocorra a embolia em um elemento de vaso, e por consequência sua desfuncionalidade, o fluxo naquele vaso não seria interrompido, pois as outras células do agrupamento garantiriam o fluxo (Tyree *et al.* 1994). Do ponto de vista de variação fenotípica, dado um mesmo pool gênico, plantas crescendo em um ambiente úmido apresentarão um menor agrupamento de vasos quando comparada com plantas crescendo em um ambiente mais seco (Bissing 1982).

O formato do vaso em secção transversal é uma característica filogenética, sendo que os grupos basais apresentam o elemento de vaso com formato angular e os grupos mais derivados apresentam o elemento de vaso com formato circular (Carlquist 2001). Este fato é associado a menor resistência ao fluxo proporcionado pelo formato circular em comparação ao formato angular, sendo mais eficiente no transporte de água. Portanto, ainda que esta seja uma característica taxonômica e evolutiva importante, indivíduos da mesma espécie em condições ambientais distintas não apresentariam diferenças nessa característica (Evert 2013).

A ausência de variação entre o tipo de placa de perfuração entre os ambientes para as espécies estudadas sugere um alinhamento com a estabilidade filogenética desta característica. O tipo de placa de perfuração está associado em grande medida ao ambiente em que a planta se desenvolve, e é uma das grandes tendências na evolução do elemento de vaso (Carlquist 2001; Evert 2013). De forma geral, as plantas de florestas tropicais de baixa altitude apresentarão placas de perfuração simples; plantas de florestas tropicais alto-montano, temperadas e em climas amenos apresentarão placas de perfuração múltiplas; e plantas de florestas tropicais de neblina, florestas temperadas com verões úmidos ou ambientes boreais apresentarão placas de perfuração escalariformes (Carlquist 2001; Evert 2013). Essa distribuição é consistente com o decréscimo da demanda evaporativa e da eficiência no transporte de água observada dos trópicos para os polos, embora as vantagens conferidas ainda necessitem de evidências que as corroborem (Christman & Sperry 2010). Em comparação, as placas de perfuração simples garantem maior eficiência do transporte em relação a outros tipos de placas, pois não há impedimentos físicos contra o fluxo, porém podem contribuir para a suscetibilidade do vaso à embolia (Schulte *et al.* 1989).

Esperava-se observar variações na morfologia do lenho dos indivíduos da planície alagável como forma de ajuste às condições ambientais supostamente mais estressantes na planície em comparação com a vertente. Porém, além da inobservância de alterações qualitativas, também não há variação no crescimento diamétrico do caule, quando se comparam os indivíduos da VT e da PA (Capítulo 2), indicando que possivelmente as condições gerais do ambiente da planície sejam equivalentes às da vertente.

A avaliação das características quantitativas aponta para um padrão semelhante para as três espécies, portanto as considerações foram feitas em

conjunto. Ainda que os valores médios entre as três espécies tenham variado expressivamente, reflexo da filogenia de cada uma, uma quantidade maior de vasos no grupo PA-v sugere maior proteção da planta contra o estresse hídrico. De forma geral, encontra-se um número maior de vasos naquelas plantas que se desenvolvem em ambiente xérico e menor naquelas plantas que se desenvolvem em ambiente méxico. A maior quantidade de vasos é reconhecidamente uma tendência evolutiva protetiva do sistema hídrico, pois a redundância garante o transporte e protege a planta contra os efeitos negativos da embolia causada pela seca ou congelamento (Carlquist 2001; Evert 2013; Deslauriers *et al.* 2017).

As características quantitativas dos elementos de vaso são importantes para a segurança na condução. Jacobsen *et al.* (2019) afirma que embora o diâmetro não seja um bom preditor das características tridimensionais dos elementos de vaso, ele é reconhecidamente um bom preditor da segurança na condução de água pois, ainda que vasos de maior calibre apresentem maior condutância, são mais suscetíveis a ocorrência de embolias em comparação com vasos de menor diâmetro, além de serem menos resilientes ao retorno da funcionalidade (Davis *et al.* 1999). Zimmermann (1978) e Carlquist (2001) afirmam que vasos curtos são considerados mais seguros na condução já que, ao ter que atravessar mais placas de perfuração, aumentaria a probabilidade de contenção de embolias.

O índice de vulnerabilidade (Carlquist 1977), que expressa a segurança hidráulica, aponta que valores abaixo de 1,0 indicam maior redundância de vasos e por consequência menor probabilidade de colapso do sistema hídrico. Já o índice de mesomorfia (Carlquist 1977), expressa com mais segurança a relação entre a eficiência da condução e a segurança em detrimento da equação de Hagen-Poiseuille, pois leva em consideração características reais dos vasos ao invés da idealizada, e reflete as relações entre o lenho e as condições ambientais com maior robustez (Carlquist 2001). Ambos os índices tem por objetivo descrever as propriedades hidráulicas do lenho e a adaptabilidade da planta ao ambiente, e são bons descritores das plantas quando são utilizados para se obter padrões florísticos em macro escala e comparar plantas em ambientes distintos (Carlquist 1977).

Por decorrência do valor das variáveis quantitativas (vasos por mm<sup>2</sup>, diâmetro do lúmen e comprimento do elemento de vaso), os valores dos índices de vulnerabilidade e mesomorfia seguiram o mesmo padrão para as variáveis isoladas. O grupo PA-v foi comparativamente menos vulnerável e menos mesomórfico em

relação aos grupos PA-m e VT. Os índices também apresentaram as menores diferenças absolutas entre os pares PA-m e VT e maiores diferenças entre os pares PA-v e VT, e PA-v e PA-m. Essas comparações sugerem que as plantas do grupo PA-v apresentam maior segurança no sistema hidráulico e que os grupos PA-m e VT são comparativamente mais suscetíveis ao colapso do sistema hídrico.

Como apontado por Carlquist (2001), as dimensões dos elementos de vasos são delimitadas pela genética e a interação da planta com as variáveis do ambiente, e que nas populações naturais apresenta grande variabilidade (Baas *et al.* 1983), como as observadas nesse estudo. Mas, conforme apontado por Choat *et al.* (2012), muitas espécies operam com uma estreita margem de segurança hidráulica. Então, os dados deste trabalho sugerem que aqueles indivíduos com características relativamente mais xeromórficas conseguiram sobreviver ao estresse hídrico causado pelo alagamento atípico e aqueles indivíduos dotados de menor proteção do sistema hidráulico sucumbiram frente ao colapso na condução de água.

Os resultados deste estudo sugerem, também, que é necessário um maior conhecimento das respostas ecofisiológicas dos indivíduos arbóreos sujeitos ao aumento da recorrência de eventos estocásticos ou variações atípicas nas condições ambientais, e como as árvores ajustam o transporte de água sob novas condições (Vieira *et al.* 2015; Balducci *et al.* 2016; Qaderi *et al.* 2019).

### 3.6 CONCLUSÃO

A similaridade entre as características qualitativas do lenho dos indivíduos nos três grupos (PA-m, PA-v e VT) e para as três espécies indica semelhança entre as condições ambientais da planície e da vertente, ainda que existam diferenças edáficas e a planície seja afetada por alagamentos ocasionais.

Os dados também indicam que aqueles indivíduos com menor segurança do sistema de condução sucumbiram em decorrência do alagamento atípico, corroborando a hipótese levantada. A causa provável é o colapso no transporte de água devido ao decréscimo do potencial de pressão nos vasos condutores induzido pela seca fisiológica, para além do tolerado pelos indivíduos. O que levou a uma sobrevivência diferenciada que se explica em parte pela plasticidade fenotípica expressada na variação das características quantitativas dos elementos de vaso.

### 3.7 REFERÊNCIAS

Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JLM, Sparovek G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol. Z.* 22: 711--728. DOI: 10.1127/0941-2948/2013/0507.

Alves ES, Angyalossy-Alfonso V. 2000. Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. 1. Growth rings and vessels. *IAWA J.* 21: 3--30. DOI: 10.1163/22941932-90000233.

Awad H, Barigah T, Badel E, Cochard H, Herbette S. 2010. Poplar vulnerability to xylem cavitation acclimates to drier soil conditions. *Physiol. Plant.* 139: 280--288. DOI: 10.1111/j.1399-3054.2010.01367.x.

Baas P. 1973. The anatomy of *Ilex* (Aquifoliaceae) and its ecological and phylogenetic significance. *Blumea* 21: 193--260.

Baas P, Werker E, Fahn A. 1983. Some ecological trends in vessel characters. *IAWA Bull.* 4: 141--160. DOI: 10.1163/22941932-90000407.

Baas P, Carlquist S. 1985. A comparison of the ecological wood anatomy of floras of southern California and Israel. *IAWA J.* 6: 349--353. DOI: 10.1163/22941932-90000961.

Balducci L, Cuny H, Rathgeber C, Deslauriers A, Giovannelli A, Rossi S. 2016. Compensatory mechanisms mitigate the effect of warming and drought on wood formation. *Plant Cell & Environ.* 39: 1338--1352. DOI: 10.1111/pce.12689.

Ballesteros-Cánovas JA, Stoffel M, St George S, Hirschboeck K. 2015. A review of flood records from tree rings. *Prog. Phys. Geog.* 39: 794-816. DOI: 10.1177/0309133315608758.

Bianchini E, Pimenta JA, Santos FAM. 2001. Spatial and temporal variation in the canopy cover in a tropical semi-deciduous forest. *Braz. Arch. Biol. Techn.* 44: 269--

276. DOI: 10.1590/S1516-89132001000300008.

Bianchini E, Popolo RS, Dias MC, Pimenta JA. 2003. Diversidade e estrutura de espécies arbóreas em área alagável do município de Londrina, Sul do Brasil. *Acta Bot. Bras.* 17: 405--419. DOI: 10.1590/S0102-33062003000300008.

Bianchini E, Pimenta JA, Santos FAM. 2006. Fenologia de *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. (Sapotaceae) em floresta semidecídua do Sul do Brasil. *Rev. Bras. Bot.* 29: 595--602. DOI: 10.1590/S0100-84042006000400009.

Bissing DR. 1982. Variation in qualitative anatomical features of the xylem of selected dicotyledonous woods in relation to water availability. *Bull. Torrey Bot. Club* 109: 371--384. DOI: 10.2307/2995983.

Campos A. 2019. Efeitos de um evento extremo de alagamento sobre a assembleia arbórea em áreas ribeirinhas de uma floresta estacional semidecidual em Londrina, PR. Dissertação. Universidade Estadual de Londrina, Londrina.

Carlquist SJ. 1975. Ecological strategies in xylem evolution. Univ. Calif. Press, Berkeley.

Carlquist SJ. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *Am. J. Bot.* 64: 887--896. DOI: 10.2307/2442382.

Carlquist SJ. 1984. Vessel grouping in dicotyledon wood: significance and relationship to imperforate tracheary elements. *Aliso* 10: 505--525.

Carlquist S. 2001. Comparative wood anatomy: systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood. Springer-Verlag, Berlin.

Choat B, Cobb AR, Jansen S. 2008. Structure and function of bordered pits: new discoveries and impacts on whole-plant hydraulic function. *New Phytol.* 177: 608--625. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2007.02317.x.

Choat B, Jansen S, Brodribb TJ, Cochard H, *et al.* 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491: 752--756. DOI: 10.1038/nature11688.

Christman MA, Sperry JS. 2010. Single-vessel flow measurements indicate scalariform perforation plates confer higher flow resistance than previously estimated. *Plant, Cell & Environ.* 33: 431--443. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2009.02094.x.

Crivellaro A, Schweingruber FH. 2015. Stem anatomical features of dicotyledons: xylem, phloem, cortex and periderm characteristics for ecological and taxonomical analyses. Kessel Publishing, Remagen.

Davis SD, Sperry JS, Hacke UG. 1999. The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing. *Am. J. Bot.* 86: 1367--1372. DOI: 10.2307/2656919.

Deslauriers A, Fonti P, Rossi S, Rathgeber CBK, Gričar J. 2017. Ecophysiology and plasticity of wood and phloem formation. In: MM Amoroso, PJ Baker, LD Daniels, JJ Camarero (eds.), *Dendroecology: tree-ring analyses applied to ecological studies*: 13--34. Springer International Publishing.

Dickison WC. 2000. *Integrative Plant Anatomy*. Academic Press, London.

Evert RF. 2013. *Anatomia das plantas de Esau, meristemas, células e tecidos do corpo da planta: sua estrutura, função e desenvolvimento*. Blucher, São Paulo.

IAWA Committee. 1989. List of microscopic features of hardwood identification. *IAWA Bull.* 10: 219--332.

IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2012. *Manual técnico da vegetação brasileira*. Ed. 2. IBGE, Rio de Janeiro.

Jacobsen AL, Pratt RB, Venturas MD, Hacke UG. 2019. Large volume vessels are vulnerable to water-stress-induced embolism in stems of poplar. *IAWA J.* 40: 4--22. DOI: 10.1163/22941932-40190233.

Junk WJ, Piedade MTF, Lourival R, Wittmann F, Kandus P, Lacerda LD, Bozelli RL, Esteves FA, Cunha CN, Maltchik L, Schöngart J, Schaeffer-Novelli Y, Agostinho AA. 2014. Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. *Aquat. Conserv.* 24: 5--22. DOI: 10.1002/aqc.2386.

Kraus JE, Arduin M. 1997. Manual básico em morfologia vegetal. EDUR, Seropédica.

Kozlowski TT. 1984. Flooding and plant growth. Academic Press, Orlando.

Kozlowski TT, Pallardy SG. 2002. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *Bot. Rev.* 68: 270--334. DOI: 10.1663/0006-8101(2002)068[0270:AAAROW]2.0.CO;2.

Lens F, Tixier A, Cochard H, Sperry JS, Jansen S, Herbette S. 2013. Embolism resistance as a key mechanism to understand adaptive plant strategies. *Curr. Opin. Plant Biol.* 16: 287--292. DOI: 10.1016/j.pbi.2013.02.005.

Linares-Palomino R, Oliveira-Filho AT, Pennington RT. 2011. Neotropical seasonally dry forests: diversity, endemism, and biogeography of woody plants. In: R Dirzo, HS Young, HA Mooney, G Ceballos (eds.), *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*: 3--21. Island Press, Washington.

Lorenzi H. 1992. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil, v. 1. Editora Plantarum, Nova Odessa.

McDowell NG, Pockman WT, Allen C, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Sperry JS, West A, Williams D, Yezpez E. 2008. Mechanisms of plant survival and plant mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytol.* 178: 719--739. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x.

McDowell NG. 2011. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiol.* 155: 1051--1059. DOI:10.1104/pp.110.170704.

Medri ME, Bianchini E, Pimenta JA, Colli S, Müller C. 2002. Estudos sobre tolerância ao alagamento em espécies arbóreas nativas da bacia do rio Tibagi. In: ME Medri, E Bianchini, AO Shibatta, JA Pimenta (eds.), A bacia do rio Tibagi: 133--172. Edição dos editores, Londrina.

Mendonça FA, Danni-Oliveira IM. 2002. Dinâmica atmosférica e tipos climáticos predominantes da bacia do rio Tibagi. In: ME Medri, E Bianchini, AO Shibatta, JA Pimenta (eds.), A bacia do rio Tibagi: 63--68. Edição dos editores, Londrina.

Noshiro S, Suzuki M. 2001. Ontogenetic wood anatomy of tree and subtree species of Nepalese *Rhododendron* (Ericaceae) and characterization of shrub species. *Am. J. Bot.* 88: 560--569. DOI: 10.2307/2657054.

Parolin P, De Simone O, Haase K, Waldhoff D, Rottenberger S, Kuhn U, Kesselmeier J, Schmidt W, Piedade MTF, Junk WJ. 2004. Central Amazon floodplain forests: tree survival in a pulsing system. *Bot. Rev.* 70: 357--380.  
DOI: 10.1663/0006-8101(2004)070[0357:CAFFTA]2.0.CO;2.

Parolin P, Ferreira LV, Piedade MTF, Cunha CN, Wittmann F, Arias ME. 2016. Flood tolerant trees in seasonally inundated lowland tropical floodplains. In: G Goldstein & LS Santiago (eds.), *Tropical tree physiology*: 127--147. Springer International Publishing.

Pellizzari E, Camarero JJ, Gazol A, Sangüesa-Barreda G, Carrer M. 2016. Wood anatomy and carbon-isotope discrimination support long-term hydraulic deterioration as a major cause of drought-induced dieback. *Glob. Chang. Biol.* 22: 2125--2137. DOI:10.1111/gcb.13227.

Perina BB, Liboni AP, Montanher DR, Messetti AVL, Pimenta JA, Bianchini, E. 2019. Phenology of the tree community in a seasonal forest in southern Brazil. *Braz. J. Bot.* 42: 477--490. DOI: 10.1007/s40415-019-00545-y.

Pittermann J, Sperry JS, Wheeler JK, Hacke UG, Sikkema EH. 2006. Mechanical reinforcement of tracheids compromises the hydraulic efficiency of conifer xylem. *Plant Cell & Environ.* 29: 1618--1628. DOI: 10.1111/1365-3040.2006.01539.x.

Qaderi MM, Martel AB, Dixon SL. 2019. Environmental factors influence plant vascular system and water regulation. *Plants* 8: 65. DOI: 10.3390/plants8030065.

Rolim GS, Sentelhas PC. 1997. BHnorm v2.0: balanço hídrico normal por Thornthwaite & Mather (1955). ESALQ/USP, Piracicaba

Schöngart J, Piedade MFT, Ludwigshausen S, Horna V, Worbes M. 2002. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *J. Trop. Ecol.* 18: 581--597. DOI: 10.1017/S0266467402002389.

Schulte PJ, Gibson AC, Nobel PS. 1989. Water flow in vessel with simple or compound perforation plates. *Ann. Bot.* 64: 171--178. DOI: 10.1093/oxfordjournals.aob.a087822.

Sigafoos RS. 1964. Botanical evidence of floods and flood-plain deposition. U.S. Govt. Print. Off., Washington.

Speer JH. 2010. Fundamentals of tree-ring research. The University of Arizona Press, Tucson.

Sperry JS, Hacke UG, Pittermann J. 2006. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *Am. J. Bot.* 93: 1490--1500. DOI: 10.3732/ajb.93.10.1490.

Tyree MT, Davis SD, Cochard H. 1994. Biophysical Perspectives of Xylem Evolution: is there a Tradeoff of Hydraulic Efficiency for Vulnerability to Dysfunction? *IAWA J.* 15: 335--360. DOI: 10.1163/22941932-90001369.

Valladares F, Gianoli E, Gómez JM. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytol.* 176: 749--763. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2007.02275.x.

Venturas MD, Sperry JS, Hacke UG. 2017. Plant xylem hydraulics: what we understand, current research, and future challenges. *J. Integr. Plant Biol.* 59: 356--389. DOI: 10.1111/jipb.12534.

Vieira J, Campelo F, Rossi S, Carvalho A, Freitas H, Nabais C. 2015. Adjustment capacity of Maritime pine cambial activity in drought-prone environments. *Plos One*: 10. DOI: 10.1371/journal.pone.0126223.

Wittmann F, Junk WJ, Piedade MTF. 2004. The várzea forests in Amazonia: flooding and the highly dynamic geomorphology interact with natural forest succession. *Forest Ecol. Manag.* 196: 199--212. DOI: 10.1016/j.foreco.2004.02.060.

Worbes M. 1989. Growth rings, increment and age of trees in inundation forests, savannas and a mountain forest in the neotropics. *IAWA Bull.* 10: 109--122. DOI: 10.1163/22941932-90000479.

Zimmermann MH. 1978. Vessel ends and the disruption of water flow in plants. *Phytopathology* 68: 253--255.

**4 CAPÍTULO 2. INTERAÇÃO ENTRE INCREMENTO DIAMÉTRICO E VARIÁVEIS AMBIENTAIS DE SEIS ESPÉCIES ARBÓREAS DE FRAGMENTO DE FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL DO NORTE DO PARANÁ, SUL DO BRASIL.**

Artigo configurado de acordo com as normas do periódico: Tree: Structure and Function. Disponível em: <https://www.springer.com/journal/468/submission-guidelines>

**Interação entre incremento diamétrico e variáveis ambientais de seis espécies arbóreas de fragmento de floresta estacional semidecidual do norte do Paraná, sul do Brasil.**

***Mensagem principal*** O incremento diamétrico médio é similar para três espécies arbóreas em dois ambientes distintos. Variáveis ambientais influenciam o incremento diamétrico. Uma série de energia radiante solar pode ser construída.

#### 4.1 RESUMO

A compreensão dos impactos das alterações nos ciclos biogeoquímicos tem assumido relevância frente às alterações climáticas, e o esclarecimento da relação entre o incremento diamétrico (ID) arbóreo e as variáveis ambientais contribuem para esse entendimento. Nos trópicos, séries climáticas curtas e a baixa densidade de estações meteorológicas dificultam a avaliação da interação do ambiente com o ID. A energia radiante solar fotossinteticamente ativa (ERSFA) é imprescindível para o crescimento, mas não se observa a inclusão de séries temporais de ERSFA nos estudos sobre a interação do ID e as variáveis ambientais. Após 33 meses de mensuração do ID de 361 indivíduos, correlacionou-se séries de ID e de precipitação, temperatura, ERSFA e variáveis ecológicas, e comparou-se o ID de três espécies co-ocorrentes em uma vertente e uma planície alagável. Os principais resultados foram: a influência da sazonalidade climática no ID; similaridade no ID das populações de vertente e de planície alagável; relevância da exposição da copa no ID; a construção e o uso pela primeira vez de uma série temporal de ERSFA na interação com o ID e a identificação da relação entre as séries climáticas e o ID. A similaridade no ID entre as populações dos dois ambientes sugere que o alagamento não interfere no crescimento arbóreo na planície alagável, e a temperatura, precipitação, ERSFA e porcentagem de exposição da copa contribuem para a explicação da variação do ID para as seis espécies, e cobertura por lianas para *C. fissilis*.

Palavras-chave: Dendroecologia. Energia radiante solar. Neotrópico. Crescimento em diâmetro.

## 4.2 INTRODUÇÃO

A identificação e quantificação das relações entre o incremento diamétrico (ID) de árvores e as variáveis ecológicas e climáticas são um passo fundamental para o desenvolvimento de estudos dendroclimatológicos (Fritts 1976; Speer 2010), principalmente no contexto de alterações dos ciclos biogeoquímicos e fluxos térmicos (Schimel 1995; Bonan 2008; Chapin III et al. 2009; Rüger et al. 2011). O conhecimento desses aspectos pode ser suficiente para algumas espécies arbóreas em determinadas áreas, principalmente aquelas próximas aos centros de estudo, mas pouco desenvolvido em ampla escala. Desta maneira, a compreensão dos processos ecológicos relacionados às espécies arbóreas apresenta-se como um dos desafios a obtenção de dados sobre o desenvolvimento dos indivíduos durante períodos supra-anuais e de longo prazo.

Estudos realizados em fragmentos de floresta estacional semidecidual do bioma Mata Atlântica foram conduzidos para a identificação e mensuração da relação entre o ID e as variáveis ambientais, sendo apontadas associações entre a formação do lenho e o regime de chuvas, temperatura, fotoperíodo e parâmetros ecológicos (Ferreira-Fedele et al. 2004; Lisi et al. 2008; Blagitz et al. 2016). No entanto, estes trabalhos foram realizados em áreas de vertente, de forma que as planícies alagáveis associadas a rios de pequeno e médio porte em regiões de planalto foram pouco exploradas. Indivíduos da mesma espécie, crescendo em condições ambientais distintas, podem apresentar diferenças nas taxas de crescimento e na fenologia (Borchert, 1994; Brienen et al. 2010; Cardoso et al. 2012), e nos ambientes ripários, o alagamento pode ainda ser um fator seletivo para espécies e indivíduos na ocupação de determinadas faixas devido a indução da anoxia (Kozlowski e Pallardy 2002; Wittmann et al. 2004; Budke et al. 2008).

Os estudos sobre os processos ecológicos nas regiões tropicais são, em parte, prejudicados pela falta de séries de dados climáticos longos e contínuos (Walsh 1998). Uma alternativa recente para esse problema é a utilização de dados em grades, gerados pela interação entre estações convencionais e modelos matemáticos. Os exemplos mais expressivos desta fonte de dados são o CRU (Climatic Research Unit) (Harris et al. 2014) e o NCDC (National Climatic Data Center - <https://www.ncdc.noaa.gov/data-access>), e são particularmente importantes em áreas com baixa densidade de estações meteorológicas (ex: Amazônia e África

tropical). Mas, comparativamente, a utilização de séries climáticas obtidas das estações meteorológicas próximas às áreas de estudo propiciam maior diversidade e acurácia dos dados, principalmente para a energia radiante solar (ERS), considerando que ela é inconstante, complexa e menos facilmente quantificável, principalmente nas florestas tropicais (Chazdon e Fetcher 1984; R uger et al. 2011).

O fotoper odo e a temperatura s o apontados como moduladores do ciclo circadiano em plantas, agindo em uma ampla variedade de processos fisiol gicos e bioqu micos, como os movimentos de  rg os e est matos, fotoss ntese, indu o da flora o, senesc ncia foliar e dorm ncia meristem tica (Levey e Wingler 2004; Hotta et al. 2007; Cooke et al. 2012; Marcati et al. 2016), mas podem contribuir com intensidades diferentes. Por exemplo, Rossi et al. (2006) apontaram que a produ o de traque des em quatro esp cies arb reas temperadas respondeu mais ao fotoper odo do que   temperatura em ambientes frios. Por outro lado, Stinziano e Way (2017) demonstraram que a temperatura   um regulador mais forte do que o fotoper odo no decl nio sazonal da fotoss ntese em pl ntulas de uma esp cie de con fera boreal. Ainda que a quantidade de horas de sol n o apresente varia o interanual em curta escala, e relativamente pouca varia o intra-anual para regi es tropicais, estudos apontam essa vari vel como uma das respons veis pelo incremento diam trico em  rvores (ex. Blagitz et al. 2016).

Entretanto, a quantidade de ERS que atinge a superf cie   determinante da temperatura e o fator limitante mais b sico da fotoss ntese (Gurevitch et al. 2009), e nos ambientes florestais tropicais  midos   o fator mais importante que controla o crescimento de  rvores (R uger et al. 2011). O  ngulo de incid ncia da ERS influencia o total de energia que atinge uma determinada  rea terrestre e a mudan a na inclina o axial da Terra em rela o ao Sol condiciona a varia o do fotoper odo, resultando em mudan as sazonais progressivamente maiores do equador em dire o aos polos (Gurevitch et al. 2009). Isto, somadas com a cobertura de nuvens e outros par metros atmosf ricos, s o os fatores que controlam a quantidade e os comprimentos de onda da ERS que efetivamente chegam ao solo (Hastenrath 1985; Walsh 1998; Graham et al. 2003). Os estudos que t m por objetivo a qualifica o, quantifica o e a intera o da ERS com a vegeta o em florestas s o baseados principalmente em equipamentos e t cnicas para a obten o direta, geralmente em n vel do solo (Engelbrecht e Herz 2001), ou envolvem a constru o de estruturas para ter acesso ao topo das  rvores (ex. Graham et al. 2003). Destaca-se que n o

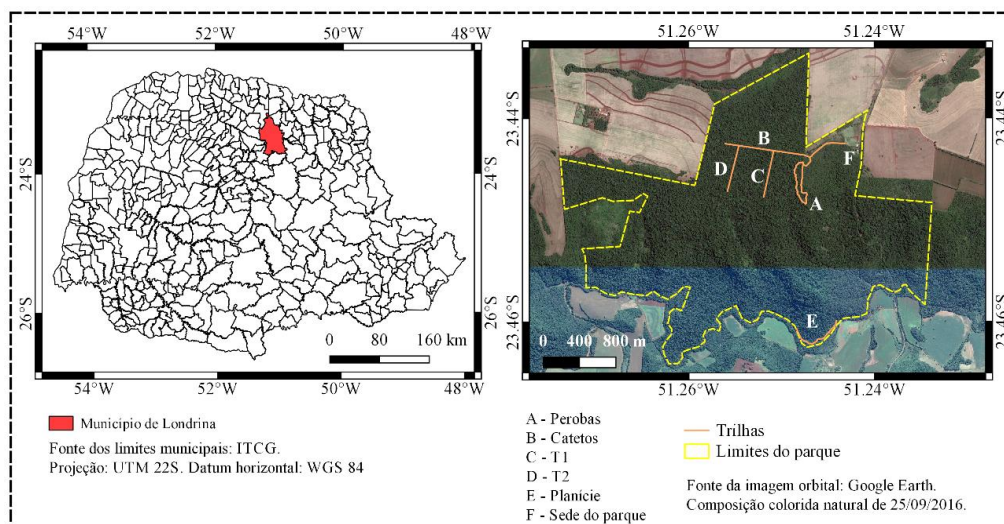
há registro da utilização de uma série temporal de ERS fotossinteticamente ativa (ERSFA) na interação com o ID. Esta, por sua vez, pode vir a ser uma variável climática mais explicativa para a descrição do ID em comparação ao fotoperíodo.

O presente estudo teve como objetivos: (i) a comparação do ID de indivíduos arbóreos co-ocorrentes em área de vertente e de planície alagável; (ii) a construção e aplicação de uma série temporal de ERSFA na interação com o ID; e (iii) o aprofundamento do conhecimento da interação das variáveis ecológicas e climáticas e o ID em espécies arbóreas em fragmento de floresta estacional semidecidual no norte do Paraná, sul do Brasil. As seguintes questões foram abordadas: (i) populações de espécies co-ocorrentes crescendo em ambientes diferentes apresentarão taxas de ID diferentes? (ii) Uma série temporal de ERSFA contribui para a explicação do ID? (iii) O ID dos indivíduos reflete as variações nas condições ambientais?

#### 4.3 MATERIAIS E MÉTODOS

##### 4.3.1 Área De Estudo

O estudo foi desenvolvido no Parque Estadual Mata dos Godoy (PEMG), que está situado no município de Londrina, Paraná, sul do Brasil (Fig. 1). Composto principalmente por floresta madura, o fragmento de floresta estacional semidecidual submontana, pertencente ao bioma Mata Atlântica (IBGE 2012), contém área contínua de 680 ha (Bianchini et al. 2001). O centro do parque tem como coordenadas 23° 27' S e 51° 15' W, e é cortado pelo Trópico de Capricórnio. Inserido em matriz agrícola, o PEMG faz limite com plantios anuais ao norte e a oeste, a leste por plantios e floresta secundária, e ao sul pelo Ribeirão dos Apertados. O clima é do tipo Cfa, de acordo com a classificação de Köppen (Alvares et al. 2013), com precipitação anual média de 1630 mm e temperatura anual média de 21,1 °C (Perina et al. 2019). A altitude máxima é de 600 m acima do nível do mar (Bianchini et al. 2003).

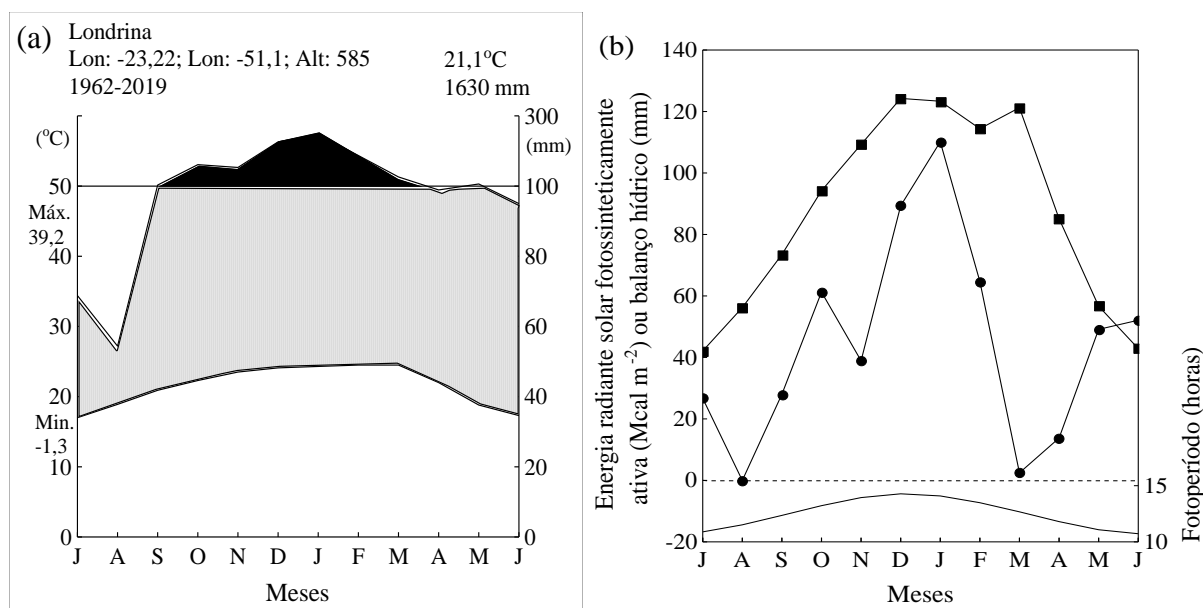


**Fig. 1** Localização de Londrina no estado do Paraná, Brasil e o Parque Estadual Mata dos Godoy, área do estudo. A linha amarela tracejada indica os limites do parque; as letras de A a E indicam as trilhas utilizadas como acesso aos indivíduos estudados, sendo a E localizada na planície sujeita a inundações; a letra F indica a sede do parque. Fonte: Modificado de ITCG (Instituto de Terras, Cartografia e Geologia do Paraná) e Google Earth.

Linhares-Palomino et al. (2011) classificam este tipo florestal como floresta tropical sazonalmente seca, localizada no núcleo Austro-Atlântico. Uma característica relevante nesta área é a sazonalidade das variáveis ambientais, apresentando uma estação chuvosa, quente, com fotoperíodo longo e maior quantidade de ERSFA (outubro a março), e uma estação relativamente seca, fria, com fotoperíodo curto e menor quantidade de ERSFA (abril a setembro). Os dados meteorológicos foram obtidos das estações de Londrina, Paraná, operadas pelo Instituto Nacional de Meteorologia (INMET) para o período de 1962-2019, e do Instituto Agrônomo do Paraná (IAPAR) para o período de 1976-2019. O mês mais seco é agosto, com média pluviométrica de 58,2 mm e o mês mais chuvoso é janeiro, com média pluviométrica de 239,8 mm (Fig. 2a). Junho apresenta o fotoperíodo mais curto (10,7 h) e menor quantidade de ERSFA (43,57 Mcal m<sup>-2</sup>), dezembro o fotoperíodo mais longo (13,4 h), e novembro a maior quantidade de ERSFA (98,1 Mcal m<sup>-2</sup>) (Fig. 2b). Ressalta-se que apenas em agosto o balanço hídrico climatológico normal (Rolim e Sentelhas 1997) apresenta uma retirada de 0,01 mm (Fig. 2b) e em determinados anos a diferença pluviométrica e térmica entre as estações pode ser acentuada ou atenuada. Dessa forma, observa-se um

acoplamento das fenofases da comunidade arbórea com a alternância das estações, mais evidente para a abscisão foliar (com queda pronunciada na estação seca) e mais discreto para os outros atributos (Perina et al. 2019).

Na vertente, o solo é do tipo latossolo roxo eutrófico, profundo e bem drenado (Bianchini et al. 2006), onde se desenvolve uma floresta com dossel entre 10 a 20 m de altura, com alguns indivíduos emergentes de até 40 m de altura (Bianchini et al. 2001). A maior parte do PEMG não é suscetível ao alagamento (vertente), no entanto, no limite sul observam-se pequenas planícies contíguas ao Ribeirão dos Apertados, que variam de 10 a 30 metros de largura, que são suscetíveis ao extravasamento do ribeirão (Bianchini et al. 2001). Nesses locais, o solo é do tipo latossolo roxo hidromorizado na base, superficialmente bem drenados e mal drenados em profundidades abaixo de 50 cm. O dossel é mais baixo comparado à vertente (~12 m) com alguns indivíduos emergentes alcançando 18 m, e há menor diversidade arbórea (Bianchini et al. 2003). Tal ecossistema pode ser caracteriza por pulso de inundação polimodal, não predizível e de curta duração (Junk et al. 2014).



**Fig. 2** Dados climáticos médios mensais (1962-2019) para a região de Londrina, Paraná, sul do Brasil. Diagrama climático de Walter e Lieth **(a)**. -■-, Energia radiante solar fotossinteticamente ativa ( $\text{Mcal m}^{-2}$ ); -●-, extrato do balanço hídrico (mm); linha sólida inferior indica o fotoperíodo (horas) **(b)**. Área abaixo da linha pontilhada indica déficit hídrico e área acima indica excedente hídrico. Os dados foram obtidos das estações meteorológicas de Londrina, operadas pelo Instituto Agrônomo do Paraná e Instituto Nacional de Meteorologia

Ressalta-se que um alagamento de grande magnitude foi registrado em janeiro de 2016, provocando a imediata morte de muitos indivíduos e óbito de outros nos meses subsequentes na planície alagável, em razão da intensidade do fluxo (obs. Pessoal). Este evento pode ser associado às intensas chuvas registradas neste mês, inclusive com a maior precipitação no período de 24 horas da série histórica do IAPAR, com valor de 223,6 mm. Campos (2019) comparou os atributos fitossociológicos antes e depois desse evento na planície alagável e apontou perda de 52 % no número total de árvores, 37 % de redução na área basal e 21 % na riqueza.

#### 4.3.2 Seleção Das Espécies

Foram selecionadas espécies a partir de estudos fitossociológicos e de levantamento realizados na área (Soares-Silva et al. 1998; Bianchini et al. 2003; Rossetto e Vieira 2013), seguindo os seguintes critérios: (i) elevada abundância; (ii) diferentes posições sociológicas quando adultas; (iii) potencial para estudos dendrocronológicos (Worbes 1995; Blagitz et al. 2016; Reis-Avila e Oliveira 2017; Blagitz et al. 2019). Assim, foram selecionadas as seguintes espécies: *Actinostemon concolor* (Spreng.) Müll. Arg. (Euphorbiaceae), *Trichilia clausenii* C. DC. (Meliaceae), *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl. (Sapotaceae), *Nectandra megapotamica* (Spreng.) Mez (Lauraceae), *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg. (Apocynaceae) e *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae). A comparação entre o ID médio das populações na planície e na vertente ocorreu entre as espécies *A. concolor*, *C. gonocarpum* e *N. megapotamica*, já que as espécies *T. clausenii*, *A. polyneuron* e *C. fissilis* são raras ou inexistentes nas planícies alagáveis.

#### 4.3.3 Seleção Dos Indivíduos

O número de indivíduos estudados (Tabela 1) variou de acordo com a densidade da espécie no fragmento e a presença em quatro trilhas na vertente e uma na área das planícies (Fig. 1). As árvores foram selecionadas de acordo com os seguintes critérios: (i) classe diamétrica: com mínimo de 5 cm de circunferência à altura do peito (CAP) ou maior que 1,5 m de altura para a espécie *A. concolor*; (ii) visibilidade

da copa: mínimo de 80 % de qualquer ponto de observação até aproximadamente um raio de distância de 15 metros; (iii) ausência de deformidades e irregularidades aparentes no fuste e na copa; (iv) presença ou não de lianas. Cabe ressaltar que o número final de indivíduos foi menor do que o número inicial, com uma redução de aproximadamente 7 % na vertente e 50 % na planície, sendo que a mortalidade maior na planície foi em decorrência do alagamento citado anteriormente.

**Tabela 1** Parâmetros das espécies utilizadas no estudo. Posição sociológica (PS), diâmetro (D) mínimo-médio-máximo e número de indivíduos em cada ambiente no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, sul do Brasil. Valores entre parênteses representam o número de indivíduos no início do estudo

Espécie	PS	D (cm)	Vertente	Planície	Total
<i>Actinostemon concolor</i>	Sub-bosque	1,59-4,41-9,42	62 (70)	29 (60)	91 (130)
<i>Trichilia clausenii</i>	Sub-bosque	3,34-10,43-22,89	66 (70)	-	66 (70)
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	Dossel	7,64-24,47-38,45	30 (32)	15 (30)	45 (62)
<i>Nectandra megapotamica</i>	Dossel	3,66-25,06-57,30	54 (58)	22 (40)	76 (98)
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	Emergente	9,39-26,84-167,12	59 (62)	-	59 (62)
<i>Cedrela fissilis</i>	Emergente	9,04-22,08-46,98	24 (25)	-	24 (25)
Total			295 (317)	66 (130)	361(447)

#### 4.3.4 Coleta Dos Dados

O registro do ID teve início em março de 2016 e se estendeu até dezembro de 2018, totalizando 33 meses de observação. Nos indivíduos com mais de 20 cm de circunferência a altura do peito (CAP-1,3) foram instalados dendrômetros confeccionados em aço inoxidável, com precisão de 0,2 mm (Botosso e Tomazello-Filho 2001; Ferreira-Fedele et al. 2004). Para os indivíduos com menos de 20 cm de

CAP-1,3, o ponto de mensuração foi marcado à caneta de tinta permanente e as medidas aferidas com fita métrica flexível com a precisão de 1 mm, todas pelo mesmo avaliador. A aferição da variação do ID foi realizada mensalmente. Os valores de CAP-1,3 foram transformados em valores de diâmetro a altura do peito (DAP). Adotou-se a convenção de Schulman (1956) para a datação dos períodos de incremento, onde a data calendário do período se refere ao ano de início do crescimento.

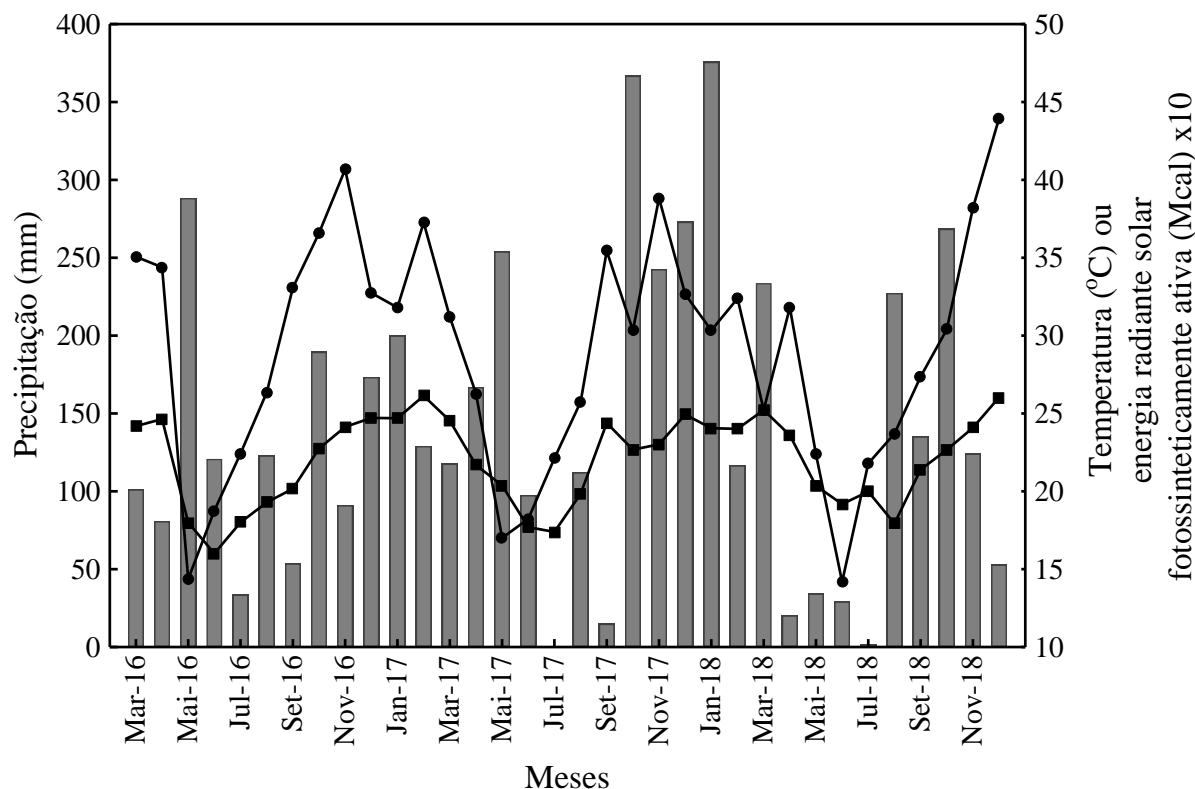
As variáveis ecológicas e sociológicas foram obtidas na forma de dados categóricos, por um único observador, em diferentes posições para o mesmo indivíduo, de acordo com os seguintes critérios: (i) posição do indivíduo: sub-bosque, dossel ou emergente; (ii) porcentagem de exposição da copa à luminosidade e ocupação da copa por lianas: 0-25 %; >25-50 %; >50-75 % e >75-100 % (modificado de Clark e Clark 1992).

#### 4.3.5 Obtenção Das Séries Temporais Climáticas

As séries de dados climáticos mensais foram obtidas a partir de janeiro de 1962 até dezembro de 2019. A temperatura média (°C), precipitação total (mm) e insolação (horas de sol) foram obtidas das estações meteorológicas de Londrina, operadas pelo INMET e IAPAR, em janeiro de 2019. Tais estações distam, aproximadamente, 25 quilômetros da área de estudo. Para a elaboração da série temporal de ERSFA (Fig. 3), considerou-se que a energia que atinge o topo da atmosfera tem valor de  $1366,1 \text{ W m}^{-2}$  (Seyednasrollah et al. 2013). Posteriormente, foi calculada a quantidade de energia que chega até os indivíduos nos comprimentos de onda fotossinteticamente ativos após correção atmosférica e ponderação com a insolação (horas de sol). Para a correção atmosférica, considerou-se que a energia incidente total é a soma da energia direta e difusa, utilizado o pacote *solrad* (Seyednasrollah et al. 2013) do programa R versão 3.4.4 (R Core Team 2019). Os detalhes deste procedimento estão descritos no Apêndice 1.

Optou-se pela elaboração e uso desta variável ao invés do fotoperíodo considerando que este não apresenta variação interanual, e pouca variação intra-anual para a área de estudo. Por outro lado, como a quantidade de ERSFA que atinge o solo é dependente da variação na inclinação axial terrestre, altitude e cobertura por nuvens (Walsh 1998), apresenta maior variação intra-anual e variação

interanual (Fig. 3). A quantidade média de ERSFA calculada apresenta o mesmo comportamento apresentado por Pereira et al. (2006), com os maiores índices no verão (Fig. 2a).



**Fig. 3** Séries de dados climáticos mensais da região de Londrina, Paraná, sul do Brasil, durante o período de março de 2016 até dezembro de 2018. Médias mensais de temperatura (-■-) e precipitação total (barras). Valores de energia radiante solar fotossinteticamente ativa mensal em  $\text{Mcal m}^{-2}$  (-●-) construída a partir a série de horas de sol total mensal. Todos os dados foram obtidos da estação meteorológica de Londrina do Instituto Agrônômico do Paraná

#### 4.4 Análise Dos Dados

A comparação do ID médio entre os indivíduos da vertente e da planície foi realizada pelo teste de Mann-Whitney, em razão da presença de *outliers* e a ausência dos pressupostos de normalidade e homocedasticidade para o teste *t* (Hollander et al. 2015).

Para verificar o efeito da posição do indivíduo, do grau de exposição da copa à luminosidade e da presença de lianas sobre o ID, foram realizados modelos lineares com o método de mínimos quadrados generalizados (gls) (Zuur et al. 2009),

exceto para *A. concolor*, onde um teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis foi aplicado devido a não correção da heterocedasticidade (Hollander et al. 2015). Para a seleção das variáveis foi utilizado o método *backward*, no qual foram construídos modelos com todas as variáveis e modelos sem a variável a ser testada, e posteriormente comparados com a estatística F (Anova - *oneway*), sendo a variável mantida ou removida conforme sua significância para o modelo. O processo ocorreu para cada variável até a obtenção das significativas (Zuur et al. 2009). As interações entre as variáveis preditoras não foram incluídas devido à ausência ou pequeno número de amostras em algumas classes. Após a seleção do modelo final, foram aplicados testes post hoc de Tukey HSD e Wilcoxon (este último apenas para *A. concolor*) para identificar quais níveis de cada preditor diferiam entre si (Miller 1981).

Funções de correlação cruzada (ccf) foram utilizadas para verificar a relação da série temporal de ID de cada espécie com a série temporal da temperatura, precipitação e ERSFA dos 33 meses avaliados. A ccf calcula o efeito da variável *x* sobre diferentes períodos (lag) da variável *y* (Ferreira 2017). Para remover a autocorrelação e a não estacionaridade dos dados, foi aplicado um modelo autorregressivo integrado de médias móveis (ARIMA). Os resíduos de cada modelo foram correlacionados com a aplicação da ccf (Ferreira 2017). Foram selecionadas somente as correlações significativas com lag 0, ou seja, com respostas de *y* imediatamente após o efeito de *x*.

Todas as análises foram realizadas no software R versão 3.4.4 (R Core Team 2019), com nível de significância de 5 %. Os testes *t*, Wilcoxon, Mann-Whitney, ccf e Kruskal-Wallis foram feitos com o pacote base do R *stats*. Os modelos gls foram realizados com o pacote *nlme* (Pinheiro et al. 2018) e os modelos ARIMA com o pacote *forecast* (Hyndman et al. 2019).

## 4.5 RESULTADOS

### 4.5.1 Incremento Diamétrico

O incremento médio e o erro padrão (cm) para o período de estudo apresentaram os seguintes valores: *A. concolor*:  $0,13 \pm 0,4$ ; *T. clausenii*:  $0,29 \pm 0,42$ ; *C. gonocarpum*:  $0,78 \pm 0,7$ ; *N. megapotamica*:  $1,74 \pm 1,06$ ; *A. polyneuron*:  $0,44 \pm 0,63$ ; e *C. fissilis*:  $0,87 \pm 0,74$ .

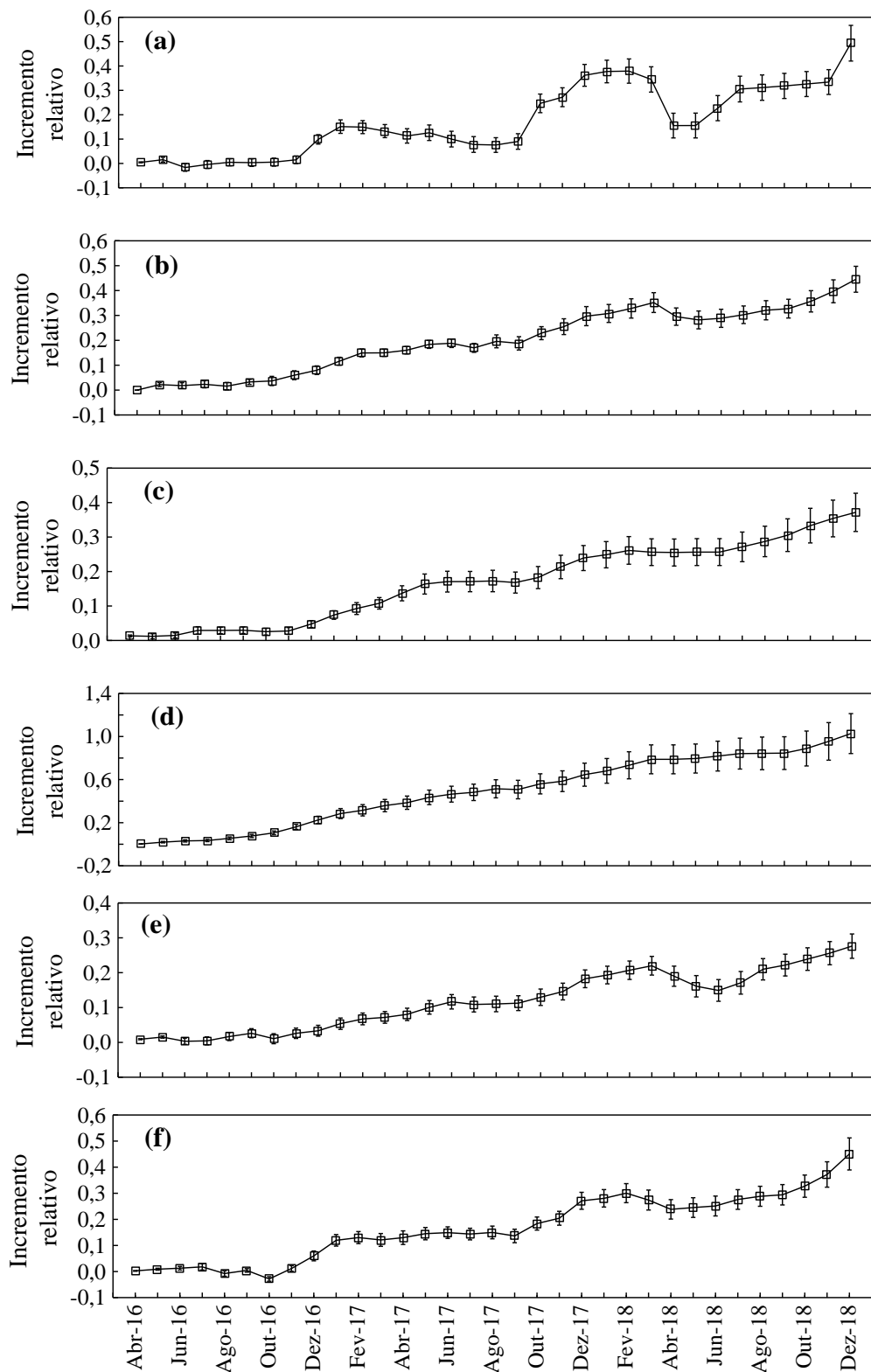
Variações na parada e retomada do ID foram observadas entre as espécies. O início do incremento em 2017 para *A. polyneuron*, *C. fissilis*, *C. gonocarpum*, *N. megapotamica* e *T. clausenii* ocorreu em outubro, já para a espécie *A. concolor*, ocorreu em setembro (Fig 4). O término deste período de incremento também variou, se encerrando em fevereiro de 2018 para as espécies *A. concolor*, *C. fissilis* e *C. gonocarpum*, e em março para *A. polyneuron*, *N. megapotamica* e *T. clausenii* (Fig. 4).

O número de meses nos dois períodos de variação positiva no ID diferiu entre as espécies (Fig. 4). Em *A. concolor*, o período de crescimento de 2016 se estendeu por dois meses e, em 2017, cinco meses (Fig 4a); *T. clausenii* apresentou quatro meses de incremento em 2016 e sete meses em 2017 (Fig 4b); *C. gonocarpum* apresentou seis meses de incremento em 2016 e cinco meses em 2017 (Fig 4c); *N. megapotamica* foi a espécie com maior variação absoluta entre os períodos, com 11 meses de incremento em 2016 e seis meses em 2017 (Fig. 4d); *A. polyneuron* apresentou oito meses de incremento em 2016 e seis meses em 2017 (Fig. 4e); e *C. fissilis* apresentou três meses de incremento em 2016 e cinco meses de incremento em 2017 (Fig. 4f).

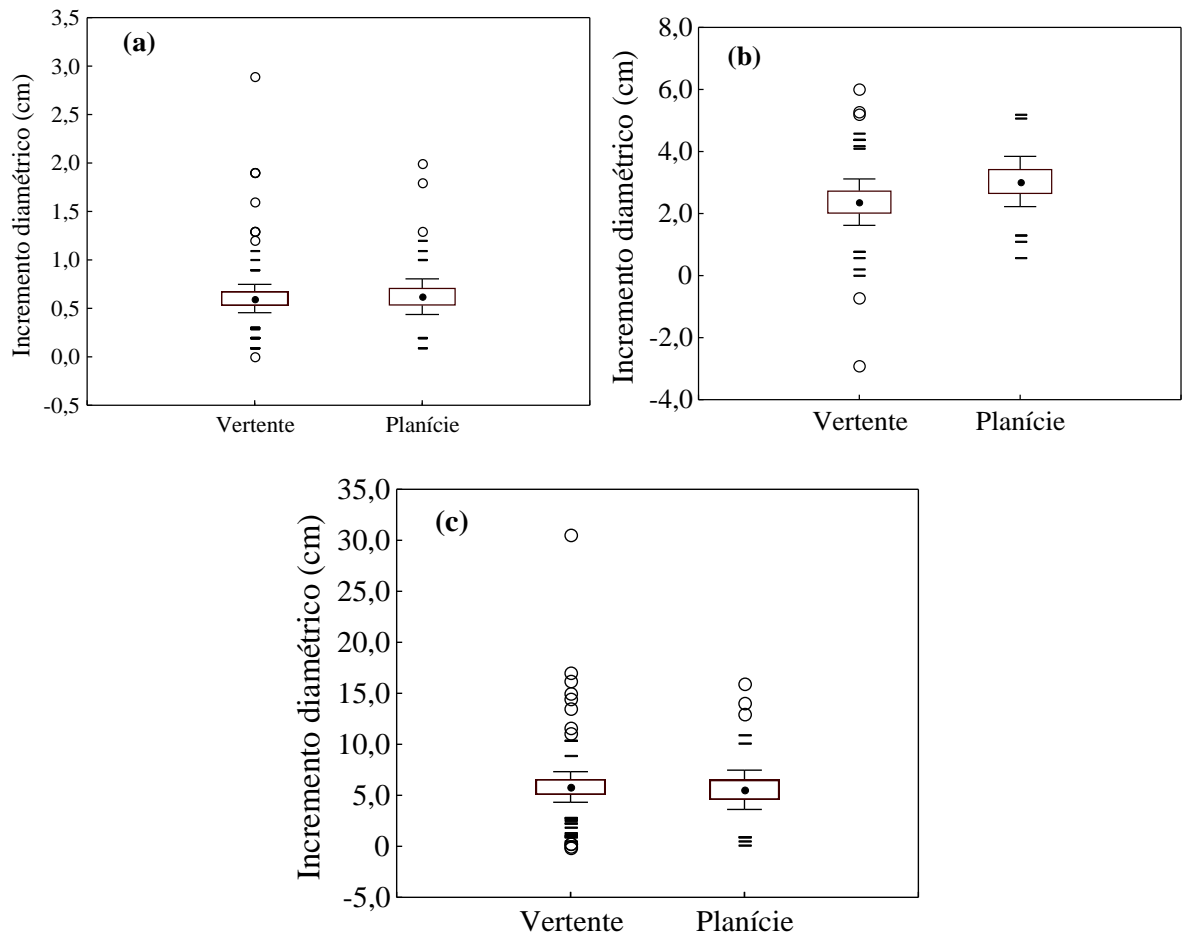
Foi observado ID negativo, no período de março-julho de 2018. A espécie com maior variação foi *A. concolor* (Fig. 4a) e as espécies com menores variações negativas foram *C. gonocarpum* e *N. megapotamica* (Figs. 4c e 4d).

#### 4.5.2 Comparação Do ID Entre Indivíduos Da Vertente E Planície

Os valores do incremento diamétrico médio total  $\pm$  erro padrão (cm) dos indivíduos da vertente e da planície com os respectivos níveis de significância foram: *A. concolor*:  $0,60 \pm 0,07$  e  $0,62 \pm 0,09$ ,  $P=0,55$ ; *C. gonocarpum*:  $2,36 \pm 0,37$  e  $3,03 \pm 0,4$ ,  $P=0,28$ ; *N. megapotamica*:  $5,82 \pm 0,74$  e  $5,54 \pm 0,96$ ,  $P=0,92$ . Os valores de probabilidade observados indicam similaridade no ID total dos indivíduos da vertente e planície (Fig. 5) para as três espécies. Como não houve diferença no ID entre os indivíduos da planície e da vertente, eles foram agrupados para as posteriores análises entre ID e as variáveis ambientais.



**Fig. 4** Curvas de incremento diamétrico relativo de *Actinostemon concolor* (a), *Trichilia claussenni* (b), *Chrysophyllum gonocarpum* (c), *Nectandra megapotamica* (d), *Aspidosperma polyneuron* (e) e *Cedrela fissilis* (f) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, sul do Brasil. Traços verticais sobre as médias indicam o erro padrão



**Fig. 5** Incremento diamétrico médio (cm) dos indivíduos da vertente e da planície para *Actinostemon concolor* (a), *Chrysophyllum gonocarpum* (b) e *Nectandra megapotamica* (c), no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, sul do Brasil. Traços verticais indicam erro padrão. Traços horizontais indicam “outliers”, círculos vazios indicam valores extremos

#### 4.5.3 Incremento Diamétrico E Variáveis Ecológicas

Os modelos estatisticamente significativos de cada espécie apontaram o grau de exposição da copa como variável explicativa do ID e, para *C. fissilis*, também foi incluído a ocupação da copa por lianas, porém apenas na categoria 50-75 % devido à pouca quantidade de indivíduos nas outras categorias. A presença de indivíduos nas classes de exposição da copa apresentou coerência com a posição sociológica da espécie (Tabela 2). Dessa forma, as espécies de subosque *A. concolor* e *T. clausenii* não apresentaram nenhum indivíduo com a copa completamente exposta. Para as espécies de dossel, *C. gonocarpum* não apresentou indivíduos

completamente expostos, ao contrário de *N. megapotamica*. Na categoria emergentes, *A. polyneuron* e *C. fissilis* apresentaram indivíduos em todas as classes de exposição.

**Tabela 2** Número de indivíduos por espécie em cada classe de exposição da copa, no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, sul do Brasil

Espécies	Porcentagem de exposição			
	0-25 %	25-50 %	50-75 %	75-100 %
<i>Actinostemon concolor</i>	74	10	5	-
<i>Trichilia clausenii</i>	39	17	10	-
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	9	18	18	-
<i>Nectandra megapotamica</i>	14	23	26	13
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	18	13	16	12
<i>Cedrela fissilis</i>	8	7	4	5

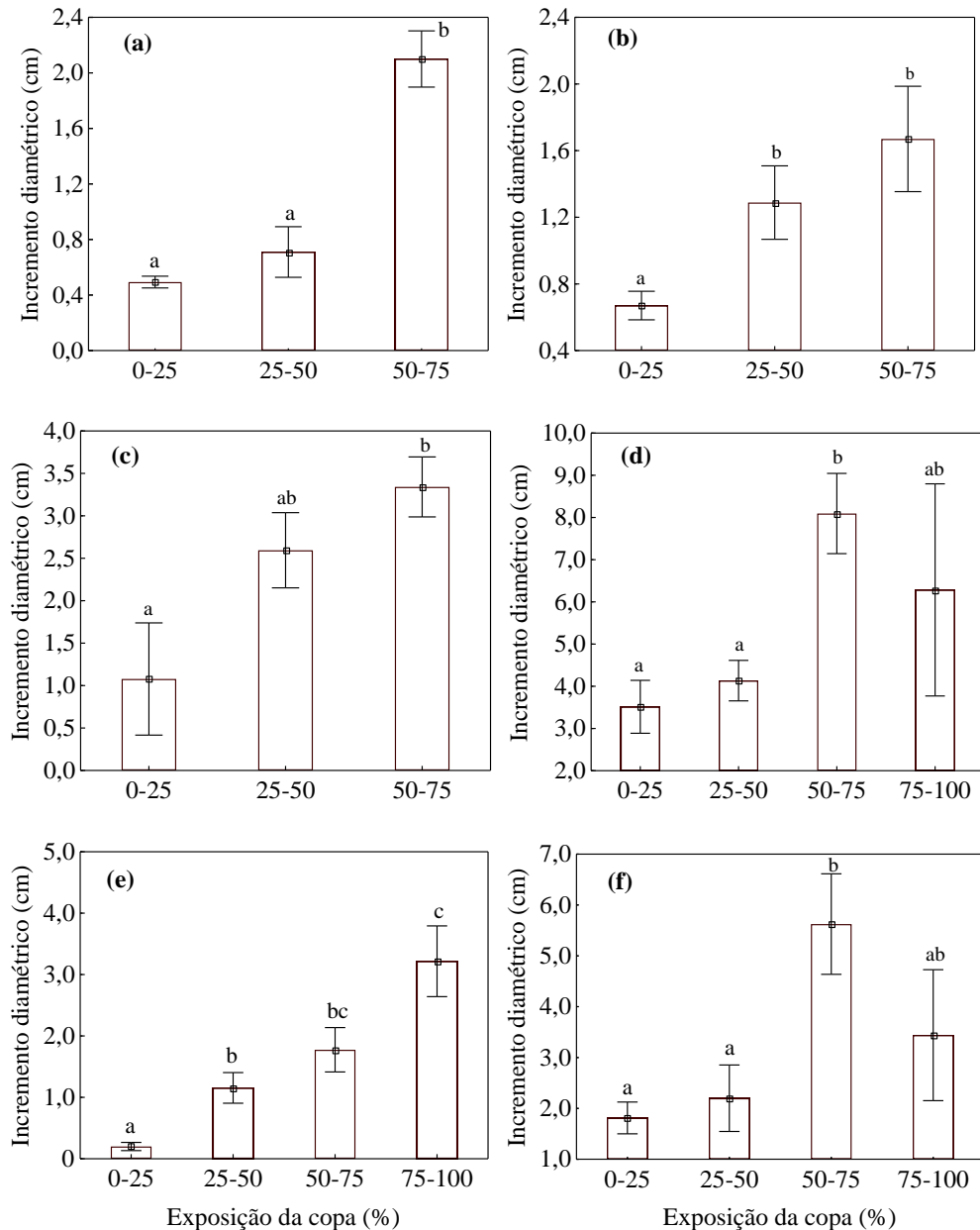
O ID foi maior de acordo com o aumento da porcentagem de exposição da copa para maioria das espécies (Fig. 6). Diferenças significativas foram encontradas entre as classes limítrofes, com exceção de *N. megapotamica* e *C. fissilis*. Para essas duas espécies foram observadas diferenças ( $P < 0,05$ ) entre a classe 50-75 % de exposição da copa e as categorias anteriores (Fig. 6d, f). Para *C. fissilis*, o aumento na porcentagem de ocupação por lianas apresentou influência positiva no incremento (Fig. 7).

#### 4.5.4 Incremento Diamétrico E Variáveis Climáticas

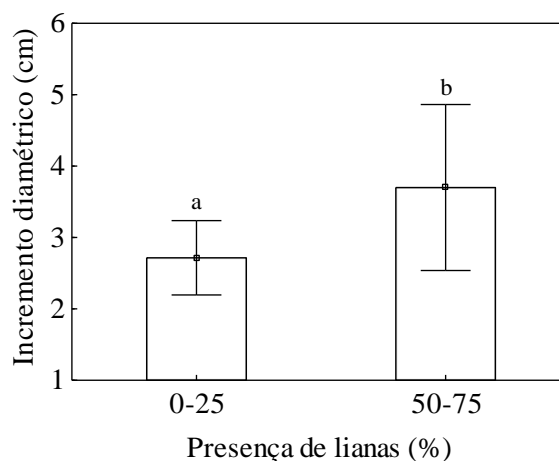
De forma geral, o ID dos indivíduos aumentou em concomitância com a elevação das taxas de precipitação, temperatura e ERSFA (setembro a março), ou seja, na época favorável para o crescimento. A redução ou parada no incremento se deu durante os períodos relativamente secos, frios e de menor ERSFA (abril a julho), portanto, na época desfavorável de crescimento.

Os dados obtidos, após a aplicação do teste de correlação cruzada, indicaram

correlações positivas e estatisticamente significantes em lag=0 entre o ID e a temperatura para *T. clausenii* e *N. megapotamica*; entre o ID e a precipitação para *T. clausenii*; e entre o ID e a energia radiante solar para *A. concolor*, *T. clausenii*, *C. gonocarpum* e *A. polyneuron*, com os valores resumidos na Tabela 3.



**Fig. 6** Incremento diamétrico médio (cm) e porcentagem de exposição da copa dos indivíduos para *Actinostemon concolor* (a), *Trichilia clausenii* (b), *Chrysophyllum gonocarpum* (c), *Nectandra megapotamica* (d), *Aspidosperma polyneuron* (e), *Cedrela fissilis* (f) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, sul do Brasil. Traços verticais indicam o erro padrão e letras diferentes apontam diferenças significantes (Tukey HSD,  $P \leq 0,05$ . Para *A. concolor* teste de Wilcoxon,  $P \leq 0,05$ )



**Fig. 7** Incremento diamétrico médio (cm) de indivíduos de *Cedrela fissilis* com diferentes porcentagens de ocupação da copa por lianas, no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, sul do Brasil. Barras verticais indicam o erro padrão e letras diferentes apontam diferenças significantes (Tukey HSD,  $P \leq 0,05$ )

**Tabela 3** Coeficientes de correlação ( $r$ ) das interações significantes ( $P < 0,05$ ) do teste de correlação cruzada entre as variáveis climáticas e as séries de incremento radial em lag=0 para as espécies durante o período de estudo no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, sul do Brasil. RFA: radiação fotossinteticamente ativa.

<b>Espécies</b>	<b>Variável</b>	<b><math>r</math></b>
<i>Actinostemon concolor</i>	RFA	0,69
<i>Trichilia clausenii</i>	Temperatura	0,41
<i>Trichilia clausenii</i>	RFA	0,37
<i>Trichilia clausenii</i>	Precipitação	0,42
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	RFA	0,45
<i>Nectandra megapotamica</i>	Temperatura	0,45
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	RFA	0,39

#### 4.6 DISCUSSÃO

O ID médio acumulado das espécies estudadas mostrou sazonalidade condizente com o padrão esperado para indivíduos arbóreos sob a condição climática da área de estudo, com resultados semelhantes aos trabalhos conduzidos na mesma área

(Blagitz et al. 2016) e em outras regiões de floresta estacional semidecidual (Ferreira-Fedele et al. 2004; Lisi et al. 2008). Tais autores indicam, assim como observado nesse estudo, que o ID ocorre no período de maiores valores de precipitação, temperatura e luminosidade, e diminuição ou até mesmo interrupção no ID quando as condições se tornam desfavoráveis ao crescimento. Provavelmente a sazonalidade climática controla o ID, pois mesmo possuindo posições sociológicas distintas, as espécies apresentaram respostas semelhantes, divergindo na época de início e final do período de incremento, o que podem ser atribuído às diferentes estratégias de utilização dos recursos e histórias de vida (Sapijanskas et al. 2014, Brienen et al. 2016). A análise das curvas também aponta períodos de decrescimento causado pelo dessecamento do ritidoma, contribuindo para a redução no diâmetro do caule, devido à diminuição da precipitação e umidade relativa do ar (Reich e Borchert 1984). Esse efeito foi intensificado no período entre os meses de março a julho de 2018, que apresentou precipitação média de 63,8 mm, sendo aproximadamente metade dos valores observados nos anos de 2016 (124,9 mm) e 2017 (127,2 mm) para o mesmo período.

Ainda que o ambiente de planície seja afetado por alagamentos esporádicos e possua solos com características hidromórficas, os dados deste estudo apontaram para taxas de ID similares entre as populações da vertente e da planície, o que indiretamente pode indicar que, mesmo com características físicas distintas, ambos propiciam condições de crescimento semelhantes para as espécies estudadas. Alternativamente, a alta mortalidade provocada pelo alagamento de grande proporção que atingiu a área no início das observações promoveu a abertura do dossel (Campos 2019). Dessa forma as plantas que continuaram vivas tiveram mais acesso à luz e esse aumento da disponibilidade do recurso pode ter contribuído para atenuar os efeitos do alagamento e do solo hidromórfico no ID, sendo necessários estudos subsequentes para o esclarecimento destas suposições. Nos ambientes ripários que são suscetíveis a alagamentos anuais previsíveis, ou ainda em condições de saturação de água permanente no solo, as plantas apresentam estratégias para evitar os efeitos negativos da hipoxia causada pela depleção do oxigênio na rizosfera (Kozlowski e Pallardy 2002), que em última instância pode reduzir a fixação de carbono atmosférico (Repo et al. 2016). Espécies arbóreas tolerantes ao alagamento apresentam inatividade cambial, e para as espécies decíduas, queda das folhas em resposta ao quadro de seca fisiológica na época das

águas altas (Schöngart et al. 2002). Se, por um lado, o alagamento restringe o incremento diamétrico nos ambientes de planície alagável, a deposição de sedimentos ricos em nutrientes nas planícies pode favorecer o crescimento (Schöngart et al. 2005). Nos ambientes ripários de rios de planalto, como observado nesse estudo, assim como nas planícies alagáveis, o alagamento contribui fortemente na composição florística (Wittmann et al. 2004; Budke et al. 2008), e em associação a solos com características hidromórficas (Medri et al. 2002; Cardoso et al. 2012) podem levar a uma menor taxa de ID de indivíduos afetados em comparação com indivíduos livres do alagamento.

Rüger et al. (2011) aponta que árvores tropicais no Panamá crescem mais rápido com o aumento da quantidade de luz independentemente de seu tamanho, da mesma forma que os dados desse trabalho indicam que, em geral, quanto maior a exposição da copa maior o ID. Este resultado aponta que, independentemente da posição e tamanho do indivíduo, um aumento na captação de ERSFA tenderá a um aumento na taxa de ID, indicando a importância desta variável.

Para as espécies *N. megapotamica* e *C. fissilis*, o ID dos indivíduos na categoria de exposição 75-100 % não foi significativamente diferente do ID dos indivíduos na categoria 50-75 %. Uma possível explicação para essa observação pode ser atribuída ao fato de que os indivíduos que estavam com maior exposição da copa já apresentariam relativa redução no incremento por conta da idade, pois árvores maiores apresentam menor condutância hidráulica, que por sua vez, reduzirá a incorporação de CO<sub>2</sub> (Black et al. 2008; Speer 2010). Nas espécies *C. gonocarpum* e *T. clausenii*, onde não se observou diferença estatisticamente significativa de crescimento entre a classe 25-50 % para a classe 50-75 %, um acréscimo na disponibilidade de luz nessa faixa de exposição provavelmente não aumentará a taxa de crescimento pois, como são espécies adaptadas à sombra, já poderiam estar próximas do ponto de saturação luminosa (Boardman 1977).

A diferença positiva apontada pela ocupação de lianas entre as categorias 0-25 % e 50-75 % para *C. fissilis* pode advir do fato de que, embora com ocupação moderada da copa, as árvores com lianas já estavam no dossel (observação pessoal) e, dessa forma, obtinham mais luz do que aquelas que não estavam com lianas, mas estavam em posições inferiores as outras árvores.

Worbes (1995) aponta que precipitação abaixo de 60 mm mensais durante 2-3 meses consecutivos desencadearia a formação de anéis de crescimento visíveis e

propícios para a utilização pela dendrocronologia. Esta não é a condição observada nos dados climáticos de longo prazo para a região do estudo, porém, em anos com sazonalidade mais pronunciada, a situação propícia de formação é atingida. Espera-se, portanto, uma variação interanual nas taxas de ID e também na precisão da identificação dos limites dos anéis de crescimento para as espécies nesta área de estudo.

A correlação entre a série temporal de ID e a temperatura, a precipitação e a ERSFA apontaram relações positivas e significativas para algumas espécies, semelhantes às apresentadas por Blagitz et al. (2016), na mesma área de estudo. Os autores correlacionaram o fotoperíodo com o ID, encontrando correlações positivas e significantes para as espécies *C. gonocarpum* ( $r = 0,63$ ) e *T. clausenii* ( $r = 0,57$ ), e positiva, porém não significativa para *A. polyneuron* ( $r = 0,45$ ). Ressalta-se que embora o número de indivíduos, o tempo de observação e técnicas estatísticas diferentes, os valores calculados neste trabalho estão próximos aos reportados pelos autores, indicando a possibilidade do uso da série de ERSFA.

#### 4.7 CONCLUSÃO

A comparação do ID das duas populações que ocorriam na vertente ou na planície alagável para as três espécies avaliadas apontou a ausência de diferenças significativas, fato este inesperado considerando as diferenças físicas dos dois ambientes. O ID de todas as espécies foi sincrônico com a sazonalidade das variáveis climáticas, ou seja, o incremento foi observado na época favorável de crescimento e a redução ou ausência de incremento foi observado na época desfavorável. Dentre as variáveis ecológicas, a porcentagem de exposição da copa influenciou no ID que, de forma geral, foi maior quanto mais expostos estavam os indivíduos. A série de ERSFA juntamente com séries de temperatura e precipitação, apresentaram correlações positivas com o ID.

#### 4.8 REFERÊNCIAS

- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JLM, Sparovek G (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. Meteorol Z 22:711-728
- Bianchini E, Pimenta JA, Santos FAM (2001) Spatial and temporal variation in the

- canopy in a tropical semi-deciduous forest. *Braz Arch Biol Technol* 44:269-276
- Bianchini E, Pimenta JA, Santos FAM (2006) Fenologia de *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. (Sapotaceae) em floresta semidecídua do Sul do Brasil. *Braz J Bot* 29:595-602
- Bianchini E, Popolo RS, Dias MC, Pimenta JA (2003) Diversidade e estrutura de espécies arbóreas em área alagável do município de Londrina, sul do Brasil. *Acta Bot Bras* 17:405-419
- Blagitz M, Botosso PC, Bianchini E, Medri ME (2016) Periodicidade do crescimento de espécies arbóreas da floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. *Sci For* 44:163-173
- Blagitz M, Botosso PC, Longhi-Santos T, Bianchini E (2019) Tree rings in tree species of a seasonal semi-deciduous forest in southern Brazil: wood anatomical markers, annual formation and radial growth dynamic. *Dendrochronologia* 55:93-104
- Boardman NK (1977) Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annu Rev Plant Physiol* 28:355-377
- Bonan GB (2008) Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science* 320:1444-1449
- Borchert R. (1994) Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75:1437-1449
- Botosso PC, Tomazello-Filho M (2001) Aplicação de faixas dendrométricas na dendrocronologia, avaliação da taxa e do ritmo de crescimento do tronco de árvores tropicais e subtropicais. In: Maia NB, Martos HL, Barella W (eds) *Indicadores ambientais, conceitos e aplicações*. EDUC, São Paulo, pp 145-171
- Black BA, Colbert JJ, Pederson N (2008) Relationships between radial growth rates and lifespan within North American tree species. *Écoscience* 15:349-357
- Brienen RJW, Schöngart J, Zuidema PA (2016) Tree rings in the tropics: insights into the ecology and climate sensitivity of tropical trees. In: Goldstein G, Santiago LS (eds) *Tropical tree physiology: adaptations and responses in a changing environment*. Springer International Publisher, pp 439-461
- Brienen RJW, Zuidema PA, Martínez-Ramos M (2010) Attaining the canopy in dry and moist tropical forests: strong differences in tree growth trajectories reflect variation in growing conditions. *Oecologia* 163:485-496
- Budke JC, Jarenkow A, Oliveira-Filho AT (2008) Tree community of two stands of

- riverine forest under different flooding regimes in Southern Brazil. *Flora* 203:162-174
- Campos A (2019) Efeitos de um evento extremo de alagamento sobre a assembleia arbórea em áreas ribeirinhas de uma floresta estacional semidecidual em Londrina, PR. Dissertação, Universidade Estadual de Londrina
- Cardoso FCG, Marques R, Botosso PC, Marques MCM (2012) Stem growth and phenology of two tropical trees in contrasting soil conditions. *Plant Soil* 354:269-281
- Chapin III FS, McFarland J, McGuire AD, Euskirchen ES, Ruess RW, Kielland K (2009) The changing global carbon cycle: linking plant-soil carbon dynamics to global consequences. *J Ecol* 97:840-850
- Chazdon RL, Fetcher N (1984) Light environments of tropical forests. In: Medina E, Mooney HA, Vázquez-Yanes C (eds) *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Springer, Dordrecht, pp 27-36
- Clark DA, Clark DB (1992) Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecol Monogr* 62:315-344
- Cooke JEK, Eriksson ME, Junttila O (2012) The dynamic nature of bud dormancy in trees: environmental control and molecular mechanisms. *Plant Cell Environ* 35:1707-1728
- Engelbrecht BMJ; Herz HM (2001) Evaluation of different methods to estimate understory light conditions in tropical forests. *J Trop Ecol* 17:207–224
- Ferreira PC (2017) *Análise de séries temporais em R: um curso introdutório*. Elsevier, São Paulo
- Ferreira-Fedele L, Tomazello-Filho M, Botosso PC, Giannotti E (2004) Periodicidade de crescimento de *Esenbeckia leiocarpa* Engl. (guarantã) em duas áreas da região sudeste do estado de São Paulo. *Sci For* 65:141-149
- Fritts HC (1976) *Tree rings and climate*. The Blackburn Press, Caldwell
- Graham EA, Mulkey SS, Kitajima K, Phillips NG, Wright SJ (2003) Cloud cover limits net CO<sub>2</sub> uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. *PNAS* 100:572-576
- Gurevitch J, Scheiner SM, Fox GA (2009) *Ecologia vegetal*. Artmed, Porto Alegre
- Harris I, Jones PD, Osborn TJ, Lister DH (2014) Updated high-resolution grids of monthly climatic observations – the CRU TS3.10 Dataset. *Int J Climatol* 34:623-642

- Hastenrath S (1985) *Climate and circulation of the tropics*. D. Reidel, Dordrecht
- Hollander M, Wolfe DA, Chicken E (2015) *Nonparametric Statistical Methods*, 3rd edn. John Wiley & Sons, New York
- Hyndman R, Athanasopoulos G, Bergmeir C, Caceres G, Chhay L, O'Hara-Wild M, Petropoulos F, Razbash S, Wang E, Yasmeeen F (2019) *forecast: forecasting functions for time series and linear models*. R package version 8.5
- Hotta CT, Gardner MJ, Hubbard KE, Baek SJ, Dalchau N, Suhita D, Dodd AN, Webb AAR (2007) Modulation of environmental responses of plants by circadian clocks. *Plant Cell Environ* 30:333-349
- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (2012) *Manual técnico da vegetação Brasileira*. IBGE, Rio de Janeiro
- Junk WJ, Piedade MTF, Lourival R, Wittmann F, Kandus P, Lacerda LD, Bozelli RL, Esteves FA, Nunes da Cunha C, Maltchik L, Schöngart J, Schaeffer-Novelli Y, Agostinho AA (2014) Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. *Aquat Conserv* 24:5-22
- Kozłowski TT, Pallardy SG (2002) Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *Bot Rev* 68:270-334
- Levey S, Wingler A (2004) Natural variation in the regulation of leaf senescence and relation to other traits in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ* 28:223-231
- Lisi C, Tomazello-Filho M, Botosso PC, Roig FA, Maria VRB, Ferreira-Fedele L, Voigt ARA (2008) Tree-ring formation, radial increment periodicity and phenology of tree species from a Seasonal Semideciduous Forest in Southeast Brazil. *IAWA J* 29:189-207
- Linares-Palomino R, Oliveira-Filho AT, Pennington RT (2011) Neotropical seasonally dry forests: diversity, endemism, and biogeography of woody plants. In: Dirzo R, Young HS, Mooney HA, Ceballos G (eds.) *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*. Island Press, Washington, pp 3-21
- Marcati CR, Machado SR, Podadera DS, Lara NOT, Bosio F, Wiedenhoft AC (2016) Cambial activity in dry and rainy season on branches from woody species growing in Brazilian Cerrado. *Flora* 223:1-10
- Medri ME, Bianchini E, Pimenta JA, Colli S, Müller C (2002) Estudos sobre tolerância ao alagamento em espécies arbóreas nativas da bacia do rio Tibagi. In: Medri, ME, Bianchini, E, Shibatta, OA, Pimenta, JA (eds) *A bacia do rio Tibagi*. Edição

- dos editores, Londrina, pp 133-172
- Miller RG (1981) Simultaneous statistical inference. Springer-Verlag, New York
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Core Team (2018). nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-131.1
- Pereira EB, Martins FR, Abreu SL, R  ther R (2006) Atlas brasileiro da energia solar. Projeto SWERA-INPE, S  o Jos   dos Campos
- Perina BB, Liboni AP, Montanher DR, Messetti AVL, Pimenta JA, Bianchini E (2019) Phenology of the tree community in a seasonal forest in southern Brazil. *Braz J Bot* 42:477-490
- R CORE TEAM (2019) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>. Acesso em fev 2019
- Reich PB, Borchert R (1984) Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J Ecol* 72:61-74
- Reis-Avila G, Oliveira JM (2017) Lauraceae: a promising family for the advance of neotropical dendrochronology. *Dendrochronologia* 44:103-116
- Repo T, Launiainen S, Lehto T et al. (2016) The responses of scotspine seedlings to waterlogging during the growing season. *Can J For Res* 46:1439–1450
- Rossetto EFS, Vieira AOS (2013) Vascular flora of the Mata dos Godoy State Park, Londrina, Paran  , Brazil. *Check List* 9:1020-1034
- Rossi S, Deslauriers A, Anfodillo T, Morin H, Saracino A, Motta R, Borghetti M. (2006) Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length. *New Phytol* 170:301-310
- Rolim GS, Sentelhas PC (1997) BHnorm v2.0: balan  o h  drico normal por Thornthwaite & Mather (1955). ESALQ/USP, Piracicaba
- R  ger N, Berger U, Hubbell SP, Vieilledent G, Condit R (2011) Growth strategies of tropical tree species: disentangling light and size effects. *PlosOne*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025330>
- Sapijanskas J, Paquette A, Potvin C, Kunert N, Loreau M (2014) Tropical tree diversity enhances light capture through crown plasticity and spatial and temporal niche differences. *Ecology* 95:2479-2492
- Sch  ngart J, Piedade M, Ludwigshausen S, Horna V, Worbes M (2002) Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *J Trop Ecol* 18:581-597

- Schöngart J, Piedade MTF, Wittmann F, Junk WJ, Worbes M (2005) Wood growth patterns of *Macaranga acaciifolia* (Benth.) Benth. (Fabaceae) in Amazonian black-water and white-water floodplain forests. *Oecologia* 145:454-461
- Schimel DS (1995) Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. *Glob Chang Biol* 1:77-91
- Schulman E (1956) Dendroclimatic changes in semiarid America. University of Arizona Press, Tucson
- Seyednasrollah B, Kumar M, Link TE (2013) On the role of vegetation density on net snow cover radiation at the forest floor. *J Geophys Res Atmos* 118:1-16
- Soares-Silva LH, Kita KK, Silva FC (1998) Fitossociologia de um trecho de floresta de galeria no Parque Estadual dos Godoy, Londrina, Pr, Brasil. *Bol Herb Ezechias Paulo Heringer* 3:46-62
- Speer JH (2010) Fundamentals of tree-ring research. The University of Arizona Press, Tucson
- Stinziano JR, Way DA (2017) Autumn photosynthetic decline and growth cessation in seedlings of white spruce are decoupled under warming and photoperiod manipulations. *Plant Cell Environ* 40:1296-1316
- Walsh RDP (1998) Climate. In: Richards PW (ed) *The tropical rain forest*, 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge, pp 159-202
- Wittmann F, Junk WJ, Piedade MTF (2004) The várzea forests in Amazonia: flooding and the highly dynamic geomorphology interact with natural forest succession. *Forest EcolManag* 196:199-212
- Worbes M (1995) How to measure growth dynamics in tropical trees: a review. *IAWA J* 6:337-351
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM (2009) Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer, New York

**5 CAPÍTULO 3. DENDROECOLOGIA DE DUAS ESPÉCIES ARBÓREAS DE SUB-BOSQUE EM FRAGMENTO DE FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL DO NORTE DO PARANÁ, SUL DO BRASIL.**

Artigo configurado de acordo com as normas do periódico: Dendrochronologia. Disponível em: <https://www.elsevier.com/journals/dendrochronologia/1125-7865/guide-for-authors>

## **Dendroecologia de duas espécies arbóreas de sub-bosque em fragmento de floresta estacional semidecidual do norte do Paraná, sul do Brasil.**

### Highlights

- Ambas as espécies de sub-bosque produzem anéis anuais de crescimento.
- Desaconselha-se a abordagem dendrocronológica usual para *Trichilia clausenii*.
- *Actinostemon concolor* não é influenciada pela dinâmica de clareiras.
- Uma cronologia local foi construída para *Actinostemon concolor*.
- *Actinostemon concolor* é influenciada pela precipitação e energia radiante solar.

### 5.1 RESUMO

A avaliação dos anéis de crescimento é uma importante fonte de informações sobre a relação entre as árvores e o ambiente. Entretanto, as espécies de sub-bosque são frequentemente preteridas, principalmente por apresentarem anéis com anomalias, dificultando, muitas vezes, sua análise. Este estudo objetivou a exploração das potencialidades dendroecológicas de duas espécies de sub-bosque em uma floresta estacional semidecidual. Foi aplicada a técnica de marcação cambial anual em três indivíduos de cada espécie, e a avaliação dos anéis de crescimento em segmentos de disco de 24 indivíduos para cada espécie através das técnicas dendrocronológicas usuais. As espécies exibem anéis anuais, porém *T. clausenii* apresentou elevado número de anéis anômalos, o que impossibilitou posteriores análises. A avaliação das trajetórias individuais do incremento diamétrico (ID) em *A. concolor* indicou que o padrão de recrutamento é majoritariamente do tipo direto e a espécie não responde a dinâmica de abertura e fechamento de clareiras. A relação entre a cronologia local de *A. concolor* (correlação interséries de 0,442) e as variáveis climáticas, apontou ausência de influência da temperatura, mas influência da precipitação e energia solar em alguns meses, possivelmente associada com a variação fenológica da comunidade. Os resultados desaconselham o uso de *T. clausenii* e aconselham a utilização de *A. concolor* em estudos dendroecológicos para a área de estudo assim como em outras regiões do Brasil, da América Central e do Sul.

Palavras-chave: arvoretas, dendroclimatologia, dendrocronologia, interdatação, neotrópico, grupo ecológico.

## 5.2 INTRODUÇÃO

O estudo da sequência dos anéis de crescimento das árvores é uma importante fonte de informações para o estudo da biologia vegetal como, por exemplo, nos trabalhos sobre a autoecologia, dinâmica populacional e as interações entre o crescimento e o clima (Fritts, 1976; Worbes e Fichtler, 2010; Amoroso et al., 2017). Para que esses estudos possam ser conduzidos pelo menos duas premissas devem ser atendidas: (i) os anéis produzidos pela planta devem possuir formação anual; e (ii) que os limites dos anéis possam ser identificados (Worbes e Fichtler, 2010). De acordo com a primeira premissa, quando os anéis presentes do xilema secundário apresentam ritmo anual são denominados anéis anuais de crescimento (Kaennel e Schweingruber, 1995).

Diversas técnicas foram desenvolvidas para determinar a primeira premissa, como a aplicação de marcações cambiais (Mariaux, 1967; Seo et al., 2007), o uso de dendrômetros (Vetter e Botosso, 1989), a interdatação (Stahle, 1999), as avaliações anatômicas da madeira de espécimes com idade conhecida e o uso de radioisótopos (Worbes e Junk, 1989). A utilização da marcação cambial responde satisfatoriamente as duas premissas, pois, ao se retirar uma pequena porção da periderme, floema secundário e região cambial em espaços de tempo padronizados, com a posterior avaliação da quantidade de tecido xilemático produzido após a cicatrização, é possível obter tanto a ritmicidade quanto os marcadores anatômicos para a delimitação do anel de crescimento.

As espécies que atendem essas premissas podem ser estudadas por meio das técnicas dendrocronológicas. No entanto, a escolha das espécies para os estudos seguem algumas sugestões (Cook e Kairiukstis, 1990; Stahle, 1999), como a ocorrência de caducidade foliar estacional, as de maior longevidade e o uso daquelas no qual os indivíduos possuam porte tal que ocupem o dossel ou, de preferência, que sejam emergentes. Tais sugestões potencializam a delimitação correta dos limites dos anéis, proporcionam maior precisão na sincronização interna e elevam a possibilidade de identificação de um possível sinal comum entre os indivíduos, inclusive os climáticos (Stahle, 1999).

Contudo, o número de espécies com diâmetro a altura do peito (DAP)  $\leq 10$  cm é geralmente maior do que o número de espécies com DAP  $\geq 10$  cm em ambientes tropicais (Gentry e Dodson, 1987). Tchouto et al. (2006) apontaram que 80 % das espécies são herbáceas e arvoretas com DAP  $\leq 10$  cm em uma floresta tropical em Camarões. Brambach et al. (2017) indicaram que até 51 % do total de árvores em Sulawesi, Indonésia, são exclusivamente de sub-bosque. Assis e Wittmann (2011) registraram que aproximadamente 42 % das espécies ocorram apenas no sub-bosque em ambiente de várzea amazônica. Os dados apresentados em La Frankie et al. (2006) reforçam esse padrão de distribuição de indivíduos e espécies de sub-bosque ao analisar seis parcelas permanentes em florestas tropicais ricas em espécies de sub-bosque na Ásia, África e América Central. Os estudos frequentemente sugerem que a exclusão das arvoretas e arbustos dos levantamentos florísticos pode subestimar o número de espécies da área.

As espécies que ocupam o sub-bosque geralmente são preteridas, pois crescem sob baixa intensidade luminosa e alta competição por recursos, o que acarretaria a formação de anéis descontínuos (Cook e Kairiukstis, 1990; Worbes, 2002). Esses anéis se formam quando ocorre um rápido crescimento radial durante alguns anos em um determinado segmento do tronco, enquanto há a uma supressão ou um lento crescimento em outro segmento do tronco (Cook e Kairiukstis, 1990) devido a diferenças na alocação de carboidratos, água, minerais e hormônios (Dünisch et al., 1999) e à morte de galhos de grande porte (Cook e Kairiukstis, 1990). Sob tais condições adversas de crescimento podem ser observadas outras anomalias, como a desuniformidade da circularidade dos anéis e a compressão de uma série de anéis em um determinado segmento do tronco, o que aumenta a probabilidade da ocorrência de anéis descontínuos (Speer, 2010) e, em situações extremas, a ausência da produção de lenho (Mil et al., 2016).

A utilização de espécies que possuem anéis com essas características para estudos dendrocronológicos deve ser analisada com muita cautela, e sugere-se que sejam avaliados discos cuidadosamente preparados ao invés de amostras obtidas com trado de incremento (Cook e Kairiukstis, 1990; Worbes, 2002; Fichtler, 2017; Fontana et al., 2018). Por estas razões, poucos estudos dendroecológicos com foco nas espécies de sub-bosque podem ser citados, como Chan et al. (2011) que avaliaram os padrões de crescimento e a estrutura etária de espécies em Taiwan; Schöngart et al. (2017), que estudaram a trajetória de crescimento em três espécies

de planície alagável na Amazônia brasileira; Mil et al. (2016) que registraram a atividade cambial em quatro espécies de floresta tropical no Congo; e Longhi-Santos et al. (2019), que avaliaram a potencialidade da espécie *Sebastiania commersoniana* (Baill.) L.B.Sm. & Downs (*Gymnanthes klotzschiana* Müll. Arg.) para estudos dendroecológicos no sul do Brasil.

Com base na inspeção visual de segmentos de tronco em secção transversal de duas espécies de sub-bosque, *Actinostemon concolor* (Spreng.) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) e *Trichilia clausenii* C. DC. (Meliaceae), e a constatação da presença de camadas de crescimento, levantou-se a hipótese de que tais camadas seriam anuais e fonte de informações dendroecológicas. Para testar essa hipótese, o presente trabalho foi desenvolvido objetivando: 1- verificar se a ocorrência de anéis de crescimento é anual; 2- estabelecer a idade dos indivíduos; 3- avaliar a possibilidade de interdatação com valores satisfatórios entre os indivíduos e a elaboração de cronologias locais; 4- obter informações autoecológicas e dendroclimáticas.

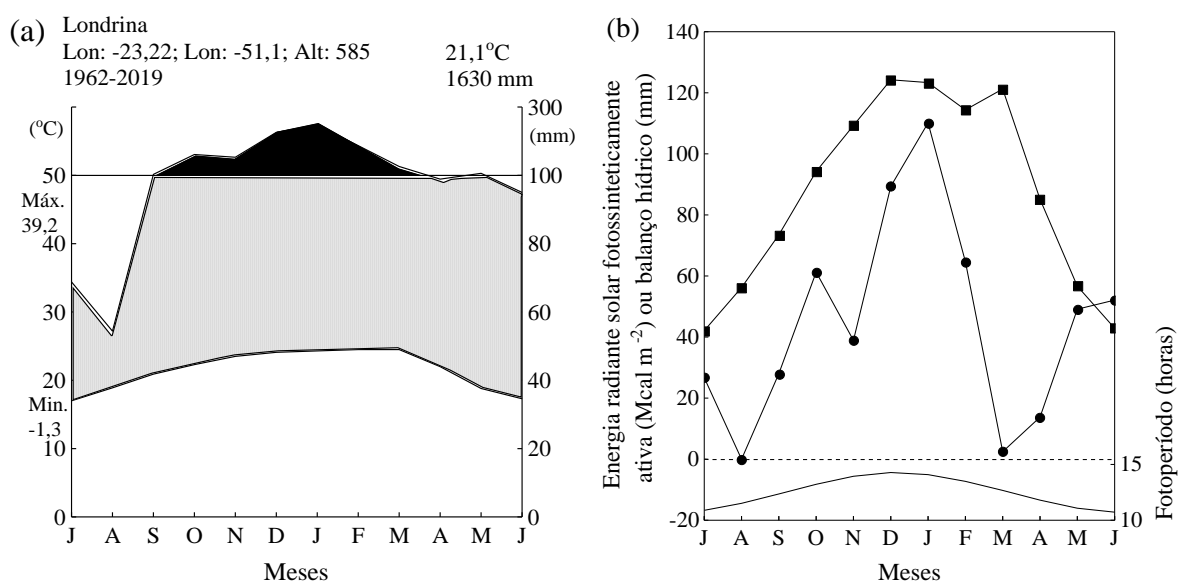
### 5.3 MATERIAIS E MÉTODOS

#### 5.3.1 Área De Estudo E Espécies Seleccionadas

O estudo foi desenvolvido no Parque Estadual Mata dos Godoy (PEMG), localizado no município de Londrina, estado do Paraná, sul do Brasil. O centro do PEMG tem como coordenadas 23° 27' S e 51° 15' W e é cortado pelo Trópico de Capricórnio. De acordo com a classificação de Köppen, o clima da região é do tipo Cfa (Alvares et al., 2013), apresenta precipitação anual média de 1630 mm e temperatura anual média de 21,1 °C (Perina et al. 2019). A altitude máxima é de 600 m acima do nível do mar (Bianchini et al. 2003).

O PEMG é um remanescente de floresta estacional semidecidual submontana, pertencente ao bioma Mata Atlântica (IBGE, 2012). Linares-Palomino et al. (2011) classifica este tipo florestal como floresta tropical sazonalmente seca, localizada no núcleo Austro-Atlântico. Uma característica relevante nesta área é a sazonalidade das variáveis ambientais (Fig. 1a), apresentando uma estação chuvosa, quente e com fotoperíodo longo (outubro a março), e uma estação relativamente seca, fria e com fotoperíodo curto (abril a setembro). O mês com

menor precipitação é agosto, com média pluviométrica de 58,2 mm e o mês mais chuvoso é janeiro, com média pluviométrica de 239,8 mm. Junho apresenta o fotoperíodo mais curto (10,7 h) e dezembro o fotoperíodo mais longo (13,4 h). Ressalta-se que apenas em agosto o balanço hídrico normal (Rolim e Sentelhas 1997) apresenta uma retirada de 0,01 mm (Fig. 1b) e em determinados anos a diferença pluviométrica e térmica entre as estações pode ser acentuada ou atenuada, de acordo com os dados obtidos das estações meteorológicas de Londrina operadas pelo Instituto Nacional de Meteorologia (INMET) para o período de 1962-2019 e do Instituto Agrônomo do Paraná (IAPAR) para o período de 1976-2019. Dessa forma, observa-se um acoplamento das fenofases da comunidade arbórea com a alternância das estações, mais evidente para a abscisão foliar (com queda pronunciada na estação seca) e mais discreto para os outros atributos (Perina et al. 2019).



**Fig. 1.** Dados climáticos médios mensais (1962-2019) para a região de Londrina-PR. (a) Climograma de Walter e Lieth. (b) -■-, valores mensais de energia radiante solar fotossinteticamente ativa (Mcal m<sup>-2</sup>); -●-, extrato do balanço hídrico (mm); linha sólida inferior, fotoperíodo (horas). Área abaixo da linha pontilhada indica déficit hídrico e área acima indica excedente hídrico. Os dados foram obtidos das estações meteorológicas de Londrina, operadas pelo Instituto Agrônomo do Paraná e Instituto Nacional de Meteorologia.

Na vertente, o solo é do tipo latossolo roxo eutrófico, profundo e bem drenado (Bianchini et al. 2006), onde se desenvolve uma floresta com dossel entre 10 a 20 m de altura, com alguns indivíduos emergentes de até 40 m de altura (Bianchini et al. 2001).

*A. concolor* e *T. claussenni* são espécies esciófitas e seletivamente higrófitas, muito frequentes, ocorrem preferencialmente no interior das florestas (Klein, 1984; Smith et al., 1988). *A. concolor* é uma arvoreta de 2 a 10 m de altura e 6 a 10 cm de DAP, com tronco reto ou levemente tortuoso (Smith et al., 1988), de formato circular nos indivíduos de menor diâmetro e lobado nos de maior diâmetro (obs. pessoal). Possui ampla distribuição pelo Brasil em diversos biomas e na Costa Rica, Panamá, Peru, Bolívia, Paraguai, Argentina e Uruguai (Pscheidt e Cordeiro, 2012; Melo e Esser, 2019). *T. claussenni* é uma arvoreta de 5 a 12 m de altura e 6 a 10 cm de DAP, com tronco geralmente tortuoso e irregular, ou pouco retorcido (Klein, 1984). Possui distribuição descontínua de Minas Gerais ao Rio Grande do Sul nas florestas ombrófilas e estacionais, com menor frequência nas florestas ciliares e de altitude (Pastore, 2003). A alta abundância dessas espécies pode maximizar a possibilidade da coleta de discos em razão de morte promovida pela queda de árvores maiores.

### 5.3.2 COMPROVAÇÃO DA ANUALIDADE

A periodicidade anual da produção dos anéis de crescimento foi testada por meio da técnica de marcação cambial (Mariaux, 1967) em três indivíduos de cada espécie. Inicialmente foi identificado o período de aumento no incremento diamétrico (ID) por meio de medições repetidas do tronco (Capítulo 2), sendo que as incisões foram realizadas no período de ausência de variação do ID, em julho de 2015 e 2016, e a amostra do lenho foi obtida em julho de 2017. As incisões, medindo aproximadamente 5 mm de largura por 50 mm de altura, foram efetuadas com canivete a altura de 1,3 m do solo (DAP) (Fig. 2).



**Fig. 2.** Marcação cambial em indivíduo de *Actinostemon concolor* em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. Barra: 5 cm.

### 5.3.3 Coleta E Preparação Das Amostras

Segmentos do caule dos indivíduos com marcação cambial (três para cada espécie), daqueles mortos devido à queda de outras árvores (10 de *A. concolor* e 12 de *T. clausseanii*) e dos indivíduos mortos em pé (11 de *A. concolor* e 9 de *T. clausseanii*) foram coletados com serra manual e transportados para o laboratório. Após secagem ao ar livre, foram extraídos discos medindo aproximadamente 3 cm de largura das alturas 0 m (base do tronco) e DAP em relação ao nível do solo. Os discos foram polidos manualmente com lixas com granulometria a partir de 100 até 2000, e analisados sob microscópio estereoscópico Leica Ez4 para a avaliação das marcações cambiais e a identificação dos limites dos anéis de crescimento. Foi adotada a convenção de Schulman (1956) para a datação dos anéis, em que o ano calendário do anel corresponde ao ano do início da formação do anel.

Para a elaboração das séries de largura dos anéis de crescimento foram alocados de quatro até oito raios por disco, de acordo com a variação dos anéis, excluindo áreas de extrema variação na largura e a cada 10 anéis, os raios foram interconectados para a verificação da marcação e a identificação de anéis localmente ausentes (Baker et al. 2017). As amostras foram digitalizadas em scanner de mesa HP-SJ300, com definição de 4800 dpi e mensuradas com software Image-Pro Plus 4.5.0.29 para Windows, com precisão de 0,01 mm.

A idade absoluta dos indivíduos foi obtida pela contagem direta do número de anéis em séries completas, ou seja, desde a medula até a casca, para os discos da

base e acrescido um ano, para considerar a medula. Para os indivíduos que continham discos nas alturas da base e do DAP, foi realizada a sincronização gráfica e estatística entre os discos para determinar a quantidade média de tempo para alcançar a altura do DAP. Assim, para os indivíduos que possuíam apenas o disco do DAP, a idade e o incremento médio até essa altura foram adicionados nas séries de ID para posicionar corretamente o disco, porém os valores introduzidos nas séries não compuseram os cálculos.

#### 5.3.4 Análises Dendrocronológicas E Dendroecológicas

A verificação da sincronização das séries nos indivíduos e entre indivíduos foi efetuada visualmente por meio de gráficos e, posteriormente, submetidas à análise de correlação por sobreposição de segmentos a 99 % (Speer, 2010), utilizando o software COFECHA (Holmes, 1983). O tamanho do segmento de correlação entre os segmentos das séries e a cronologia e da janela de sobreposição (“lag”), variou de acordo com o número de anéis contidos nas séries de anéis de crescimento. Foram excluídas das cronologias locais as séries que apresentaram correlações abaixo do valor crítico indicado pelo teste, mesmo após a identificação e a correção de erros de marcação, como falsos anéis ou anéis localmente ausentes. Indivíduos que não continham ao menos duas séries interdatadas também foram excluídos.

Para a datação das séries provenientes dos indivíduos mortos foi realizada a sincronização interna das séries para cada árvore, e comparadas estatisticamente com uma série mestre composta por indivíduos longevos, com sincronização satisfatória e de idade conhecida, utilizando o software COFECHA (Speer, 2010). O programa indica as 11 primeiras maiores correlações para cada série, que são então verificadas para a identificação de um padrão comum entre as séries de um mesmo indivíduo, assim como a coerência etária. O último termo se refere ao procedimento de somar a quantidade de anéis da série com a idade indicada pelo programa, e verificar a pertinência da data encontrada. Foi selecionada a data com maior correlação e coerência (Holmes, 1983; Speer, 2010).

A construção da cronologia mestre local foi realizada com o software COFECHA e posteriormente utilizado o programa ARSTAN, que padroniza as séries de largura de anéis ajustando-as de acordo com uma função padrão suavizadora selecionada, realiza a média das séries e desenvolve uma cronologia em nível da

população. Este procedimento retira sinais não climáticos, como por exemplo, o crescimento biológico. Neste estudo foi utilizada a função “*cubic smoothing spline*” utilizando uma janela de “*spline*” de 20 anos. As estatísticas EPS (*Expressed Population Signal*) e *running-rbar* foram calculadas utilizando segmentos de correlação de 10 anos com sobreposição de cinco anos. A EPS é uma medida da variabilidade comum expressa na cronologia, e usualmente valores acima de 0,85 indicam que a variabilidade encontrada é um sinal coerente da variação de algum fator (geralmente climático) em nível local (Speer, 2010). Ao contrário, valores abaixo desse ponto indicam que a cronologia começa a ser dominada por variações individuais (Speer, 2010), embora Piraino et al. (2015) sugeriram que valores abaixo desse limite possam ser aceitos. A estatística *running-rbar* é uma medida da força do sinal através da cronologia, sendo possível assim identificar setores da cronologia de maior ou menor correlação (Cook et al., 2000). Ambas são dependentes do tamanho da amostra sendo que, quanto maior o número de séries para efeito de cálculo, maior robustez e confiança os resultados apresentarão (Speer, 2010).

As avaliações dendroecológicas a seguir se referem aos discos da base. A identificação de variação no ID (VID) foi obtida pelo cálculo da porcentagem de VID para cada anel nas séries individuais de anéis de crescimento (Abrams et al., 1995) utilizando uma média móvel de 10 anos. Esse procedimento evita as influências das variações de longo prazo da relação idade-diâmetro e das variações de curto período de ordem climática (Nowacki e Abrams, 1997). A VID foi obtida de acordo com a seguinte fórmula:  $\%VID = [(M2 - M1)/M1] \times 100$ , onde M1 é a média do ID dos 10 anos anteriores, incluindo o ano em avaliação; e M2 é a média do ID dos 10 anos posteriores ao ano em avaliação (Nowacki e Abrams, 1997). Dado a natureza do cálculo, os 10 primeiros e os 10 últimos anéis da série não são avaliados. A janela de 10 anos sugerida por Brienen e Zuidema (2006) é adequada para a identificação do processo de abertura e fechamento de clareiras, considerando que o tempo médio de fechamento de clareiras em ambientes tropicais pode levar 15 anos. Todos os eventos de supressão e liberação do crescimento foram contabilizados e classificados de acordo com os critérios sugeridos por Brienen e Zuidema (2006), onde alterações por no mínimo cinco anos consecutivos além de 100 % são consideradas liberação consistente, e abaixo de -50 % são consideradas supressão consistente.

O padrão de recrutamento para cada indivíduo foi classificado de acordo com

os critérios propostos por Brienen et al. (2010): 1- Crescimento direto: o indivíduo não apresenta eventos de liberação ou supressão sustentada (> 5 anos); 2- supressão seguida de uma liberação sustentada, onde ocorre ao menos um evento de liberação pronunciado e nenhum evento de liberação posterior; e 3- múltiplos eventos de supressão e liberação.

Foi utilizado o teste de Kruskal-Wallis a 95 % de significância para comparar o tempo de permanência em cada classe diamétrica com intervalos de 1 cm, contando com no mínimo 10 indivíduos em cada classe e utilizando apenas os intervalos completos. Os limiares de crescimento do 25° e do 75° percentil foram obtidos de acordo com o ordenamento de todas as medidas de largura dos anéis e localização dos respectivos valores (Baker e Bunyavejchewin, 2006).

Para a identificação do efeito das variáveis climáticas no ID, foi utilizada a cronologia padronizada “Ars”, que não retém o efeito de autocorrelação, mas re-insere a variação populacional (Speer, 2010). O procedimento padrão em reconstruções dendroclimatológicas consiste na identificação e mensuração das relações entre as variáveis climáticas que influenciam o ID e a cronologia (calibração), a comparação dos valores de índices observados com os valores calculados (verificação) e, em caso de sucesso nas etapas anteriores, os valores das variáveis anteriores ao período de dados meteorológicos observados são calculados, ou seja, a reconstrução (Fritts, 1976). Para a calibração primeiramente foram calculadas correlações de Pearson entre a cronologia e as variáveis climáticas (Fritts, 1976) mês a mês e também com a média para os quadrimestres outubro-janeiro (período de ID - Capítulo 2), fevereiro-maio e junho-setembro, com valor crítico de  $r = 0,259$  a 95 % de significância, obtido de acordo com o tamanho da série das variáveis climáticas. Foi considerado o ano corrente e um ano anterior, objetivando a verificação de uma possível defasagem na resposta da interação entre o ID e as variáveis climáticas (Fritts, 1976, Castagneri et al., 2018). Posteriormente foi aplicada uma regressão linear múltipla, para quantificar a intensidade da relação entre as variáveis pré-selecionadas e a cronologia, ou seja, utilizando aqueles meses em que a correlação de Pearson foi significativa, após a validação dos pressupostos e ajustes matemáticos necessários. A verificação foi efetuada através da correlação de Pearson a 95 % (Fritts, 1976, Cook e Kairiukstis, 1990).

As variáveis climáticas mensais de temperatura média (°C), precipitação total (mm) e horas de sol foram obtidas do Instituto Nacional de Meteorologia, de 1962 a

2019, e do Instituto Agronômico do Paraná de 1976 a 2019, das estações de Londrina. A quantidade de energia radiante (Kcal m<sup>-2</sup>) foi calculada para a área de estudo de acordo com a proposta apresentada no Capítulo 2.

## 5.4 RESULTADOS

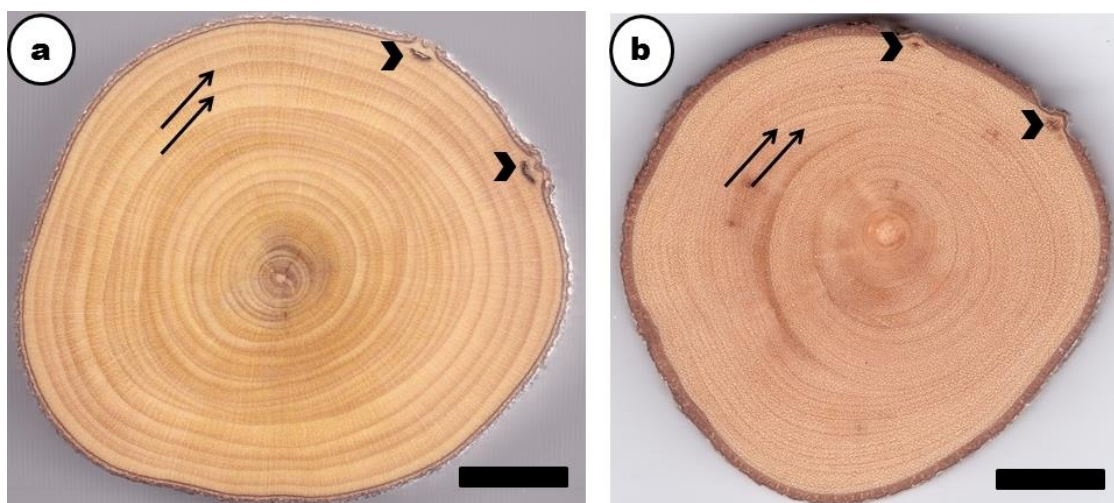
### 5.4.1 Identificação Dos Anéis De Crescimento

*A. concolor* apresenta anéis de crescimento delimitados por 1-3 camadas de fibras achatadas radialmente e com paredes celulares mais espessas, permitindo a identificação macroscópica por um gradual escurecimento da camada, encerrando de forma abrupta na transição entre o lenho tardio e o lenho inicial do próximo anel. Os anéis são distintos por toda a circunferência (Fig. 3a), porém em porções com lenho de tensão ou onde há compressão, podem se tornar difíceis de delimitar. Em duas das três amostras (ACCO109 e ACCO110) foi possível a contagem do número de camadas de xilema secundário condizentes com a execução das marcações cambiais (Figs. 4a e 5a-b). Na amostra ACCO34 foi observada a formação de um tecido de cicatrização nos locais de aplicação das marcações (Fig. 5c-d), mas observou-se a presença do anel de crescimento em outras áreas do disco. A espécie apresentou falsos anéis (Fig. 5c) e anéis localmente ausentes em quantidade compatível com a delimitação e a sincronização satisfatórias. Os falsos anéis são identificados por flutuações de densidade da madeira, onde as células gradualmente apresentam espessamento da parede e achatamento radial e, também gradualmente, voltam a apresentar tamanho e espessamento da parede típicas do lenho inicial.

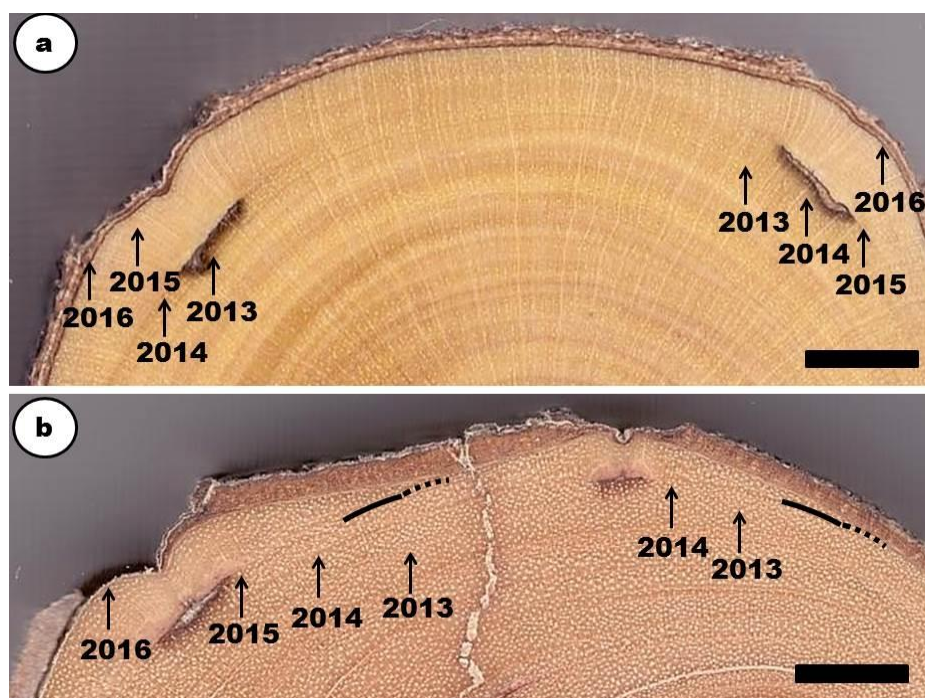
*Trichilia claussenni* possui anel de crescimento definido pela presença de parênquima axial marginal, variando entre pouco distinto a indistinto (Fig. 3b). Nas amostras TRCL244 e TRCL296 foi possível fazer a contagem do número de camadas de xilema secundário condizentes com as marcações cambiais (Figs. 4b e 5e-f). Na amostra TRCL262 foi observada a formação de tecido de cicatrização nos locais de aplicação das marcações (Fig. 5g-h), sem a formação de lenho em outras áreas do disco. Os indivíduos avaliados apresentaram elevada quantidade de falsos anéis, anéis localmente ausentes e anéis não distintos ou dificilmente distintos por toda a circunferência (Figs. 4b e 5g-h). Os falsos anéis são caracterizados por faixas

descontínuas de parênquima axial.

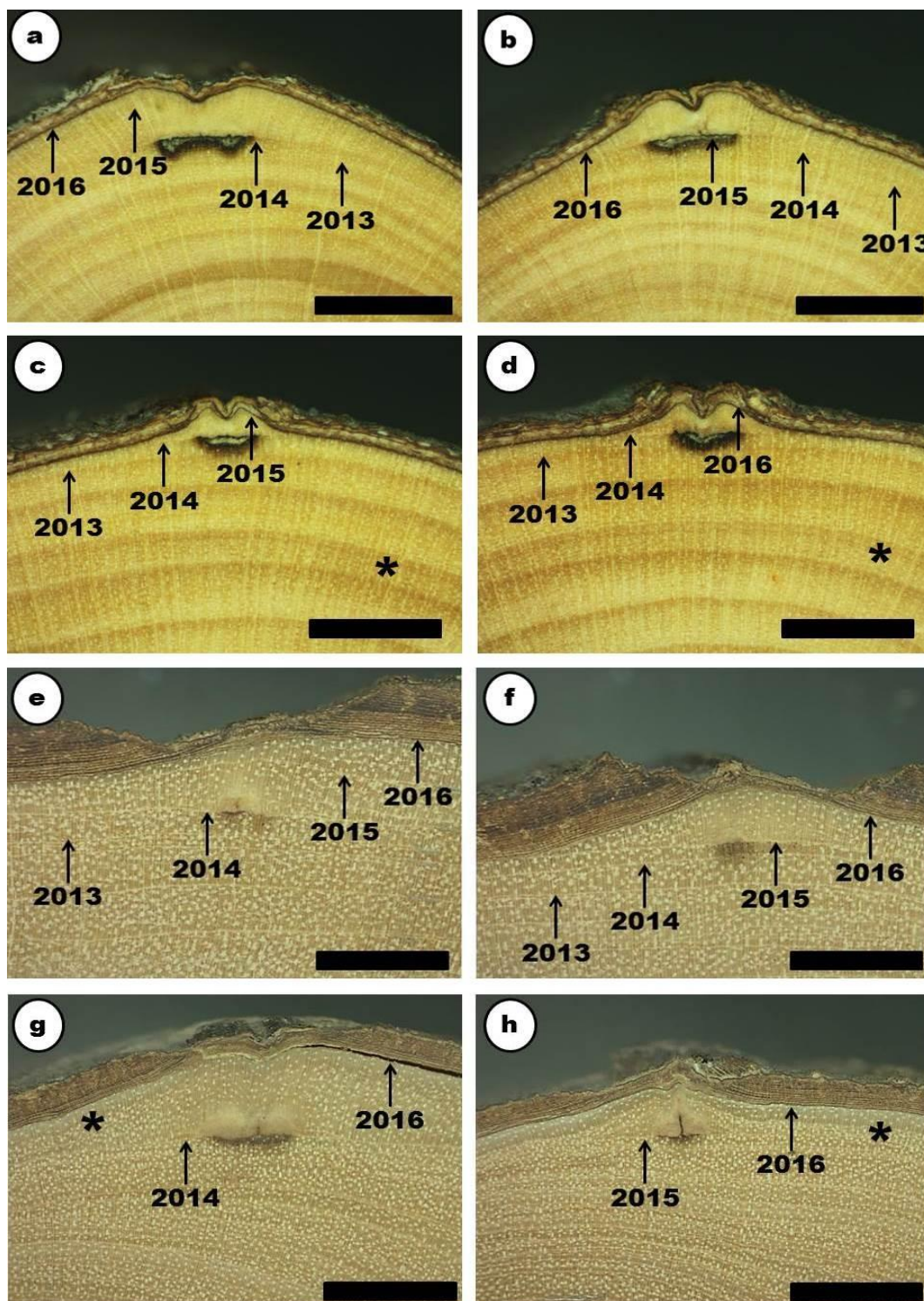
Devido ao elevado número de anomalias observadas nos anéis de *T. claussegni* (Apêndice 2) não foi possível a construção das séries individuais de ID e a interdatação, impossibilitando a aplicação de procedimentos dendrocronológicos para a espécie. Portanto, os resultados apresentados sobre a idade dos indivíduos, interdatações, datação de indivíduos mortos, dendroecologia e dendroclimatologia são exclusivamente para *A. concolor*.



**Fig. 3.** Secções transversais do caule a 1,3 m do solo indicando os anéis de crescimento e as marcações cambiais para *Actinostemon concolor* (a) e *Trichilia claussenni* (b) em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. Setas indicam o limite dos anéis; pontas de seta indicam as marcações cambiais. Escala: a = 5 mm; b = 1 cm.



**Fig. 4.** Secções transversais do caule a 1,3 m do solo indicando a anualidade da formação dos anéis de crescimento em *Actinostemon concolor* (a) e *Trichilia claussenni* (b) em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. Setas indicam o limite dos anéis. Linha tracejada indica o início da descontinuidade do anel. Escala: A = 2 mm; B = 4 mm.

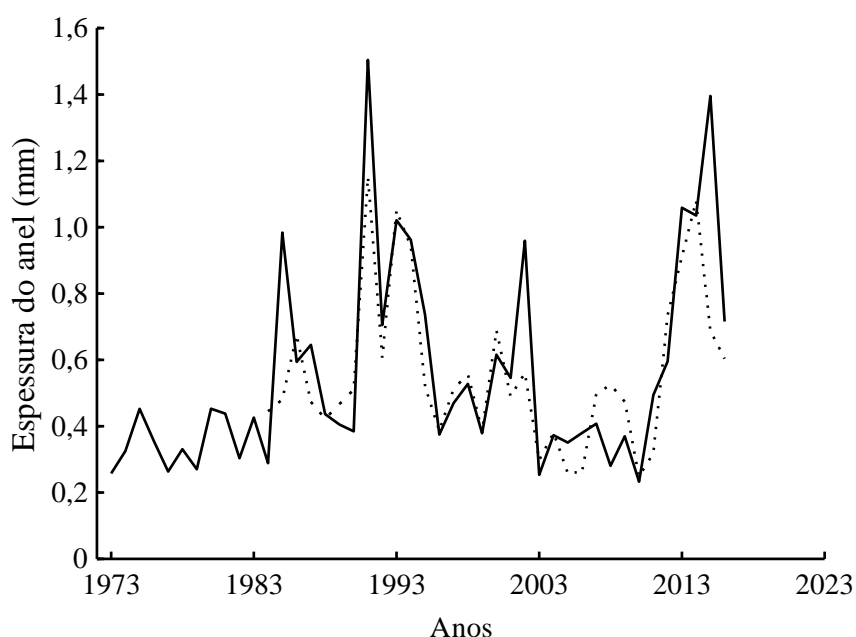


**Fig. 5.** Detalhes de secções transversais do caule a 1,3 m do solo indicando a anualidade da formação dos anéis de crescimento em *Actinostemon concolor* (a-d) e *Trichilia claussenni* (e-h) em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. Setas indicam o limite dos anéis. Asteriscos indicam falsos anéis. Escala: a-f = 2 mm; g-h = 4 mm.

#### 5.4.2 Idade Dos Indivíduos De *Actinostemon Concolor*

Dos 24 indivíduos analisados, 17 apresentaram séries de anéis completas para a base e a 1,3 m do solo que foram sincronizados (Fig. 6), e a diferença média da largura dos anéis entre as duas alturas foi de -6,63 % (IC 95 %: -11,58 – -1,68 mm;  $s = 38,57$  mm). A idade absoluta desse grupo de indivíduos variou de 26 até 80 anos, e o tempo médio para que o indivíduo atingisse a altura de 1,3 m foi de 15,8 anos (IC 95 %: 11,24 – 20,36 anos,  $s = 9,59$  anos), variando de três até 38 anos. As idades desses indivíduos se encontram no Apêndice 3.

A avaliação de 1392 anéis de 24 indivíduos apontou ID médio de  $0,117 \pm 0,09$  cm ano<sup>-1</sup>. O ID médio abaixo do 25° percentil ( $0,014$  cm ano<sup>-1</sup>) foi observado em quatro (16,67 %) indivíduos, e nos outros 20 indivíduos (83,3 %) o ID médio ficou entre o 25° e o 75° percentil ( $0,14$  cm ano<sup>-1</sup>). A idade máxima observada foi de 123 anos em um indivíduo morto, em que 15 anos foram incluídos no início da série, correspondente ao tempo médio até que ele alcançasse 1,3 m.

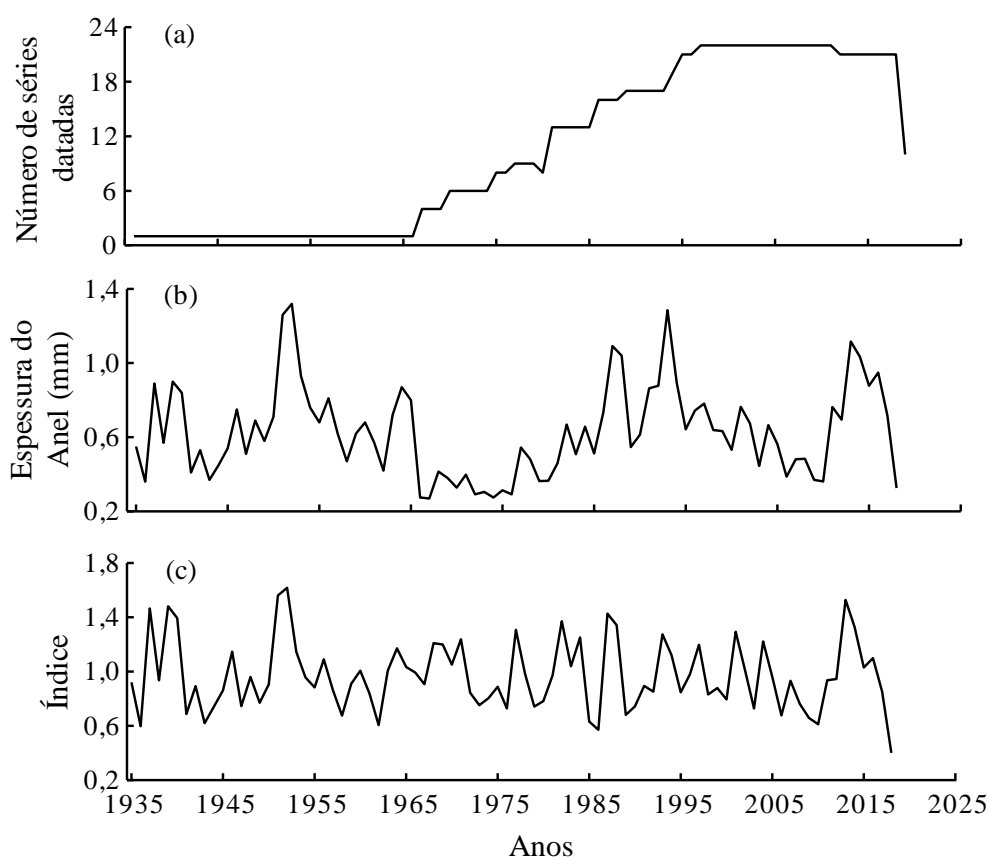


**Fig. 6.** Exemplo de sincronização entre a série de largura de anéis obtida de discos coletados do caule a 0 m (linha sólida) e a 1,3 m do solo (linha tracejada), para *Actinostemon concolor* em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil.

### 5.4.3 Interdatações Em *Actinostemon Concolor*

Dos 24 indivíduos avaliados, 15 apresentaram valores de correlação interna maior que o valor crítico, definido pelo tamanho do segmento de comparação, cinco indivíduos (ACCO109, ACCO240, ACCO324, ACCO2459 e ACCO6508) apresentaram valores abaixo do indicado pelo teste, porém relativamente altos; e quatro indivíduos (ACCO87, ACCO110, ACCO198 e ACCO296) apresentaram valores de correlação abaixo do valor crítico indicado pelo teste (Tabela 1).

A cronologia mestre local foi composta por sete indivíduos (ACCO 34, ACCO 197, ACCO 199, ACCO 297, ACCO 324, ACCO 445 e ACCO 1152) resultando em uma cronologia contendo 23 séries, compreendida entre 1934-2017 (84 anos) com 839 anéis checados (Fig. 7). A correlação média foi de 0,442, a sensibilidade média de 0,462 e o valor EPS (1970-2010) médio de 0,843 (Fig. 8).



**Fig. 7.** Resumo da análise estatística da cronologia local de *Actinostemon concolor* em sub-bosque de um fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. (a) Profundidade amostral. (b) Média das larguras dos anéis de crescimento. (c) Cronologia indexada “Ars” gerada pelo programa ARSTAN.

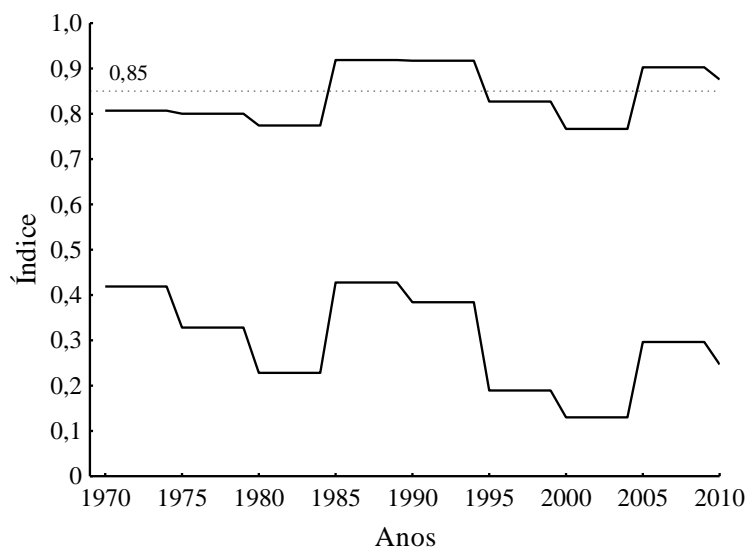
**Tabela 1**

Critérios e valores observados para a interdatação dos indivíduos de *Actinostemon concolor* em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. Ind: número do indivíduo; Alt: altura do disco; Séries: número de séries por disco; Anéis: número de anéis na série do indivíduo; Ano: data do último anel; Seg: quantidade de anéis nos segmentos de correlação da série individual com a cronologia do indivíduo/ valor do “lag”; V. crit.: valor crítico do teste de significância de correlação entre as séries de cada indivíduo; V. obs.: valor de correlação observado entre as séries; Sens: sensibilidade da cronologia.

Ind.	Alt.	Séries	Anéis	Ano	Seg.	V. crít.	V. obs.	Sens.
34	1,3	6	31	2016	16/8	0,574	0,682	0,556
87	0	4	63	2015	30/15	0,422	0,375	0,367
109	0	4	25	2016	10/5	0,715	0,628	0,427
110	0	4	30	2015	10/5	0,715	0,483	0,423
197	0	7	52	2015	20/10	0,515	0,725	0,486
198	0	3	44	2015	20/10	0,515	0,162	0,335
199	0	5	45	2016	20/10	0,515	0,673	0,456
240	1,3	4	26	2016	10/5	0,715	0,614	0,379
242	0	8	72	2016	30/15	0,422	0,563	0,355
294	1,3	3	64	2015	30/15	0,422	0,527	0,274
297	0	3	49	2015	30/15	0,422	0,692	0,421
324	1,3	7	39	2016	20/10	0,515	0,584	0,309
1152	0	4	33	2015	16/8	0,574	0,567	0,355
296	1,3	4	93	1997- 2000 <sup>1</sup>	30/15	0,422	0,155	0,347
320	1,3	7	34	*	20/10	0,515	0,541	0,343
440	0	5	79	1996- 1998 <sup>1</sup>	30/15	0,422	0,423	0,306
444	1,3	5	112	2001- 2006 <sup>1</sup>	40/20	0,366	0,515	0,348
445	1,3	6	100	2009 <sup>1</sup>	40/20	0,366	0,453	0,308
446	1,3	4	89	2008- 2009 <sup>1</sup>	40/20	0,366	0,416	0,379
447	0	5	49	2013- 2014 <sup>1</sup>	20/10	0,515	0,712	0,389
2396	0	2	51	2015	20/10	0,515	0,667	0,386
2459	1,3	4	29	2015	16/8	0,574	0,624	0,561
6508	0	4	29	2015	16/8	0,574	0,602	0,437
6868	1,3	5	49	2013- 2016 <sup>1</sup>	20/10	0,515	0,553	0,363

<sup>1</sup>-Valores baseados na correlação entre a cronologia elaborada com os indivíduos vivos e as séries individuais dos indivíduos mortos, detalhes no texto.

\* - Padrão não identificado.



**Fig. 8.** Estatísticas da cronologia desenvolvida para *Actinostemon concolor* em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. Linha sólida superior: índice de EPS (*Expressed population signal*); linha sólida inferior: índice de "running-rbar"; linha tracejada: limite do valor de EPS que indica o sinal populacional coerente na cronologia.

#### 5.4.4 Datação Dos Indivíduos Mortos De *Actinostemon Concolor*

Uma série mestre foi composta por seis séries provenientes dos indivíduos ACCO197 e ACCO242 com 72 anos (1945-2016), com segmentos de comparação de 20 anos com deslocamentos de 10 anos. O valor crítico de correlação foi de  $r = 0,515$  e o valor encontrado foi de  $r = 0,523$ , com sensibilidade média de 0,437. Cada série não-datada foi comparada com essa cronologia, com segmentos de comparação de 20 anos e deslocamento de 10 anos, resultado em datas estatisticamente prováveis, conforme o exemplo do indivíduo ACCO 446 (Apêndice 4): para a série AC446R1B, o ano de início foi 1917 em dois segmentos, com valor de correlação média de  $r = 0,73$ . Para a série AC446R2, o ano de início foi 1918 em cinco segmentos, com correlação média de  $r = 0,33$ . Para a série AC446R3A, o ano de início foi 1935 em três segmentos, com valor de correlação média de  $r = 0,37$ . Ao se somar a quantidade de anéis da amostra (89) com as datas sugeridas, obtém-se que o último anel da série 446R1B é 2006, da série 446R2 é 2007 e da série 446R3 é 2024, ou seja, as duas primeiras são possíveis e a última impossível. Nesse caso, tanto os valores de correlação quanto as datas sugeridas, apontam para o ano de

1917 e posteriormente, a discrepância de um ano entre as duas primeiras séries foi corrigida após a sincronização das séries no programa COFECHA e localizado um erro de marcação. Assim, um indivíduo apresentou diferença relevante entre as séries individuais, impossibilitando sua datação. Cinco apresentaram divergência etária entre as séries (1-5 anos) e um apresentou a mesma data de início em seis segmentos para duas séries (ACCO 445) (Tabela 2).

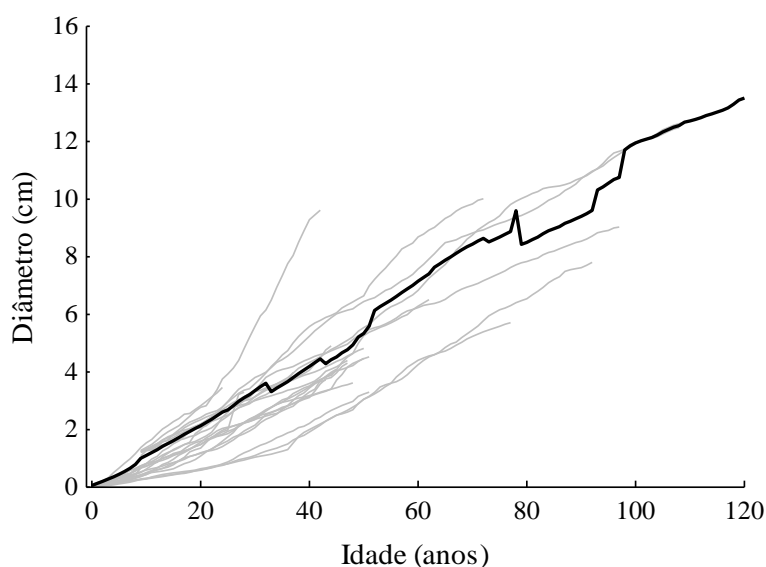
## Tabela 2

Parâmetros da datação de indivíduos mortos de *Actinostemon concolor* em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. Ano de início: sugestão oferecida pelo programa COFECHA. Correl: valor de correlação média entre a série individual e a cronologia mestre. Quant. seg.: quantidade de segmentos em que a data sugerida é a data de início da série.

Série	Ano de início	Correl.	Quant. seg.
AC296R1	1905	0,33	3
AC296R3	1904	0,3	3
AC296R4	1908	0,43	3
AC440R1	1917	0,31	3
AC440R2	1917	0,39	3
AC440R3	1919	0,31	3
AC440R5	1941	0,41	3
AC444R1	1889	0,46	3
AC444R2	1894	0,29	4
AC444R3	1914	0,46	4
AC444R4	1902	0,31	3
AC444R5	1916	0,48	3
AC445R1	1933	0,41	2
AC445R2	1909	0,37	3
AC445R3	1909	0,3	3
AC445R4	1952	0,45	4
AC445R6	1929	0,23	4
AC446R1	1917	0,73	2
AC446R2	1918	0,33	5
AC446R3	1935	0,37	3
AC446R4	1918	0,27	3
AC447R1	1965	0,5	1
AC447R2	1964	0,42	2
AC447R3	1955	0,39	4
AC447R4	1965	0,39	3
AC447R5	1964	0,33	3
AC6868R3	1964	0,38	4
AC6868R4	1965	0,4	2
AC6868R5	1967	0,57	1

#### 5.4.5 Dendroecologia De *Actinostemon Concolor*

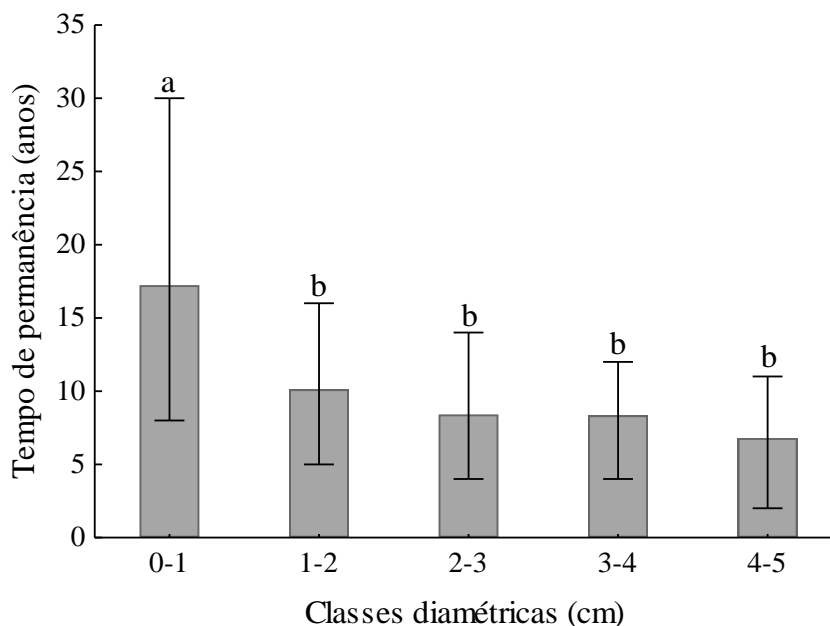
O diâmetro do caule de *A. concolor* apresenta incremento praticamente constante, sem alteração da inclinação da curva, indicado pela trajetória do ID médio. Foi observada pouca diferença entre os indivíduos, com alguns apresentando um período inicial de ID baixo e um com maior da taxa de ID por volta dos 20 anos (Fig. 9).



**Fig. 9.** Incremento diamétrico de 24 indivíduos de *Actinostemon concolor* em um fragmento de floresta estacional semidecidual, no sul do Brasil. Linha cinza representa os indivíduos. O incremento médio dos indivíduos é representado pela linha preta.

Dos 24 indivíduos avaliados, 14 (58,4 %) apresentaram algum evento de variação relativa de incremento. Do total, sete (29,1 %) apresentaram eventos com menos de 5 anos, e oito (33,3 %) apresentaram eventos com mais de 5 anos. Os eventos de liberação ocorreram em diâmetros menores que 1 cm em 71,4 % dos casos e os eventos de supressão ocorreram em diâmetros maiores que 7 cm em 75 % dos casos. A análise do padrão de recrutamento apontou que 19 indivíduos apresentaram crescimento direto e cinco apresentaram supressão seguida de liberação sustentada, com os eventos de liberação ocorrendo em diâmetros menores que 2 cm. O resultado do teste de comparação [H (GL4, n = 93) = 31,482;  $p > 0,001$ ] do tempo de permanência entre as classes diamétricas mostrou que existe diferença significativa ( $p < 0,05$ ) entre a classe 0-1 e as demais; e apontou que não há

diferença entre o tempo de permanência entre as outras classes. A maior diferença entre o tempo máximo e o tempo mínimo foi para a classe 0-1 cm (23 anos), o que difere das demais, semelhantes entre si (~10 anos) (Fig. 10).

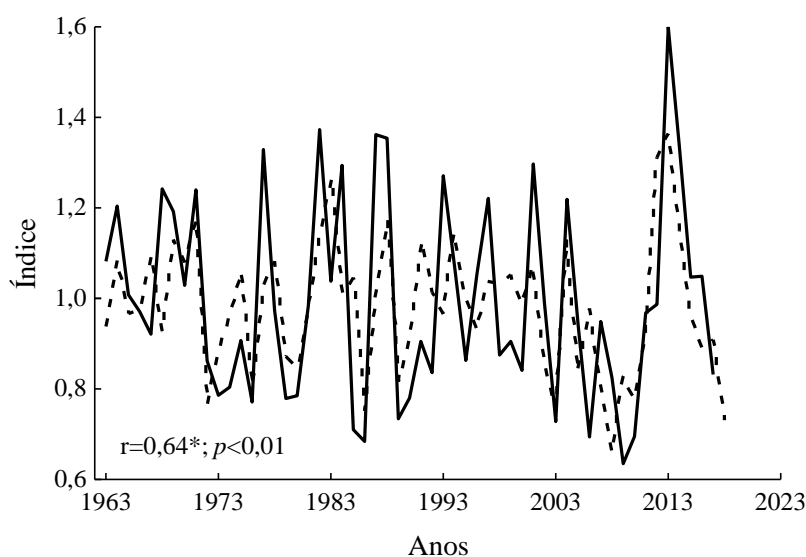


**Fig. 10.** Tempo de permanência entre as classes diamétricas para *Actinostemon concolor* em sub-bosque de um fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. Desvios indicam os valores máximo e mínimo. Letras diferentes nas barras indicam diferença estatisticamente significativa ( $p < 0,05$ ) pelo teste de Mann-Whitney.

#### 5.4.6 Dendroclimatologia De *Actinostemon Concolor*

A correlação entre as variáveis climáticas e a cronologia “Ars” apontou a ausência da influência da temperatura, a influência positiva da precipitação do mês de junho do ano anterior ( $r = 0,326$ ), do ano corrente ( $r = 0,367$ ) e negativa para o mês de agosto do ano corrente ( $r = -0,449$ ); a influência positiva da quantidade de energia radiante do mês de janeiro do ano corrente ( $r = 0,333$ ) e negativa para o mês de junho do ano corrente ( $r = -0,263$ ). Não se observou correlação significativa entre os valores quadrimestrais e a cronologia. A análise da regressão linear múltipla resultou em um modelo estatisticamente significativo [ $F(4,51) = 9,274$ ;  $p < 0,00001$ ;  $R^2 = 0,375$ ] (Fig. 11) em que a precipitação do mês de junho do ano anterior ( $\beta = 0,223$ ;  $t = 2,066$ ;  $p < 0,05$ ), junho do ano corrente ( $\beta = 0,3$ ;  $t = 2,69$ ;  $p < 0,01$ ), agosto do ano corrente ( $\beta = -0,316$ ;  $t = -2,781$ ;  $p < 0,01$ ), e a energia radiante do mês de

janeiro do ano corrente ( $\beta = 0,291$ ;  $t = 2,623$ ;  $p < 0,01$ ) são previsores do índice de largura dos anéis de crescimento.



**Fig. 11.** Avaliação dendroclimatológica para *Actinostemon concolor* em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. A linha sólida indica os valores observados e a linha tracejada indicam os valores calculados do índice de largura dos anéis de crescimento. Asterisco indica correlação significativa ( $p<0,01$ ).

## 5.5 DISCUSSÃO

A variabilidade de tipos celulares e arranjos anatômicos encontrados no lenho das espécies tropicais impõem algumas dificuldades adicionais para o estudo sobre anéis de crescimento nos trópicos (Stahle, 1999; Speer, 2010; Worbes e Fichtler, 2010). Dessa forma, a descrição microscópica e a avaliação macroscópica de amostras devidamente preparadas, associadas a métodos de obtenção da ritmicidade na formação das camadas de crescimento podem superar essa dificuldade inicial. Os dados obtidos nesse estudo demonstram que ambas as espécies produzem anéis anuais que podem ser delimitados macroscopicamente, corroborando a informação apresentada por Blagitz et al. (2019) para *T. clausenii*. *Actinostemon concolor* apresenta fileiras de fibras radialmente achatadas e paredes espessas como limite do anel de crescimento, padrão anatômico semelhante a outras espécies da mesma família (Mennega, 2005; Blagitz et al., 2019) e apontado por Worbes (1989) como comum para Euphorbiaceae. *Trichilia clausenii* apresenta

faixa de parênquima axial marginal como marcador anatômico do anel de crescimento, sendo que este padrão também é encontrado em outras espécies de Meliaceae e de outras espécies tropicais, relevantes para os estudos dendroecológicos (Schöngart et al., 2005; Brienen et al., 2010; Baker e Bunyavejchewin, 2006; Blagitz et al., 2019).

Estudos apontam que, em regiões tropicais, esses dois tipos de delimitadores anatômicos são frequentes nas espécies que apresentam anéis de crescimento, inclusive ocorrendo em associação. Por exemplo, Marcati et al. (2006), avaliando a presença e o tipo de anel de crescimento em 48 espécies do cerrado brasileiro, mostraram que aproximadamente nove espécies apresentaram faixas de parênquima axial marginal como delimitador dos anéis de crescimento e 36 apresentaram a variação da entre o lenho inicial e o lenho tardio como delimitador do anel de crescimento; Islan et al. (2018) avaliaram 27 espécies arbóreas em floresta tropical úmida no nordeste de Bangladesh e registraram 18 espécies com anéis dos dois tipos descritos acima.

A observação da formação de tecido de cicatrização ao invés de uma camada de crescimento, em dois dos seis indivíduos, ocorreu de forma semelhante à apresentada por Mil et al. (2016). A presença de anomalias nos anéis (ex: amplas variações da largura em um mesmo anel e descontinuidade localizada) são condizentes com a descrição geral da formação de anéis de crescimento em plantas que se desenvolvem nos ambientes especialmente estressantes (Cook e Kairiusks, 1990; Schöngart et al., 2017), como é a condição no sub-bosque, onde há limitação de luz e competição por recursos. Ainda que ambas as espécies apresentassem anéis anuais de crescimento, para *T. claussenni* não foi possível, em razão da elevada quantidade de anéis descontínuos e falsos anéis, a determinação confiável da idade dos indivíduos, e a aquisição de séries de largura de anéis para a obtenção de informações sobre a autoecologia ou a influência das variáveis climatológicas.

A delimitação adequada e a pouca frequência de anomalias nos anéis de *A. concolor*, associada ao exame de um número elevado de raios por disco, possibilitou a contagem direta da idade e a elaboração de séries de largura dos anéis. Considerando o ambiente tropical, concluiu-se que indivíduos desta espécie são razoavelmente longevos, podendo alcançar aproximadamente um século de idade. Esse fato pode ser explicado de acordo com o conceito de “longevidade sob adversidade” (Schulman, 1954), pois, além da sazonalidade na precipitação,

temperatura e radiação luminosa, ainda sofrem a influência da interceptação luminosa pelo dossel sobre elas e competição por recursos com as outras árvores, e mesmo que não exista um fator limitante único (Fritts, 1976), a interação entre essas variáveis modula o ID dos indivíduos. Sob condições estressantes são encontradas as espécies mais longevas como *Pinus longeva* D.K. Bailey (Pinaceae), que pode superar os 5000 anos e que cresce no semi-árido norte americano (Schulman, 1958); ou como *Macrolobium accacifolium* (Benth.) Benth. (Fabaceae) nos ambientes de igapó da planície amazônica, que pode superar os 500 anos (Schöngart et al., 2005). Essa constatação sugere a busca por outras espécies com potencial dendroecológico no sub-bosque, já que é um estrato contendo muitas espécies ainda não estudadas, crescendo em um ambiente relativamente limitante.

As técnicas-padrão para análises dendrocronológicas foram aplicadas com sucesso para *A. concolor*, o que possibilitou a sincronização das séries individuais e a interdatação com valores de correlação e sensibilidade satisfatórios, condições necessárias para as análises ecológicas e a elaboração de uma cronologia para as inferências climatológicas (Fritts, 1976; Cook e Kairiuss, 1990; Speer, 2010). Ainda, possibilitou a comparação entre as séries provenientes dos discos do mesmo indivíduo em diferentes alturas, corroborando a correta identificação dos anéis de crescimento. Entretanto, o elevado valor do desvio padrão da diferença para o mesmo anel entre a base o DAP indica que, embora exista similaridade no padrão das curvas de incremento, os valores individuais dos anéis podem variar consideravelmente. Variações na taxa de incremento em distintas porções do tronco, em resposta às variações temporais da disponibilidade de luz ou variações na inclinação da árvore (Cook e Kairiukstis, 1990; Schweingruber, 1996; Dünisch et al., 1999) e a gradativa transição de um formato circular nos caules de menor idade para um formato lobado nos caules maior idade, contribuem para a explicação desta variação na largura do anel.

A idade para que os indivíduos alcançassem 1,3 m também variou significativamente principalmente na comparação dos valores extremos, podendo ser reflexo das variações das condições microambientais onde localizava-se cada indivíduo (Montgomery e Chazdon, 2001; Amoroso et al., 2017). Considerando que, em média, os indivíduos ficam mais tempo na classe diamétrica 0-1 cm, as diferenças etárias entre os indivíduos nesse período acarretarão as diferenças observadas à altura de 1,3 m, pois o tempo médio de passagem nas classes

subsequentes é equivalente, como apontado por Brienen e Zuidema (2006). O processo de perfilhamento (obs. pessoal) também pode contribuir para a redução do tempo até a altura de 1,3 m. A queda de árvores ou de galhos de grande porte pode contribuir em dois sentidos para esse processo: promover a queda sem o desenraizamento, o que induziria o desenvolvimento de brotos (Negrelle, 1995), e o aumento na quantidade de energia radiante disponível para as plantas na clareira formada. Estudos apontam que nessas situações, o crescimento do broto pode ser superior ao crescimento das plântulas de espécies pioneiras (Putz et al., 1983), o que poderia reduzir o tempo para que a nova planta alcance a altura de 1,3 m.

A datação de indivíduos mortos em pé, de amostras arqueológicas e de subfósseis é uma aplicação comum da dendrocronologia, como por exemplo, na datação de assentamentos humanos, a validação da idade atribuída a objetos de arte e instrumentos musicais, a possibilidade da extensão de cronologias para o estudo de variáveis ambientais e a datação de eventos extremos causadores da morte de indivíduos (Fritts, 1976; Schweingruber, 1996; Speer, 2010). A elaboração de cronologias locais permitiu a datação precisa de um indivíduo morto e datas prováveis para outros indivíduos com pequena margem de variação, indicando que a inclusão de outros indivíduos mortos pode contribuir para a extensão da cronologia.

A pouca variação das trajetórias de crescimento entre os indivíduos, e a trajetória média de ID com taxa praticamente constante, corroboram a classificação ecológica da espécie como esciófita. Ou seja, ainda que eventualmente a quantidade de energia radiante tenha aumentado devido à dinâmica de clareiras, o crescimento individual não teve sua trajetória modificada, como se observa em espécies influenciadas por esse processo (Brienen e Zuidema, 2006).

Foram identificados períodos de VID curtos e sustentados nas séries individuais de largura do anel de crescimento, sugerindo que as condições locais, principalmente em termos de luminosidade, podem contribuir ou restringir o desenvolvimento (Brienen et al., 2010). O cálculo de VID não discrimina a causa da variação, que tem a alteração brusca de luminosidade como principal origem, mas também tem sua ocorrência predisposta em caso de quebra da copa ou galhos de grande porte, ou ainda, a diminuição da taxa de ID associada à idade (Cook e Kairiukstis, 1990; Speer, 2010), cabendo ao pesquisador identificar as origens da mesma (Brienen e Zuidema, 2006). As características dos VIDs observadas para *A. concolor* foram: 1 - localização temporal: os eventos de liberação ocorreram em

pequenos diâmetros e os de supressão nos diâmetros maiores; 2 - frequência: mais eventos em diâmetros menores; 3 - duração: mais eventos curtos do que consistentes. Estas características, associadas ao padrão de recrutamento predominantemente direto, sugerem que esta espécie não exige variação na condição de luminosidade para o desenvolvimento. Dessa forma, as VIDs observadas estariam então associadas à trajetória individual, e a espécie se desenvolve independentemente da dinâmica de clareiras. Os cinco indivíduos que apresentaram supressão, seguida de liberação sustentada, podem ter sido beneficiados pela abertura de clareiras, mas apenas fortuitamente. Quando a abertura de clareiras é um imperativo para o recrutamento, a quantidade de indivíduos com liberações sustentadas é muito maior do que indivíduos com padrão do tipo direto (Baker e Bunyavejchewin, 2006; Brienen e Zuidema, 2006; Brienen et al., 2010).

Ainda que as estatísticas *EPS* e *running-rbar* tenham sido executadas a partir de 1970, em razão da quantidade de séries adequada para os cálculos, foi possível a elaboração de uma cronologia local de 84 anos, composta por sete indivíduos, com valores estatísticos suficientes para a exploração dendroclimatológica. A largura do anel de crescimento é resultado da interação de múltiplos fatores, sendo o clima um dos principais (Fritts, 1976; Speer, 2010). Além disso, as variáveis ambientais não influenciam o ID apenas na janela temporal de variação (Deslauriers et al., 2017), que para *A. concolor* ocorreu entre setembro-janeiro (Capítulo 2). Mas as condições ambientais prévias, como a recarga do lençol freático (Dezzeo et al., 2003); e as supra-anuais, como a realocação de carboidratos produzidos na estação de crescimento anterior (Oliveira et al., 2010) ou a capacidade da planta de conservar água para a próxima estação de crescimento (Mattos et al., 2015), podem influenciar a xilogênese.

Perina et al. (2019), estudando a fenologia de 60 espécies predominantemente de dossel na mesma área de estudo, apontaram que o início da queda foliar é entre março e julho para a maioria das espécies. Portanto, é provável que *A. concolor* se beneficie do aumento de energia radiante devido à abertura do dossel nos meses anteriores à janela de ID. Contudo, observou-se um efeito negativo no ID proporcional ao aumento dos valores desta variável para o mês de junho do ano corrente. Dessa forma é possível conjecturar que para o sub-bosque, nos meses de junho com mais energia radiante associada aos menores volumes

pluviométricos, ocorra uma elevação das taxas de evapotranspiração (ressaltando que este é dos meses mais secos para a área), induzindo o fechamento estomático e/ou a fotoinibição, reduzindo as taxas fotossintéticas (Kozlowski e Pallardy, 1997) e portanto, crescimento. O aumento na quantidade de energia radiante no mês de janeiro do ano corrente contribuiu positivamente para o aumento da largura do anel, relação esperada considerando que esta variação ocorreu dentro da janela de variação do ID.

Aumentos na precipitação de agosto do ano corrente também influenciaram negativamente o ID, sendo que outros autores também reportam o efeito negativo da precipitação no ID em áreas tropicais (Fontana et al., 2019 e referências nele contidos). A hipótese apontada é que o excesso de chuva em épocas onde já havia água no solo induziria a hipóxia, culminando na redução do ID. No entanto, o mês de agosto é o mais seco na área de estudo e, dessa forma, um aumento na pluviosidade não levaria a hipóxia, sendo mais provável que a redução da captação da energia radiante imposto pelo aumento do albedo, causado pela elevação da nebulosidade, reduza o ID devido a limitação da fotossíntese (Graham et al., 2003), assim como também apontado por outros autores (ex. Locosselli et al., 2019).

Elevados valores de precipitação em junho do ano corrente influenciaram positivamente o ID, pois é provável que um aporte maior de água concomitantemente com o aumento da interceptação da energia radiante devido à abertura do dossel eleve as taxas fotossintéticas, refletindo no aumento da largura do anel. Foi observado que o aumento da precipitação de junho do ano anterior também influenciou positivamente a largura do anel do ano corrente, provavelmente pela realocação do excedente de carboidratos para a região cambial (Oliveira et al., 2010).

Como o ID para a *A. concolor* é resultado de múltiplas variáveis, não foi possível a obtenção de dados climáticos do período anterior aos dados meteorológicos observados. Mas, para além da comprovação da anualidade na produção dos anéis de crescimento para a espécie pela técnica de marcação cambial, a análise dendroclimatológica forneceu mais uma evidência da produção anual dos anéis, pois a identificação de uma relação coerente entre variáveis climáticas cíclicas e a cronologia também comprovam o ritmo anual (Stahle, 1999).

## 5.6 CONCLUSÃO

As espécies de sub-bosque *A. concolor* e *T. claussenni* apresentam ritmicidade anual na formação de anéis de crescimento. *A. concolor* apresentou variação na espessura da parede e achatamento radial das fibras entre o lenho tardio de um anel e o lenho inicial do anel subsequente como delimitador anatômico e *T. claussenni* apresentou faixa de parênquima axial marginal como delimitador anatômico. No entanto, devido à elevada quantidade de anomalias nos anéis de *T. claussenni*, não foi possível a identificação adequada dos limites com a técnica dendrocronológica padrão para a elaboração de séries de incremento viáveis e, portanto, a utilização desta espécie deve ser feita com cautela, mesmo considerando a utilização de discos.

Séries individuais de *A. concolor* apresentaram valores de sincronização acima dos valores definidos pelos testes. Dessa forma, concluiu-se que a espécie, nessa área de estudo, representou uma fonte factível de informações dendroecológicas. A elaboração de cronologias indexadas possibilitou a datação de indivíduos mortos com uma pequena margem de erro, e o estudo de características autoecológicas e dendroclimatológicas.

A trajetória de ID dos indivíduos apontou pouca variação e a trajetória média indica um ID com taxa quase constante. O padrão de crescimento foi majoritariamente do tipo direto, indicando que os eventos de abertura e fechamento de clareiras não influenciam diretamente a dinâmica populacional. Os eventos de liberação curtos e os sustentados se concentraram nos pequenos diâmetros, e os de supressão se concentraram nos diâmetros maiores, o que presumivelmente reflete a vitalidade dos indivíduos ao invés da influência das condições ambientais.

A correlação entre as variáveis climatológicas e a cronologia mestre local indicou que a precipitação e a quantidade de energia radiante do ano corrente e do anterior têm influências múltiplas no ID, além de sinalizar uma possível associação entre a dinâmica foliar da comunidade e o ID de *A. concolor*.

Por fim, as características de interdatação, dendroecológicas e dendroclimatológicas da espécie *A. concolor* sugerem seu uso para estudos entre o incremento diamétrico e as variáveis ambientais inclusive em outras condições ecológicas, dada sua extensa área de ocorrência nas Américas Central e do Sul.

## 5.7 REFERÊNCIAS

Abrams, M.D., Orwig, D.A., Demeo, T.E., 1995. Dendroecological analysis of successional dynamics for a presettlement-origin white pine–mixed oak forest in the southern Appalachians, USA. *J. Ecol.* 83 (1), 123–133. <https://doi.org/10.2307/2261156>.

Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., Gonçalves, J.L.M., Sparovek, G., 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol. Zeitschrift* 22 (6), 711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>.

Amoroso, M.M., Daniels, L.D., Baker, P.J., Camarero, J.J., 2017. *Dendroecology: tree-ring analyses applied to ecological studies*. Springer International Publishing.

Assis, R.L., Wittmann, F., 2011. Forest structure and tree species composition of the understory of two central Amazonian várzea forests of contrasting flood heights. *Flora* 206 (3), 251–260. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2010.11.002>.

Baker, P., Bunyavejchewin, S., 2006. Suppression, release and canopy recruitment in five tree species from a seasonal tropical forest in western Thailand. *J. Trop. Ecol.* 22 (5), 521–529. <https://doi:10.1017/S0266467406003312>.

Baker, J.C.A., Santos, G.M., Gloor, M., Brienen, R.J.W., 2017. Does *Cedrela* always form annual rings? Testing ring periodicity across South America using radiocarbon dating. *Trees* 31, 1999–2009. <https://doi.org/10.1007/s00468-017-1604-9>.

Bianchini, E., Pimenta, J.A., Santos, F.A.M., 2001. Spatial and temporal variation in the canopy in a tropical semi-deciduous forest. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 44 (3), 269–276. <http://dx.doi.org/10.1590/S1516-89132001000300008>.

Bianchini, E., Popolo, R.S., Dias, M.C., Pimenta, J.A., 2003. Diversidade e estrutura de espécies arbóreas em área alagável do município de Londrina, sul do Brasil. *Acta Bot. Bras.* 17 (3), 405–419. <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062003000300008>.

Bianchini, E., Pimenta, J.A., Santos, F.A.M., 2006. Fenologia de *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. (Sapotaceae) em floresta semidecídua do Sul do Brasil. *Braz. J. Bot.* 29 (4), 595-602. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-84042006000400009>

Blagitz, M., Botosso, P.C., Longhi-Santos, T., Bianchini, E., 2019. Tree rings in tree species of a seasonal semi-deciduous forest in southern Brazil: wood anatomical markers, annual formation and radial growth dynamic. *Dendrochronologia* 55, 93–104. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2019.04.006>.

Brienen, R.J.W., Zuidema, P.A., 2006. Lifetime growth patterns and ages of Bolivian rain forest trees obtained by tree ring analysis. *J. Ecol.* 94 (2), 481–493. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01080.x>.

Brienen, R.J.W., Zuidema, P.A., Martínez-Ramos, M., 2010. Attaining the canopy in dry and moist tropical forests: strong differences in tree growth trajectories reflect variation in growing conditions. *Oecologia* 163 (2), 485–496. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1540-5>.

Brambach, F., Leuschner, C., Tjoa, A., Culmsee, H., 2017. Diversity, endemism, and composition of tropical mountain forest communities in Sulawesi, Indonesia, in relation to elevation and soil properties. *Perspect. Plant Ecol.* 27, 68–79. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2017.06.003>.

Castagneri, D., Battipaglia, G., Arx, G.V., Pacheco, A., Carrer, M., 2018. Tree-ring anatomy and carbon isotope ratio show both direct and legacy effects of climate on bimodal xylem formation in *Pinus pinea*. *Tree Physiol.* 38 (8), 1098–1109. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy036>.

Chan, M., Chen, J., Lin, H.C., Fujimoto, N., 2011. Tree-ring analysis for growth pattern and age structure of the subtropical broad-leaved forest in Taiwan. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* 56, 317–326.

Cook, E.R., Kairiukstis, L., 1990. *Methods of Dendrochronology- applications in the*

environmental sciences. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Cook, E.R., Buckley, B.M., D'Arrigo, R.D., Peterson, M.J., 2000. Warm-season temperatures since 1600 BC reconstructed from Tasmanian tree rings and their relationship to large-scale sea surface temperature anomalies. *Clim. Dynam.* 16 (2-3), 79–91. <https://doi.org/10.1007/s003820050006>.

Deslauriers, A., Fonti, P., Rossi, S., Rathgeber, C.B.K., Gričar, J., 2017. Ecophysiology and plasticity of wood and phloem formation, in: Amoroso, M.M., Baker, P.J., Daniels, L.D., Camarero, J.J. (Eds.), *Dendroecology: tree-ring analyses applied to ecological studies*. Springer International Publishing, pp.13–34.

Dezzeo, N., Worbes, M., Ishii, I., Herrera, R., 2003. Annual tree rings revealed by radiocarbon dating in seasonally flooded forest of the Mapire River, a tributary of the lower Orinoco River, Venezuela. *Plant Ecol.* 168 (1), 165–175. <https://doi.org/10.1023/A:1024417610776>.

Dünisch, O., Bauch, J., Sack, M., Müller, M., 1999. Growth dynamics in wood formation of plantation-grown *Swietenia macrophylla* King and *Carapa guianensis* Aubl. *Mitt. BFH Mitteilungen* 193 (1), 79–96.

Fichtler, E., 2017. Dendroclimatology using tropical broad-leaved tree species – a review. *Erdkunde* 71 (1), 5–22. <https://doi.org/10.3112/erdkunde.2017.01.01>.

Fontana, C., Reis-Avila, G., Nabais, C., Botosso, P.C., Oliveira, J.M., 2018. Dendrochronology and climate in the Brazilian Atlantic Forest: which species, where and how. *Neotrop. Biol. Conserv.* 13(4), 321–333. <https://doi.org/10.4013/nbc.2018.134.06>.

Fontana, C., Santini-Junior, L., Olmedo, G.M., Botosso, P.C., Tomazello-Filho, M., Oliveira, J.M., 2019. Assessment of the dendrochronological potential of *Licaria bahiana* Kurz, an endemic laurel of lowland Atlantic forests in Brazil. *Acta Bot. Bras.* 33(3), 454–464. <https://doi10.1590/0102-33062019abb0028>.

Fritts, H.C., 1976. Tree rings and climate. The Blackburn Press, Caldwell.

Graham, E.A., Mulkey, S.S., Kitajima, K., Phillips, N.G., Wright, J., 2003. Cloud cover limits net CO<sub>2</sub> uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100(2), 572–576. <https://doi.org/10.1073/pnas.0133045100>.

Gentry, A.H., Dodson, C.D., 1987. Contribution of non-trees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19 (2), 149–156. <https://doi.org/10.2307/2388737>.

Holmes, R.L., 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree Ring Bull.* 43, 69–78.

IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística), 2012. Manual técnico da vegetação Brasileira. IBGE, Rio de Janeiro.

Islan, M., Rahman, M., Bräuning, A., 2018. Growth-ring boundary anatomy and dendrochronological potential in a moist tropical forest in northeastern Bangladesh. *Tree-Ring Res.* 74(1), 76–93. <http://dx.doi.org/10.3959/1536-1098-74.1.76>.

Kaennel, M., Schweingruber, F.H., 1995. Multilingual glossary of dendrochronology - terms and definitions in English, German, French, Spanish, Italian, Portuguese, and Russian. Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, Berne.

Klein, R.M., 1984. *Flora Ilustrada Catarinense-Meliáceas*. Imprensa oficial do estado de Santa Catarina, Itajaí.

Kozlowski, T.T., Pallardy, S.G., 1997. Growth control in woody plants. Academic Press, San Diego.

La Frankie, J.V., Ashton, P.S., Chuyong, G.B., Co, L., Condit, R., Davies, S.J., Foster, R., Hubbell, S. P., Kenfack, D., Gunzad, D., Losos, E., Nor, N.S.M., Tan, S., Thomas, D.W., Valencia, R., Villa, G., 2006. Contrasting structure and composition of the understory in species-rich tropical rain forests. *Ecology* 87 (9), 2298–2305. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2298:CSACOT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2298:CSACOT]2.0.CO;2).

Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A.T., Pennington, R.T., 2011. Neotropical seasonally dry forests: diversity, endemism, and biogeography of woody plants, in: Dirzo, R., Young, H.S., Mooney, H.A., Ceballos, G. (Eds.), Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation. Island Press, Washington, pp. 3–21.

Locosselli, G.M., Krottenthaler, S., Pitsch, P., Anhuf, D., Ceccantini, G., 2019. Impact of temperature on the growth of a Neotropical tree species (*Hymenaea courbaril*, Fabaceae) at its southern distribution limit. *Int. J. Biometeorol.* 63 (12), 1683–1692. <https://doi.org/10.1007/s00484-019-01786-y>.

Longhi-Santos, T., Galvão, F., Botosso, P.C., Martins, K.G., 2019. Dendroecology of *Gymnanthes klotzschiana* Müll. Arg. in a remnant area of Alluvial Mixed Ombrophilous Forest, Southern Brazil. *Cienc. Florest.* 29 (3), 1363–1375. <https://doi.org/10.5902/1980509830256>.

Marcati, C.R., Oliveira, J.S., Machado, S.R., 2006. Growth rings in cerrado woody species: occurrence and anatomical markers. *Biota Neotrop.* 6 (3). <http://dx.doi.org/10.1590/S1676-06032006000300001>.

Mariaux, A., 1967. Les cernes dans les bois tropicaux africains, nature et périodicité. *Bois & Forêts des Tropiques* 113, 3–14.

Mattos, P.P., Braz, E.M., Domene, V.D., Sampaio, E.V.S.B., Gasson, P., Pareyn, F.G.C., Alvarez, I.A., Baracat, A., Araújo, E.L., 2015. Climate-tree growth relationships of *Mimosa tenuiflora* in seasonally dry tropical forest, Brazil. *Cerne* 21 (1), 141–149. <http://dx.doi.org/10.1590/01047760201521011460>.

Melo, A.L., Esser, H., 2019. *Actinostemon* in Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. Disponível em: <http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB17447>>. Acesso em: 28 Out. 2019

Mennega, A.M.W., 2005. Wood anatomy of the subfamily Euphorbioideae. A comparison with subfamilies Crotonoideae and Acalyphoideae and the implications for the circumscription of the Euphorbiaceae. *IAWA J.* 26 (1), 1–68.

<https://doi.org/10.1163/22941932-90001601>.

Mil, T., Ilondea, B. A., Maginet, S., Duvillier, J., Van Acker, J., Beeckman, H., Bulcke, J.V., 2016. Cambial activity in the understory of the Mayombe forest, DR Congo. *Trees* 31 (1), 49–61. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1454-x>.

Montgomery, R.A., Chazdon, R.L., 2001. Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests. *Ecology* 82 (10), 2707–2718. <https://doi.org/10.2307/2679955>.

Negrelle, R.R.B., 1995. Sprouting after uprooting of canopy trees in the Atlantic Rain Forest of Brazil. *Biotropica* 27 (4), 448–454. <https://doi.org/10.2307/2388957>.

Nowacki, G.J., Abrams, M.D., 1997. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement origin oaks. *Ecol. Monogr.* 67 (2), 225–249. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0225:RGACFR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0225:RGACFR]2.0.CO;2).

Oliveira, J.M., Roig, F.A., Pillar, V.D., 2010. Climatic signals in tree-rings of *Araucaria angustifolia* in the southern Brazilian highlands. *Austral Ecol.* 35 (2), 134–147. <https://doi:10.1111/j.1442-9993.2009.02018.x>.

Pastore, J.A., 2003. Meliaceae, in: Wanderley, M.G.L., Shepherd, G.J., Melhem, T.S., Giullietti, A.M., Kirizawa, M. (Eds.), *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*. Instituto de Botânica, São Paulo, pp. 225–240.

Perina, B.B., Liboni, A.P., Montanher, D.R., Messetti, A.V.L., Pimenta, J.A., Bianchini, E., 2019. Phenology of the tree community in a seasonal forest in southern Brazil. *Braz. J. Bot.* 42 (3), 477–490. <https://doi.org/10.1007/s40415-019-00545-y>.

Piraino, S., Abraham, E.M., Diblasi, A., Juñent, F.A.R., 2015. Geomorphological-related heterogeneity as reflected in tree growth and its relationships with climate of Monte Desert *Prosopis flexuosa* DC woodlands. *Trees* 29 (3), 903–916. <https://doi.org/10.1007/s00468-015-1173-8>.

Pscheidt, A.C., Cordeiro, I., 2012. Sinopse da tribo Hippomaneae (Euphorbiaceae) no Estado de São Paulo, Brasil. *Hoehnea* 39(3), 347–368. <http://dx.doi.org/10.1590/S2236-89062012000300001>.

Putz, F.E., Coley, P.D., Lu, K., Montalvo, A., Aiello, A., 1983. Uprooting and snapping of trees: structural determinants and ecological consequences. *Can. J. For. Res.* 13(5), 1011–1020. <https://doi.org/10.1139/x83-133>.

Rolim, G.S., Sentelhas, P.C., 1997. BHnorm v2.0: Balanço hídrico normal por Thornthwaite & Mather (1955). ESALQ/USP, Piracicaba

Schöngart, J., Piedade, M.T.F., Wittmann, F., Junk, W.J., Worbes, M., 2005. Wood growth patterns of *Macaranga acaciifolia* (Benth.) Benth. (Fabaceae) in Amazonian black-water and white-water floodplain forests. *Oecologia* 145 (3), 454–61. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0147-8>

Schöngart, J., Bräuning, A., Barbosa, A.C.M.C., Lisi, C.L., Oliveira, J.M., 2017. Dendroecological studies in the neotropics: history, status and future challenges, in: Amoroso, M.M., Daniels, L.D., Baker, P.J., Camarero, J.J., (Eds.), *Dendroecology tree-ring analyses applied to ecological studies*. Springer International Publishing, pp.35–74.

Schulman, E., 1954. Longevity under adversity in conifers. *Science* 119, 396–399.

Schulman, E., 1956. *Dendroclimatic changes in semiarid America*. University of Arizona Press, Tucson.

Schulman, E., 1958. Bristlecone pine, oldest known living thing. *National Geographic Magazine* 133, 355, 372.

Schweingruber, F.H., 1996. *Tree rings and environment dendroecology*. Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, Berne.

Seo, J., Eckstein, D., Schmitt, U., 2007. The pinning method: from pinning to data

preparation. *Dendrochronologia* 25(2), 79–86. doi:10.1016/j.dendro.2007.04.001.

Smith, L.B., Downs, R.J., Klein, R.M., 1988. *Flora Ilustrada Catarinense–Euforbiáceas*. Imprensa oficial do estado de Santa Catarina, Itajaí.

Speer, J.H., 2010. *Fundamentals of tree ring research*. The university of Arizona Press, Tucson.

Stahle, D.W., 1999. Useful strategies for the development of tropical tree-ring chronologies. *IAWA J.* 20 (3), 249–253. <https://doi.org/10.1163/22941932-90000688>.

Tchouto, M.G.P., De Boer, W.F., De Wilde, J.J.F.E., Van der Maesen, L.J.G., 2006. Diversity patterns in the flora of the Campo-Ma'an rain forest, Cameroon: do tree species tell it all? *Biodivers. Conserv.* 15 (4), 1353–1374. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-5394-9>.

Vetter, R.E., Botosso, P.C., 1989. Remarks on age and growth rate determination of amazonian trees. *IAWA Bull.* 10 (2), 133–145. <http://dx.doi.org/10.1163/22941932-90000481>.

Worbes, M., 1989. Growth rings, increment and age of trees in inundation forests, savannas and a mountain forest in the neotropics. *IAWA Bull.* 10 (2), 109–122. <https://doi.org/10.1163/22941932-90000479>.

Worbes, M.; Junk, W.J., 1989. Dating tropical trees by means of  $^{14}\text{C}$  from bomb tests. *Ecology* 70(2), 503–507. <https://doi.org/10.2307/1937554>.

Worbes, M., 2002. One hundred years of tree-ring research in the tropics: a brief history and an outlook to future challenges. *Dendrochronologia* 20 (1-2), 217–231. <https://doi.org/10.1078/1125-7865-00018>.

Worbes, M., Fichtler, E., 2010. Wood anatomy and tree-ring structure and their importance for tropical dendrochronology, in: Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Wittmann, F., Schöngart, J., Parolin. (Eds.), *Amazonian floodplain forests: ecophysiology,*

biodiversity and sustainable management. Springer International Publishing, pp. 329–346.

**6 CAPÍTULO 4. AUTOECOLOGIA E DENDROCLIMATOLOGIA DE QUATRO ESPÉCIES ARBÓREAS EM FRAGMENTO DE FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL DO SUL DO BRASIL**

Artigo configurado de acordo com as normas do periódico: Journal of Tropical Ecology. Disponível em: <https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-tropical-ecology/information/instructions-contributors#>

## **Autoecologia e dendroclimatologia de quatro espécies arbóreas em fragmento de floresta estacional semidecidual do sul do Brasil**

### 6.1 RESUMO

Estudos dendroecológicos são mais robustos quando são utilizados anéis de crescimento na obtenção de dados autoecológicos e da relação entre o clima e o crescimento arbóreo. Os estudos com espécies tropicais com anéis anuais de crescimento vêm aumentando, embora exista a necessidade da identificação de mais espécies com potencial dendrocronológico e a exploração daquelas já identificadas. Foram avaliados 119 indivíduos, *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg. (Apocynaceae) e *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae), emergentes; *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl. (Sapotaceae) e *Nectandra megapotamica* (Spreng.) Mez (Lauraceae), de dossel; em um fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil, objetivando a obtenção de informações autoecológicas e dendroclimatológicas. *A. polyneuron* e *C. fissilis* apresentaram diferenças nas taxas de incremento diamétrico médio, tempos de permanência, idades e estratégias para alcançar o dossel. *C. gonocarpum* e *N. megapotamica* apresentaram parâmetros ecológicos similares entre si, porém diferentes das duas primeiras. As espécies responderam diferentemente às variáveis climáticas, porém todas apresentaram interações significativas com a energia radiante solar fotossinteticamente ativa. A dissimilaridade nas respostas dendroecológicas entre as espécies é coerente com o esperado para espécies tropicais e ressalta a necessidade da escolha criteriosa das espécies para a investigação dendrocronológicas.

**Palavras-chave:** floresta tropical sazonalmente seca, liberação do crescimento, neotrópicos, radiação solar, supressão do crescimento.

## 6.2 INTRODUÇÃO

Estudos sobre a idade, trajetórias de crescimento, produtividade e a dinâmica florestal são mais robustos quando se analisam séries de dados de longo prazo sobre o crescimento dos indivíduos, em associação ao conhecimento sobre a ecologia das espécies (Amoroso *et al.* 2017, Schöngart *et al.* 2017). As séries de dados obtidas por meio da avaliação de parcelas permanentes são frequentemente curtas, o que pode levar a conclusões e extrapolações enviesadas (Brienen & Zuidema 2006). Por outro lado, a análise das séries de anéis de crescimento pode suprir essa demanda de forma satisfatória, pois as camadas anuais de xilema secundário, produzido pelas plantas, englobam informações ambientais que podem ser obtidas usando técnicas dendrocronológicas (Amoroso *et al.* 2017, Brienen & Zuidema 2006, Brienen *et al.* 2016, Speer 2010). Zuidema *et al.* (2013) apontam para lacunas na compreensão de como as florestas tropicais respondem às mudanças ambientais, propondo a análise dos anéis de crescimento para incrementar a compreensão dos processos ecológicos nos trópicos, e sugerem: (i) a avaliação em nível do indivíduo ao invés de órgãos ou da comunidade, (ii) a análise das variações de longo prazo ao invés das de curto prazo e, (iii) a compreensão dos mecanismos ao invés da documentação das mudanças.

Os modelos de dinâmica florestal são baseados em espécies temperadas, pois há dados suficientes sobre a autoecologia e a interação com o ambiente dessas espécies para a elaboração e testes de modelos conceituais (Baker & Bunyavejchewin 2006). Nos trópicos, diversas espécies arbóreas (principalmente aquelas que possuem madeira com valor comercial) já foram estudadas e dispõe de dados autoecológicos e populacionais (ex. Brienen & Zuidema 2006, Worbes & Schöngart 2019), já que a extração dessas árvores possibilita, em muitos casos, a avaliação de discos ao invés de amostras coletadas com trados de incremento, permitindo maior precisão na delimitação dos anéis de crescimento (Stahle 1999) e a avaliação de longas séries de crescimento. Entretanto, pode-se considerar que a quantidade de espécies estudadas nessas circunstâncias seja pequena em comparação à diversidade de espécies arbóreas tropicais. Brienen *et al.* (2016) apontam para a necessidade da identificação de mais espécies em distintas condições ambientais e posições fitossociológicas, contribuindo para a elaboração de modelos adequados à condição tropical (Baker & Bunyavejchewin 2006). Nesse

contexto, destacam-se os recentes esforços para a identificação da influência da fragmentação florestal em ambientes tropicais utilizando anéis de crescimento (Albiero-Júnior *et al.* 2019, Godoy-Veiga *et al.* 2018).

De forma geral, nas regiões tropicais a precipitação é a variável climática que em grande medida controla o crescimento vegetal e desencadeia a formação de anéis de crescimento nas árvores, com exceção das planícies alagáveis, manguezais e áreas de altitude elevada (Anhuf & Schleser 2017, Brien *et al.* 2016, Fritts 1976, Schöngart *et al.* 2017). No entanto, a luz pode ser um fator limitante, até mesmo mais que a água, para o desenvolvimento e recrutamento de espécies arbóreas em ambientes tropicais, onde o dossel é fechado (Brien *et al.* 2010, Goldstein *et al.* 2017). A análise de períodos de supressão ou liberação do crescimento nas trajetórias individuais de incremento diamétrico (ID) permite a identificação de padrões de recrutamento até o dossel (Brien *et al.* 2016), auxiliando na classificação das espécies de acordo com níveis de exposição a luz. As espécies tolerantes à sombra crescem com taxas de ID relativamente baixas por um período de tempo relativamente longo até atingirem o dossel, podendo ser influenciadas ou não pela abertura de clareiras, enquanto as espécies intolerantes à sombra dependem de clareiras para se estabelecerem e atingirem o dossel, geralmente apresentando taxas de ID relativamente altas na fase inicial de crescimento (Baker & Bunyavejchewin 2006, Brien & Zuidema 2006, Brien *et al.* 2010, Goldstein *et al.* 2017, Schöngart *et al.* 2017). Entretanto, Schöngart *et al.* (2017) salientaram que poucos estudos dendroecológicos com espécies tropicais exploraram esta fonte de informação sobre as histórias de vida e estratégias de acesso ao dossel.

Estudos dendroclimatológicos em áreas tropicais indicam que o crescimento é influenciado moderadamente pela precipitação e temperatura, onde anos secos ou quentes reduzem o crescimento (Brien *et al.* 2016). Um crescente número de estudos vêm tornando mais robusto o conhecimento da interação entre clima e crescimento, porém tais estudos ainda são em parte refreados por: (i) indisponibilidade de dados meteorológicos de longo prazo (Dünisch 2005), embora alternativas tenham sido desenvolvidas (Harris *et al.* 2014); (ii) desconhecimento das espécies potencialmente utilizáveis para esses estudos (Brien *et al.* 2016) e (iii) dificuldade na elaboração de cronologias robustas, devido a problemas na identificação dos anéis e, em geral, a ausência de um único fator limitante ao

crescimento (Brienen *et al.* 2016, Fritts 1976, Speer 2010), que pode implicar em baixas intercorrelações. Ainda assim, diversos estudos reportam a identificação de um sinal climático nas cronologias, como a influência da temperatura, precipitação, alagamento e a teleconexão com as temperaturas superficiais oceânicas (Brienen *et al.* 2016, Locosselli *et al.* 2019, Schöngart *et al.* 2017).

Baker & Bunyavejchewin (2006) apontam que as florestas tropicais sazonais podem ser particularmente profícuas para a compreensão da dinâmica florestal tropical, dado que é comum a ocorrência de espécies portadoras de anéis anuais de crescimento. Estudos conduzidos em fragmentos de floresta tropical sazonalmente seca no Brasil demonstraram a produção anual de anéis de crescimento (Blagitz *et al.* 2019, Ferreira 2002, Lisi *et al.* 2008), premissa fundamental para a aplicação de métodos dendroecológicos, assim como a interação do crescimento com as variáveis ambientais para a obtenção de dados sobre autoecologia e a dinâmica florestal (Godoy-Vieira *et al.* 2018, Locosselli *et al.* 2017, 2019). No entanto, análises de séries de incremento com vistas à identificação de padrões de acesso ao dossel ainda não foram publicadas.

Os objetivos desse trabalho são a obtenção de informações autoecológicas através da análise de séries individuais de anéis de crescimento e a elaboração de cronologias locais de quatro espécies arbóreas em um fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. Busca-se responder as seguintes questões: Espécies com características ecológicas distintas apresentarão estratégias diferentes para o acesso ao dossel? Quais variáveis climáticas influenciam o ID dessas espécies?

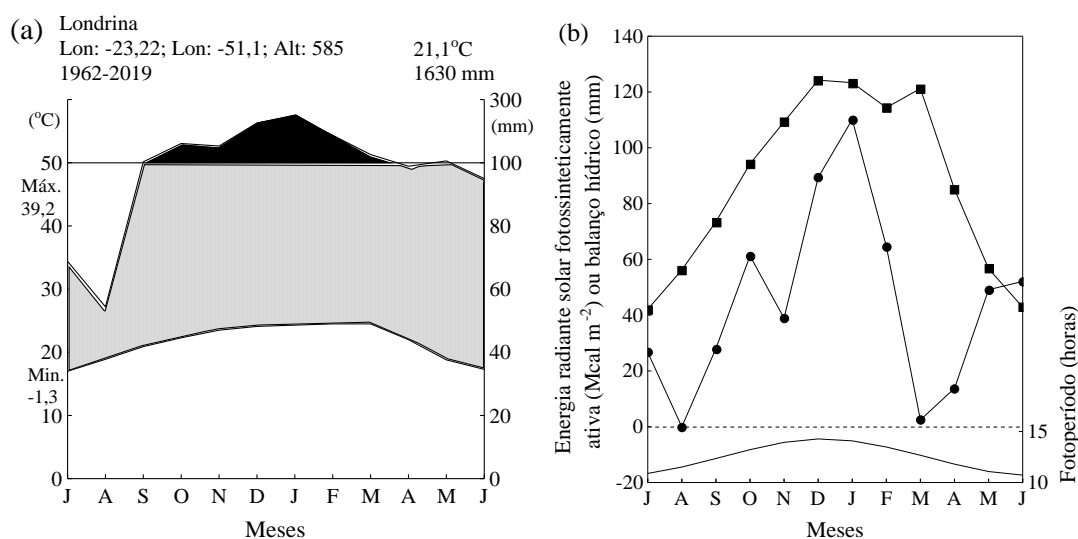
## 6.3 MÉTODOS

### 6.3.1 Área De Estudo

Este estudo foi desenvolvido no Parque Estadual Mata dos Godoy (PEMG), localizado no município de Londrina, estado do Paraná, sul do Brasil. O centro do PEMG tem como coordenadas 23° 27' S e 51° 15' W e é cortado pelo Trópico de Capricórnio. De acordo com a classificação de Köppen, o clima da região é do tipo Cfa (Alvares *et al.* 2013), apresenta precipitação anual média de 1630 mm e temperatura anual média de 21,1 °C (Perina *et al.* 2019). A altitude máxima é de 600

m acima do nível do mar (Bianchini *et al.* 2003).

O PEMG é um remanescente de floresta estacional semidecidual submontana, pertencente ao bioma Mata Atlântica (IBGE, 2012). Linares-Palomino *et al.* (2011) classifica este tipo florestal como floresta tropical sazonalmente seca, localizada no núcleo Austro-Atlântico. Uma característica relevante nesta área é a sazonalidade das variáveis ambientais, apresentando uma estação chuvosa, quente, com fotoperíodo longo e maior quantidade de energia radiante solar fotossinteticamente ativa (ERSFA) (outubro a março), e uma estação relativamente seca, fria, com fotoperíodo curto e menor ERSFA (abril a setembro). O mês com menor precipitação é agosto, com média pluviométrica de 58,2 mm e o mês mais chuvoso é janeiro, com média pluviométrica de 239,8 mm (Figura 1a). Junho apresenta o fotoperíodo mais curto (10,7 h) e dezembro o fotoperíodo mais longo (13,4 h). Ressalta-se que apenas em agosto o balanço hídrico normal (Rolim & Sentelhas 1997) apresenta uma retirada de 0,01 mm (Figura 1b) e em determinados anos a diferença pluviométrica e térmica entre as estações pode ser acentuada ou atenuada, de acordo com os dados obtidos das estações meteorológicas de Londrina operadas pelo Instituto Nacional de Meteorologia (INMET) para o período de 1962-2018, e do Instituto Agrônomo do Paraná (IAPAR) para o período de 1976-2018. Dessa forma, observa-se um acoplamento das fenofases da comunidade arbórea com a alternância das estações, mais evidente para a abscisão foliar (com queda pronunciada na estação seca) e mais discreto para os outros atributos (Perina *et al.* 2019). O solo é do tipo latossolo roxo eutrófico, profundo e bem drenado (Bianchini *et al.* 2006), onde se desenvolve uma floresta com dossel entre 10 a 20 m de altura, com alguns indivíduos emergentes de até 40 m de altura (Bianchini *et al.* 2001).



**Figura 1.** Dados climáticos médios mensais (1962-2019) para a região de Londrina-PR, sul do Brasil (a) Climograma de Walter e Lieth. (b) -■-, valores mensais de energia radiante solar fotossinteticamente ativa (Mcal m<sup>-2</sup>); -●-, extrato do balanço hídrico (mm); linha sólida inferior, fotoperíodo (horas). Área abaixo da linha pontilhada indica déficit hídrico e área acima indica excedente hídrico. Os dados foram obtidos das estações meteorológicas de Londrina, operadas pelo Instituto Agrônomo do Paraná e Instituto Nacional de Meteorologia.

### 6.3.2 Espécies

As espécies *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg. (Apocynaceae), *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae), *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl. (Sapotaceae) e *Nectandra megapotamica* (Spreng.) Mez (Lauraceae) foram selecionadas por serem abundantes e possuírem anéis anuais de crescimento (Blagitz *et al* 2019, Richter & Dallwitz 2000), reconhecíveis e mensuráveis pelas técnicas dendrocronológicas usuais, sendo referidas pelo gênero a partir deste ponto. Os indivíduos vivos foram selecionados de acordo com ausência de deformidades aparentes no fuste e na copa, e sem inclinações. O número de indivíduos variou de acordo com a análise dendroecológica, e para a elaboração de séries de incremento foram coletados indivíduos pertencentes a diversas classes diamétricas (Tabela 1), reduzindo os efeitos de coleta não-aleatória (Brienen *et al.* 2016).

### 6.3.3 Coleta E Preparação Das Amostras

Entre junho de 2017 a julho de 2019 foram coletados de dois a quatro raios perpendiculares ao tronco, a 1,3 m de altura, com trado de incremento manual de 5,15 mm de diâmetro ou trado motorizado (Stihl BT-45) de 12 mm de diâmetro. Os ferimentos foram obstruídos com cera de abelha ou segmentos de cortiça para evitar a contaminação por microorganismos e a nidificação de insetos. Posteriormente as amostras foram coladas em suportes de madeira e secas ao ar livre. Também foram coletadas secções transversais totais (discos) de pelo menos um indivíduo por espécie, daqueles mortos e caídos, com motosserra e serra manual. O polimento manual das amostras foi executado com lixas de granulometria decrescente, desde a de número 60 até 2000. Em cada disco foram alocados de 8 a 16 raios, e a cada 10 anéis, os raios foram interconectados para a verificação da marcação e a identificação de anéis localmente ausentes (Baker *et al.* 2017).

**Tabela 1.** Características das espécies arbóreas e dos indivíduos amostrados em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil, e o número de indivíduos para as análises dendroecológicas. DF = deciduidade foliar; TS = tolerância à sombra; Dens = densidade do lenho ( $\text{g cm}^{-3}$ ); DM = diâmetro médio (mínimo-máximo) (cm); PR = número de indivíduos para a verificação do padrão de recrutamento; NTP = número mínimo de indivíduos para os cálculos do tempo de permanência nas classes diamétricas de 10 cm para os indivíduos com mais de 30 cm de diâmetro à altura do peito; DC = número inicial de indivíduos utilizados para a dendroclimatologia.

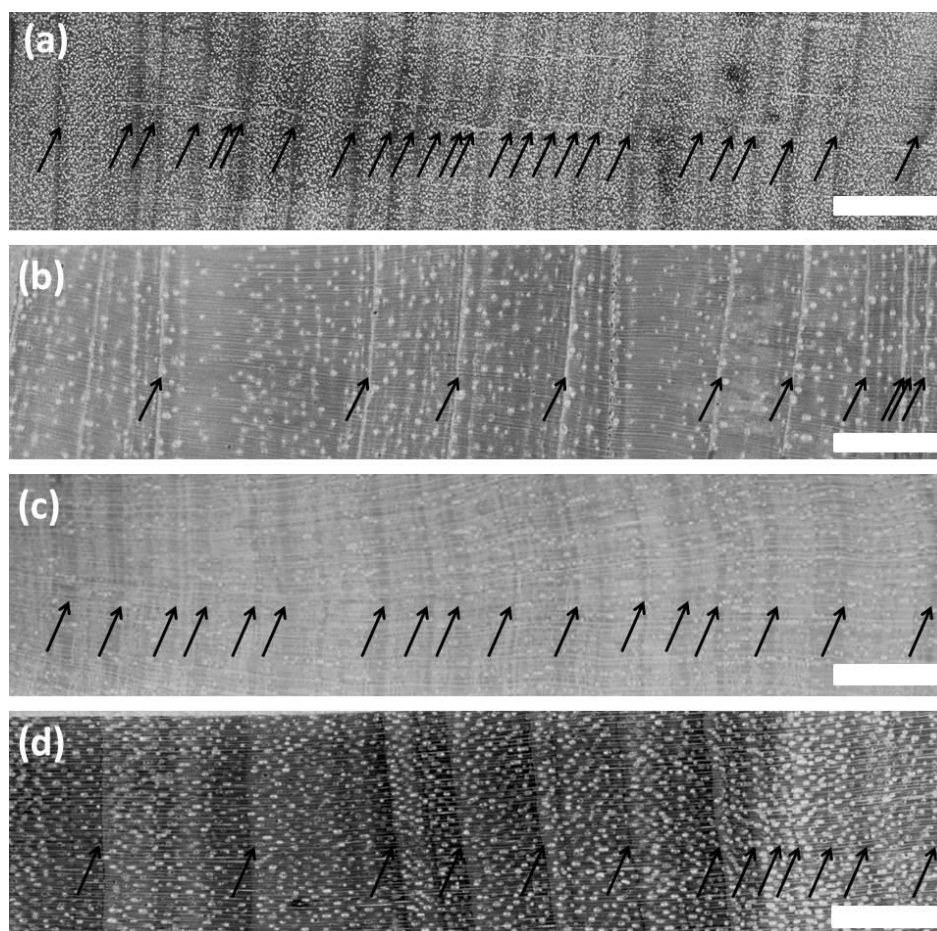
	<i>Aspidosperma polyneuron</i>	<i>Cedrela fissilis</i>	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	<i>Nectandra megapotamica</i>
DF	Semidecídua <sup>1</sup>	Decídua <sup>2</sup>	Semidecídua <sup>3</sup>	Perenifolia <sup>2</sup>
Posição	Emergente <sup>1</sup>	Emergente <sup>2</sup>	Dossel <sup>2</sup>	Dossel <sup>2</sup>
TS	Tolerante <sup>1</sup>	Intolerante <sup>2</sup>	Tolerante <sup>2</sup>	Tolerante <sup>2</sup>
Dens	0,738 <sup>4</sup>	0,467 <sup>4</sup>	0,673 <sup>4</sup>	0,6 <sup>5</sup>
DM	34,8 (6,11-160)	29,43 (9,11-71,11)	27,69 (6,55-45,9)	26,2 (4,13-48,18)
PR	18	16	11	23
NTP	12	16	10	23
DC (início)	34	24	19	29

1= Carvalho (2004); 2= Carvalho (2006); 3= Bianchini *et al.* (2006); 4= Zanne *et al.* (2009); 5= Richter & Dallwitz (2000).

O marcador anatômico dos anéis de crescimento considerado seguiu a descrição de Blagitz *et al.* (2019) para *Aspidosperma*, em que o anel é definido pela presença de fibras com paredes espessas e radialmente achatadas no lenho tardio, em comparação às fibras com paredes finas no lenho inicial e, eventualmente, a presença de bandas de parênquima marginal (Figura 2a). *Cedrela* apresenta anel semi-poroso, com o decréscimo gradual do diâmetro do elemento de vaso do lenho inicial em direção ao lenho tardio, associado à presença de bandas de parênquima marginal (Figura 2b). A delimitação anatômica do anel em *Chrysophyllum* é definida por uma distinta zona fibrosa, onde não se observam bandas de parênquima axial (Figura 2c). *Nectandra* apresenta achatamento radial e aumento da espessura parietal das fibras gradualmente no sentido do lenho inicial para o tardio (Richter &

Dallwitz 2000) (Figura 2d). A marcação dos anéis foi realizada sob lupa de mesa e microscópio estereoscópico Leica Ez4, e a obtenção das imagens foi realizada com digitalizador de mesa HP SJ300 em resoluções de 2400 a 4800 dpi, ou equipamento fotográfico Nikon D-5100 com objetiva AF-S DX NIKKOR 18-55mm. Para a medição da largura dos anéis foi utilizado o programa Image Pro-Plus, com a calibração adequada para cada imagem, de acordo com o método de obtenção e as características óticas das mesmas. Para as amostras que não continham a medula, a quantidade de anéis foi estimada de acordo com o cálculo da distância entre o último anel observado e a medula, dividida pela média da largura dos anéis das séries completas para o segmento faltante (Hietz 2011, modificado). Entretanto, esses valores estimados não compuseram os demais cálculos. Foi adotada a convenção de Schulman (1956) para a datação dos anéis, em que o ano calendário do anel corresponde ao ano do início da formação do anel.

Os discos de *Cedrela*, *Chrysophyllum* e *Nectandra* foram obtidos no diâmetro à altura do peito (DAP), de indivíduos caídos com data conhecida e sem o efeito da rápida decomposição natural do lenho, observado nessas espécies. Para *Aspidosperma*, foram obtidos discos em diferentes alturas no qual o DAP e a idade foram estimados de acordo com a relação entre a altura e o diâmetro (Apêndice 5) e a altura de coleta do disco. A altura das árvores foi obtida através do método trigonométrico, com o auxílio de clinômetro e trena métrica.



**Figura 2.** Anéis de crescimento em (a) *Aspidosperma polyneuron*, (b) *Cedrela fissilis*, (c) *Chrysophyllum gonocarpum* e (d) *Nectandra megapotamica* amostrados em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. A direção do crescimento é da esquerda para a direita. Setas indicam limite do anel. Barras em a, b e d = 5 mm; em c = 2 mm.

#### 6.3.4 Interdatações E Cronologias

A verificação da sincronização das séries nos indivíduos e entre indivíduos foi efetuada visualmente por meio de gráficos e, posteriormente, submetidas à análise de correlação por sobreposição de segmentos a 99 % (Speer 2010), por meio do software COFECHA (Holmes 1983). O tamanho do segmento de correlação entre os segmentos das séries e a cronologia e da janela de sobreposição (“lag”), variou de acordo com o número de anéis contidos nas séries de anéis de crescimento. Foram excluídas das cronologias as séries que apresentaram correlações abaixo do valor crítico indicado pelo teste, mesmo após a identificação e a correção de erros de marcação, como falsos anéis ou anéis localmente ausentes.

Para a datação das séries provenientes dos indivíduos mortos de *Aspidosperma* foi realizada a sincronização interna das séries para cada árvore, e comparadas estatisticamente com uma série mestre composta por indivíduos longevos, com sincronização satisfatória e de idade conhecida, utilizando o software COFECHA (Speer 2010). O programa indica as 11 maiores correlações para cada série, que são então verificadas para a identificação de um padrão comum entre as séries de um mesmo indivíduo, assim como a coerência etária. O último termo se refere ao procedimento de somar a quantidade de anéis da série com a idade indicada pelo programa, e verificar a pertinência da data encontrada. Foi selecionada a data com maior correlação e coerência (Holmes 1983, Speer 2010).

A construção das cronologias mestre local foi realizada com o software ARSTAN, que padroniza as séries de largura de anéis ajustando-as de acordo com uma função padrão suavizadora selecionada, realiza a média das séries e desenvolve uma cronologia em nível da população. Este procedimento retira sinais não climáticos, como por exemplo, o crescimento biológico. Neste estudo foi utilizada a função “*cubic smoothing spline*” utilizando uma janela de “*spline*” de 20 anos. As estatísticas EPS (*Expressed Population Signal*) e “*running-rbar*” foram calculadas utilizando segmentos de correlação de 10 anos com sobreposição de cinco anos. A EPS é uma medida da variabilidade comum expressa na cronologia, e usualmente valores acima de 0,85 indicam que a variabilidade encontrada é um sinal coerente da variação de algum fator (geralmente climático) em nível local. Ao contrário, valores abaixo desse ponto indicam que a cronologia começa a ser dominada por variações individuais (Speer 2010), embora Piraino *et al.* (2015) sugeriram que valores abaixo desse limite possam ser aceitos. A estatística “*running-rbar*” é uma medida da força do sinal através da cronologia, sendo possível assim identificar setores da cronologia de maior ou menor correlação (Cook *et al.* 2000). Ambas são dependentes do tamanho da amostra sendo que, quanto maior o número de séries para efeito de cálculo, maior robustez e confiança os resultados apresentarão (Speer 2010).

### 6.3.5 Características Autoecológicas

As taxas de ID foram calculadas obtendo-se a média da largura dos anéis de todos os indivíduos mensurados e a média do ID para cada espécie foi relacionada com a

densidade média do lenho (valores de densidade obtidos de “Global Wood Density Database” (Zanne *et al.* 2009) e Richter & Dallwitz (2000)). A identificação de respostas no crescimento devido a períodos de supressão ou liberação foi obtida pelo cálculo da porcentagem de variação do ID para cada anel nas séries individuais de anéis de crescimento (Abrams *et al.* 1995), utilizando uma média móvel de 10 anos. Esse procedimento evita as influências das variações de longo prazo da relação idade-diâmetro e das variações de curto período de ordem climática (Nowacki & Abrams 1997). A porcentagem de variação do ID foi obtida de acordo com a seguinte fórmula:  $\%VID = [(M2 - M1)/M1] \times 100$ , onde M1 é a média do ID dos 10 anos anteriores, incluindo o ano em avaliação, e M2 é a média do ID dos 10 anos posteriores ao ano em avaliação (Nowacki & Abrams 1997). Dado a natureza do cálculo, os 10 primeiros e os 10 últimos anéis da série não são avaliados. A janela de 10 anos sugerida por Brien *et al.* (2006) é adequada para a identificação do processo de abertura e fechamento de clareiras, considerando que o tempo médio de fechamento de clareiras em ambientes tropicais pode levar 15 anos. Os eventos de supressão e liberação do crescimento foram contabilizados e classificados de acordo com os critérios sugeridos por Brien *et al.* (2006), onde alterações acima de 100 % são consideradas liberação consistente e abaixo de -50 % são consideradas supressão consistente, por no mínimo 5 anos consecutivos.

O padrão de recrutamento para cada indivíduo com mais de 30 cm de diâmetro foi classificado de acordo com os critérios propostos por Brien *et al.* (2010): 1- Crescimento direto: o indivíduo alcança o dossel sem a ocorrência da liberação ou supressão de crescimento sustentada; 2- supressão seguida de uma liberação sustentada, onde a ocupação do dossel ocorre por ao menos um evento de liberação pronunciado e nenhum evento de liberação posterior; e 3- múltiplos eventos de supressão e liberação, onde a ocupação do dossel se dá pela alternância entre eventos de supressão e liberação sustentados.

O tempo de permanência (anos) em cada classe diamétrica (intervalos de 10 cm), até o indivíduo alcançar 30 cm de diâmetro foi testado para cada espécie e entre as espécies com o teste de Kruskal-Wallis ( $P \leq 0,05$ ), com no mínimo 10 indivíduos em cada classe. Apenas os intervalos completos foram utilizados, e o limite de 30 cm de diâmetro foi utilizado de acordo com a altura aproximada em que os indivíduos alcançam o dossel (Apêndice 5).

O valor limite de crescimento lento foi obtido do 25º percentil, de acordo com os valores da largura de todos os anéis para cada espécie (Baker & Bunyavejchewin 2006). Para a verificação de alterações nas taxas de incremento em função do tamanho do indivíduo, calculou-se a taxa de ID antes e depois dos indivíduos alcançarem o dossel, para aqueles indivíduos que ultrapassaram 30 cm de DAP, com teste *t* de Student ( $P \leq 0,05$ ).

### 6.3.6 Dendroclimatologia

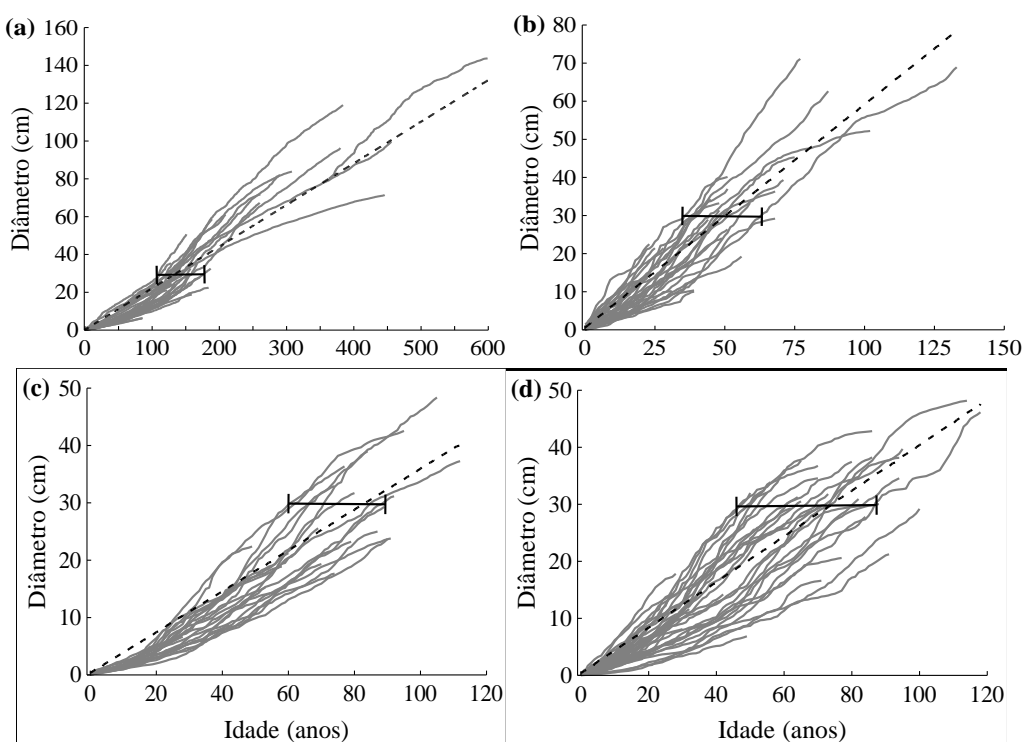
O procedimento padrão em reconstruções dendroclimatológicas consiste na identificação e mensuração das relações entre as variáveis climáticas que influenciam o ID e a cronologia (calibração), a comparação dos valores de índices observados com os valores calculados (verificação) e, em caso de sucesso nas etapas anteriores, os valores das variáveis anteriores ao período de dados meteorológico observados são calculados, ou seja, a reconstrução (Fritts 1976). Para a identificação do efeito das variáveis climáticas no ID, foi utilizada a cronologia padronizada “Ars”, que não retém o efeito de autocorrelação, mas re-insere a variação populacional (Speer 2010). Correlações de Pearson entre a cronologia e a temperatura média, a soma da precipitação e a soma da ERSFA (Fritts 1976) foram calculadas mês a mês e para os períodos favoráveis e desfavoráveis do crescimento de acordo com a espécie, obtidos no Capítulo 2. Foi considerado o ano corrente e um ano anterior, objetivando a verificação de uma possível defasagem na resposta da interação entre o ID e as variáveis climáticas (Castagneri *et al.* 2018, Fritts 1976). Para a calibração foi aplicada regressão linear múltipla com o intuito de selecionar as variáveis que melhor descrevem a relação entre as variáveis pré-selecionadas, ou seja, aqueles meses em que a correlação de Pearson foi significativa, após a validação dos pressupostos e ajustes matemáticos necessários. Para a verificação foi utilizada correlação de Pearson (Cook & Kairiukstis 1990, Fritts 1976).

As variáveis climáticas mensais de temperatura média do ar (°C), precipitação total (mm) e horas de sol, foram obtidas do Instituto Nacional de Meteorologia entre 1962 e 2019, e do Instituto Agrônomo do Paraná entre 1976 e 2019, operadas na cidade de Londrina. A quantidade de ERSFA (Kcal m<sup>-2</sup>) foi calculada para a área de estudo de acordo com a proposta apresentada no Capítulo 2.

## 6.4 RESULTADOS

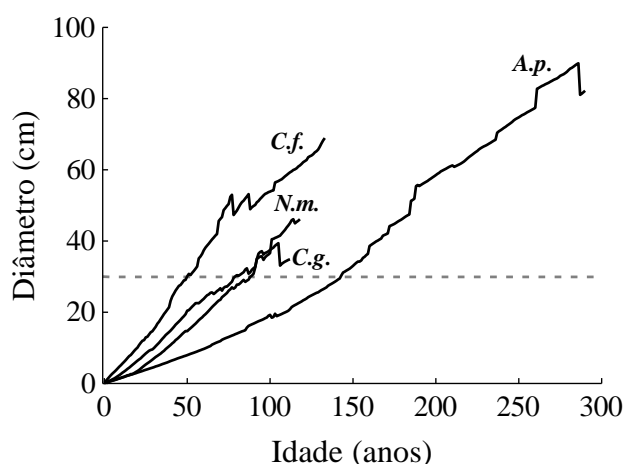
### 6.4.1 Trajetória De Crescimento

A avaliação da largura de 6945 anéis de 39 indivíduos de *Aspidosperma* apresentou ID de  $0,225 \text{ cm ano}^{-1}$  (com desvio padrão de  $\pm 0,155 \text{ cm ano}^{-1}$ ) (Figura 3a); em *Cedrela*, 1365 anéis de 33 indivíduos foram mensurados apontando ID de  $0,586 \text{ cm ano}^{-1}$  ( $\pm 0,377 \text{ cm ano}^{-1}$ ) (Figura 3b); *Chrysophyllum* apresentou média de  $0,356 \text{ cm ano}^{-1}$  ( $\pm 0,226 \text{ cm ano}^{-1}$ ) pela mensuração de 1588 anéis de 22 indivíduos (Figura 3c); e o incremento em *Nectandra* foi de  $0,4 \text{ cm ano}^{-1}$  ( $\pm 0,282 \text{ cm ano}^{-1}$ ), obtido da largura de 2351 anéis provenientes de 36 indivíduos (Figura 3d). A idade do indivíduo mais jovem e o mais velho ao alcançar os 30 cm de DAP foi, respectivamente, 103 e 180 anos para *Aspidosperma* (Figura 3a), 39 e 65 anos para *Cedrela* (Figura 3b) 63 e 91 anos para *Chrysophyllum* (Figura 3c), 49 e 89 anos para *Nectandra* (Figura 3d).



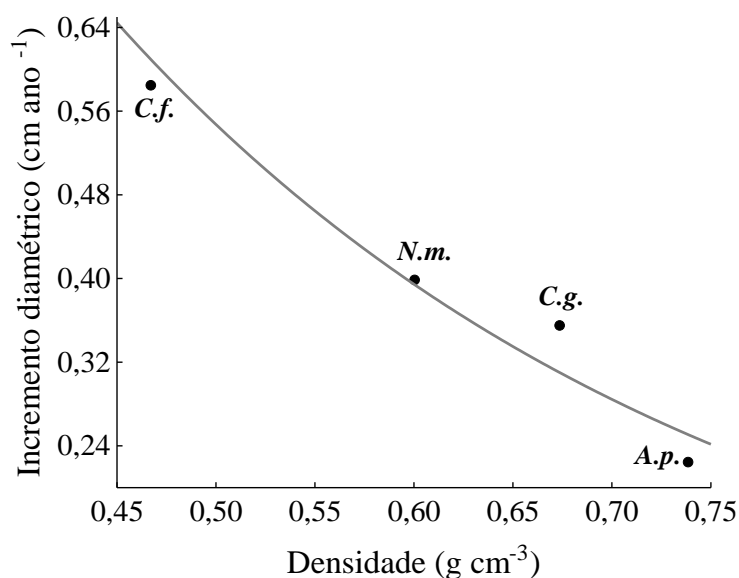
**Figura 3.** Relações diâmetro-idade para (a) *Aspidosperma polyneuron*, (b) *Cedrela fissilis*, (c) *Chrysophyllum gonocarpum* e (d) *Nectandra megapotamica* em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. Cada linha cinza indica o incremento diamétrico individual. Traços horizontais indicam o diâmetro à altura do peito de 30 cm. Linha tracejada indica o incremento médio acumulado.

A comparação entre a taxa de ID médio antes e depois de 30 cm de diâmetro de DAP apontou diferença estatisticamente significativa para *Aspidosperma* (0,20 e 0,34 cm ano<sup>-1</sup>; P = 0,0) e *Chrysophyllum* (0,38 e 0,45 cm ano<sup>-1</sup>; P < 0,01) e não significativas para *Cedrela* (0,64 e 0,60 cm ano<sup>-1</sup>; P = 0,16) e *Nectandra* (0,45 e 0,46 cm ano<sup>-1</sup>; P = 0,6). Essa diferença pode ser observada na mudança da inclinação da trajetória de incremento médio acumulado, principalmente para *Aspidosperma* por volta de 130 anos (Figura 4).



**Figura 4.** Incremento diamétrico médio acumulado para *Aspidosperma polyneuron* (A.p.), *Cedrela fissilis* (C.f.), *Chrysophyllum gonocarpum* (C.g.) e *Nectandra megapotamica* (N.m.) em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. A linha tracejada indica 30 cm de diâmetro.

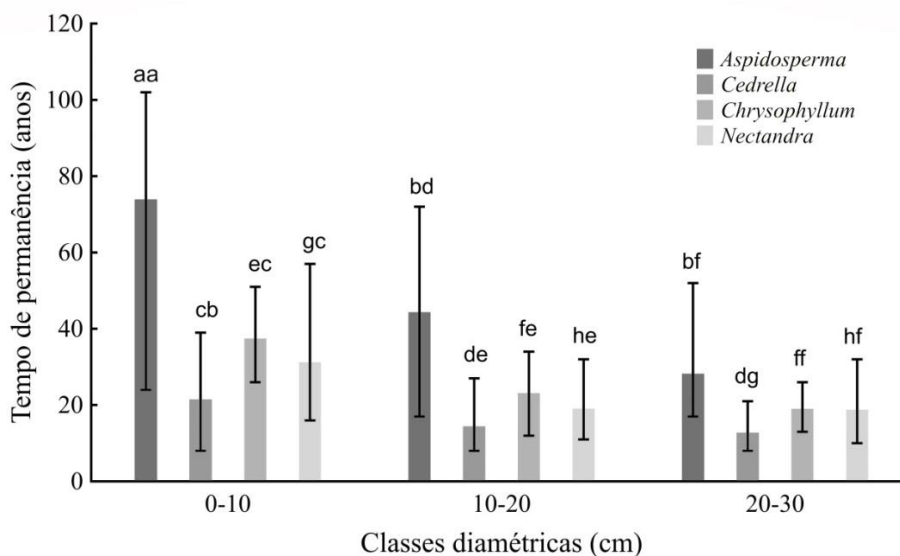
As taxas de incremento das diferentes espécies foram relacionadas negativamente com a densidade do lenho ( $R = -0,93$ ;  $P = 0,011$ ), sendo que *Aspidosperma* apresenta a maior densidade e a menor taxa de ID e *Cedrela*, a menor densidade e a maior taxa de ID (Figura 5).



**Figura 5.** Correlação entre incremento diamétrico e densidade do lenho para *Aspidosperma polyneuron* (*A.p.*), *Cedrela fissilis* (*C.f.*), *Chrysophyllum gonocarpum* (*C.g.*) e *Nectandra megapotamica* (*N.m.*) em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. Modelo:  $y = 2,81 * \exp(-3,272 * x)$ ;  $R = -0,93$ ,  $P = 0,011$ . Valores de densidade obtidos de “Global Wood Density Database” (Zanne *et al.* 2009) e Richter & Dallwitz (2000).

#### 6.4.2 Tempo De Permanência Nas Classes

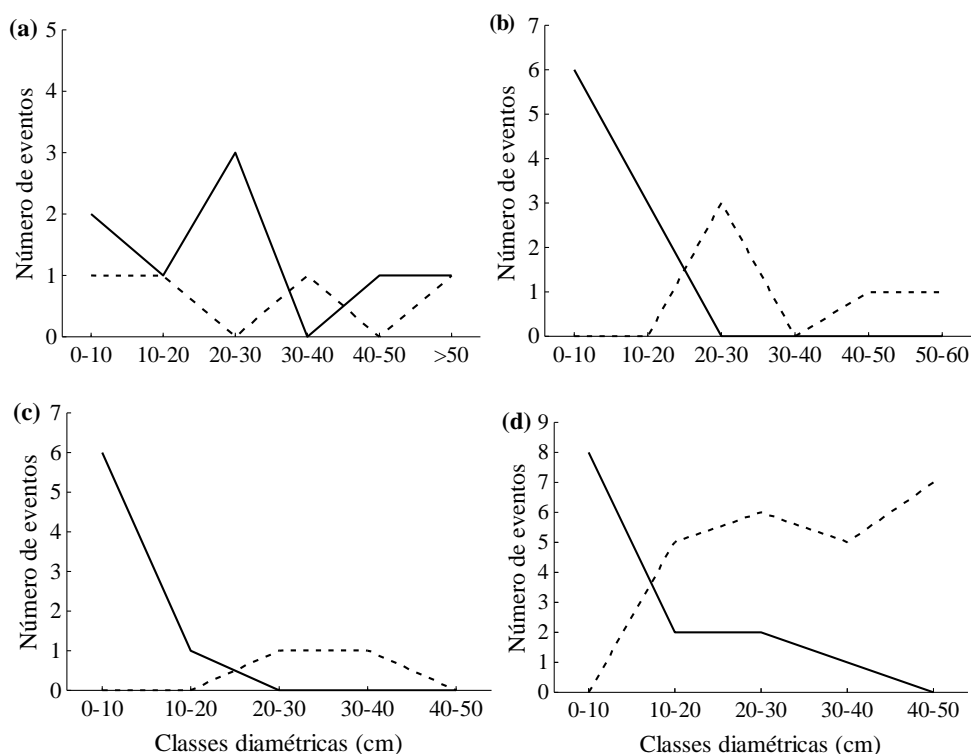
A comparação entre o tempo de permanência nas classes diamétricas apontou diferenças significativas entre a classe 0-10 cm e as classes 10-20 e 20-30 cm; e diferenças não significativas entre as classes 10-20 e 20-30 cm, para todas as espécies, com o maior tempo de permanência na classe 0-10 cm. A comparação entre o tempo de permanência nas classes de 0-10 cm de diâmetro entre as espécies apontou diferença significativa entre *Aspidosperma* e as outras espécies, entre *Cedrela* e as outras duas, e diferença não significativa entre *Chrysophyllum* e *Nectandra*. Na classe 10-20, o teste apontou diferença entre *Aspidosperma* e as outras três espécies, e diferenças não significativas entre as demais espécies. Na classe 20-30, o teste apontou diferença entre *Cedrela* e as outras três espécies, e diferenças não significativas entre *Aspidosperma*, *Chrysophyllum* e *Nectandra*. *Cedrela* apresentou o menor tempo médio (anos) para alcançar o diâmetro de 30 cm (48,5), seguido por *Nectandra* (70,44), *Chrysophyllum* (79,9) e *Aspidosperma* (146,33) (Figura 6).



**Figura 6.** Tempo de permanência nas classes diamétricas de 10 cm de diâmetro até o acesso ao dossel, para as espécies amostradas em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. Os traços na parte superior das barras indicam os valores máximos e mínimos absolutos. As letras acima das barras de erro indicam os resultados dos testes, sendo que primeira representa o teste para a espécie nas diferentes classes e a segunda representa o teste entre as espécies em cada classe diamétrica. Letras diferentes indicam diferença estatisticamente significativa ( $P < 0,05$ ) pelo teste de Kruskal-Wallis.

#### 6.4.3 Variação Do Incremento Diamétrico

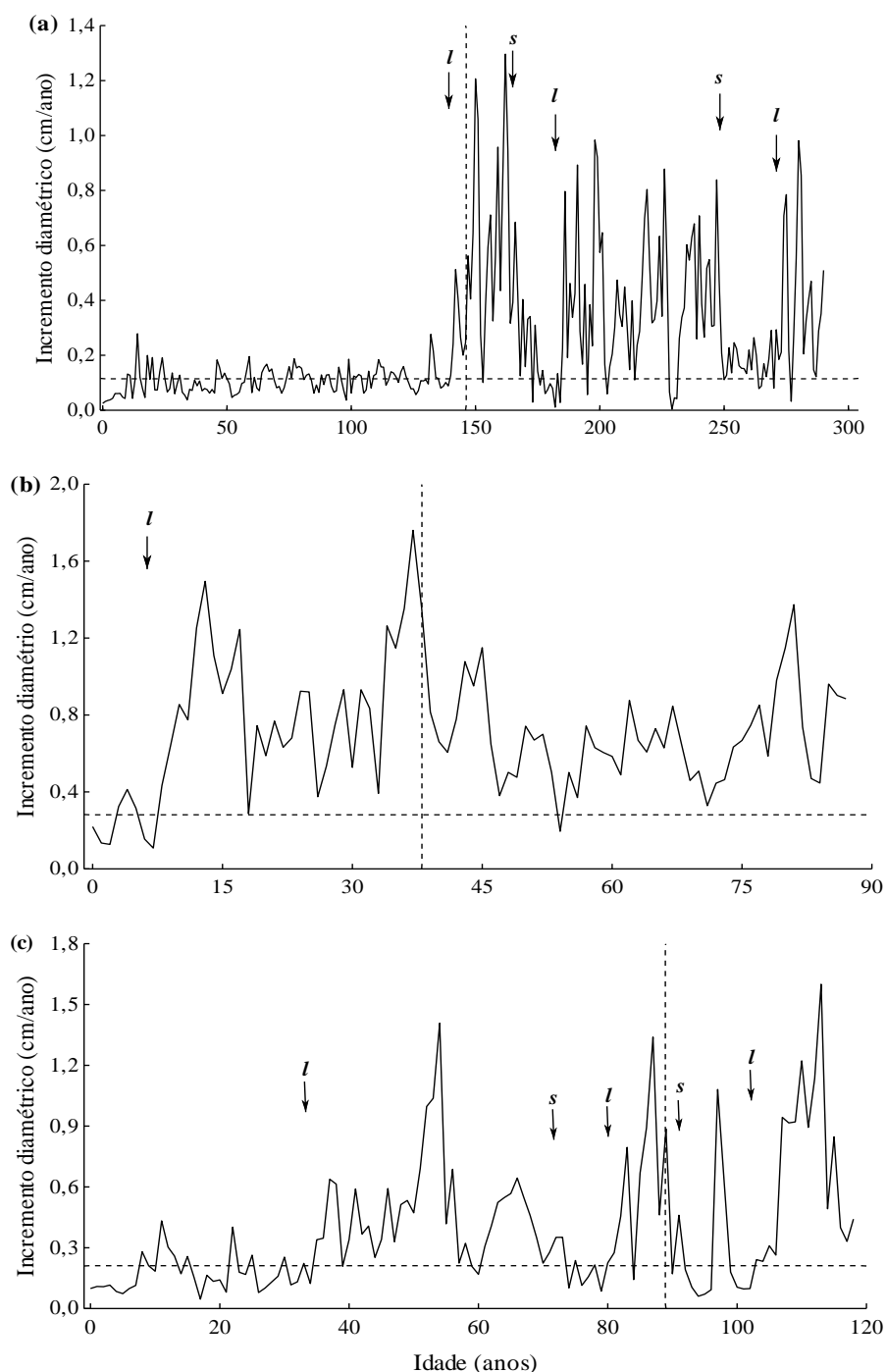
O número de eventos de liberação ou supressão do ID nas classes diamétricas variou de acordo com a espécie, sem apresentar um padrão geral. No entanto algumas observações podem ser feitas. Em *Aspidosperma* o maior número de liberações foi na classe 20-30 cm de DAP (Figura 7a); para *Cedrella* observou-se um decréscimo no número de liberações concomitante com um acréscimo do número de supressões, de acordo com o aumento do diâmetro, até a classe 20-30 cm de DAP (Figura 7b); em *Chrysophyllum*, o maior número de liberações foi na classe 0-10 cm de DAP decrescendo de acordo com o aumento do DAP (Figura 7c); e em *Nectandra* observou-se um decréscimo no número de liberações concomitantemente com o acréscimo do número de supressões de acordo com o aumento do DAP (Figura 7d).



**Figura 7.** Número de eventos de variação do incremento diamétrico de acordo com as classes diamétricas para (a) *Aspidosperma polyneuron*, (b) *Cedrela fissilis*, (c) *Chrysophyllum gonocarpum*, e (d) *Nectandra megapotamica* em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. Linha sólida indica a liberação do crescimento e a linha pontilhada indica a supressão do crescimento. Eixo x de acordo com a quantidade de classes diamétricas para cada espécie.

#### 6.4.4 Recrutamento

A análise do padrão de recrutamento mostrou que em 18 indivíduos de *Aspidosperma*, 15 (83,33 %) apresentaram padrão do tipo direto (Figura 8a) e três (16,77 %) apresentaram o padrão do tipo crescimento suprimido seguido de uma liberação (Figura 8b), ressaltando que os eventos de liberação nos três indivíduos ocorreram em aproximadamente 30 cm de diâmetro. Em *Cedrela* 16 indivíduos foram avaliados e metade apresentaram padrão do tipo direto e a outra metade o padrão do tipo uma liberação (Figura 8b). Dos 11 indivíduos de *Chrysophyllum*, cinco (45,45 %) apresentaram padrão do tipo direto e seis (54,54 %) o padrão do tipo uma liberação. Em *Nectandra*, dos 23 indivíduos avaliados, 15 (65,21 %) apresentaram padrão direto, sete (30,43 %) padrão de uma liberação e um (4,34 %) padrão de múltiplas liberações e supressões (Figura 8c).



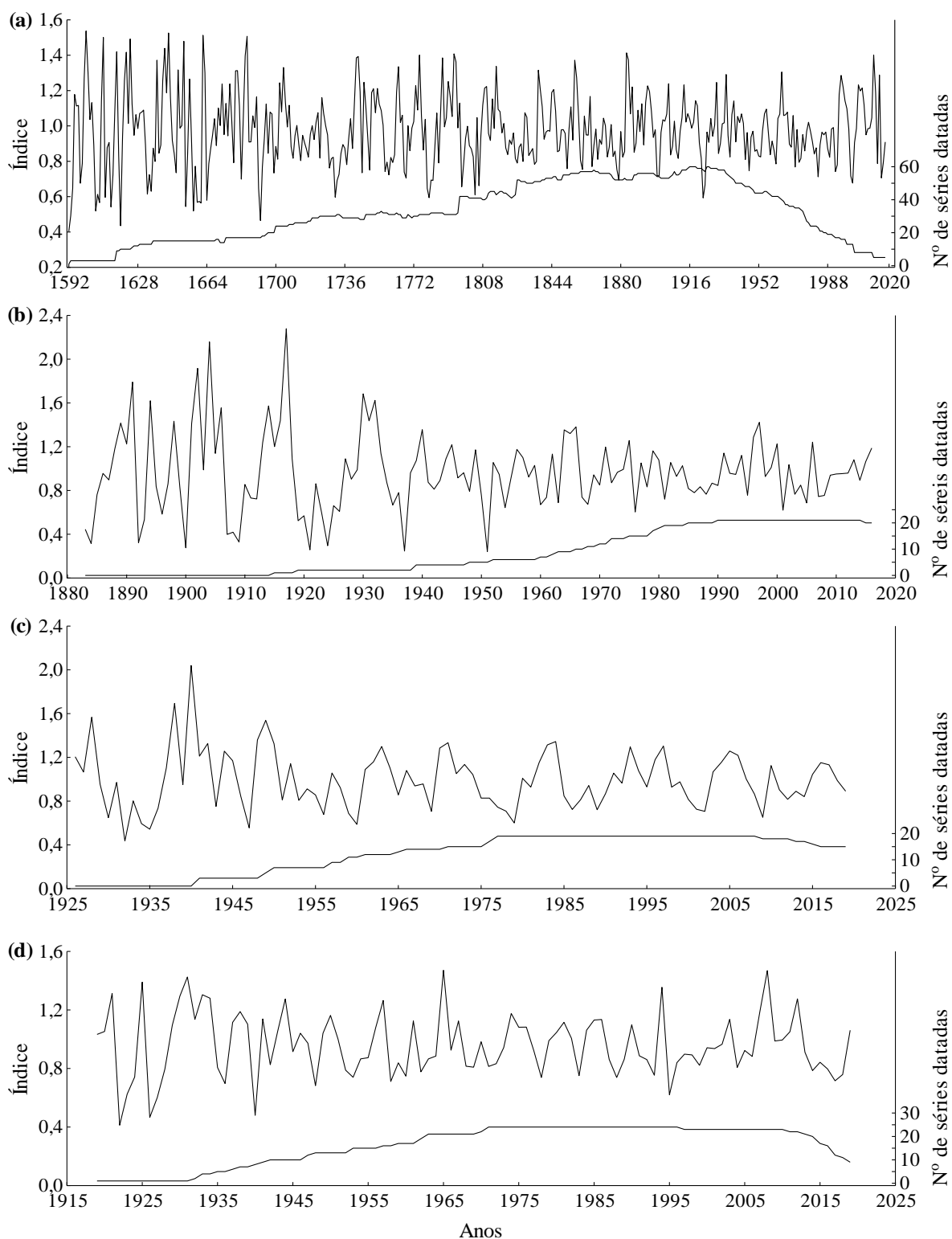
**Figura 8.** Exemplos de padrões de recrutamento: (a) crescimento direto em *Aspidosperma polyneuron*; (b) crescimento suprimido sucedido por liberação em *Cedrela fissilis*; (c) múltiplos eventos de liberação e supressão em *Nectandra megapotamica*. Eventos de liberação (I) e supressão (s) do crescimento de acordo com as variações relativas de incremento. Linha tracejada horizontal indica o limiar de crescimento do 25º percentil e a linha tracejada vertical indica o tempo que a árvore levou para alcançar 30 cm de diâmetro. Eixo x dos gráficos de acordo com o tamanho da série.

#### 6.4.5 Cronologias

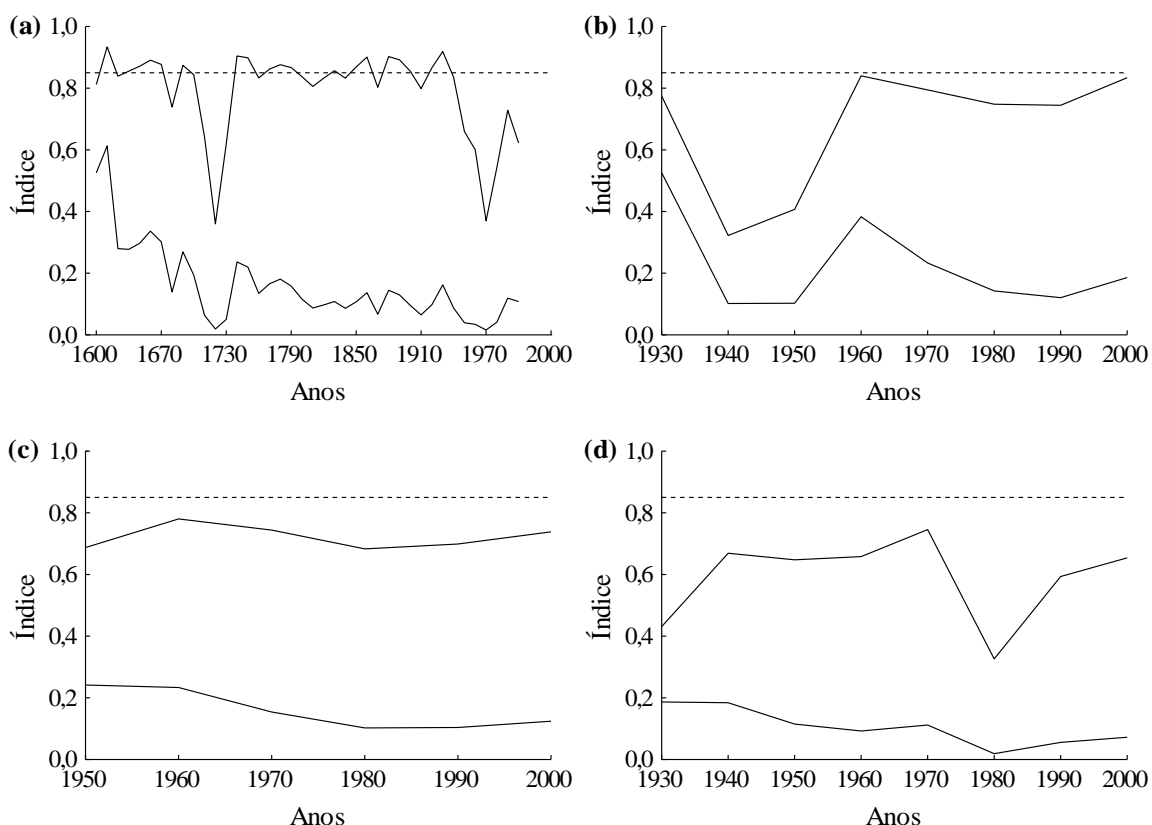
O número de séries de largura de anéis por indivíduo variou entre duas, para os indivíduos coletados com trados, até 16 para os discos. A porcentagem de sincronização individual com êxito variou entre as espécies, com *Cedrela* apresentando o maior valor (91,6 %), seguido por *Aspidosperma* (55,8 %), *Chrysophyllum* (52,6 %) e *Nectandra* (48,2 %). *Aspidosperma* apresentou a cronologia mais longa (427 anos; Figura 9a), seguida por *Cedrela* (134 anos; Figura 9b), *Nectandra* (101 anos; Figura 9d) e *Chrysophyllum* (94 anos; Figura 9c). As estatísticas das cronologias apresentaram variações, sendo que *Aspidosperma* apresentou o melhor conjunto e *Nectandra* o pior, com valores sumarizados na Tabela 2, e detalhados na Figura 10.

**Tabela 2.** Parâmetros das cronologias das espécies estudadas em um fragmento de floresta estacional semidecidual, no sul do Brasil. I: número de indivíduos datados; S: número de séries datadas; Cor: intercorrelação; Sen: sensibilidade média; EPS: “expressed population signal” médio.

	I	S	Intervalo	N° Anéis	Cor.	Sen.	EPS
<i>Aspidosperma</i>	12	93	1592-2018	14265	0,356	0,453	0,793
<i>Cedrela</i>	7	22	1883-2016	1243	0,377	0,515	0,683
<i>Chrysophyllum</i>	9	20	1925-2018	1210	0,308	0,460	0,722
<i>Nectandra</i>	11	25	1918-2018	1732	0,241	0,524	0,590



**Figura 9.** Cronologias “ars” (linhas superiores) e o número de séries datadas (linhas inferiores) para (a) *Aspidosperma polyneuron*; (b) *Cedrela fissilis*; (c) *Chrysophyllum gonocarpum*; (d) *Nectandra megapotamica* em indivíduos de um fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. Eixos x e y` de acordo com o tamanho da cronologia e a quantidade de séries datadas.



**Figura 10.** Detalhes estatísticos das cronologias. Valores de EPS – expressed population signal (linhas superiores) e running-rbar (linhas inferiores) para (a) *Aspidosperma polyneuron*; (b) *Cedrela fissilis*; (c) *Chrysophyllum gonocarpum*; (d) *Nectandra megapotamica* em indivíduos de um fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. A linha tracejada indica o valor de 0,85.

#### 6.4.6 Dendroclimatologia

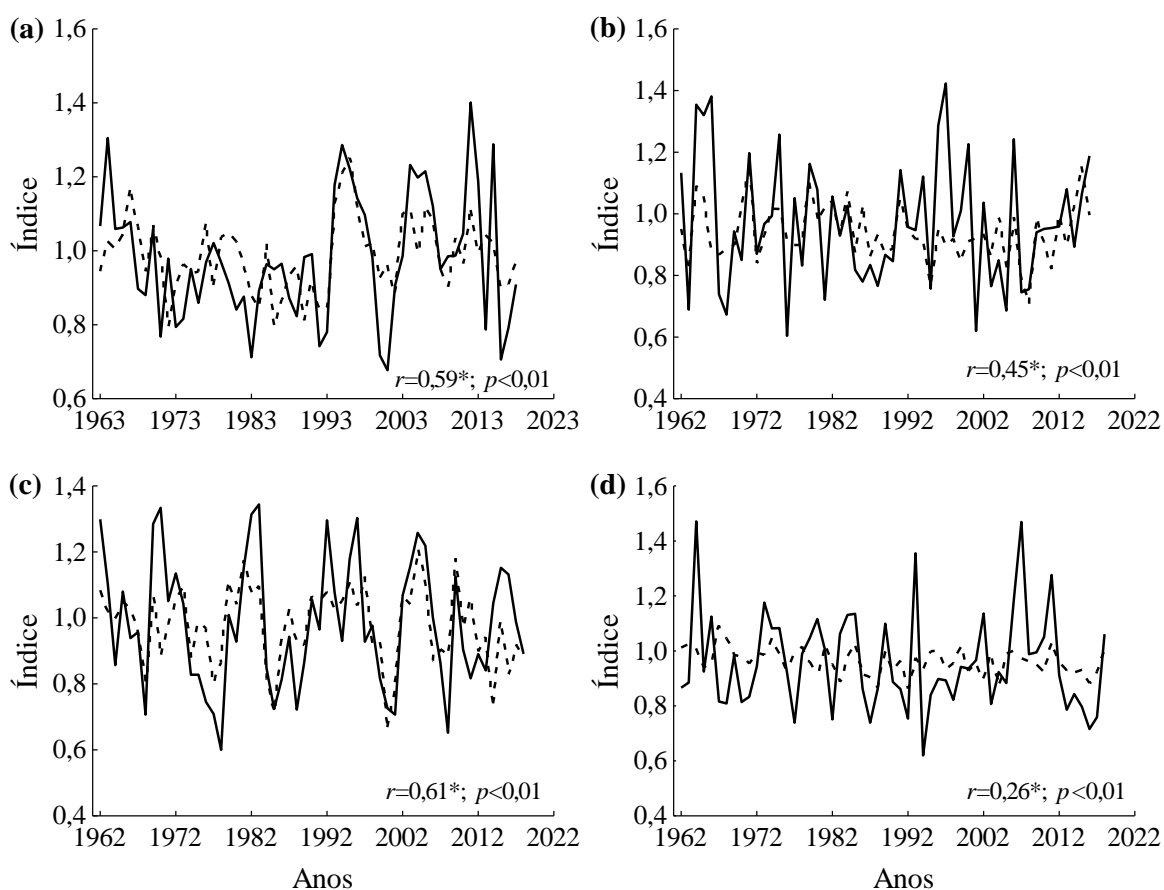
Para a espécie *Aspidosperma*, a correlação entre a cronologia “ars” e as séries mensais de variáveis climáticas apontaram valores significativos e positivos para a temperatura ( $R = 0,357$ ) do mês de agosto do ano corrente; negativas para a precipitação em março ( $R = -0,291$ ) e maio ( $R = -0,283$ ) do ano anterior, e março ( $R = -0,346$ ), maio ( $R = -0,318$ ) e agosto ( $R = -0,26$ ) do ano corrente; e positivas para a ERSFA em agosto ( $R = 0,293$ ) do ano anterior e agosto ( $R = 0,365$ ) do ano corrente, e correlação negativa e significativa ( $R = -0,289$ ) para precipitação do período desfavorável de crescimento. A análise da regressão linear múltipla resultou em um modelo estatisticamente significativo [ $F(3,52) = 9,462$ ;  $P < 0,01$ ;  $R^2 = 0,353$ ] em que a precipitação do mês de março do ano anterior ( $\beta = -0,383$ ;  $T = -3,40$ ;  $P < 0,05$ ) e

maio do ano corrente ( $\beta = -0,295$ ;  $T = -2,64$ ;  $P < 0,01$ ), e a ERSFA do mês de agosto do ano corrente ( $\beta = 0,414$ ;  $T = 3,687$ ;  $P < 0,01$ ) são previsores do índice de largura dos anéis de crescimento, e a verificação foi significativa (Figura 11a).

Para *Cedrela*, a ERSFA se correlacionou positivamente em janeiro ( $R = 0,271$ ) e negativamente em dezembro do ano corrente ( $R = -0,364$ ), a temperatura e a precipitação não apontaram correlações significativas e a correlação entre a ERSFA e o período favorável de crescimento corrente foi negativa ( $R = -0,343$ ). A análise da regressão linear múltipla resultou em um modelo estatisticamente significativo [ $F(2,52) = 6,938$ ;  $P = 0,02$ ;  $R^2 = 0,21$ ] em que a ERSFA do mês de dezembro corrente ( $\beta = -0,38$ ;  $T = -3,004$ ;  $P < 0,05$ ) e janeiro corrente ( $\beta = 0,279$ ;  $T = 2,26$ ;  $P < 0,05$ ) são previsores do índice de largura dos anéis de crescimento, e a verificação foi significativa (Figura 11b).

Em *Chrysophyllum*, a temperatura de outubro correlacionou-se negativamente ( $R = -0,294$ ), assim como para a precipitação de março ( $R = -0,263$ ) e abril ( $R = -0,263$ ); e a ERSFA de julho ( $R = -0,307$ ), setembro ( $R = -0,297$ ) e outubro ( $R = -0,399$ ), todas para o ano corrente; e correlação negativa para ERSFA no período desfavorável ( $R = -0,298$ ) e favorável ( $R = -0,314$ ) corrente. A análise da regressão linear múltipla resultou em um modelo estatisticamente significativo [ $F(4,52) = 7,759$ ;  $P > 0,01$ ;  $R^2 = 0,373$ ] em que a temperatura do mês de outubro corrente ( $\beta = -0,308$ ;  $T = -2,693$ ;  $P < 0,05$ ), a precipitação do mês de março corrente ( $\beta = -0,227$ ;  $T = -2,042$ ;  $P < 0,05$ ) e a ERSFA de julho corrente ( $\beta = -0,348$ ;  $T = -3,113$ ;  $P < 0,01$ ) e outubro corrente ( $\beta = -0,281$ ;  $T = -2,465$ ;  $P < 0,05$ ) são previsores do índice de largura dos anéis de crescimento e a verificação foi significativa (Figura 11c).

Para *Nectandra*, apenas a ERSFA de maio do ano corrente apresentou correlação positiva e significante ( $R = 0,268$ ) com a cronologia, apresentando um modelo estatisticamente significativo [ $F(1,54) = 4,282$ ;  $P < 0,05$ ;  $R^2 = 0,722$ ] sendo esta variável a previsora da largura dos anéis de crescimento ( $\beta = 0,268$ ;  $T = 2,069$ ;  $P < 0,05$ ), e a verificação foi significativa (Figura 11a).



**Figura 11.** Período de verificação da avaliação dendroclimatológica para (a) *Aspidosperma polyneuron*, (b) *Cedrela fissilis*, (c) *Chrysophyllum gonocarpum* e (d) *Nectandra megapotamica* em indivíduos de um fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. A linha sólida indica os valores observados de índice da largura dos anéis e as linhas tracejadas indicam os valores calculados. Asteriscos indicam correlações significativas ( $P < 0,01$ ).

## 6.5 DISCUSSÃO

A busca por espécies com potencial para os estudos dendroecológicos é guiada em um primeiro momento pela fenologia foliar. Espécies decíduas frequentemente apresentam anéis de crescimento distintos, o que aumenta a identificação confiável dos limites dos anéis, que por sua vez proporcionam interdatações com valores satisfatórios (Brienen *et al.* 2016, Stahle 1999). Essa afirmação foi confirmada nesse estudo já que *Cedrela*, a espécie com maior distinguibilidade dos anéis, apresentou a maior porcentagem de indivíduos com sincronização acima dos valores críticos apontados pelo programa COFECHA, e as outras espécies com menor distinção dos

limites, apresentaram valores de sincronização similares entre si e abaixo, quando comparadas com *Cedrela*. A avaliação primeiramente de discos seguida pelas amostras de 12 mm e por último das de 5,15 mm de largura possibilitou a compreensão do comportamento anatômico e da variação da largura do anel ao longo da circunferência, facilitando a correta identificação do limite dos anéis em *Aspidosperma*, mas principalmente para *Chrysophyllum* e *Nectandra*, que podem apresentar menor nitidez em alguns segmentos das amostras.

As idades dos indivíduos e espécies estudadas apresentaram grande variação, consonante com diversos estudos conduzidos em outras regiões tropicais, sendo explicada pela heterogeneidade das condições de crescimento e diferentes histórias de vida (Brienen *et al.* 2016, Schöngart *et al.* 2017). Estudos apontam variações etárias de até 10 vezes dado o mesmo diâmetro, como em *Swietenia macrophylla* crescendo em ambiente de terra firme no sul da Amazônia (Free *et al.* 2017). A ampla distribuição etária para um mesmo diâmetro dentro de cada espécie pode ser considerada como um padrão para árvores tropicais, reforçando a afirmação de que o diâmetro é um fraco preditor da idade (Brienen & Zuidema 2006).

As árvores experimentam condições de luminosidade e demanda evaporativa completamente diferentes ao atingirem o dossel, e algumas espécies apresentam plasticidade na arquitetura hidráulica e subsequente aumento da eficiência do transporte de água em resposta às mudanças dessas condições (Goldstein *et al.* 2017). Dessa forma, o acréscimo do ID em *Aspidosperma* e *Chrysophyllum* e a ausência de diferença para *Cedrela* e *Nectandra* depois de 30 cm de DAP provavelmente podem ser explicados pela diferença na plasticidade do sistema de condução, onde as espécies que não apresentaram variações de ID apresentam menor ou não apresentam plasticidade. Por outro lado, as espécies com maior plasticidade obtêm um ganho de produtividade ao alcançar o dossel.

A avaliação da frequência e localização dos eventos sustentados de variação do ID apontou que as liberações são mais comuns em plantas com pequenos diâmetros, com redução da frequência de acordo com o aumento em diâmetro sugerindo que as plantas jovens podem ser favorecidas pelo aumento da luminosidade em decorrência da formação de clareiras (Goldstein *et al.* 2017), com exceção de *Aspidosperma*, que apresentou a maior quantidade de liberações na categoria 20-30 cm de DAP, em decorrência da chegada ao dossel. As supressões ocorrem randomicamente indicando que tais eventos estão relacionados à danos

eventuais nos indivíduos e não como um padrão da espécie, com exceção de *Nectandra*, em que se observou um aumento das supressões em decorrência do aumento do DAP, que pode ser explicado pelo aumento gradual de danos na copa conforme o indivíduo envelhece (obs. pessoal).

Worbes & Schöngart (2019) sustentam que a relação entre a taxa de ID e a densidade do lenho descreve melhor o crescimento do que apenas a densidade e que a presunção de que as espécies pioneiras possuem taxas de incremento maiores em detrimento do investimento no lenho, enquanto as espécies sucessionais tardias se comportariam de forma oposta, deva ser parcialmente aceita. Os resultados desse estudo corroboram essa argumentação pois, mesmo com as espécies pertencendo às categorias tolerantes ou intolerantes à sombra, se observou uma forte correlação negativa entre a densidade do lenho e as taxas de ID.

Espécies tropicais que apresentam alto tempo de permanência em pequenos diâmetros e elevada densidade do lenho podem superar os 500 anos de idade. Como por exemplo, *Manilkara* em terras baixas amazônicas (Worbes & Schöngart 2019), e podendo chegar aos 900 anos em *Eusideroxylon*, espécie nativa de Bornéu (Kurokawa *et al.* 2003). Condição semelhante observada para *Aspidosperma*, que apresentou o maior tempo de permanência na classe de 0-10 cm, a menor taxa de ID e a maior densidade do lenho dentre as quatro espécies avaliadas, explicando o elevado tempo médio observado para que os indivíduos de *Aspidosperma* alcancem o dossel (~150 anos). Esta idade é próxima à apontada por Godoy-Viera *et al.* (2018), que indicam um aumento na largura dos anéis por volta de 120 anos, explicado pelo acesso do indivíduo ao dossel. Porém Longhi-Santos (2017) aponta para tempos de passagem menores em população coletada em encosta, locais com solo menos profundo e declividade superior às condições de crescimento das árvores no presente estudo. Assim, as diferenças nas condições ambientais entre os dois sítios podem ter contribuído para essa dissimilaridade nos tempos de passagem, pois as árvores que crescem em áreas de encostas têm aumento na disponibilidade da luminosidade, devido a captação lateral, assim como podem ter uma redução na competição por recursos, pois tais áreas são mais suscetíveis à queda de árvores. Dessa forma, as idades observadas para essa espécie, com alguns indivíduos alcançando 300 anos, e idade máxima projetada de aproximadamente 600 anos em um indivíduo com 1,6 m de diâmetro, são coerentes

com o esperado para essa espécie nessas condições ecofisiológicas. No outro extremo, *Cedrela* apresentou a maior taxa de ID, o menor tempo de permanência e a menor densidade do lenho, com tempo médio de 50 anos para os indivíduos alcançarem 30 cm de DAP, valor semelhante ao observado em outros estudos com características florestais semelhantes, como 60 anos em floresta tropical estacional no nordeste da Argentina (Boninsegna *et al.* 1989), 45 anos em floresta tropical úmida boliviana (López *et al.* 2013), assim como para seu congênere *C. odorata* (~55 anos) em floresta tropical úmida boliviana (Brienen & Zuidema 2006).

Em acordo com a diversidade de histórias de vida observada nas espécies tropicais (Brienen *et al.* 2016), as espécies deste estudo apresentaram diferentes estratégias de crescimento. A repartição de nicho, que evita a exclusão competitiva por um fator limitante (Odum & Barrett 2007) pode contribuir para a seleção das estratégias observadas, pois a abertura de clareiras propicia um gradiente dinâmico de luminosidade que as espécies podem explorar de diferentes maneiras (Sapijanskas *et al.* 2014), e é muito importante para o recrutamento ao dossel para a maioria das espécies tropicais (Baker & Bunyavejchewin 2006, Goldstein *et al.* 2017, Schögart *et al.* 2017). Entretanto, ainda que se possa atribuir uma característica de dependência ou independência desse processo à uma espécie, variações individuais foram observadas.

Em *Aspidosperma*, a quase totalidade dos indivíduos analisados apresentou o padrão direto de acesso e baixas taxas de ID até alcançarem o dossel, ou seja, sem influência determinante do aumento eventual da incidência de luz no recrutamento. Esse padrão é apontado como raro por Baker & Bunyavejchewin (2006) e confirma a tolerância à sombra. Ressalta-se que os eventos de liberação observados nos três indivíduos ocorreram próximo do limite de 30 cm de DAP, portanto, provavelmente já eram indivíduos estabelecidos no dossel, longe do alcance da influência da dinâmica de clareiras.

As características de crescimento rápido em *Cedrela* e a presença de um evento de liberação do crescimento antes dos 30 cm de DAP em metade dos indivíduos indicam a importância das clareiras para essa espécie, e reforça a classificação de intolerante à sombra.

*Chrysophyllum* e *Nectandra* apresentaram taxa de ID intermediário e tempo de permanência nas classes diamétricas similares, além de metade dos indivíduos da primeira espécie e um terço dos indivíduos da segunda beneficiados pela

abertura de clareiras, apresentando um evento de liberação do crescimento em diâmetros menores que 30 cm de DAP. Isto sugere que os indivíduos podem alcançar o dossel sem a necessidade da abertura de clareiras, mas podem ser beneficiados por esse processo, o que é uma estratégia recorrente para espécies tropicais tolerantes à sombra (Baker & Bunyavejchewin 2006, Goldstein *et al.* 2017).

Os valores das estatísticas indicam que as quatro cronologias locais possuem boa qualidade e retém um sinal comum no crescimento. Os valores de intercorrelação são coerentes com os encontrados para espécies tropicais e semelhantes aos descritos em outros estudos para as espécies. Em *Aspidosperma*, foram registrados valores de 0,33 (Longhi-Santos 2017) e 0,2 (Blagitz *et al.* 2019) em florestas estacionais semidecíduais no sul do Brasil. Para *Cedrela*, foram indicados valores de 0,31 (Dünisch 2005) e 0,38 (Blagitz *et al.* 2019) em florestas no sul do Brasil. Para *Chrysophyllum*, Blagitz *et al.* (2019) apontaram valor de 0,4, enquanto que para *Nectandra* não há dados, entretanto, estudos com o gênero e a família Lauraceae apontam o mesmo padrão para essa estatística (Reis-Ávila & Oliveira 2017). Para a sensibilidade, os valores encontrados estão acima do limite de 0,4, apontado por Frittz (1976) como um indicativo de que a variabilidade expressa na cronologia pode ser decorrente da variação dos fatores climáticos. Os valores de EPS médio estão abaixo de 0,85, limite teórico indicando que a cronologia começa a ser dominada por variações individuais (Speer 2010), embora Piraino *et al.* (2015) e Longhi-Santos (2017) argumentam que valores abaixo desse limite seriam mais adequados para a condição subtropical. Em *Aspidosperma*, destacam-se duas quedas bruscas observadas nos valores de EPS por volta dos anos de 1720 e 1980, tanto neste estudo quanto em Longhi-Santos (2017), indicando que algum evento de escala regional tenha influenciado a variabilidade de incremento nas duas populações, necessitando investigações mais aprofundadas sobre as causas dessa dessincronização. Muitos indivíduos apresentaram valores de intercorrelação acima do indicado pelo programa COFECHA, mas as cronologias foram compostas por um número menor deles, já que a seleção das melhores séries temporais é uma prática comum com o objetivo de potencializar o sinal e reduzir o ruído (Longhi-Santos *et al.* 2019 e referências nele contido).

Com a exceção de *Cedrela* e de *Nectandra*, parte da variação observada nas cronologias é explicada por múltiplos fatores climáticos, indicando que as espécies respondem diferentemente e em períodos distintos às variações dos fatores

climáticos. A precipitação é um dos principais promotores do crescimento nos trópicos (Brienen *et al.* 2016), mas pode ter influência negativa no crescimento. Em solos saturados de água ou propícios à alagamento, um aumento na precipitação poderia reduzir o crescimento por causa da anoxia na rizosfera, que reduz a absorção de água pelas raízes, induzindo o fechamento estomático que resultará em menor fixação de carbono (Schöngart *et al.* 2017), entretanto esta não é a condição do local de estudo. Mas, como o aumento na precipitação é acompanhado pelo aumento do albedo em decorrência da nebulosidade, haverá menor interceptação de luz pelas plantas que por consequência reduzirá a fotossíntese (Graham *et al.* 2003), explicando as correlações negativas entre a precipitação e o crescimento observado para as espécies nesse estudo, assim como observado por outros autores (ex. Locosselli *et al.* 2019).

Embora a temperatura não seja considerada um fator limitante do crescimento em áreas tropicais (Speer 2010), ela já foi apontada como muito importante para as espécies tropicais nos limites de distribuição geográfica. As temperaturas elevadas influenciam negativamente o crescimento devido ao fechamento estomático em decorrência do aumento do déficit hídrico e aumenta a afinidade da enzima ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco) pelo O<sub>2</sub>, estimulando a fotorrespiração (Locosselli *et al.* 2019). A influência da temperatura média no crescimento variou de acordo com a espécie, desde a ausência de correlações significativas para *Cedrela* e *Nectandra*, como para positivas em agosto corrente em *Aspidosperma* e negativas para outubro corrente em *Chrysophyllum*. Para *Aspidosperma*, temperaturas mais altas em agosto, início do período de crescimento (Capítulo 2), podem ter propiciado um ambiente termodinâmico mais favorável para a fotossíntese, sendo necessários estudos complementares para a verificação desta relação, diferente do resultado obtido por Longhi-Santos (2019), onde verificou-se a influência negativa do aumento da temperatura no mês de maio do ano corrente. O efeito do aumento da temperatura no mês de outubro para o crescimento de *Chrysophyllum* pode ser condizente com o processo descrito no início do parágrafo, ainda que a área de estudo não represente o limite de distribuição da espécie.

A ERSFA foi a única variável que apresentou influência em todas as espécies, indicando a sua evidente importância no crescimento, porém de forma diferente de acordo com a espécie. Em *Aspidosperma*, a correlação positiva entre o aumento da ERSFA em agosto do ano corrente e do anterior com o crescimento, sugere que

valores elevados desta variável (em associação com a temperatura) no início do período de crescimento desempenham um importante papel no crescimento dessa espécie, pois se observa uma autocorrelação (atraso na resposta) entre os períodos de incremento, provavelmente pela realocação do excedente de carboidratos para a região cambial (Oliveira *et al.* 2010). Para *Cedrela*, o aumento dessa variável influencia negativamente no mês de dezembro e positivamente no mês de janeiro, indicando que provavelmente a ERSFA está intimamente relacionada com a divisão e maturação celular. Tais processos são bioindicadores muito sensíveis das flutuações intra-anuais dos recursos, sendo influenciados pela disponibilidade de água e carboidratos (Deslauriers *et al.* 2017). Então, é razoável supor que o aumento de energia pode influenciar a largura dos anéis distintamente de acordo com o momento celular, da mesma forma para *Chrysophyllum*, onde o efeito negativo do aumento da ERSFA é observado no início e no final do período de crescimento (Capítulo 2). A relação positiva entre o aumento da ERSFA em maio do ano corrente e o ID para *Nectandra* pode indicar que essa espécie produz e reserva carboidratos em um período desfavorável e imediatamente anterior ao início do crescimento (Capítulo 2), provavelmente favorecida por ser perenifólia em um momento onde há o início da queda de folhas de outras espécies (Perina *et al.* 2019), reduzindo assim a competição por luz.

## 6.6 CONCLUSÃO

A diversidade de estratégias de crescimento em árvores tropicais reforça a busca por mais espécies e a exploração daquelas com potencial para estudos dendroecológicos. Mas aquelas com anéis menos distinguíveis e que apresentam variações acentuadas na largura, podem exigir um esforço amostral maior para a obtenção de intercorrelações satisfatórias e a elaboração de cronologias. Dessa forma, a inclusão de discos, a seleção mais cuidadosa dos indivíduos e mais séries por árvore para avaliação podem minimizar tais problemas.

Os dados autoecológicos indicaram distintas estratégias ecofisiológicas para o acesso ao dossel, mesmo para espécies do mesmo grupo ecológico, confirmando as classificações de acordo com o grau de tolerância à sombra. Destaca-se a necessidade da busca por outros indivíduos de grande porte, ou superiores aos deste trabalho, para a confirmação das idades máximas em *Aspidosperma* por meio

das técnicas dendrocronológicas padrão em associação com outras, por exemplo, a datação por C<sup>14</sup> (Brienen *et al.* 2016, Kurokawa *et al.* 2003, Worbes & Schöngart 2019).

A dendroclimatologia também indicou que as espécies respondem de forma distinta, tanto quantitativamente quanto temporalmente, às variáveis climáticas, ressaltando que a ERSFA foi a única variável com efeitos significativos em todas as espécies.

Tais resultados são esperados considerando a elevada diversidade de espécies arbóreas tropicais e a ausência de um único fator limitante ao crescimento, condição geralmente comum nos trópicos (Fritts 1976, Speer 2010). Ressalta-se que a busca e a exploração de espécies potenciais para estudos dendroecológicos podem fornecer dados relevantes para a proposição e refinamento de modelos ecofisiológicos em florestais tropicais.

## 6.7 REFERÊNCIAS

- Anhuf D e Schleser G** (2017) Tree ring studies in the tropics and subtropics. *Erdkunde* **71**, 1-4.
- Abrams MD, Orwig DA, Demeo TE** (1995) Dendroecological analysis of successional dynamics for a presettlement-origin white-pine-mixed-oak forest in the southern Appalachians, USA. *Journal of Ecology* **83**, 123–133.
- Albiero-Júnior A, Venegas-Gonzalez A, Botosso PC, Roig FA, Camargo JLC, Tomazello-Filho M** (2019) What is the temporal extension of edge effects on tree growth dynamics? A dendrochronological approach model using *Scleronema micranthum* (Ducke) Ducketrees of a fragmented forest in the Central Amazon. *Ecological Indicators* **101**, 133-142.
- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas, PC, Gonçalves JLM, Sparovek G** (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *MeteorologischeZeitschrift* **22**, 711–728.
- Amoroso MM, Daniels L, Baker PJ, Camarero JJ** (2017) Dendroecology: tree-ring analyses applied to ecological studies. Springer International Publishing
- Baker P e Bunyavejchewin S** (2006) Suppression, release and canopy recruitment in five tree species from a seasonal tropical forest in western Thailand. *Journal of Tropical Ecology* **22**, 521–529.

- Baker JCA, Santos GM, Gloor M, Brienen RJW** (2017) Does Cedrela always form annual rings? Testing ring periodicity across South America using radiocarbon dating. *Trees* **31**, 1999–2009.
- Blagitz M, Botosso PC, Longhi-Santos T, Bianchini E** (2019) Tree rings in tree species of a seasonal semi-deciduous forest in southern Brazil: wood anatomical markers, annual formation and radial growth dynamic. *Dendrochronologia* **55**, 93–104.
- Bianchini E, Pimenta JA, Santos FAM** (2001) Spatial and temporal variation in the canopy in a tropical semi-deciduous forest. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **44**, 269–276.
- Bianchini E, Popolo RS, Dias MC, Pimenta JA** (2003) Diversidade e estrutura de espécies arbóreas em área alagável do município de Londrina, sul do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* **17**, 405–419.
- Bianchini E, Pimenta JA, Santos FAM** (2006) Fenologia de *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. (Sapotaceae) em floresta semidecídua do Sul do Brasil. *Brazilian Journal of Botany* **29**, 595–602.
- Boninsegna JA, Villalba R, Amarilla L, Ocampo J** (1989) Studies on tree rings, growth rates and age-size relationships of tropical tree species in Misiones, Argentina. *IAWA Journal* **10**, 161–169.
- Brienen RJW e Zuidema PA** (2006) Lifetime growth patterns and ages of Bolivian rain forest trees obtained by tree ring analysis. *Journal of Ecology* **94**, 481–493.
- Brienen RJW, Zuidema PA, Martínez-Ramos M** (2010) Attaining the canopy in dry and moist tropical forests: strong differences in tree growth trajectories reflect variation in growing conditions. *Oecologia* **163**, 485–496.
- Brienen RJW, Schöngart J, Zuidema PA** (2016) Tree rings in the tropics: insights into the ecology and climate sensitivity of tropical trees. In: Goldstein G e Santiago LS (eds), *Tropical tree physiology: adaptations and responses in a changing environment*, Springer International Publishing, pp. 439–461.
- Carvalho PER** (2004) Peroba Rosa, *Aspidosperma polyneuron*. Circular Técnica 96. Colombo: Embrapa.
- Carvalho PER** (2006) Espécies arbóreas brasileiras. vol. 2. Colombo: Embrapa Florestas.
- Castagneri D, Battipaglia G, Arx GV, Pacheco A, Carrer M** (2018) Tree-ring anatomy and carbon isotope ratio show both direct and legacy effects of

climate on bimodal xylem formation in *Pinus pinea*. *Tree Physiology* **38**, 1098–1109.

**Cook ER e Kairiukstis L** (1990) *Methods of Dendrochronology- applications in the environmental sciences*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.

**Cook ER, Buckley BM, D'Arrigo RD, Peterson MJ** (2000) Warm-season temperatures since 1600 BC reconstructed from Tasmanian tree rings and their relationship to large-scale sea surface temperature anomalies. *Climate Dynamics* **16**, 79–91.

**Deslauriers A, Fonti P, Rossi S, Rathgeber CBK, Gričar J** (2017) Ecophysiology and plasticity of wood and phloem formation In: Amoroso MM, Baker PJ, Daniels LD, Camarero JJ (eds), *Dendroecology: tree-ring analyses applied to ecological studies*, Springer International Publishing, pp.13–34.

**Dünisch O** (2005). Influence of the El-niño southern oscillation on cambial growth of *Cedrela fissilis* Vell. in tropical and subtropical Brazil. *Journal of Applied Botany and Food Quality* **79**, 5–11.

**Ferreira L** (2002) Periodicidade do crescimento e formação da madeira de algumas espécies arbóreas de florestas estacionais semidecíduas da região sudeste do estado de São Paulo. Dissertação. Piracicaba: Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo.

**Free CM, Grogan J, Schulze MD, Landis RM, Brienens RJW** (2017) Current Brazilian forest management guidelines are unsustainable for *Swietenia*, *Cedrela*, *Amburana*, and *Copaifera*: a response to da Cunha and colleagues. *Forest Ecology and Management* **386**, 81–83.

**Fritts HC** (1976) *Tree rings and climate*. Caldwell: The Blackburn Press.

**Godoy-Veiga M, Ceccantini G, Pitsch P, Krottenthaler S, Anhof D, Locosselli GM** (2018) Shadows of the edge effects for tropical emergent trees: the impact of lianas on the growth of *Aspidosperma polyneuron*. *Trees* **32**, 1073–1082.

**Goldstein G, Santiago LS, Campanello PI, Avalos G, Zhang Y, Villagra M** (2017) Facing shortage or excessive light: how tropical and subtropical trees adjust their photosynthetic behavior and life history traits to a dynamic forest environment. In: Goldstein G, Santiago LS (eds), *Tropical tree physiology: adaptations and responses in a changing environment*. Springer International Publishing, pp. 319–336.

**Graham EA, Mulkey SS, Kitajima K, Phillips NG, Wright J** (2003) Cloudcover

limits net CO<sub>2</sub> uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **100**, 572–576.

- Harris I, Jones PD, Osborn TJ, Lister DH** (2014) Updated high-resolution grids of monthly climatic observations – the CRU TS3.10 Dataset. *International Journal of Climatology* **34**, 623–642.
- Hietz P** (2011) A simple program to measure and analyze tree rings using Excel, R and SigmaScan. *Dendrochronologia* **29**, 245–250.
- Holmes RL** (1983) Dendrochronology Program Library (DPL). Use manual by laboratory of tree-ring research. Tucson: University of Arizona.
- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística** (2012) Manual técnico da vegetação Brasileira. Rio de Janeiro: IBGE. .
- Kurokawa H, Yoshida T, Nakamura T, Nakashizuka T** (2003) The age of tropical rain-forest canopy species, Borneo ironwood (*Eusideroxylon zwageri*), determined by 14C dating. *Journal of Tropical Ecology* **19**, 1–7.
- Linares-Palomino R, Oliveira-Filho AT, Pennington RT** (2011) Neotropical seasonally dry forests: diversity, endemism, and biogeography of woody plants. In: Dirzo R, Young HS, Mooney HA, Ceballos G (eds), *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*. Washington: Island Press, pp. 3–21.
- Lisi CS, Roig FA, Voigt ARA, Maria VRB, TomazelloFo M, Ferreira-Fedele L, Botosso PC** (2008) Tree-ring formation, radial increment, periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in Southeast Brazil. *IAWA Journal* **29**, 189–207.
- Locosselli GM, Krottenthaler S, Pitsch P, Anhuf D, Ceccantini GC** (2017) Age and growth rate of congeneric tree species (*Hymenaea* spp.–Leguminosae) inhabiting different tropical biomes. *Erdkunde* **71**, 45–57.
- Locosselli GM, Krottenthaler S, Pitsch P, Anhuf D, Ceccantini GC** (2019) Impact of temperature on the growth of a Neotropical tree species (*Hymenaea courbaril*, Fabaceae) at its southern distribution limit. *International Journal of Biometeorology* **63**, 1683–1692.
- Longhi-Santos T** (2017) Dendroecologia de *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg. em duas condições geomorfológicas no sul do Brasil. Tese. Curitiba: Universidade Federal do Paraná.
- Longhi-Santos T, Galvão F, Botosso PC, Geronazzo Martins, KG** (2019)

- Dendroecologia de *Gymnanthes klotzschiana* Müll. Arg. em um remanescente de Floresta Ombrófila Mista Aluvial no Sul do Brasil. *Ciência Florestal* **29**, 1363–1375.
- López L, Villalba R, Bravo F** (2013) Cumulative diameter growth and biological rotation age for seven tree species in the Cerrado biogeographical province of Bolivia. *Forest Ecology and Management* **292**, 49–55.
- Nowacki GJ e Abrams MD** (1997) Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement origin oaks. *Ecological Monographs* **67**, 225–249.
- Odum EP e Barrett GW** (2007) Fundamentos de ecologia. São Paulo: Thomson Learning.
- Oliveira JM, Roig FA, Pillar VD** (2010) Climatic signals in tree-rings of *Araucaria angustifolia* in the southern Brazilian highlands. *Austral Ecology* **35**, 134–147.
- Perina BB, Liboni AP, Montanher DR, Messetti AVL, Pimenta JA, Bianchini E** (2019) Phenology of the tree community in a seasonal forest in southern Brazil. *Brazilian Journal of Botany* **42**, 477–490.
- Piraino S, Abraham EM, Diblasi A, Juñent FAR** (2015) Geomorphological-related heterogeneity as reflected in tree growth and its relationships with climate of Monte Desert *Prosopis flexuosa* DC woodlands. *Trees* **29**, 903–916.
- Reis-Avila G e Oliveira JM** (2017) Lauraceae: A promising family for the advance of neotropical dendrochronology. *Dendrochronologia* **44**, 103–116.
- Richter HG e Dallwitz MJ** (2000) Commercial timbers: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. In English, French, German, Portuguese, and Spanish. Version: 9th April 2019. <http://delta-intkey.com>.
- Rolim GS e Sentelhas PC** (1997) BHnorm v2.0: Balanço hídrico normal por Thornthwaite&Mather (1955). Piracicaba: ESALQ/USP.
- Sapijanskas J, Paquette A, Potvin C, Kunert N, Loreau M** (2014) Tropical tree diversity enhances light capture through crown plasticity and spatial and temporal niche differences. *Ecology* **95**, 2479–2492.
- Schulman E** (1956) Dendroclimatic changes in semiarid America. Tucson: University of Arizona Press.
- Schöngart J, Bräuning A, Barbosa APMC, Lisi CS, Oliveira JM** (2017) Dendroecological studies in the neotropics: history, status and future challenges. In: Amoroso MM, Daniels L, Baker PJ, Camarero JJ (eds), *Dendroecology: tree-ring analyses applied to ecological studies*. Springer International Publishing, pp.

34–73.

**Speer JH** (2010) *Fundamentals of tree ring research*. Tucson: The University of Arizona Press.

**Stahle D** (1999) Useful strategies for the development of tropical tree-ring chronologies. *IAWA Journal* **20**, 249–253.

**Worbes M e Schöngart J** (2019) Measures for sustainable forest management in the tropics- A tree-ring based case study on tree growth and forest dynamics in a Central Amazonian lowland moist forest. *PLoS ONE* **14**: e0219770.

**Zanne AE, Lopez-Gonzalez G, Coomes DA, Ilic J, Jansen S., Lewis SL, Miller RB, Chave J** (2009) Global wood density database: Dryad. <http://hdl.handle.net/10255/dryad.235>.

**Zuidema PA, Baker PJ, Groenendijk P, Schippers P, van der Sleen JP, Vlam M, Sterck FJ** (2013) Tropical forests and global change: filling knowledge gaps. *Trends in Plant Science* **18**, 413–419.

## 7 CONSIDERAÇÕES GERAIS

Os resultados obtidos nesse estudo estão de acordo com a concepção geral da elevada diversidade tropical e subtropical, não apenas da biodiversidade, mas também de interações ecológicas, exemplificado pela dissimilaridade de respostas do crescimento diamétrico das espécies às mesmas variáveis ambientais. Ainda, aprofundam o conhecimento das interações já identificadas para o refinamento de modelos ecológicos, como indicado pela inesperada ausência de diferença entre as taxas de incremento diamétrico entre populações de três espécies arbóreas em dois ambientes distintos, um suscetível ao alagamento e outro não.

A identificação de uma espécie de subosque portadora de anéis anuais de crescimento, propícia para estudos dendroecológicos, salientou a necessidade da busca por mais espécies para o entendimento mais amplo sobre como as árvores se desenvolvem nos ambientes florestais tropicais.

Os dados obtidos pela exploração dendroecológica das espécies permitiu a consolidação da classificação ecológica de acordo com a tolerância à sombra, e apresentou novas informações sobre as histórias de vidas das espécies, como a utilização de recursos (com destaque para a luminosidade), as estratégias para atingirem ou ultrapassarem o dossel e idades dos indivíduos.

Por fim, recomenda-se o desenvolvimento de estudos que busquem por outras espécies com anéis anuais de crescimento e que explorem o potencial dendroecológico daquelas espécies já identificadas, com o intuito de aumentar o conhecimento dos processos ecológicos em áreas tropicais e subtropicais.

## APÊNDICES

### APÊNDICE 1

Descrição da elaboração da série de energia radiante solar fotossinteticamente ativa.

Para a elaboração da série de dados de energia radiante solar primeiramente adotou-se o valor para a constante solar de  $1366,1 \text{ W m}^{-2}$  (Seyednasrollah et al. 2013). A constante solar é um valor médio anual de irradiância que atinge o topo da atmosfera, resultante da integração da radiação solar em todo o espectro e considerando uma superfície perpendicular em relação à incidência solar (Lorenzzetti, 2015).

A constante solar foi ponderada pelas diferenças da distância Terra-Sol no decorrer do ano e conforme a variação do ângulo zenital ao longo de cada dia. Adicionalmente, foi considerada a latitude da área de estudo (Tabela 1) e a variação da declinação solar ao longo do ano para os cálculos da irradiância solar no topo da atmosfera para cada dia e horário de interesse (Lorenzzetti 2015).

As ponderações mencionadas foram aplicadas com o intuito de corrigir as variações diárias e anuais do ângulo zenital solar, mas sem distinguir o espectro da radiação solar. Com o objetivo de obter o total de radiação solar na faixa de comprimentos de onda fotossinteticamente ativa (PAR), ou seja, entre 400 e 700 nm, multiplicou-se a constante solar, já corrigida pelo ângulo zenital solar, pelo fator 0,382. Isso porque, segundo Lorenzzetti (2015), 38,2 % da radiação solar pertence a essa faixa espectral.

Com foco na proporção da radiação PAR da irradiância solar, utilizou-se o pacote *solrad* (Seyednasrollah et al. 2013) no software R versão 3.4.4 (R Core Team, 2019) para obter as proporções de radiação que atingem a superfície, considerando a atenuação atmosférica. Nesse caso, utilizou-se dois termos de irradiância sobre a superfície, a direta e a difusa. Esses dois termos foram calculados para um ciclo solar completo (365 dias) com resolução temporal de 10 minutos. A cada dia foram feitos 144 cálculos de irradiância, direta e difusa, sobre a superfície. Esses cálculos exigem a entrada de uma série de parâmetros específicos da área de estudo (Tabela 1).

**Tabela 1** Parâmetros e valores utilizados para elaboração da série de dados de energia radiante total

Parâmetros	Valores
Passo	10 min
Latitude	-23,445857°
Longitude	-51,248°
Latitude padronizada	-45°
Horário de verão	0
Elevação	630 metros s.n.m.
Declividade	5 %
Aspecto	0

A irradiância solar média diária foi obtida a partir de uma média aritmética simples dos valores calculados a cada 10 min. A partir do pacote *solrad* também foi obtida a variável quantidade de horas de sol ( $H_s$ ) em escala diária. Essa variável representa a quantidade de horas de sol que haveria na área de estudo sem sombreamento por nuvens. A energia radiante total, em escala diária, foi obtida da seguinte forma:

$$Q_i = E_i \cdot H_{s_i} \cdot 3,6 \quad (1)$$

onde  $Q_i$  é a energia radiante total diária ( $\text{KJ m}^{-2}$ ),  $E_i$  é irradiância ( $\text{W m}^{-2}$ ),  $H_s$  representa horas de sol e  $i$  é dia juliano (entre 1 e 365).

A constante 3,6 da equação 1 se refere ao fator de conversão da unidade de irradiância ( $\text{W m}^{-2}$ ) para energia radiante (KJ). A equação 1 foi aplicada tanto para a radiação direta quanto para a radiação difusa. A partir dessas séries de valores diários foram obtidas as seguintes séries mensais por meio de soma simples: total de radiação direta, total de radiação difusa e total de horas de sol. A variável de interesse, que é a quantidade de radiação PAR que atinge o topo das árvores em escala mensal, foi obtida da seguinte forma:

$$Q_m = \left[ \frac{H_{sE}}{H_s} \cdot (Q_{dir} + Q_{dif}) \right] \cdot \left[ \frac{H_{nEb}}{H_s} \cdot Q_{dif} \right] \quad (2)$$

onde  $Q_m$  representa a energia radiante total mensal ( $\text{KJ m}^{-2}$ ),  $H_s$  é horas de sol,  $H_{se}$  é horas de sol efetivo,  $H_{neb}$  é horas de nebulosidade,  $Q_{dir}$  indica energia radiante direta ( $\text{KJ m}^{-2}$ ),  $Q_{dif}$  é a energia radiante difusa ( $\text{KJ m}^{-2}$ ) e  $m$  é o mês (entre 1 e 12). O subscrito  $m$  foi retirado dos outros termos da equação para fins de simplificação.

A pressuposição teórica formalizada pela equação 2 é que, durante tempo de céu aberto (sem nuvens), tanto a radiação direta quanto a difusa atingem a superfície, e em condições de nebulosidade apenas a radiação difusa atinge a superfície. O termo  $H_{neb}$  (horas de nebulosidade) foi obtido a partir da estação climatológica do INMET de Londrina. Na realidade, a série de dados fornece a quantidade de horas de insolação, sendo necessário obter a quantidade de horas de sol da seguinte maneira:

$$H_{neb} = H_s - H_{se} \quad (3)$$

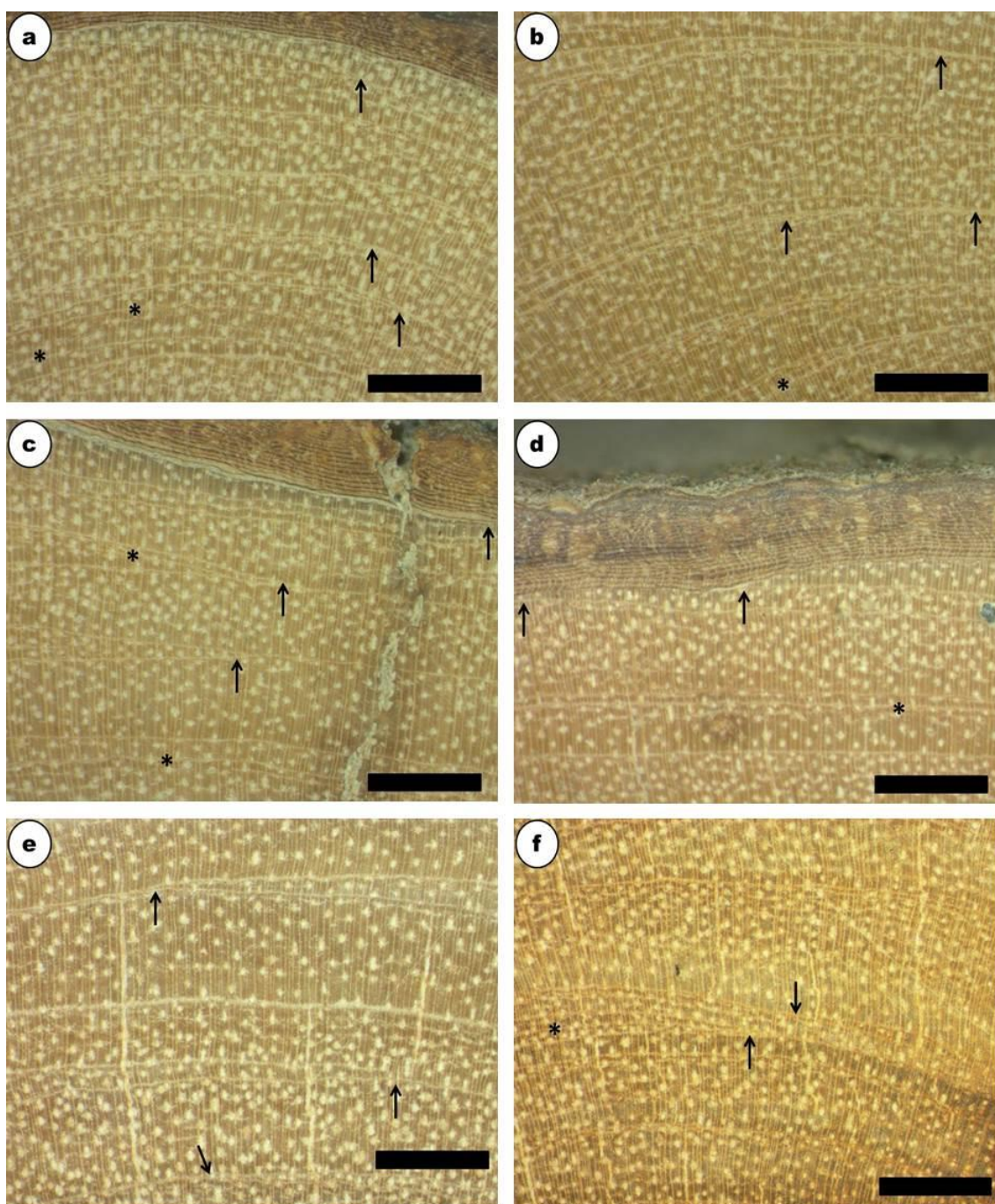
onde o termo  $H_s$  foi obtido por meio do pacote *solrad*, em que o único parâmetro de entrada é a latitude do local, enquanto o termo  $H_{se}$  se refere à própria quantidade de horas de insolação.

### Referências:

- Lorenzetti JA (2015) Princípios físicos de Sensoriamento Remoto. Blucher, São Paulo
- R CORE TEAM (2019) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>. Acesso em fev 2019
- Syednasrollah B, Kumar M, Link TE (2013) On the role of vegetation density on net snow cover radiation at the forest floor. *J Geophys Res Atmos* 118:1-16

## Apêndice 2

Secções transversais de caule a 1,3 m do solo indicando os problemas e suas frequências encontradas nos anéis de crescimento em *Trichilia claussenni* em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. Imagens provenientes de seis indivíduos. Setas indicam anéis descontínuos. Asteriscos indicam falsos anéis. Escala: = 2 mm.



## Apêndice 3

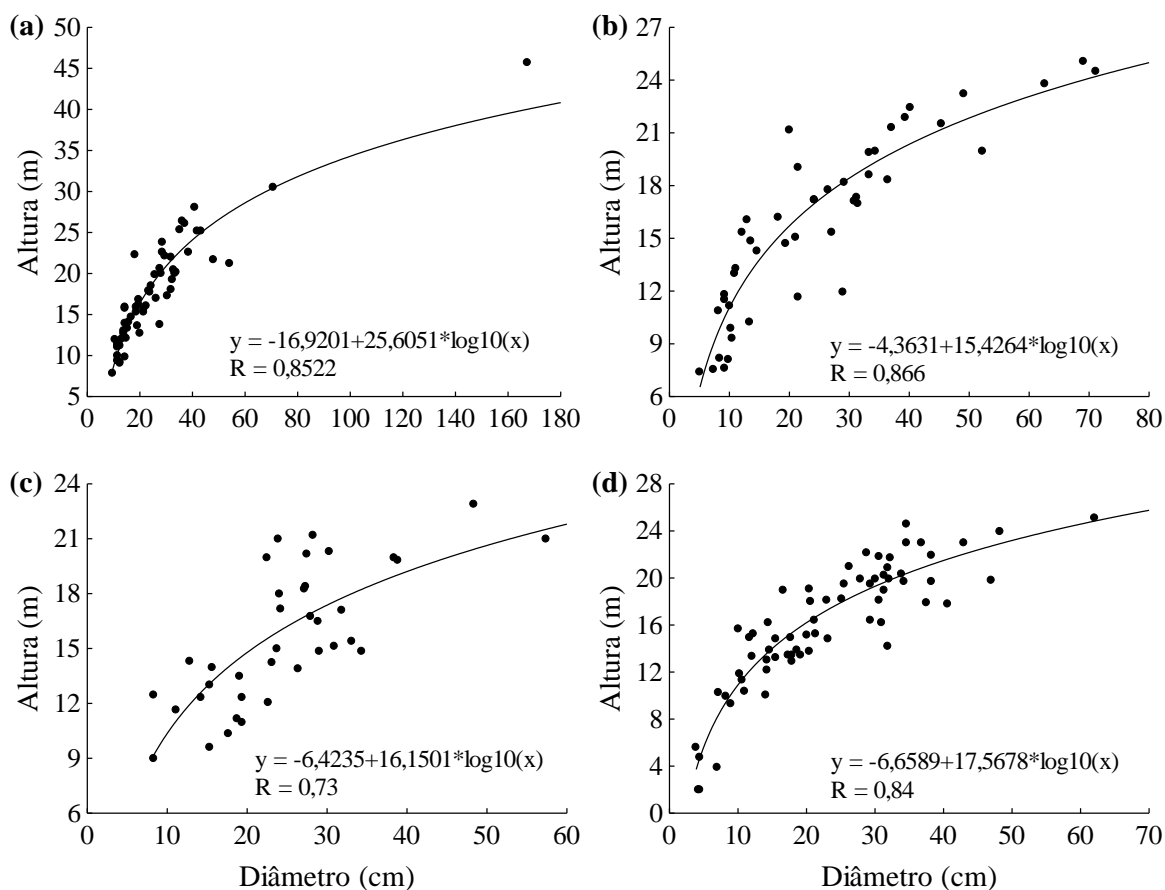
Número de anéis (N) nos discos de caule coletados na base e a 1,3 m do solo para 17 indivíduos de *Actinostemon concolor* em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil.

Indivíduo	N (0)	N (1,3)	Diferença
ACCO34	47	32	15
ACCO87	64	37	27
ACCO109	26	22	4
ACCO110	31	27	4
ACCO197	53	34	19
ACCO198	45	29	16
ACCO199	46	34	12
ACCO240	53	27	26
ACCO242	79	41	38
ACCO297	50	39	11
ACCO324	54	40	14
ACCO440	80	77	3
ACCO447	52	38	14
ACCO1152	62	34	28
ACCO2396	52	34	18
ACCO6508	30	24	6
ACCO6868	64	50	14



## Apêndice 5

Relação hipsométrica para *Aspidosperma polyneuron*, *Cedrela fissilis*, *Chrysophyllum gonocarpum* e *Nectandra megapotamica* em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil.



**Figura 1.** Relação hipsométrica para (a) *Aspidosperma polyneuron* (n = 60), (b) *Cedrela fissilis* (n = 46), (c) *Chrysophyllum gonocarpum* (n = 37) e (d) *Nectandra megapotamica* (n = 67) em fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil.